

**ESSAI DE FILIATION DES CAMPAGNOLS ET DES LEMMINGS
(ARVICOLIDAE, RODENTIA) EN ZONE HOLARCTIQUE
D'APRES LA MORPHOLOGIE DENTAIRE**

par

Jean CHALINE*

SOMMAIRE

	page
Résumé, Abstract	376
Introduction	376
1. Morphologie dentaire	376
2. Histoire évolutive des Campagnols	377
3. Histoire évolutive des Lemmings	381
Bibliographie	382

*LA. CNRS 157 - Laboratoire de Préhistoire et Paléocéologie du Quaternaire de l'EPHE, Institut des Sciences de la Terre, 6 boulevard Gabriel, 21100 Dijon.

Palaeovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat : 375-382)
(Accepté le 7 Juin 1979, publié le 31 Octobre 1980)

RESUME

L'évolution des Arvicolidae se traduit, au niveau de la structure dentaire, par un accroissement de la complexité. La différenciation des M3/ semble caractériser les subdivisions en tribus, celle des M/1 étant variable d'une lignée à l'autre. Les rapports phylétiques des lignées fossiles sont discutés dans une perspective paléogéographique.

ABSTRACT

The Arvicolid evolution results in an increase of the dental structure complexity. The M3/ differentiation seems to characterise the tribe subdivisions, that of M/1 being variable from one to another lineage. The phyletic relationships of fossil lineages are discussed from a paleogeographic point of view.

INTRODUCTION

Les Campagnols et les Lemmings actuels qui constituent la famille des Arvicolidae Gray (1821) ont fait l'objet de travaux importants tant au point de vue anatomique, biologique, physiologique et éthologique que paléontologique et évolutif. Plus récemment, sous l'influence de R. Matthey, les recherches se sont développées dans le domaine de la cytotaxonomie. Depuis la fin du siècle dernier les Campagnols et les Lemmings fossiles ont été découverts en grande abondance en Europe, puis dans tout l'hémisphère Nord et M.A.C. Hinton, en 1926, publiait sa monographie des « Voles and Lemmings living and extinct ». L'accroissement des recherches paléontologiques et l'analyse des fossiles dans une conception de systématique des populations, permet de présenter un essai de filiation des Campagnols et des Lemmings en zone holarctique, d'après les variations de la morphologie dentaire.

1/ MORPHOLOGIE DENTAIRE

Les Arvicolidae ont une structure dentaire caractéristique avec des triangles dentaires (prismes) qui alternent ou confluent. Au cours de l'évolution le nombre des triangles dentaires s'accroît par différenciation de nouveaux triangles à l'avant aux M/1, et à l'arrière aux M3/. La morphologie des M/1 varie d'un genre à l'autre, voire d'une espèce à l'autre, tandis que celle des M3/ (et parfois des M/3) semble caractéristique des subdivisions en tribus. Les formes primitives ont des dents radiculées (rhizodontes), mais progressivement les racines vont se former plus tardivement et aboutir à des dents à croissance continue (arhizodontes). Les formes ancestrales ont des angles rentrants dépourvus de ciment, mais dans certaines lignées le ciment va progressivement colmater les replis dentaires. L'émail épais chez les formes primitives va s'amincir, se différencier. Avec l'accroissement de l'hypsodontie, des interruptions latérales de l'émail vont se développer de plus en plus haut le long de la dent, et se traduiront sur la surface d'usure par des interruptions d'émail.

Dans le genre *Mimomys*, on observe la formation d'un puiselet mimomyen et d'un repli mimomyen aux M/1 et parfois la formation de deux puiselets aux M3/. Ces puiselets correspondent à des processus de fusion des bords externes de triangles dentaires isolant la partie interne sous forme de puiselet.

2/ HISTOIRE EVOLUTIVE DES CAMPAGNOLS

L'origine des Arvicolidés à partir des Cricétidés est attestée par la découverte de *M. Kretzoi* dans le Miocène supérieur hongrois (à Zaslady) de *Pannonicola brevidens* un Cricétidé de transition, et surtout par celle de P. Mein (1976) à Soblay (Ain) qui a pu montrer que la lignée du Cricétidé *Rotundomys* pouvait mener directement aux Arvicolidés par la succession des espèces *montisrotundi* et *bressanus*.

Le premier vrai Campagnol apparaît au Pliocène inférieur en Eurasie (*Prosomys insuliferus*) et en Amérique du Nord (*Prosomys minus*). Ces deux espèces difficilement différenciables ont sans doute une origine asiatique, leur expansion holarctique résultant de migrations vers l'Europe et l'Amérique du Nord.

Cette espèce souche évolue par anagenèse et le type *Dolomys* se différencie par acquisition de deux nouveaux triangles dentaires à la M/1. Cette structure caractérisera la tribu des *Ondatrini*. On observe là une différenciation allopatrique. En Europe, *Prosomys* donne sans doute naissance à *Dolomys* qui a une courte extension stratigraphique (*Dolomys milleri-nehringi*) tandis qu'en Amérique du Nord ils s'épanouissent avec les genres *Pliopotamys*, *Ogmodontomys*, *Ophiomys* au Pliocène supérieur. *Ophiomys* et *Ogmodontomys* disparaissent à la fin du Pliocène supérieur.

La lignée de *Pliopotamys* évolue par anagenèse et donne naissance au genre *Ondatra* (acquisition de cément dans les angles dentaires rentrants) qui poursuit son évolution anagénétique. On observe la succession anagénétique suivante depuis le Pliocène (« Hagermann fauna » datée de 3, 4 M.A.) : *Pliopotamys minor* - *Pl. meadensis* - *Ondatra idahoensis* - *O. annectens* - *O. nebrascensis* - *O. zibethicus*, la forme actuelle qui couvre la plus grande part de l'Amérique du Nord. L'espèce actuelle *O. obscurus* est une forme insulaire de Terre-Neuve isolée géographiquement sans doute depuis la fin de la dernière glaciation. L'anagenèse *Pliopotamys* - *Ondatra* a donc donné naissance à six espèces successives en 3,4 M.A., soit une espèce tous les 550 000 ans et subi une cladogenèse il y a moins de 10 000 ans. La lignée *Ondatra* subit une autre phase de cladogenèse plus ancienne, encore non datée, qui a donné le jour au genre *Neofiber* (acquisition de la croissance continue) dont l'espèce actuelle *N. alleni* occupe la Floride. *Ondatra zibethicus* et *Neofiber alleni* sont actuellement sub-parapatriques.

Une phase de cladogenèse intervient dans le groupe *Dolomys* - *Pliopotamys*, donnant naissance au vaste groupe des *Mimomys*, sans doute en Eurasie. Les *Mimomys* représentés par *Cosomys primus* dans la faune de Hagerman (Idaho), (âge 3,4 M.A.) ont peu de succès en Amérique du Nord où ils subissent sans doute la concurrence écologique de *Pliopotamys*. Ils réapparaissent au début du Pléistocène au Nebraska (dans la faune de Müller) (*Mimomys monahani*), sans doute à la suite d'une migration originaire d'Asie.

En Eurasie, par contre, les *Mimomys* ont un succès considérable et se diversifient en au moins dix lignées dont quatre donneront respectivement naissance aux genres actuels : *Arvicola*, *Microtus*, *Clethrionomys* et *Lagurus*.

Le succès eurasiatique des *Mimomys* explique sans doute le fiasco des *Dolomys* par concurrence écologique, situation exactement inverse de celle du domaine néarctique où les *Pliopotamys* semblent avoir dominé et éliminé les *Mimomys*. L'histoire de toutes les lignées à *Mimomys* n'est pas encore entièrement élucidée.

Les lignées de *Mimomys septimanus* - *medasensis*, *Mimomys cappelai-rex*, *Mimomys pitymyoides*, *M. tornensis* ne semblent pas avoir survécu.

On estimait que les derniers *Mimomys* s'éteignaient au cours du complexe cromérien, or, tout récemment, j'ai découvert dans une couche de la grotte de la Salpêtrière (Gard) datée de 14 000 BP, un *Mimomys* sp. relique apparentée à la lignée de *Mimomys reidi* !

En ce qui concerne *Arvicola* on peut suivre une évolution anagénétique menant de *Mimomys occitanus* - *stehlini* - *polonicus* - *pliocaenicus* - *ostramosensis* - *savini* à *Arvicola cantiana* - *sapidus*.

L'origine des *Microtus* est à rechercher au sein d'une lignée du type *Mimomys* « *newtoni* », qui se différencie en Asie sans doute, en *Allophaiomys pliocaenicus*.

Le genre *Microtus* qui a actuellement une répartition holarctique s'est diversifié au moins en seize lignées distinctes correspondant à autant de cladogenèses distinguées au point de vue systématique comme sous-genres : *Allophaiomys*, *Meridiopitymys*, *Parapitymys*, *Phaiomys*, *Neodon*, *Lasiopodomys*, *Suranomys*, *Chionomys*, *Stenocranius*, *Pitymys*, *Arvalomys*, *Iberomys*, *Pedomys*, *Aulacomys*, *Herpetomys*, *Orthriomys*.

Allophaiomys joue le même rôle souche pour *Microtus* que *Promimomys* pour les Campagnols. A partir de sa zone de différenciation correspondant aux steppes d'Eurasie septentrionale, *Allophaiomys pliocaenicus* a migré en Europe occidentale, en Asie centrale et en Amérique du Nord.

Très tôt, *Allophaiomys pliocaenicus* semble avoir subi une succession de cladogenèses. On observe en effet, en Europe occidentale, que les *Allophaiomys* ont des M3/ rhombomorphes chez les formes primitives, des M3/ pseudorhombomorphes chez les plus récents et arhombomorphes chez les plus évolués. Compte tenu de cette évolution progressive de la complexité et du fait qu'actuellement on observe des *Pitymys* possédant ces trois types morphologiques, on est tenté de proposer l'hypothèse d'une succession de cladogenèses à ces divers stades de l'évolution. Or, le caractère rhombomorphe (= simplex) - arhombomorphe (= complex) n'est, semble-t-il, pas stable dans au moins deux espèces actuelles. Chez *Pitymys savii* et certaines populations de *Microtus arvalis* la proportion entre les deux types morphologiques semble présenter des variations régionales, peut-être clinales. Dès lors, l'hypothèse proposée en 1974 doit être rediscutée.

La première cladogenèse vraisemblable est celle qui aurait isolé les *Meridiopitymys* en zone méditerranéenne. Cette lignée à M3/ rhombomorphes (simplex) représentée actuellement par *M. duodecimcostatus*, *M. mariae*, *M. thomasi*, *M. majori* a eu un repré-

sentant fossile insulaire en Corse : *M. henseli* disparu seulement au début des temps historiques. L'isolement chromosomique accentué semble en faveur de cette hypothèse.

C'est la seconde cladogenèse présumée qui pose le plus grand problème. C'est au niveau des *Allophaiomys* à M3/ très variables pseudorhombomorphes (simplex à complexe), comme celles observées au Mas Rambault, que l'on doit envisager l'origine de la lignée qui mène aux *Pitymys savii*, à moins que la nature pseudorhombomorphe des M3/ des *Pitymys savii* soit dérivée de M3/ du type *Pitymys subterraneus* (complexe) par variation clinale, bien que ce genre de variation n'y semble pas avoir été observé. Dans le premier cas, l'ancienne dérivation justifiait la distinction d'une lignée *Parapitymys* indépendante, dans le second cas elle ne s'impose plus.

La troisième cladogenèse s'est effectuée plus à l'Est. La population originelle d'*Allophaiomys pliocaenicus* de Sibérie s'est vraisemblablement étendue jusqu'en Asie centrale lors d'une phase froide et, à la phase chaude suivante, un isolat s'est maintenu dans la chaîne de l'Himalaya qui persiste encore par *Phaiomys leucurus*.

La quatrième cladogenèse, celle des Valerots, assure la séparation des deux groupes respectivement arvalo-gregaloïdes (*Allophaiomys pliocaenicus nutiensis*) et oeconomonivaloïdes (*Suranomys malei burgondiae*).

L'évolution ultérieure implique l'isolement des *Stenocranius* (gregaloïdes) des *Arvalomys* (arvaloïdes), et des *Pitymys s. st.* (groupe *subterraneus*). *Iberomys* est sans doute issu du groupe *Stenocranius* par isolement géographique méridional, *Iberomys brecciensis* aboutissant aux Campagnols méditerranéens : *I. dentatus* et *I. guentheri*.

Les lignées de *Stenocranius*, *Suranomys* et *Arvalomys*, formes septentrionales, passent en Amérique du Nord où elles évolueront parallèlement mais différemment. Le groupe *Stenocranius*, bien connu en Eurasie depuis le « Mindel », aboutit à la constitution des espèces *gregalis* et *middendorfi*, tandis qu'en Amérique du Nord, il subsiste par *S. miurus* et *S. abbreviatus*.

Les *Suranomys* sont actuellement représentés par *S. oeconomus* à large répartition paléarctique septentrionale. En Europe *S. mirhanreini* pourrait représenter une relique de la forme pléistocène *S. malei*.

D'après les données paléontologiques, *Chionomys* et *Suranomys* constituent encore une même souche au niveau des Valerots (Ménapien, 1 M.A.) mais ils sont séparés dès le complexe cromérien (0,7 M.A.). Le groupe des *Chionomys* semble actuellement localisé surtout en domaine montagnard (Alpes, Carpathes, Pyrénées) mais ils sont passés au début du Pléistocène moyen en Amérique du Nord (*S. deceitensis*, *S. operarius*). Les espèces *S. gud*, *socialis*, *roberti* semblent correspondre à une diversification méridionale du groupe en Europe orientale, tout comme *S. oregoni* en Amérique du Nord.

Les *Pitymys s. st.* qui ont une vaste répartition européenne sont représentés par *P. subterraneus* et par la forme des bords de la Loire *P. gerbii*, relique possible de l'espèce ancestrale *P. arvalidens*. *P. pinetorum* en Amérique du Nord constitue la branche néarctique du groupe.

Les *Arvalomys* avec les principales espèces *arvalis* et *agrestis* ont subi une vaste

différenciation en Eurasie (*orcadensis*, *cabreræ*, *montebelli*, *mongolicus*, *maximowicz*) et en Amérique du Nord (*pennsylvanicus*, *chrotorrhinus*, *xanthrognathus*, *montanus*, *canicaudus*, *mordax*, *mexicanus*, *californicus*, *longicaudus*). Il s'agit sans doute de super-espèces.

Allophaiomys, à partir des souches isolées d'Asie centrale et d'Amérique du Nord, semble avoir donné des lignées originales non connues ailleurs.

En Asie centrale et en Chine, les formes pitymyennes sont représentées par *Neodon sikimensis*, *Blanfordimys afghanus*, les formes microtusiennes par *Proedromys bedfordi*, *Lasiopodomys brandti*, *Microtus calamorum*, *M. fortis*, *M. mandarinus*, *M. millicens*. Ces espèces ont une morphologie dentaire un peu particulière qui implique une évolution indépendante à partir de la souche thibétohimalayenne et justifie de regrouper les formes pitymyennes sous le nom de *Neodon*, les types microtusiens sous le nom de *Lasiopodomys*.

En Amérique du Nord, *Pedomys* pourrait descendre directement de la souche allophaiomyenne. Les relations du grand Campagnol *Aulacomys richardsoni* sont encore inconnues, tout comme celles des Campagnols les plus méridionaux ayant atteint l'Amérique centrale *Herpetomys* et *Orthriomys*.

La lignée du genre *Clethrionomys* semble pouvoir se rattacher au groupe des *Mimomys burgondiae* (= *kretzoi*) au Pliocène supérieur. Leur histoire ultérieure est bien documentée en Europe occidentale pour la lignée de *Clethrionomys glareolus*, mais pour les autres espèces, elle est inconnue.

Les *Lagurus* constituent une lignée aux molaires dépourvues de ciment et à M/3 complexes qui semblent dériver des *Mimomys* du type *hungaricus-fejervaryi*. Très tôt au Pliocène moyen terminal, la tribu des *Pliomyini* (à M3/ pliomyenne) se différencie soit à partir d'une souche primitive de *Mimomys* ou d'une forme apparentée à *Stachomys*. Ce groupe a pris une extension holarctique. La présence en Asie centrale des formes les plus primitives (*Hyperacrius - Alticola*) et des plus évolués (*Eothenomys - Antelionomys*) plaide en faveur de leur différenciation dans cette région. De là, ils migrent très tôt en Amérique du Nord où *Propliophenacomys* donne naissance à *Pliophenacomys* et peut-être aussi à *Pliolemmus antiquus*. Ces deux lignées évoluent différemment avant de disparaître à la fin du Pliocène supérieur. *Pliolemmus antiquus* est une forme stabilisée qui subsiste sans se modifier pendant au moins un million et demi d'années, tandis que *Pliophenacomys* présente une évolution anagénétique productive de nouvelles espèces avec la succession : *Propliophenacomys parkeri - uptegrovensis - Pliophenacomys finneyi - primaevus - osborni*.

En Europe, le genre *Pliomys* se diversifie en cinq espèces, respectivement *Pl. hungaricus* la plus ancienne (fin du Pliocène moyen ?), *Pl. episcopalis* (fin Pliocène supérieur au Pléistocène moyen), *Pl. dalmatinus*, *Pl. lenki* (fin Pliocène supérieur au Würm moyen), *Pl. chalinei* (Pléistocène moyen) et subsiste actuellement en zone méditerranéenne par *Dinaromys bogdanovi* (acquisition de ciment).

Les *Prometheomys* - *Ellobius* constituent un groupe archaïque, relique sans doute étroitement lié aux formes ancestrales décrites sous le nom de *Germanomys*, *Hungaromys*.

De très nombreux points de l'histoire des Campagnols sont encore obscurs, comme par exemple celle des *Phenacomys* néarctiques qui n'ont rien à voir avec les *Pliophenacomys* et la forme décrite sous le nom de *Phenacomys deeringensis*, en fait étroitement apparentée à *Pliomys*.

3/ HISTOIRE EVOLUTIVE DES LEMMINGS

L'origine des Lemmings est encore obscure en raison de leur répartition septentrionale où le Pliocène est mal représenté. Le plus ancien Lemming connu en Eurasie et en Amérique du Nord est le genre *Synaptomys* dont les dents n'avaient pas acquis encore la dissymétrie qui caractérise les espèces actuelles.

En Eurasie, *Synaptomys* est connu dès le Pliocène moyen en Mongolie du Nord, à Chamar. Dans des niveaux plus récents, il s'étend vers l'Ouest, en Baschkirie (*S. (Pliocotomys) mimomiformis*) et en Pologne à Rebielice-Krolewskie dans les couches à *M. polonicus* (*S. Praesynaptomys*) *europaeus*. *Synaptomys* disparaît d'Eurasie ensuite et poursuit son évolution en Amérique du Nord avec *S. (Metaxyomys) rinkerii* dans les faunes du Sénécien (Blancan sup.), puis *S. (Mictomys) landesi - australis* dans le complexe irvingtonien pour aboutir aux deux formes parapatriques actuelles (*S. cooperi* et *borealis*).

Il semble bien évident que *Synaptomys* et *Lemmus* dérivent d'une même souche, mais *Lemmus* n'est connu qu'à la fin du Villafranchien moyen en Europe dans des sites d'environ 2 M.A. à *Mimomys ostramosensis* : Zamkova Dolna (Pologne), Osztramos 3 (Hongrie), Schernfeld et Neuleiningen (Rép. Féd. All.), Montoussé 5 (Pyrénées, France). On constate que les formes pléistocènes de ce groupe se rapportent toutes à *Lemmus* et non à *Myopus*, qui semble s'être différencié en Asie orientale (Japon), dans les taïgas. L'extension de ce dernier genre en Europe nord-occidentale semble dater du dernier interglaciaire. C'est à cette même époque que *Lemmus* colonise le nord de la zone néarctique.

Le genre *Dicrostonyx* apparaît un peu plus tardivement que *Lemmus* au sein des faunes éburoniennes à *Allophaiomys pliocaenicus* datées de 1,6 M.A. *Dicrostonyx* est représenté par deux lignées dans le Pléistocène. La plus anciennement connue est celle de *Dicrostonyx torquatus* qui subsiste encore mais dont l'évolution morphologique a pu être mise en évidence par A.K. Agadjanian. La lignée de *D. simplicior* semble ancestrale de l'actuel *D. groenlandicus* qui a conservé la morphologie primitive. *D. hudsonicus* serait un cladogène de *D. groenlandicus* isolé au cours du Wisconsin et du post-glaciaire.

Un Lemming primitif, décrit sous le nom de *Predicrostonyx*, a été découvert dans le Ménapien de Bourgogne (*P. antiquitatis*) et dans le complexe cromérien de l'Alaska (*P. hopkinsi*) sans que l'on puisse pour l'instant le rattacher aux autres lignées dont il a été le contemporain.

BIBLIOGRAPHIE

- AGADJANIAN A., 1976. — Die entwicklung der Lemminge der centralen und östlichen Paläarktjs in Pleistozän. *Mitt. Bayer Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 16, p. 53-64.
- AGADJANIAN A. et KOWALSKI K., 1978. — *Prosomys insuliferus* (Kowalski, 1958) (Rodentia, Mammalia) from the Pliocene of Poland and of the European part of the USSR. *Acta. Zool. Cracoviensia*, 23/3, p. 29-54.
- CHALINE J., 1972. — Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie). *Cahiers de Paléontologie CNRS*, p. 1-410, 18 pl.
- CHALINE J., 1974. — Esquisse de l'évolution morphologique, biométrique et chromosomique du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pléistocène de l'hémisphère Nord. *B.S.G.F.*, 7/16, 4, p. 440-450.
- CHALINE J., 1975. — Evolution et rapports phylétiques des Campagnols (Arvicolidae, Rodentia) apparentés à *Dolomys* et *Pliomys* dans l'hémisphère Nord. *C.R. Acad. Sc. D*, 281, p. 33-36.
- CHALINE J., CLOT A. et al., 1976. — Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées, un nouveau remplissage de fissure à faune de Vertébrés du Pléistocène inférieur. *Géobios*, 9/4, p. 511-514.
- DEBIATKIN E. et ZAJIGIN, 1974. — Nouvelles formes de Mammifères de l'Eopléistocène de Mongolie septentrionale. *Ac. Sc. Inst. Paleontologie Moscou*, p. 357-364.
- GROMOV V.O., 1977. — Microtinae. Faune d'URSS Mammifères. *Ac. Sc. URSS, Inst. Zool. Leningrad*, 3/8, p. 1-339.
- GUTHRIE R.D. et MATTHEWS J.V. Jr., 1971. — The Cape Deceit Fauna - Early Pleistocene Mammalian Assemblage from the Alaskan Arctic. *Quat. Res., New-York and London*, 1, (4), p. 474-510.
- HELLER F., 1967. — Die Wühlmäuse (Arvicolidae Gray, 1821) der altpleistozänen Säugetierfauna von Schernfeld bei Eichstätt in Bayern. *Mit. Bayer Staats. Pal. Hist. Geol.*, 7, p. 201-203.
- HIBBARD C.W. et SKINNER M.F., 1972. — Early Peistocene Pre-glacial and Glacial rocks and faunas of North-central Nebraska. *Bull. Amer. Mus. Nat. hist.* Vol. 148, art. 1, p. 77-1.
- HINTON M.A.C., 1969. — Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and extinct. *Brit. Mus. Nat. Hist. London*, 1, p. 1-500.
- JANOSSY D., 1969. — Eomyidae (Rodentia, Mammalia) a bordvaszilasi ostramosi köfejtoó 3. Lelethelyneck Also-pleitocen faunajabol. *Magyarhoni Földtani Tarsulat, Budapest*, p. 5-32.
- JANOSSY D., VAN DER MEULEN A.J., 1975. — On *Mimomys* (Rodentia) from Osztramos 3, North Hungary, *Koninkl., Nederl. Akad. van Wetens. Amsterdam*, ser. B, 78, numéro 5, p. 381-391.
- KOWALSKI K., 1975. — Earliest appearance of Lemmings in the Quaternary of Poland. *1e Coll. int. Biost. Neogene et quat. Madrid*, p. 99-104.
- KOWALSKI K. et HASEGAWA Y., 1976. — Quaternary rodents from Japan. *Bull. of the Nat. Sc. Mus. Tokyo*, ser. C, vol. 2, p. 31-66.
- KOWALSKI K., 1977. — Fossil Lemmings (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and early Pleistocene of Poland. *Acta Zool. Cracoviensia*, 22/7, p. 297-317.
- KRETZOI M., 1969. — Skize einer Arvicoliden - Phylogenie Stand 1969. *Vertebrata hungarica*, 11/1-2, p. 155-193.
- MALEC F. et TOBIEN H., 1976. — Die Säugerreste-führenden Spaltenfüllungen des älteren Pleistozäns von Neuleningen bei Grünstadt (Pfalz). *Mainzer Geowiss. Mitt.* ; 5, p. 129-134.
- MARTIN L.D., 1975. — Microtine Rodents from the Ogallala Pliocene of Nebraska and the early evolution of the Microtinae in North America. *Papers on Paleontology* numéro 12, p. 101-110.
- MARTIN R.A., 1973. — The Java local Fauna Pleistocene of South Dakota : A Preliminary Report. *Bull. New Jersey Acad. Sc.*, vol. 18, numéro 2, p. 48-56.
- MARTIN R.A., 1975. — *Allophaiomys* Kormos from the Pleistocene of North America. *Univ. Michigan Papers on Paleontology*, numéro 12, p. 97-100.
- MEULEN A.J. VAN DER et ZAGWIJN W.H., 1974. — *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus* from the lower Pleistocene near Brielle, the Netherlands. *Scripta Geologica*, numéro 21, p. 1-12.
- REPENNING C.A., 1967. — Palearctic-Nearctic Mammalian Dispersal in the Late Cenozoic. in the Bering Land Bridge. *Stanford Univ. Press.*, p. 288-311.
- SCHULTZ C., MARTIN L., TANNER L. et CORNER R., 1978. — Provincial land Mammal ages for the north American quaternary. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, vol. 5, p. 59-64.