



HAL
open science

Habitat arctique et changement global : diversité des populations actuelles et fossiles de lemmings

Louis Arbez

► **To cite this version:**

Louis Arbez. Habitat arctique et changement global : diversité des populations actuelles et fossiles de lemmings. Biodiversité et Ecologie. Université Paris sciences et lettres, 2023. Français. NNT : 2023UPSLP024 . tel-04550692

HAL Id: tel-04550692

<https://theses.hal.science/tel-04550692v1>

Submitted on 18 Apr 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Habitats arctiques et changement global :
Diversité des lemmings actuels et fossiles**

Soutenue par
Louis ARBEZ
Le 23 Juin 2023

École doctorale n° 472
École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études

Spécialité
**Biodiversité et écosystèmes
fossiles et actuels**

Composition du jury :

Benjamin POHL Professeur, CNRS, laboratoire Biogéosciences	<i>Président</i>
Gloria CUENCA-BESCÓS Professeur, Université de Saragosse	<i>Rapporteur</i>
Allowen EVIN Directrice de recherche, CNRS, ISEM	<i>Rapporteur</i>
Aude LALIS Maître de Conférence, MNHN	<i>Examineur</i>
Emmanuel DISCAMPS Chargé de recherche, CNRS, laboratoire TRACES	<i>Examineur</i>
Aurélien ROYER Chargé de recherche, CNRS, laboratoire Biogéosciences	<i>Directeur de thèse</i>
Sophie MONTUIRE Directrice d'études, EPHE, Laboratoire Biogéosciences	<i>Directeur de thèse</i>



Table des matières

Remerciements.....	Erreur ! Signet non défini.
Table des matières.....	Erreur ! Signet non défini.
Introduction	Erreur ! Signet non défini.
Chapitre 1. Biodiversité et changements environnementaux, la notion d'échelle....	Erreur ! Signet non défini.
1.1 Nature des changements climatiques.....	Erreur ! Signet non défini.
1.1.1 Des grands changements cycliques.....	Erreur ! Signet non défini.
1.1.2 Des évènements rapides.....	Erreur ! Signet non défini.
1.1.3 Changement global, impact local	Erreur ! Signet non défini.
1.2 Biodiversité et environnement, niveaux d'organisation et échelles ..	Erreur ! Signet non défini.
1.2.1 Cadre spatio-temporel et changements de faune.....	Erreur ! Signet non défini.
1.2.2 Niveau d'organisation et biodiversité	Erreur ! Signet non défini.
1.2.3 Faune différente, échelle différente	Erreur ! Signet non défini.
1.2.4 Communautés non analogues et actualisme.....	Erreur ! Signet non défini.
1.3 Environnements arctiques	Erreur ! Signet non défini.
1.3.1 Définitions de l'arctique	Erreur ! Signet non défini.
1.3.2 Une ou des zones arctiques ?.....	Erreur ! Signet non défini.
1.3.3 Faunes arctiques	Erreur ! Signet non défini.
1.3.4 Espaces glaciaires et environnements arctiques au Pléistocène..	Erreur ! Signet non défini.
1.3.5 Le lemming, petit pilier des écosystèmes arctiques	Erreur ! Signet non défini.
1.4 Morphométrie et étude du registre fossile.....	Erreur ! Signet non défini.
1.4.1 Intérêt de la morphométrie géométrique et des structures étudiées ..	Erreur ! Signet non défini.
1.4.2 À quoi est due la variation morphologique ? L'exemple des rongeurs...	Erreur ! Signet non défini.
1.5 Synthèse	Erreur ! Signet non défini.
Chapitre 2. Populations actuelles : <i>Dicrostonyx</i> nord-américains.....	Erreur ! Signet non défini.
2.1 Introduction.....	Erreur ! Signet non défini.
2.2 Diversité du genre <i>Dicrostonyx</i> dans l'arctique Nord-Américain..	Erreur ! Signet non défini.
2.2.1 Contexte géographique	Erreur ! Signet non défini.
2.2.2 Origine et diversité taxonomique des lemmings à collier nord-américains.....	Erreur ! Signet non défini.
2.3 Objectifs	Erreur ! Signet non défini.
2.4 Matériel et méthode.....	Erreur ! Signet non défini.

2.4.1 Echantillonnage et spécimens	Erreur ! Signet non défini.
2.4.2 Jeux de données	Erreur ! Signet non défini.
2.4.3 Acquisition de données	Erreur ! Signet non défini.
2.4.3 Identification des outliers	Erreur ! Signet non défini.
2.4.4 Traitement de données	Erreur ! Signet non défini.
2.5 Résultats.....	Erreur ! Signet non défini.
2.5.1 À l'échelle du genre	Erreur ! Signet non défini.
2.5.2 A l'échelle intraspécifique	Erreur ! Signet non défini.
2.6 Synthèse générale	Erreur ! Signet non défini.
2.7 Discussion.....	Erreur ! Signet non défini.
2.7.1 Facteurs de variation et de différenciation morphologique...	Erreur ! Signet non défini.
2.7.2 Différences inter - intraspécifiques	Erreur ! Signet non défini.
2.7.3 Histoire du genre <i>Dicrostonyx</i> en Amérique du Nord	Erreur ! Signet non défini.
2.8 Conclusion générale	Erreur ! Signet non défini.
2.9 Lemming dystopia : et si... c'était du fossile ?	Erreur ! Signet non défini.
2.10 Genre <i>Dicrostonyx</i> et changement global.....	Erreur ! Signet non défini.
Another mention of Meadow Vole (<i>Microtus pennsylvanicus</i>) found in pellets of Snowy Owl (<i>Bubo scandiacus</i>) in northern Ungava Peninsula, Canada	110
Chapitre 3 : Diversité des lemmings dans le registre fossile européen : identification des restes de <i>Lemmus</i> et <i>Myopus</i>	
3.1 Résumé des articles	Erreur ! Signet non défini.
3.1.1 Contexte	Erreur ! Signet non défini.
3.1.2 Matériel	Erreur ! Signet non défini.
3.1.3 Méthode	Erreur ! Signet non défini.
3.1.4 Résultats.....	Erreur ! Signet non défini.
3.1.5 Implications	Erreur ! Signet non défini.
3.2 The missing <i>Myopus</i>: plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics	Erreur ! Signet non défini.
3.3. The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe	148
3.4 Complément à la discussion	Erreur ! Signet non défini.
Chapitre 4 : Diversité taxonomique des premiers Lemmings, étude morphométrique des restes de <i>Lemmini</i> du Pléistocène inférieur et moyen.....	
4.1 Résumé de l'article	Erreur ! Signet non défini.
4.1.1 Contexte.....	Erreur ! Signet non défini.
4.1.2 Matériel et Méthode	Erreur ! Signet non défini.
4.1.3 Résultats.....	Erreur ! Signet non défini.
4.1.4 Discussion	Erreur ! Signet non défini.

4.2. Land of confusion: re-investigation of Early Pleistocene lemmings from Europe	Erreur ! Signet non défini.
Land of confusion: re-investigation of Early Pleistocene lemmings from Europe	Erreur ! Signet non défini.
4.3 Compléments de discussion	Erreur ! Signet non défini.
4.3.1 Identification spécifique et paradigmes scientifiques	Erreur ! Signet non défini.
4.3.2 Utilisation de modèle discriminant pour les périodes anciennes	Erreur ! Signet non défini.
Conclusion	Erreur ! Signet non défini.
Synthèse et bilan	Erreur ! Signet non défini.
Perspectives	Erreur ! Signet non défini.
Annexe 1 : Fiches espèces	Erreur ! Signet non défini.18
Annexe 2 : Morphometric toolkit	Erreur ! Signet non défini.58
Bibliographie	Erreur ! Signet non défini.80

Remerciements

Pour commencer ce manuscrit, je tiens à remercier **un inconnu**, sans qui je ne serais probablement pas dans cette position aujourd'hui : il s'agit de **ce doctorant en cancérologie** qui s'est désisté, me faisant passer de premier sur liste d'attente à doctorant à part entière. J'espère sincèrement qu'il a réussi à réaliser son doctorat dans les meilleures conditions, et je lui adresse tous mes vœux de bonheur et de réussite.

C'est avec beaucoup de reconnaissance, de gratitude et d'amitié et que je tiens à remercier le tandem que forment mes deux directeurs de thèse, **Sophie Montuire** et **Aurélien Royer**. Vous m'avez tous les deux fait confiance pour mener à bien ce travail, vous m'avez soutenu, rassuré, encouragé, ce qui nous a permis de rebondir ensemble à chaque problème que nous avons rencontré pour les transformer en opportunité. C'est vraiment un tandem au top.

Individuellement maintenant, merci à **Sophie** pour toutes nos discussions, pour les missions éclairs en Allemagne et leurs péripéties (découverte de l'autobahn, Munich, ses bières et ses fuites de gaz), pour avoir su s'adapter à mon tempérament bordélique et pour m'avoir soutenu tout ce temps. À **Aurélien**, merci pour tout, en premier lieu de m'avoir accepté en chantier alors même que j'ai eu l'outrecuidance de ne pas t'envoyer de CV, merci pour les discussions rongeur, One Piece, cinéma, science, merci pour m'avoir fait confiance pour fouiller la couche noire au marteau burin (un vrai *must* sur le CV), et d'avoir maintenu ta confiance, alors même que j'ai jamais été fichu de faire une coupe droite sur ton site (en même temps c'est pas moi, c'est le carroyage).

Sur une note plus sérieuse, je tiens à remercier les membres de l'école doctorale de l'EPHE pour m'avoir accepté en doctorat, et la direction du laboratoire Biogéosciences pour m'avoir accueilli, particulièrement **Emmanuel Fara** et **Thomas Saucède**.

Je tiens également à remercier les membres de mon jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail : **Benjamin Pohl**, **Gloria Cuenca-Bescós**, **Allowen Evin**, **Emmanuel Discamps** et **Aude Lallis**, j'espère que vous apprécierez mon travail et que vous ne trouverez pas trop de fautes d'orthographe.

Ce travail n'aurait également pas pu avoir lieu sans matériel (c'est-à-dire sans lemmings morts), et je tiens ici à remercier l'ensemble des personnes m'ayant donné accès à leurs collections : merci à **Annelise Folie** (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique), **Christopher Stinson** (Beaty Museum, Vancouver), **Lars Erik Johannessen** (Natural History Museum, Oslo), **Maria Mostadius** (Lund University), **Hanneke Johanna Maria Meijer** (University Museum of Bergen), **Daniela Kalthoff** et **Tobias Malm** (Swedish Museum of Natural History, Stockholm), **Gertrud**

Rössner (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich), **Magnus Gelang** (Gothenburg Natural History Museum), Kamal Khidas (**Canadian Museum of Nature**), et particulièrement **Daniele Scherve** (University of London), **Ivan Horáček** et **Tereza Hadravova** (Charles University, Praha) pour leur collaboration dans l'écriture des articles.

Merci à l'ensemble du personnel du laboratoire Biogéosciences pour leur soutien et leur aide pendant tout ce travail, et particulièrement à toute l'équipe Biome. Je tiens à adresser des remerciements particuliers à **Émilie Steimetz**, **Lauriane Poloni**, **Rémi Wattier**, **Fabrice Mona**, **Hugues Leteneur**, **Julien Pergaud**, **Isabelle Santacroce**, **Paul Savary**, **Corinne Quintar**, **Nicolas Navarro** et **Sébastien Couette** pour avoir tous contribué à votre manière à cette thèse en fournissant le soutien logistique, matériel, scientifique et/ou moral nécessaire au bon déroulement de ce projet.

Des remerciements à part sont nécessaires pour d'autres membres du laboratoire, à commencer par **Claire Fabre** qui m'a aidé à organiser toutes mes missions dans l'efficacité et la bonne humeur. Merci également à **Jérôme Thomas** pour m'avoir partagé quatre de ses passions : la photo (merci pour mon protocole !), la paléontologie (merci pour les fossiles !), la bière (merci pour la Blimey au thé vert, une tuerie) et la rigolade (merci tout court !). Merci à **Florence Euvrad** pour m'avoir permis de travailler dans un bureau propre et pour nos discussions matinales. Et enfin, un gigantesque merci à **Rémi Laffont**, véritable Sensei statisticien, qui a sûrement par ses conseils avisés, son intransigeance méthodique et sa pédagogie tranquille, faire du petit scarabée que j'étais un padawann morphométricien efficace et (presque) accompli.

Toujours à Dijon, je tiens à remercier l'ensemble des doctorants (ou personnel de moins de 30 ans) que j'ai pu rencontrer durant toutes ces années.

Merci à **Christopher**, mon compagnon de thèse, pour toutes ces ~~pintes qu'on a bu jusqu'à très tard, parfois même le lundi soir histoire de bien lancer la semaine~~ discussions scientifiques et raisonnées, qui m'ont véritablement éclairées pour écrire ce travail. Merci également à **Robin** pour son sourire quotidien et ses bonnes blagues (parfois pas ouf, mais qui suis-je pour juger ?). Merci à **Alexandrine** pour sa bonne humeur communicative et sa joie de vivre, petit soleil de l'aile Nord ! Merci à **Pierre** pour sa simplicité naturelle, son éclectisme musical et son calme saint et enthousiaste. Merci à **Agathe** pour toutes les discussions, pour son soutien, et pour avoir essayé avec moi de convaincre des fachos que le racisme, c'est mal. Merci à **Gaëtan** pour m'avoir fait redécouvrir MTGA et pour m'avoir fait rire pendant toute la thèse. Merci à **Marlisa** pour le Terrier, meilleur QG du monde. Merci à **Xu** pour ses repas si copieux et bons, et m'avoir fait découvrir le concept du ratio 8 viandes pour 1 légume, garantie d'une alimentation équilibrée. Merci à **Esteban** pour sa gentillesse et sa bienveillance. Merci à **Mégane** pour sa force tranquille et sa motivation

militante. Merci à **Sarah** pour la splendide vidéo ski, une petite pépite ! Merci à **Charlène** pour m'avoir fait découvrir des soins capillaires efficaces, et surtout la Gelato, qui restera à jamais dans mon cœur. Merci à tous les autres, **Julien, Justine, Nicolas, Clément, Ivan, Maiwenn, Giovanni, Mathilde, Tessie, Yann, Luc, Ophélie, Alice, Batistin, Myriam, Sarah** pour la bonne ambiance et la rigolade. Et désolé pour ceux que j'ai oublié, mais je vous dis merci aussi !

Et avant de sortir du laboratoire, un gigantesque merci à mes trois co-bureau. Immense merci à **Morgane Dubied**, sans qui je n'aurais sûrement pas pût bien préparer le concours, et pour m'avoir accueilli à Dijon à mes débuts. Colossal merci à **Pauline Coentin**, qui a réussi à rester calme lorsque je passais mes musiques étranges, sources de déconcentration (mais avoue que maintenant tu kiffes le biniou, la techno indé russe ou les chants chamaniques mongols). Et enfin, titanesque merci à **Camille Lutet-Toti** pour me faire rire au quotidien, et pour avoir réussi à me supporter en fin de thèse, alors même que je n'étais pas le plus avenant.

Sortons du laboratoire, un immense merci à toute l'équipe de fouille de la Balutie pour la bonne ambiance, les rigolades et les discussions. Je tiens à remercier tout particulièrement **Tanit** et **Emeline**, la team tisane alternative, et surtout **Eugénie** et **Christelle**, avec qui je suis heureux de former le splendide trio des débiles, ce qui me permet de garder la pêche au quotidien. Merci pour les coiffures, les trahisons au Galerapagos (non j'ai toujours pas digéré Christelle, un jour ça se paiera...), les rigolades, les blagues si nulles qu'elles en deviennent géniales, et les discussions scientifiques quand même (je crois qu'on en a eu, non ?). Et merci au **crochu de E**, je suis désolé que tu aies souffert dans cette épreuve, mais ça m'a fait beaucoup rigoler quand même... (le malheur des uns, le bonheur des autres ?).

Merci également à toute l'équipe de Master, **Lancelot, Iale, Juliette, Rémi, Margot, Lauriane, Mélanie**, pour le soutien et la gentillesse. Un merci particulier pour **Isis Mesfin** qui a toujours été une source d'inspiration scientifique, et qui a toujours crut que je pouvais y arriver, t'avais raison !! (et bravo pour ta qualif aussi !)

Merci à toute la team rennaise de Licence pour tout : particulièrement à **Sammy** (on l'a fait mec !), **Cécile** et **Apoline**. Merci à l'équipe de Murol, pour avoir réussi à y survivre ensemble afin de former une grande famille dysfonctionnelle comme on les aime : **maman Marine, grande sœur alcoolique Constance, jumeau amour Hugo** et **petit frère diabolique Quentin**.

Merci aux anciens, toujours là pour faire des bêtises, jouer, rigoler ou boire une petite bière en discutant parfois de tout, souvent de rien (difficile de suivre une conversation quand on fait tout le temps des blagues hein ?), mais pour le plus grand bonheur de tous. Merci **Thibaut** pour mon canapé en garde alternée, merci **Titouan** pour ta bonhomie, merci **Come** pour tes aventures,

merci **Marie** pour ton calme fou (en alternance), merci **Félix** pour ton calme tout court, merci **Erell** pour me faire sortir de la science, merci **Elisa** pour ton dynamisme joyeux, merci **Tristan** pour tooooooutes les clopes. Petite place à part pour l'équipe « entre thésards ya pas dlépard » : **Ronan** et **Mathis**, qui m'ont aidé à rire, à découvrir de la pure musique et à survivre au doctorat via des discussions sympathiques, plaintives, nécessaires et cathartiques.

Enfin la famille, merci à toute la **IAM family**, vous êtes beaucoup trop nombreux pour vous nommer tous (23 ? 24 ?), mais merci pour votre soutien à tous.

Merci à mon **père**, ma **mère**, mon **frère** et mes **sœurs** (et leurs **conjoint**s bien sûr), pour le soutien et tout le reste (et merci à mes **neveux** et **nièces** aussi, mais je doute qu'ils aient réellement fait un accompagnement conscient par manque évident de maturité).

Mamie merci pour tout, l'hébergement en début de thèse, le manger, les discussions rigolotes et les conseils de lecture, tu es sûrement la personne ayant le plus directement contribué à cette thèse dans la famille (mais faut pas le dire, ils vont être jaloux).

Merci sincèrement à mon grand-père, **Rémy Arenou**, qui aurait énormément apprécié ce travail, et qui m'a fait comprendre que si l'exigence et la volonté de s'améliorer sont des vertus importantes, elles ne sont rien sans ouverture d'esprit, sans remise en question, sans curiosité et sans humilité.

Et enfin, un immense merci à **Lilla**, pour m'avoir supporté (voir subi) pendant toutes ces années de thèse, le tout sans arrêter de s'aimer au quotidien, et ça, c'est bien.

Table des matières

Remerciements	4
Table des matières	10
Introduction	16
Chapitre 1. Biodiversité et changements environnementaux, la notion d'échelle	22
1.1 Nature des changements climatiques	22
1.1.1 Des grands changements cycliques	22
1.1.2 Des évènements rapides.....	23
1.1.3 Changement global, impact local	26
1.2 Biodiversité et environnement, niveaux d'organisation et échelles	28
1.2.1 Cadre spatio-temporel et changements de faune	28
1.2.2 Niveau d'organisation et biodiversité	29
1.2.3 Faune différente, échelle différente	31
1.2.4 Communautés non analogues et actualisme.....	33
1.3 Environnements arctiques	38
1.3.1 Définitions de l'arctique	38
1.3.2 Une ou des zones arctiques ?	39
1.3.3 Faunes arctiques	43
1.3.4 Espaces glaciaires et environnements arctiques au Pléistocène.....	44
1.3.5 Le lemming, petit pilier des écosystèmes arctiques	48
1.4 Morphométrie et étude du registre fossile.....	49
1.4.1 Intérêt de la morphométrie géométrique et des structures étudiées	49
1.4.2 À quoi est due la variation morphologique ? L'exemple des rongeurs.....	50
1.5 Synthèse	54
Chapitre 2. Populations actuelles : <i>Dicrostonyx</i> nord-américains	58
2.1 Introduction.....	58
2.2.1 Contexte géographique	59
2.2.2 Origine et diversité taxonomique des lemmings à collier nord-américains.....	60
2.3 Objectifs	65
2.4 Matériel et méthode.....	66
2.4.1 Echantillonnage et spécimens	66
2.4.2 Jeux de données	66
2.4.3 Acquisition de données	67

2.4.3 Identification des outliers	67
2.4.4 Traitement de données	69
2.5 Résultats.....	74
2.5.1 À l'échelle du genre	74
2.5.2 A l'échelle intraspécifique	84
2.6 Synthèse générale	89
2.7 Discussion.....	90
2.7.1 Facteurs de variation et de différenciation morphologique.....	90
2.7.2 Différences inter - intraspécifiques	93
2.7.3 Histoire du genre <i>Dicrostonyx</i> en Amérique du Nord	95
2.8 Conclusion générale	102
2.9 Lemming dystopia : et si... c'était du fossile ?	104
2.10 Genre <i>Dicrostonyx</i> et changement global.....	108
Another mention of Meadow Vole (<i>Microtus pennsylvanicus</i>) found in pellets of Snowy Owl (<i>Bubo scandiacus</i>) in northern Ungava Peninsula, Canada	110

Chapitre 3 : Diversité des lemmings dans le registre fossile européen : identification des restes de *Lemmus* et *Myopus* 122

3.1 Résumé des articles	122
3.1.1 Contexte	122
3.1.2 Matériel	123
3.1.3 Méthode	125
3.1.4 Résultats.....	126
3.1.5 Implications	127
3.2 The missing <i>Myopus</i> : plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics	130
3.3. The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe..	148
3.4 Complément à la discussion	164

Chapitre 4 : Diversité taxonomique des premiers Lemmings, étude morphométrique des restes de *Lemmini* du Pléistocène inférieur et moyen..... 168

4.1 Résumé de l'article	168
4.1.1 Contexte.....	168
4.1.2 Matériel et Méthode	169
4.1.3 Résultats.....	170
4.1.4 Discussion	171

4.2. Land of confusion: re-investigation of Early Pleistocene lemmings from Europe.....	174
4.3 Compléments de discussion	206
4.3.1 Identification spécifique et paradigmes scientifiques	206
4.3.2 Utilisation de modèle discriminant pour les périodes anciennes.....	206
Conclusion.....	212
Synthèse et bilan	212
Perspectives	214
Annexe 1 : Fiches espèces	218
Annexe 2 : Morphometric toolkit	258
Bibliographie	280

Introduction

L'ère géologique actuelle, le Quaternaire, est reconnaissable par son instabilité climatique cyclique, avec l'alternance de phases glaciaires (durant de 40 000 à 100 000 ans) et de phases interglaciaires plus courtes (de 10 000 à 30 000 ans). Nous vivons dans une période interglaciaire, l'Holocène, qui a débuté il y a un peu plus de 10 000 ans, et qui sera inmanquablement suivie d'une autre période glaciaire, beaucoup plus longue. De fait, les conditions climatiques et environnementales que nous connaissons aujourd'hui sont loin d'être la norme du Quaternaire, davantage caractérisé par des phases froides, ce qui implique un certain nombre de changements comparativement à la période actuelle. Durant les phases glaciaires, une quantité importante d'eau est stockée aux pôles dans les inlandsis et d'immenses glaciers rendent inaccessible certaines zones du globe. Le niveau des océans est donc plus bas, permettant l'accès à certaines zones aujourd'hui immergées. Au niveau du détroit de Béring se situe un nouveau continent : la Béringie, reliant ainsi l'Eurasie à l'Amérique du Nord, et il en va de même au pour la Manche, qui devient une grande plaine connectant les îles anglo-saxonnes au continent. Au niveau environnemental, les périodes glaciaires voient un recul des forêts tempérées au profit de milieux ouverts, steppes, toundra et autres espaces glaciaires. Ces écosystèmes particuliers, cantonnés à l'heure actuelle aux Pôles, sont les biomes les plus répandus durant les périodes glaciaires. Ces changements environnementaux et climatiques ont eu des conséquences importantes sur les faunes pléistocènes, conduisant notamment au développement de communautés spécifiques, les faunes arctiques, dont le mode de vie et les adaptations permettent la survie dans les milieux les plus froids et arides.

Au sein des milieux glaciaires, un petit animal occupe une place particulière : le lemming. De par leur mode de vie et leurs adaptations extrêmes, les lemmings sont un groupe paraphylétique emblématique des environnements arctiques, desquels ils sont aujourd'hui indissociables. Ils sont présents sur l'ensemble de l'arctique, au Canada, en Scandinavie, en Russie et au Groenland. Mais durant les périodes glaciaires, ils ont pu étendre considérablement leur aire de répartition, allant jusqu'au sud de la France, en Croatie, ou encore dans le Wyoming, l'Illinois ou la Virginie. Les lemmings sont également un groupe ancien, apparu dès le début du Pléistocène et des périodes glaciaires, et constituent les plus vieux représentants de la famille des arvicolinés. La diversité actuelle de ce groupe est le résultat d'une histoire complexe et multiple, intimement liée à celle des espaces arctiques. Pour ces raisons, les lemmings sont l'un des groupes les plus appropriés pour l'étude des environnements glaciaires, qu'ils soient actuels ou passés.

Pendant ce doctorat, nous avons cherché à étudier différentes espèces de lemmings afin d'apporter des éléments pouvant contribuer à nos connaissances globales sur l'évolution des écosystèmes arctiques. En ayant cet objectif, ce travail cherche à adopter une vision globale et diachronique des espaces arctiques et de leur histoire en général, et l'évolution de leurs communautés de faunes. Pour cela, nous étudierons la diversité actuelle et fossile de populations avec pour objectif principal de comprendre les liens entre biodiversité et environnement dans différents contextes spatio-temporels. Cette vision diachronique n'est possible qu'en croisant nos connaissances sur les mondes actuels et fossiles. Afin de pouvoir réaliser une comparaison directe entre matériel passé et contemporain, nous avons choisi de travailler sur les structures les mieux préservées dans le registre fossile : les molaires, dont nous allons étudier la morphologie.

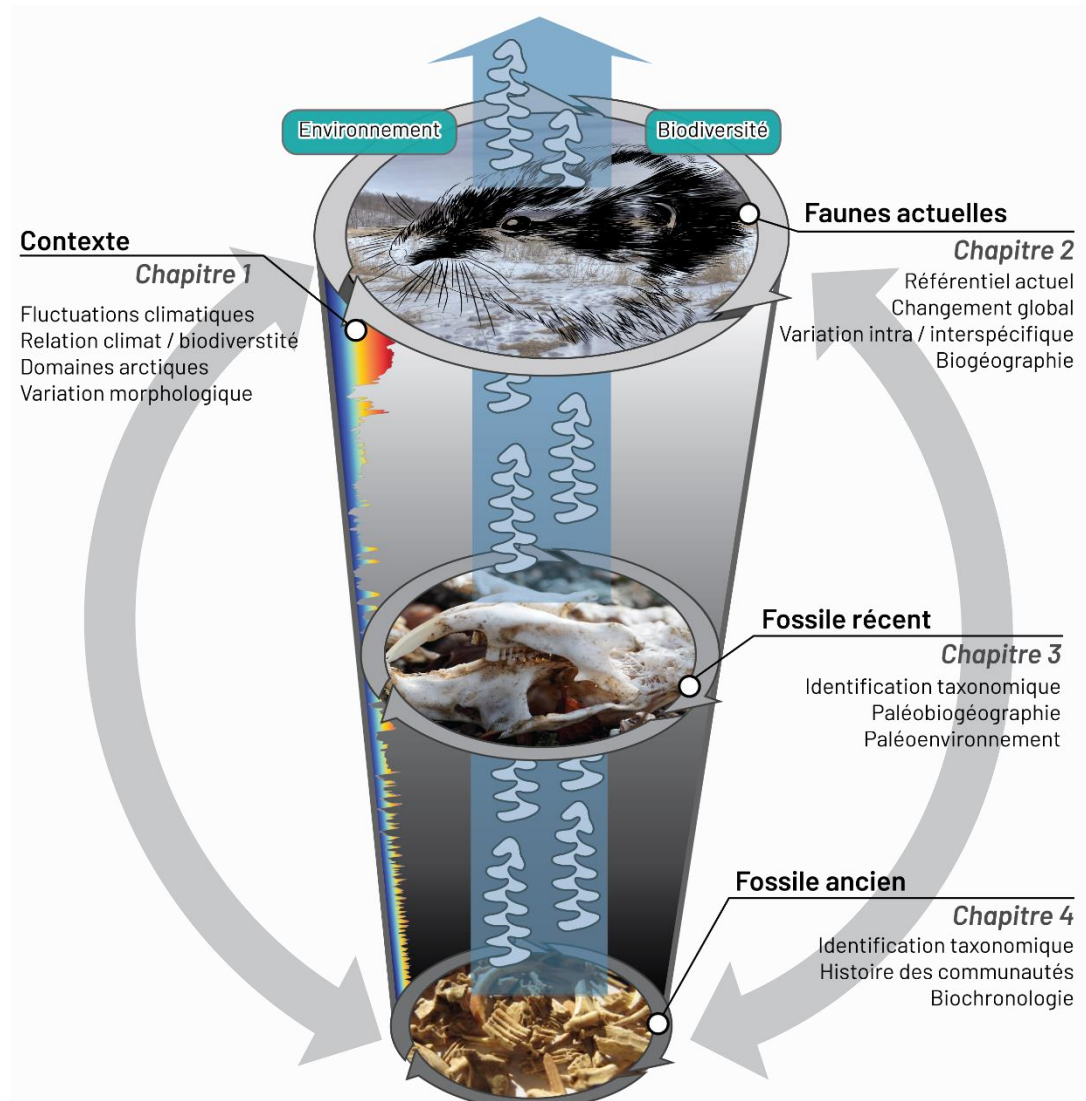


Figure 1.1 : Représentation schématique des différents axes de ce travail

Ce travail est divisé en plusieurs chapitres comprenant une présentation détaillée du contexte de notre étude, de ses enjeux et des concepts et méthodes utilisées (Chapitre 1). Suite à cela nous vous présenterons l'étude menée sur les populations actuelles de lemming à collier Nord-américain, qui permet entre autre de mettre en lien morphologie, biogéographie et histoire des populations (Chapitre 2). Les deux chapitres suivants se concentrent sur l'identification taxonomique des restes de vrai lemming trouvés sur plusieurs sites pléistocènes européens. Nous verrons donc comment les communautés de lemmings ont fluctué au fil des bouleversements climatiques du Pléistocène récent (Chapitre 3) et du début du Pléistocène (Chapitre 4) et mesurerons les implications taxonomiques, évolutives, biogéographiques et paléoenvironnementales de nos résultats. Enfin nous conclurons ce travail sur une synthèse générale des résultats et de leurs implications et applications futures.



CHAPITRE 1

Biodiversité et changements environnementaux, la notion d'échelle

Chapitre 1. Biodiversité et changements environnementaux, la notion d'échelle

1.1 Nature des changements climatiques

1.1.1 Des grands changements cycliques

L'histoire de la Terre est rythmée par des changements climatiques et environnementaux. Ceux-ci sont particulièrement variés dans leur nature, dans leurs causes et leurs conséquences. Les principales causes des changements globaux ont été identifiées par James Croll puis formalisées par Milutin Milanković. Leurs travaux ont mis en évidence des paramètres astronomiques causant un changement cyclique des rayonnements solaires captés par la surface terrestre, et donc de la chaleur disponible à l'échelle du globe. La reprise des travaux de Milanković a permis d'affiner notre compréhension de ces cycles, de leurs causes et de leur durée (Laskar *et al.*, 2004)(Fig. 1.1). Les trois paramètres principaux des cycles sont :

- L'excentricité terrestre (changement de la trajectoire de l'orbite terrestre) pour une cyclicité de 410 à 100 ka
- L'obliquité terrestre (inclinaison du plan de l'équateur par rapport à l'écliptique) pour une cyclicité de 41 ka
- La précession aux équinoxes (changement de la direction de l'axe de rotation de la planète) pour une cyclicité de 19 à 23 ka

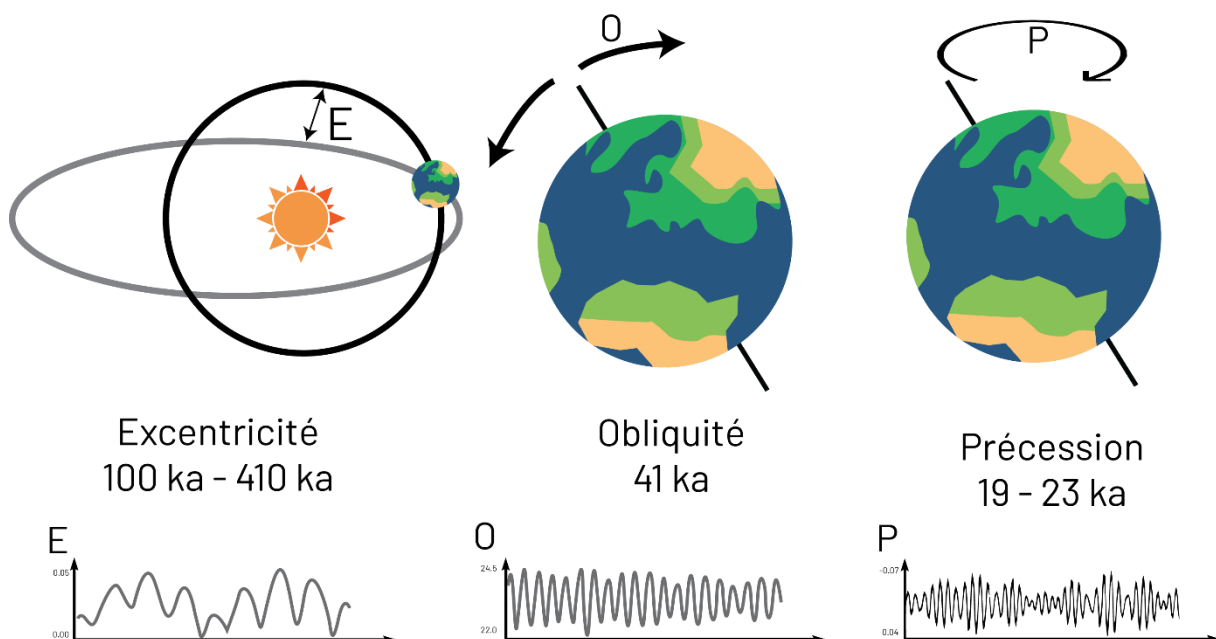


Figure 1.2 : Illustration et cyclicité des trois paramètres principaux des cycles de Milanković responsables des fluctuations climatiques terrestres. E = excentricité, O = obliquité, P = précession aux équinoxes.

Depuis deux millions d'années, ces trois paramètres entraînent une alternance de phases glaciaires et interglaciaires caractérisant l'ère géologique actuelle, le Quaternaire. Si cette cyclicité des changements climatiques laisse penser qu'ils ont un impact homogène et régulier sur la surface du globe, il en va tout autrement. L'impact de ces changements varie fortement dans le temps et l'espace, si bien qu'un phénomène global ne va pas être traduit comme tel au niveau local. À ces grands cycles climatiques aux conséquences variables s'ajoutent d'autres changements globaux, plus rapides, qui ne sont pas directement liés aux paramètres orbitaux définis par Milanković.

1.1.2 Des évènements rapides

Les cycles glaciaires et interglaciaires causés par les grands changements orbitaux sont caractérisés par d'importants soubresauts climatiques (Steffensen *et al.*, 2008) (Fig. 1.2). Ceux-ci sont dus à plusieurs facteurs, le plus important étant les courants océaniques, qui agissent comme régulateurs du climat à large échelle. Les variations de température de ces courants vont modifier la quantité d'énergie qu'ils transportent, ce qui va avoir des répercussions globales. Ces variations de températures sont entre autre liées à la quantité de glace présente aux pôles, car la fonte de celle-ci a pour effet de refroidir les courants océaniques par l'apport massif d'eau froide (Buizert *et al.*, 2015 ; Dokken *et al.*, 2013 ; Petersen *et al.*, 2013). On reconnaît principalement deux grands types d'évènements :

- Les évènements de Dansgaard - Oeschger (D-O) (Dansgaard *et al.*, 1993) sont des épisodes de réchauffement pendant une période glaciaire, principalement causés par l'apport progressif d'eau froide dans les courants océaniques (Fig. 1.3). Ces évènements ont une fréquence variant de 1 500 à 4 600 ans, et des durées variables allant de 500 à 2500 ans.

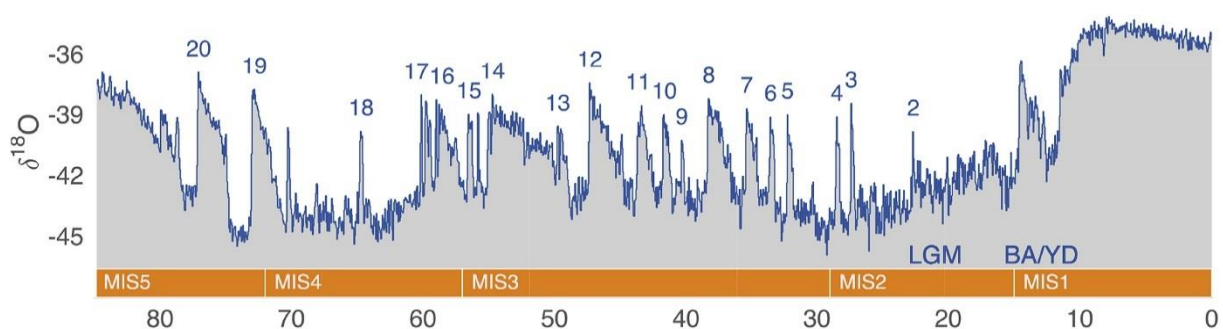


Figure 1.3 : Evènements de Dansgaard - Oeschger enregistré dans la composition isotopique de l'oxygène de la carotte du North Greenland Ice Sheet Project (North Greenland Ice Core Project members, 2004. Les stades isotopiques marins (MIS) sont indiqués en orange, les cycles de DO en chiffres bleus, le dernier maximum glaciaire (LGM) et les évènements de Bølling - Allerød (BA) et du Younger Dryas (YD) sont indiqués. L'âge est exprimé en milliers d'années avant le présent (ka BP). Modifiée d'après Li et Born, 2019.

- Les événements de Heinrich (HE) (Heinrich, 1988) sont caractérisés par une débâcle importante d'iceberg relâchant une large quantité d'eau froide dans les courants océaniques. À la différence des cycles de D-O, les HE sont plus rapides, mais ont tout de même des conséquences à l'échelle planétaire (e.g. Bartov *et al.*, 2003 ; Leuschner et Sirocko, 2000 ; Roberts *et al.*, 2014).

Le lien direct entre ces variations et la quantité de glace aux pôles fait que certains changements observés dans l'hémisphère Nord ne vont pas avoir le même impact dans l'hémisphère Sud, et inversement (Andersen *et al.*, 2004). L'étude des corrélations entre températures pléistocènes de l'Arctique et de l'Antarctique suggère qu'un évènement froid sur l'un des pôles se traduira par un évènement chaud sur le pôle opposé, mettant clairement en évidence le rôle de redistribution de température joué par les courants marins (Buizert *et al.*, 2015).

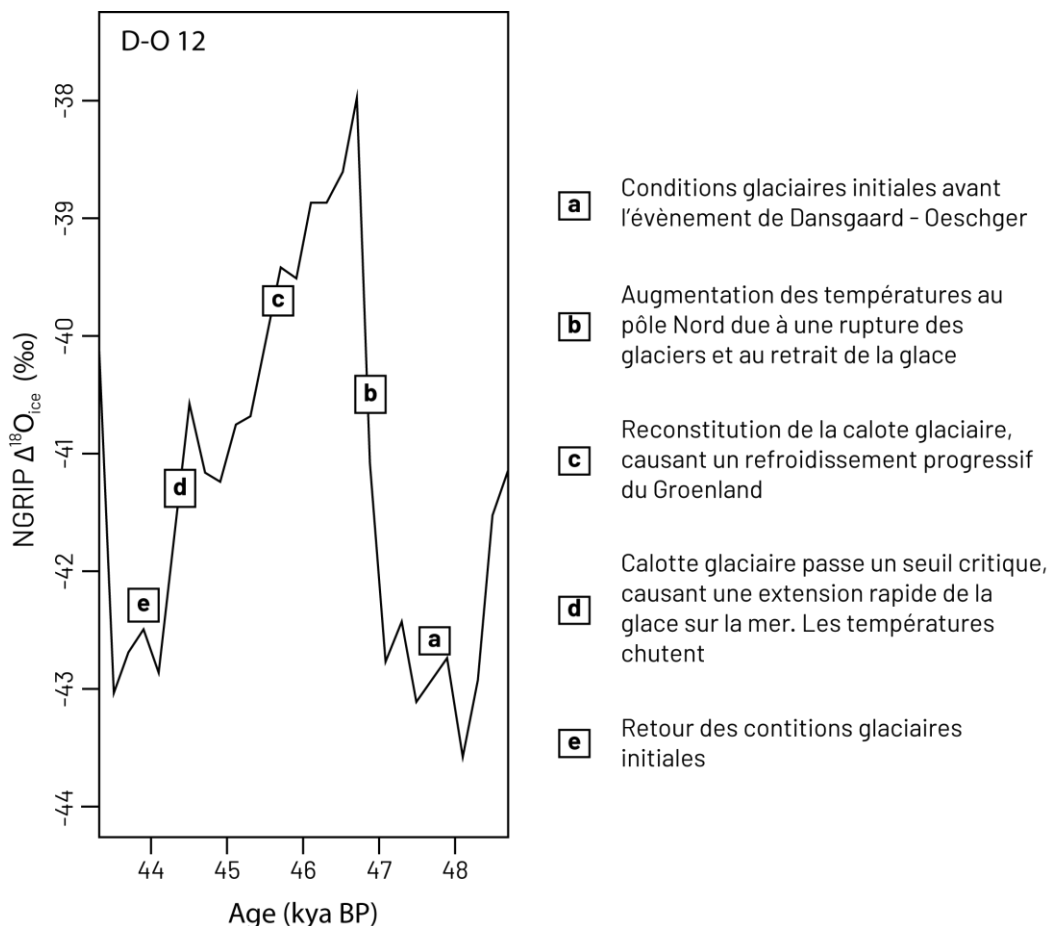


Figure 1.3 : Représentation schématique des mécanismes responsables des cycles de Dansgaard - Oeschger selon l'hypothèse de Petersen et collègues (2013). Chaque phase est présentée avec sa description sur l'exemple du DO 12 (43 - 49 ka). La courbe est reconstruite selon les données de Svensson et collègues (2008). Modifiée d'après Petersen *et al.* (2013).

Loin d'être anecdotiques, ces évènements abrupts sont récurrents pendant toute une période glaciaire (Fig. 1.2). L'étude de la variation des températures de surface de l'Atlantique Nord montre qu'ils sont d'une intensité variable en fonction de la phase de la période glaciaire à laquelle ils ont lieu. Les évènements les plus froids et abrupts ont lieu en fin d'Age glaciaire, lors de la transition glaciaire - interglaciaire (Barker *et al.*, 2019). Les fluctuations deviennent alors rapides et intenses, pouvant causer un changement important en quelques années (Steffensen *et al.*, 2008) comme c'est le cas pour les évènements de Bølling - Allerød (BA) et du Younger Dryas (YD) (Dansgaard *et al.*, 1989)(Fig. 1.2).

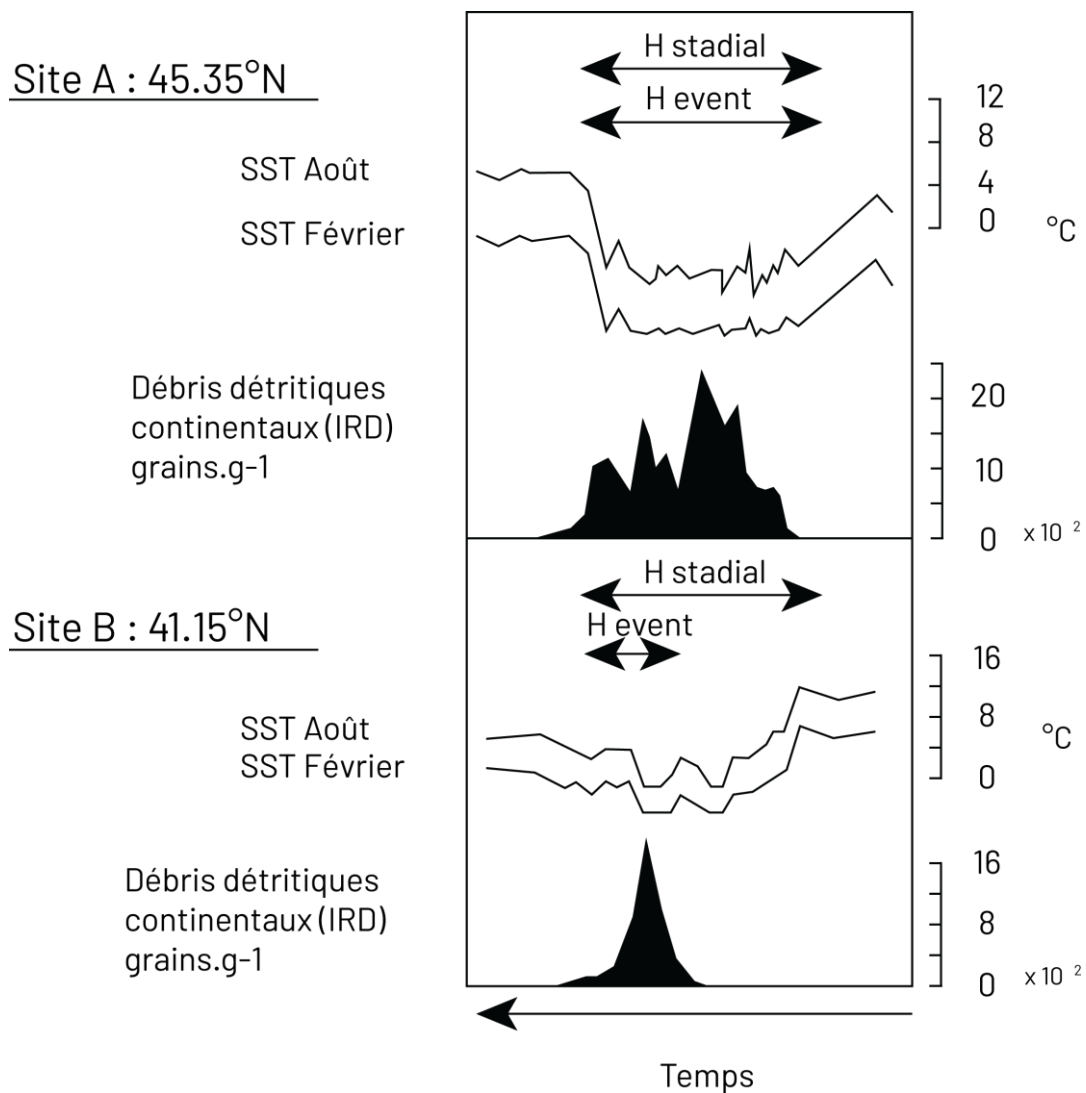


Figure 1.4 : Détail de la structure d'un événement de Heinrich enregistré dans deux sites marins (site A et site B) de latitudes différentes. Cette figure illustre les variations de la température de la surface (SST) et de dépôt de débris détritiques (IRD), marqueurs des évènements de Heinrich. Le décalage d'enregistrement latitudinal est clairement visible. Modifiée d'après Sánchez-Goñi et Harrison (2010).

1.1.3 Changement global, impact local

Les changements que nous avons décrits sont tous visibles à l'échelle planétaire, mais ont eu des impacts variés au niveau local. La figure 1.4 illustre la différence latitudinale dans la présence de débris détritiques continentaux qui servent de marqueur aux HE, qui sont plus remarquables au Nord de l'océan qu'au Sud. Certes ce n'est pas parce que les événements ne sont pas enregistrés qu'ils n'ont pas eu d'impact, mais cela montre une des premières difficultés dans l'identification de l'impact de ces événements abrupts : ils ont généralement laissé moins de traces directes en s'éloignant des milieux polaires marins. Les travaux de Harrison et Sanchez Goñi (2010) cherchant à mesurer l'impact de ces changements à l'échelle planétaire sur la végétation, l'humidité et les températures mettent en évidence l'importance des facteurs locaux dans les conséquences des HE. Ils démontrent que chaque événement à large échelle est unique avec une durée et une ampleur particulières. Les conséquences environnementales seront *de facto* différentes en fonction du stade et de l'interstade considéré. Ces conséquences sont d'autant plus difficiles à mesurer qu'elles résultent souvent d'une suite de changements en cascades qui vont avoir des effets variés, asynchrones, allant parfois à l'inverse de la tendance globale. L'importance et la complexité de ces changements en cascades sont visibles dans de nombreux cas.

Prenons pour exemple l'évolution des environnements du pourtour de la mer Caspienne durant la transition Pléistocène - Holocène. La température et le niveau de remplissage de cette mer intérieure sont directement liés à l'apport en eau de différents fleuves, la Volga, l'Amou-Daria et le Syr-Daria, eux même alimentés par la fonte de plusieurs glaciers. Le débit de la Volga est dépendant de la fonte de l'inlandsis Scandinave, et les fleuves Amou-Daria et Syr-Daria sont directement alimentés par les eaux de fonte des inlandsis himalayens et par les précipitations sur le plateau tibétain, elles-mêmes dépendantes de la mousson en Asie du sud Est (Leroy *et al.*, 2014 ; Tudryn *et al.*, 2022), ces dernières ayant été impactées par les événements D-0 et HE (Chen *et al.*, 2008 ; Leuschner et Sirocko, 2000). La transition Pléistocène - Holocène va entraîner une fonte des glaciers à vitesse variable, conduisant à une augmentation durable de l'apport en eau froide dans la Mer Caspienne (de 12.44 à 11.56 ka BP, puis de 10.55 à 4.11 ka BP), causant un refroidissement et une aridification du pourtour caspien et donc un maintien des paysages pléistocènes bien après la transition Pléistocène - Holocène à 11.7 ka BP. Le couvert forestier ne se développa au Sud du bassin caspien qu'à partir de 8.19 ka BP, soit bien après le développement des forêts européennes ou sibériennes (Leroy *et al.*, 2014). La complexité de ce système, reposant sur de nombreux paramètres, va causer un décalage temporel important entre un événement global et une situation locale. Un événement à l'échelle mondiale (e.g. événements de DO, H-E, transition Pléistocène - Holocène) va entraîner une suite de conséquences qui vont avoir

une influence locale bien plus tardive, parfois même à contrecourant de la tendance globale. Un tel décalage est courant dans le domaine continental, si bien qu'il peut être délicat de mesurer le rôle qu'a eu un changement global à l'échelle locale. La tâche est d'autant plus complexe lorsque l'on étudie une zone pour laquelle il n'existe pas beaucoup d'archives pollinique (e.g. tourbières, lacs) permettant une reconstitution du paysage à large échelle. Pour ces raisons, il est possible de se tourner vers d'autres archives, comme les faunes fossiles lorsqu'elles sont préservées et disponibles. Les vestiges de faunes fossiles peuvent permettre de mieux appréhender les impacts des changements globaux à l'échelle locale. Mais avant d'utiliser les faunes à cet effet, il est nécessaire de comprendre les différentes interactions ayant lieu entre biodiversité et climat.

1.2 Biodiversité et environnement, niveaux d'organisation et échelles

1.2.1 Cadre spatio-temporel et changements de faune

Les changements climatiques et environnementaux ont eu un effet sur l'ensemble du monde du vivant, si bien qu'il est possible de les retracer en utilisant le registre fossile. Dans cette optique, le monde du vivant est étudié dans un double objectif, à la fois chronologique et environnemental. Cette vision biochronologique est déjà présente au XIXe siècle, avec par exemple le concept d'«Age du Renne» développé par Édouard Lartet (1861) qui désigne à la fois une période chronologique (fin du Pléistocène Supérieur) et un environnement particulier (environnement glaciaire). Ce double usage des faunes et des flores est toujours d'actualité (e.g. Harrison et Sanchez Goñi, 2010 ; Stebich *et al.*, 2020), comme dans la définition des palynozones, dont certaines sont définies par la présence d'un taxon particulier. Par exemple le Younger-Dryas (YD), qui correspond à la dernière période froide du Pléistocène, a été nommé d'après une fleur, la Dryade à huit pétales (*Dryas octopetala*), dont la présence dans des latitudes basses démontre l'existence de conditions glaciaires à un moment précis, la toute fin du Pléistocène (Andersson, 1896). Etant une palynozone, le Younger Dryas n'est pas un phénomène climatique à l'échelle mondiale, mais la conséquence locale d'une série de changements que l'on peut observer à l'échelle globale (Dansgaard *et al.*, 1989 ; Björck, 2013). En effet, si la notion d'élément marqueur était déterminante dans la définition des premières divisions biochronologiques, à l'image de l'Age du renne ou du Dryas, les recherches actuelles tendent davantage à établir des subdivisions en se basant sur les changements de communautés biotiques (faunes et / ou flores) dans un cadre chronologique et géographique élargi.

C'est par exemple le cas des biozones chronologiques mammaliennes identifiées en Europe occidentale et centrale, définies initialement sur les associations de rongeurs (Mein, 1975) et élargies aux grands mammifères (Agustí *et al.*, 2001). En étudiant les associations de faunes présentes sur plusieurs sites fossiles du Miocène moyen au Pliocène récent, des associations spécifiques de grands et petits mammifères ont été identifiées correspondant chacune à une période particulière, appelée Mammalian Neogene Unit (MN). Dans ce cas précis, ces divisions sont avant tout chronologiques et n'ont pas pour objectif de caractériser des conditions climatiques et environnementales différentes, comme c'est souvent le cas pour des périodes aussi anciennes. Les périodes plus récentes permettent d'étudier les relations entre changement climatique global et structuration de la biodiversité. Par exemple, le travail réalisé par Royer *et collègues* (2016) cherche à caractériser les changements dans la structure des communautés de rongeurs du Sud-Ouest de la France en lien avec les fluctuations climatiques de la fin du Pléistocène supérieur (Fig. 1.5). Ce travail démontre que les événements climatiques

ont eu des impacts importants à différents niveaux biologiques. Les présences du campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) ou du campagnol des neiges (*Chionomys nivalis*) ont été modifiées par les événements de HE3 sans que cela ne change la structure de la communauté. Celle-ci a été modifiée en profondeur en réponse à plusieurs changements, à savoir l'événement de HE1 (~19 – 18 ka BP) et la transition Bølling – Allerød (~14.1 ka BP) qui ont permis la mise en place progressive des communautés actuelles tempérées. D'autres événements ayant pourtant une forte intensité et un impact mondial, comme le Younger Dryas, n'ont pas modifié drastiquement la structure de la communauté, mais ont eu un impact échelle plus réduite, avec par exemple la présence du Hamster dans le Lot (Royer *et al.*, 2018).

Ces résultats montrent que si les conditions climatiques et environnementales structurent la biosphère dans sa globalité, ces changements ne sont pas visibles à toutes les échelles du vivant. Il convient dès lors de savoir à quel niveau peut-on se placer pour mesurer l'impact d'un événement sur la biosphère.

1.2.2 Niveau d'organisation et biodiversité

Le monde vivant peut être vu comme un système scalaire et hiérarchique, structuré en plusieurs paliers imbriqués. Les travaux de Blondel (1985) et d'Escarguel et Legendre (2006) reconnaissent ainsi plusieurs niveaux d'organisation structurant la biosphère. En ordre croissant sur cette échelle nous retrouvons : le niveau individuel, populationnel, spécifique et enfin la communauté de faune (Fig. 1.6). Selon Blondel, chacun de ces niveaux correspond à un degré différent de réaction à un changement climatique ou environnemental. Un changement très localisé peut être déterminant pour un individu, mais aura un faible impact sur une population qui sera davantage touchée par un phénomène de plus grande amplitude, sans que celui-ci joue un grand rôle au niveau spécifique, et ainsi de suite jusqu'au sommet de l'échelle. Bien que les niveaux reconnus dans cette échelle désignent tous une réalité concrète, ils ne forment que l'une des segmentations possibles du *continuum* qu'est le système biologique.

Il est d'ailleurs possible de subdiviser l'échelle reconnue par Blondel, qui recouvre deux concepts distincts, eux-mêmes scalaires : l'échelle taxonomique d'une part et l'échelle spatio-temporelle d'autre part. L'échelle taxonomique reprend en partie les grandes catégories de la classification linnéenne (avec ses limites, voir Vianey-Liaud *et al.*, 2011), à savoir du plus petit au plus grand : individu, espèce, genre, tribu, famille, ordre. Les catégories individuelles, populationnelles et spécifiques de Blondel sont directement calquées sur la classification linnéenne, et l'échelle de la communauté n'est que le regroupement de plusieurs de ces catégories dans un cadre spatio-

temporel donné. Ce cadre spatio-temporel est généralement défini par des questionnements scientifiques. Car c'est là un avantage considérable : en considérant la biodiversité comme l'intrication de différents niveaux d'organisation, il est possible de savoir à quel niveau se placer afin de répondre au mieux à une problématique donnée, car chaque niveau répondra différemment à un changement, quelle qu'en soit la nature.

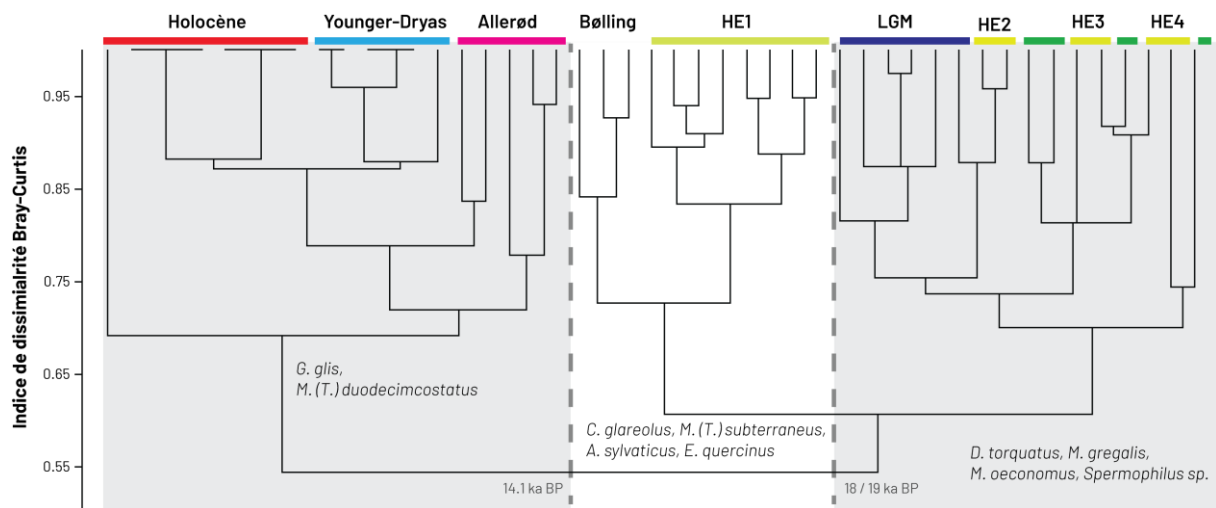


Figure 1.5 : Résultats de l'analyse de clustering montrant la structuration des communautés de rongeurs dans le Sud-Ouest de la France. L'analyse est basée sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis contraint par la période chronologique. Les périodes de rupture dans la structure des communautés sont montrées avec les lignes pointillées, les espèces principales présentes dans chaque cluster sont indiquées. Modifiée d'après Royer et al., 2016.

Les niveaux d'organisation sont par essence subjectifs parce que définis arbitrairement par l'observateur. Cette vision scalaire est toutefois capitale, car elle permet de rendre compte de la biodiversité comme étant un système intégré et intrinsèquement multidimensionnel (Escarguel et al., 2011). La division du monde vivant en différents niveaux d'organisation permet également de faciliter la comparaison entre niveaux équivalents provenant de différents contextes, qu'ils soient géographiques, temporels ou biologiques. Dès lors, il ne s'agit pas de trouver la bonne échelle permettant de comprendre l'impact d'un changement global au niveau local, mais de combiner différents niveaux afin de pouvoir reconstituer au mieux des conditions locales.

1.2.3 Faune différente, échelle différente

En plus de ces notions d'échelles biologiques, spatiales et temporelles, il faut prendre en compte un autre facteur : la nature de la faune considérée et la façon dont elle va répondre à un changement environnemental. Pour les mammifères, il est d'usage de distinguer deux grandes catégories de faunes qui vont avoir une réponse différente aux changements environnementaux. Les grands mammifères d'une part, qui sont caractérisés par une plasticité écologique importante et des comportements migrateurs (e.g. Heikinheimo et al., 2007), et les petits mammifères d'autre part, au cycle de vie court et occupant un espace plus restreint, et donc plus impactés par des changements à l'échelle locale (e.g. Chaline, 1974). De par leurs différences, ces deux grandes catégories de faunes peuvent être étudiées de manière complémentaire afin de mesurer l'impact local d'un événement climatique global. La distinction entre grands et petits mammifères est arbitraire et dépend largement du critère utilisé (taille, poids, mode de vie) de la discipline (paléontologie, écologie, archéologie), voir des auteurs eux-mêmes (e.g. Laroulandie et al., 2011; Heusner, 1991). Dans ce travail, nous considérons que l'appellation « petits mammifères » représentent les espèces ayant un poids inférieur à celui d'une marmotte (Chaline et al., 1974). Dans l'hémisphère Nord, cette appellation regroupe donc l'ordre des Eulipotyphles (insectivores) et la plupart des espèces de rongeurs à quelques exceptions près (e.g. castor, porc-épic).

L'étude conjointe des communautés de grands et petits mammifères du Pléistocène supérieur provenant de deux régions voisines, la Charente et le Périgord, permet de mettre en évidence plusieurs éléments montrant les différences de réponses obtenues en fonction de l'échelle et du type de faune analysée (Discamps et Royer, 2017). En Charente, les communautés de grande et de petite faunes changent de façon similaire avec une présence initiale d'espèces de milieux ouverts (Bovinae, *Equus caballus*, *Lasiopodomys anglicus* (anciennement *Microtus gregalis*)). Les événements de HE6 (≈ 60ka) causent un refroidissement important durant lequel on observe une présence majoritaire d'espèces au cachet arctique (*Rangifer tarandus*, *Dicrostonyx torquatus*). Le réchauffement qui suit permet un retour à une communauté de grande faune de milieux ouverts steppique au niveau régional, et un maintien des communautés de rongeurs de milieux ouverts froids (*L. anglicus*, *D. torquatus*). À la même période, dans le Périgord, la grande faune suit cette même évolution, avec la présence d'espèces steppiques et forestières avant le HE6, puis une présence importante du renne (*Rangifer tarandus*), et un retour à la communauté initiale à la suite de l'évènement. La petite faune réagit différemment, car la communauté n'est pas modifiée par les événements de HE6 au niveau régional. Au contraire on observe un maintien d'une communauté relativement stable tout au long du MIS4, y compris durant le HE6 (*Microtus arvalis*,

Arvicola, *Chyonomis nivalis*). La réponse de la grande faune à un évènement climatique particulier est homogène et synchrone à l'échelle macro-régionale là où la réponse de la petite faune est plus représentative des conditions locales, indépendamment des changements globaux. Il y a donc un décalage géographique dans la réponse des communautés à un changement global, qui ne serait pas constaté sans comparaison directe entre deux régions différentes et deux types de faunes distinctes. Ces résultats illustrent bien la complexité de la réponse des communautés à un changement continental, montrant une fois de plus que des réponses locales multiples existent en réaction à un évènement de large échelle. Il ne faut également pas minimiser l'importance de l'histoire biogéographique, qui peut parfois expliquer à elle seule la présence ou le maintien d'une espèce ou d'une communauté dans un espace donné, particulièrement pour la végétation (e.g. Ramezani et al., 2008 ; Djamali et al., 2011).

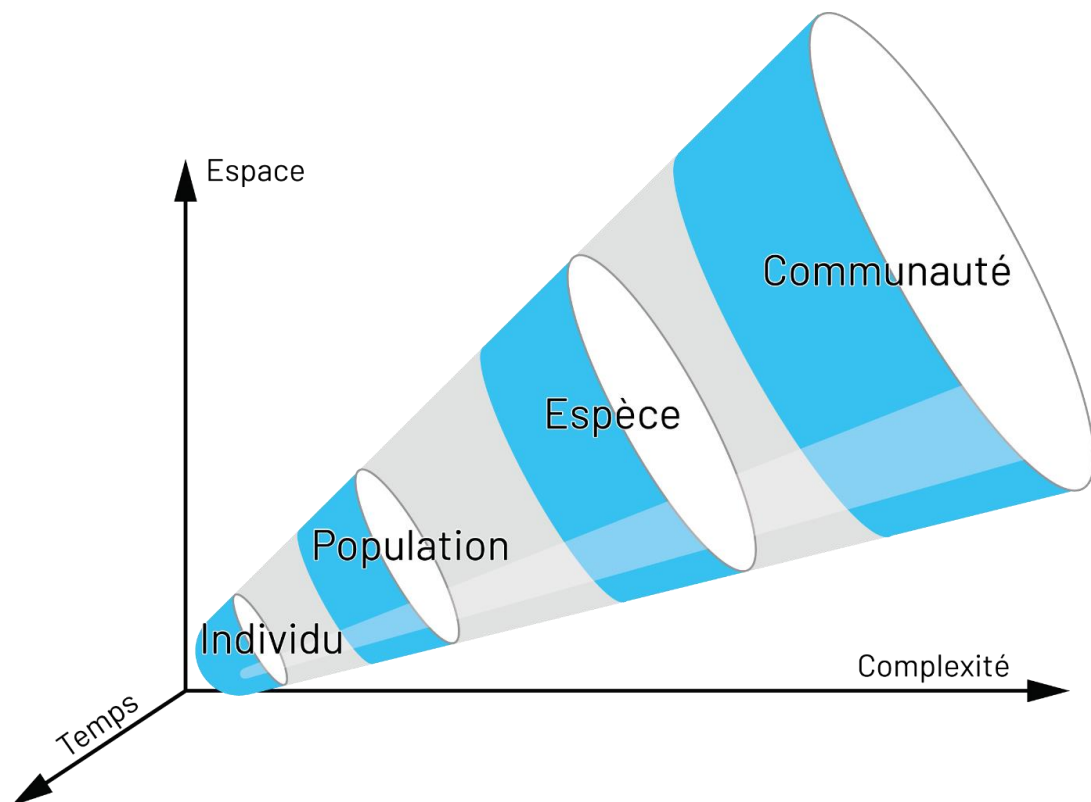


Figure 1.6 : Niveaux d'organisation de la biosphère selon Blondel (1985). Chaque niveau sera impacté par un changement ayant une emprise spatio-temporelle et une complexité différente. Chaque niveau est formé par l'agglomération des niveaux inférieurs. La figure originale est représentée en différents cercles, provoquant une division visuelle artificielle entre ces différents paliers. Les frontières entre ces étages étant arbitraires, il a été décidé de représenter cette organisation sous forme de cône, mettant en avant la continuité entre ces différents niveaux. Modifiée d'après Blondel, 1985.

1.2.4 Communautés non analogues et actualisme

Ce travail met en avant l'existence de communautés non analogues, comme entre le lemming à collier (*Dicrostonyx torquatus*), la marmotte (*Marmota marmota*) et le complexe *Equus caballus* / Bovidae sur le site des Pradelles. Une communauté non-analogue est définie comme une association de faunes découverte dans le registre fossile regroupant des taxons ayant des aires de répartition actuelles distinctes (Stewart, 2005 ; Stewart et al., 2010). Certaines de ces associations sont à traiter avec prudence car elles sont créées artificiellement par des phénomènes post-dépositionnels (e.g. mélange stratigraphique, bauge à ours) ou méthodologiques (problème d'enregistrement lors d'une fouille) (Discamps et al., 2022 ; Discamps et Dancette, 2022 ; Pelletier et al., 2017 ; Royer, 2014). D'autres sont toutefois bien attestée (e.g. Discamps et Royer, 2017 ; Semken et al., 2010 ; Stewart, 2005 ; Zazula et al., 2011), appelant de fait à une question fondamentale, comment définir les préférences écologiques d'une espèce fossile ?

L'approche initialement adoptée par les premiers paléontologues est basée sur le principe d'actualisme, ou uniformitarisme. C'est un concept venant de la géologie, initialement développé par James Hutton et clairement formalisé par Charles Lyell, stipulant que les causes à l'origine d'un phénomène passé sont les mêmes qui sont à l'origine de phénomènes analogues dans le présent (Lyell, 1830-1833). Il est dès lors possible d'étudier les mondes fossiles en observant le monde actuel, faisant du présent la clé de compréhension du passé. L'actualisme est devenu l'une des pierres angulaires de toutes les études réalisées dans le registre fossile, qu'elles soient géologiques ou biologiques. Ce concept se retrouve dans plusieurs assertions faites lors de l'étude du registre fossile, par exemple dans le principe d'« uniformité des niches écologiques » qui vise à transférer certaines caractéristiques écologiques et environnementales observées sur des taxons actuels à leurs représentants fossiles. Cette notion est ancienne, mais toujours d'actualité (e.g. Fulton et al., 2013), bien qu'elle soit en partie critiquée.

En effet les travaux de Hutchinson (1957) ont permis de définir clairement les conditions permettant la survie d'un taxon, aboutissant sur le concept de niche écologique (Fig. 1.7). Hutchinson propose que la répartition d'un taxon, appelée niche réalisée, dépendait de trois critères : les facteurs abiotiques, les relations biotiques et l'accessibilité d'un espace. Les facteurs biotiques correspondent à la niche fondamentale, c'est-à-dire à l'ensemble des paramètres physico-chimiques dans lequel le taxon peut vivre. Les relations biotiques représentent toutes les interactions qu'un taxon peut avoir avec d'autres espèces vivantes. Ces relations sont multiples et peuvent être pénalisantes (e.g. relation proie-prédateur, présence d'une espèce compétitrice, parasitisme...) ou facilitatrices (e.g. symbiose, mutualisme). Enfin le

dernier facteur correspond au degré d'accessibilité d'un environnement, qui peut être restreint par la présence d'une barrière naturelle par exemple. En suivant cette définition, on comprend que la niche réalisée est intrinsèquement variable, car elle dépend directement un ensemble de conditions biotiques et abiotiques dans un cadre spatio-temporel défini. L'aire de répartition actuelle et fossile d'un taxon correspond donc à sa niche réalisée, qui n'est qu'un fragment de la niche fondamentale, si bien qu'il peut être périlleux de transférer directement des observations actuelles dans le registre fossile. C'est d'ailleurs l'un des problèmes fondamentaux liés à l'actualisme : les niches écologiques actuelles de l'ensemble du vivant sont influencées par des facteurs anthropiques, et ne représentent qu'une fraction de la niche réalisée initiale. Le cas du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) illustre bien l'impact anthropique sur la taille de l'aire de répartition d'une espèce sauvage (Fig. 1.8). De plus nous sommes limités par nos connaissances des populations actuelles à un instant précis, ce qui peut avoir de grandes conséquences lorsque l'on s'essaie à l'analogie entre actuel et fossile.

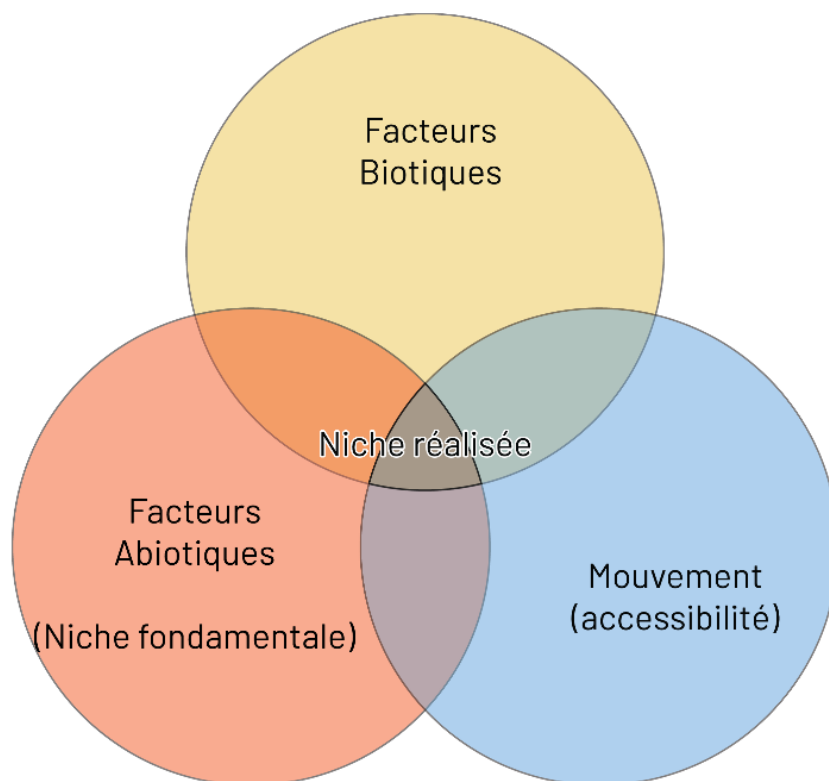


Figure 1.7 : Représentation de la niche écologique selon Hutchinson (1957), de la niche fondamentale à la niche réalisée.

L'exemple du genre *Lemmus* éclaire parfaitement cet exemple. Les vrais lemmings paléarctiques sont divisés en un nombre d'espèces variable en fonction des auteurs. Nous aurions donc une seule espèce répartie de la Scandinavie à la Corée, au sein de laquelle se distinguent neuf sous espèces (Kryštufek et Shenbrot, 2022), ou quatre espèces distinctes (Abramson *et al.*, 2022) (cf. Annexe 1). Dès lors plusieurs questions peuvent être posées lors de la comparaison entre espèces actuelles et populations fossiles : à quel niveau des populations actuelles doit on se placer afin d'obtenir des informations transposables aux populations fossiles ? Doit-on chercher à minimiser l'erreur potentielle, et donc mesurer des variables climatiques à l'échelle du genre ? Ou doit-on au contraire chercher à identifier à quel groupe actuellement vivant rattacher les spécimens fossiles avant de tirer des conclusions sur leurs préférences écologiques ? Et cela en assumant que ces préférences soient restées constantes entre les populations fossiles et les populations actuelles. Il n'y a évidemment pas de réponse simple et unique à cette question, et toutes les approches peuvent être pertinentes si elles répondent à une problématique précise. Mais ces questionnements sont inévitables lors de l'étude de la biodiversité, quelle que soit la méthode utilisée. Même (voir surtout) lors de l'utilisation de techniques de modélisations plus sophistiquées, comme la modélisation de niche Ecologique. Ces outils, aussi puissant soient-ils, nécessitent des données de qualité afin d'être proprement calibrés (pour la modélisation de niche écologique : points de présence réelle – absence réelle) (e.g. Guillera-Aroita *et al.*, 2015 ; Guisan et Thullier, 2005 ; Prost *et al.*, 2013a, 2013b).

Toutes ces considérations n'invalident en rien les propos de Charles Lyell : le présent est et reste la clé de compréhension du passé. Mais comme nous l'avons exposé, le principe d'actualisme ne peut se résumer au transfert direct d'une situation actuelle dans le registre fossile. Le monde vivant étant perpétuellement changeant et plusieurs situations rencontrées dans le passé n'ont pas d'équivalent dans le registre actuel. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle il est possible de retourner la phrase de Lyell : le passé est la clé de compréhension du présent. L'étude du registre fossile fournit une manne d'informations pour mieux comprendre le présent, sans lesquels il ne serait pas possible de considérer les histoires évolutives ou biogéographiques. S'il cherche à comprendre les relations entre un taxon particulier et son environnement, le travail scientifique doit mettre en regard le passé et le présent, car il cherche avant tout à établir un discours sur un continuum, le monde du vivant. Dans cette mesure, les sciences écologiques, biologiques ou encore climatologiques sont complémentaires (et complémentées) par les travaux archéologiques, paléontologiques et géologiques.

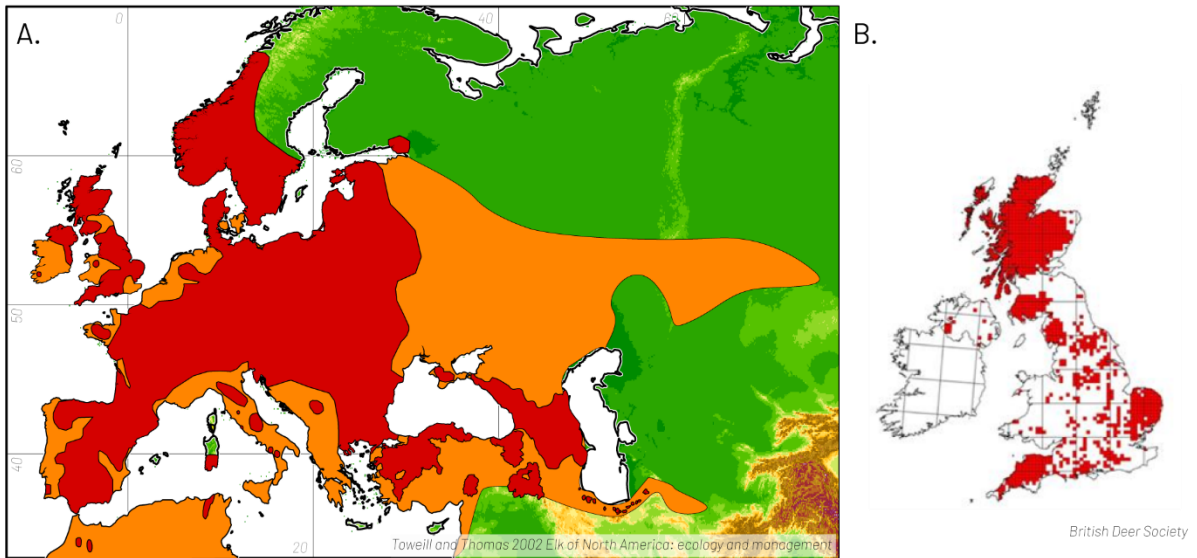


Figure 1.8 : Aire de répartition actuelle du Cerf Elaphe (*Cervus elaphus*) en Europe (A) et au Royaume Uni (B). En rouge, aire de répartition actuelle ; en orange, aire de répartition historique. L'aire de répartition actuelle est issue des données IUCN, l'aire de répartition historique est reproduite d'après Toweill et al., (2002), l'aire de répartition aux Royaumes Unis est reproduite d'après les données de la British Deer Society.

1.3 Environnements arctiques

1.3.1 Définitions de l'arctique

Le terme « arctique » vient du grec ancien « árktos » (ἄρκτος) qui signifie « ours ». Il désigne la zone géographique située sous la constellation de la grande ourse, que les grecs imaginaient comme étant perpétuellement gelée. Aujourd'hui, l'Arctique désigne l'ensemble des espaces situés au Nord du cercle polaire arctique (66° Nord) correspondant à la limite sud de la nuit et du jour polaire. Bien qu'étant liée à un phénomène particulier, cette limite reste purement géographique et n'est pas satisfaisante pour définir les écosystèmes arctiques. Selon certains auteurs, l'arctique en tant qu'écosystème est avant tout une zone se distinguant par une série de caractéristiques environnementales et climatiques (Crawford, 2014 ; Gilg *et al.*, 2012 ; Ehrich, 2014). Les principales particularités des écosystèmes arctiques sont les suivantes :

- Forte saisonnalité, avec une nuit polaire durant plusieurs mois pour les zones les plus nordiques
- Très faible quantité d'énergie solaire reçue, les environnements arctiques ne reçoivent que 40% de l'énergie du rayonnement solaire reçu en équateur, et 80 à 90% de cette énergie sont renvoyés par l'effet d'albédo, ce qui a deux effets :
 - o Les températures sont particulièrement basses, favorisant la présence de pergélisol et d'une épaisse ouverture de neige et de glace
 - o La productivité primaire est extrêmement réduite

Ces conditions climato-environnementales extrêmement dures font de l'arctique un espace particulièrement contraignant, empêchant le développement de végétaux de grande taille. Les espaces arctiques sont donc caractérisés par un écosystème unique, la toundra (Fig. 1.9). Ce terme vient du Sami « tūndâr » signifiant « montagne sans arbre ». Comme son nom l'indique, la toundra est essentiellement caractérisée par une végétation rase, à même de croître sur le pergélisol et avec une quantité de ressources limitée comparativement à d'autres environnements. On retrouve ces environnements de toundra dans l'ensemble des hautes latitudes de l'hémisphère Nord, si bien que la présence de toundra est généralement considérée comme ce qui définit les limites géographiques de l'arctique (Crawford, 2014 ; O'Rourke, 2011, Walker *et al.*, 2005). Dès lors, les forêts boréales de taïga seraient la frontière naturelle de l'arctique (Fig. 1.9). L'étymologie semble même souligner le contraste entre ces deux environnements, le terme taïga venant de l'Altaï « Tayya », et signifiant littéralement « forêt de montagne ». Ces forêts ont elles aussi une répartition quasi-continue à l'échelle de l'hémisphère Nord, si bien que la ceinture de taïga peut faire office de limite géographique cohérente pour

définir ce que sont les environnements arctiques. Cependant la ligne de forêt est loin d'être homogène, on retrouve donc des environnements de taïga au Nord du cercle arctique, comme en Alaska (69° Nord) et parfois bien plus au Sud, comme sur la péninsule du Québec-Labrador (55° Nord). De plus, entre ces deux environnements extrêmes, il existe une zone de transition, l'interface toundra / taïga, qui peut parfois être de taille très importante. En Russie cette zone peut avoir une amplitude latitudinale de 600 km (Callaghan *et al.*, 2002 ; Crawford, 2014 ; Vlassova, 2002), faisant de cette zone de « transition » un écosystème à part entière.

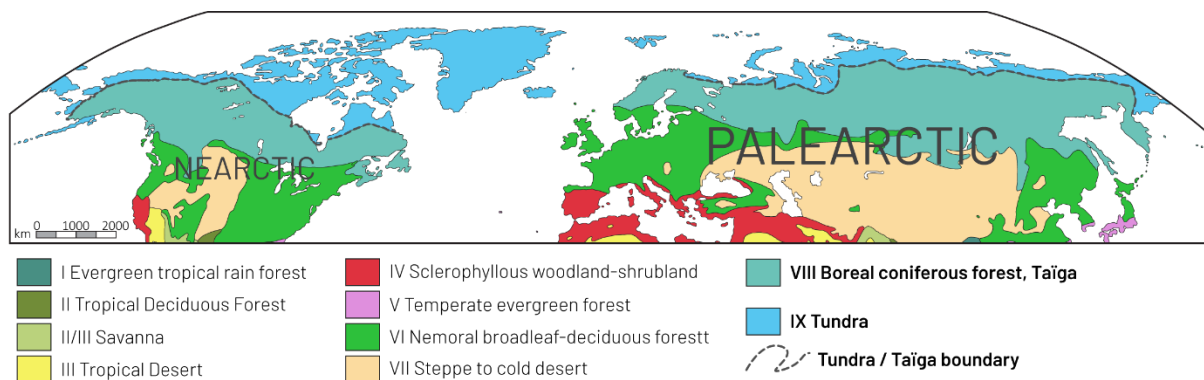


Figure 1.9 : Carte des biozones climatiques principales de l'hémisphère Nord et de la limite taïga / toundra. Modifiée d'après Walter, 1970 et Royer *et al.*, 2020.

Ces différents éléments montrent qu'il est difficile de définir avec précision les limites des environnements arctiques. Ils sont cependant avant tout définis par un type d'environnement particulier, la toundra. La définition de l'arctique et de ses limites est donc essentiellement basée sur les communautés végétales en présence. Mais les écosystèmes de toundra recouvrent une telle surface qu'ils ne sauraient être homogènes.

1.3.2 Une ou des zones arctiques ?

Les écosystèmes de toundra et de taïga sont eux même diversifiés et ne peuvent être réduits à leur simple sens étymologique. Le projet de cartographie de la végétation arctique *Circumpolar Arctic Vegetation Map* (CAVM) a produit des résultats particulièrement éclairants à ce sujet (Walker *et al.*, 2005). Ce travail permet de classer les milieux de toundra arctique en 5 grandes biozones climatiques (Fig. 1.10). À un niveau plus local, 15 types d'environnements sont reconnus en fonction de la topographie, de la productivité primaire, du substrat rocheux, du réseau hydrographique, de certains facteurs climatiques (température, humidité, ensoleillement) et de la diversité végétale (Fig. 1.11).

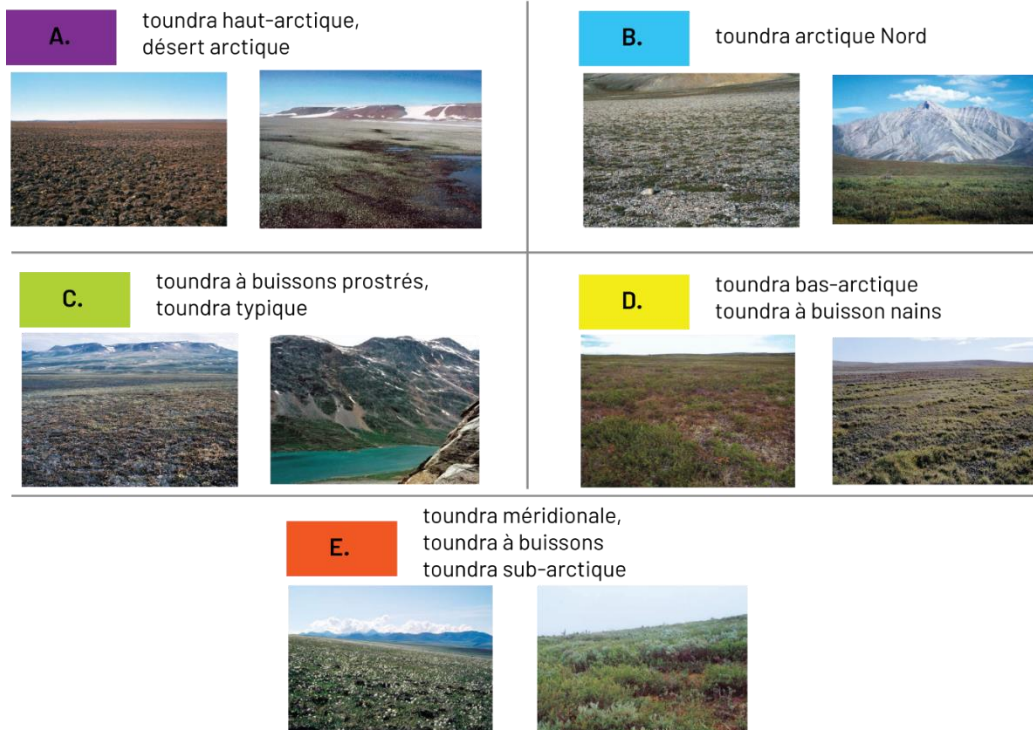
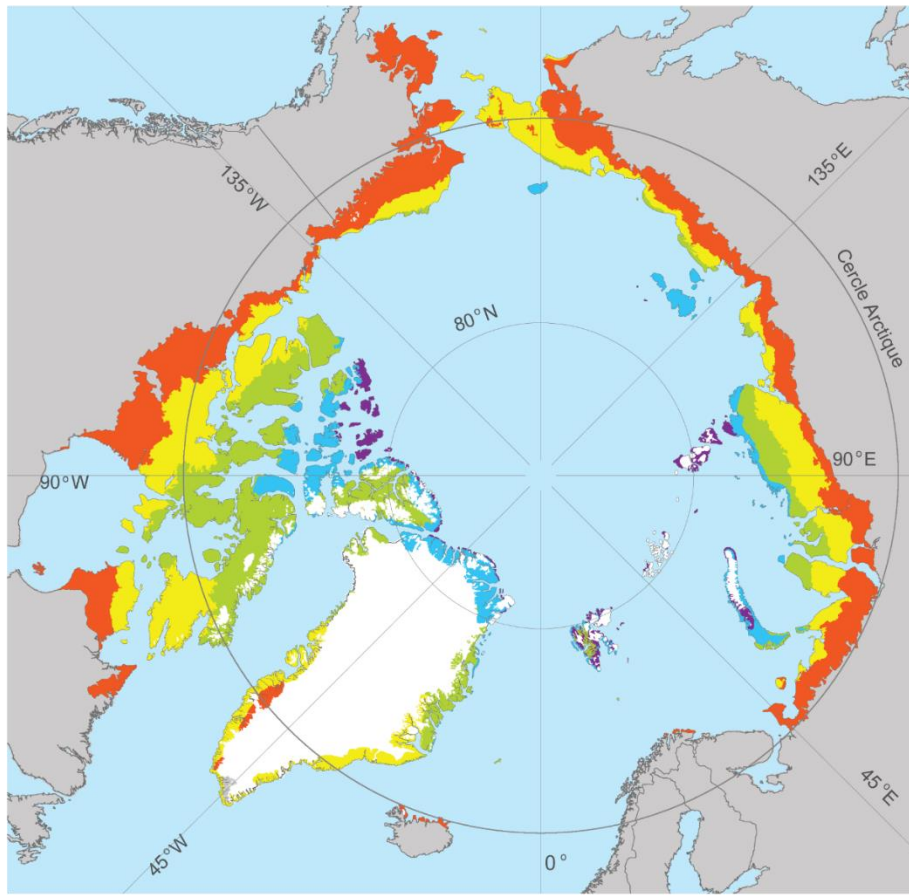


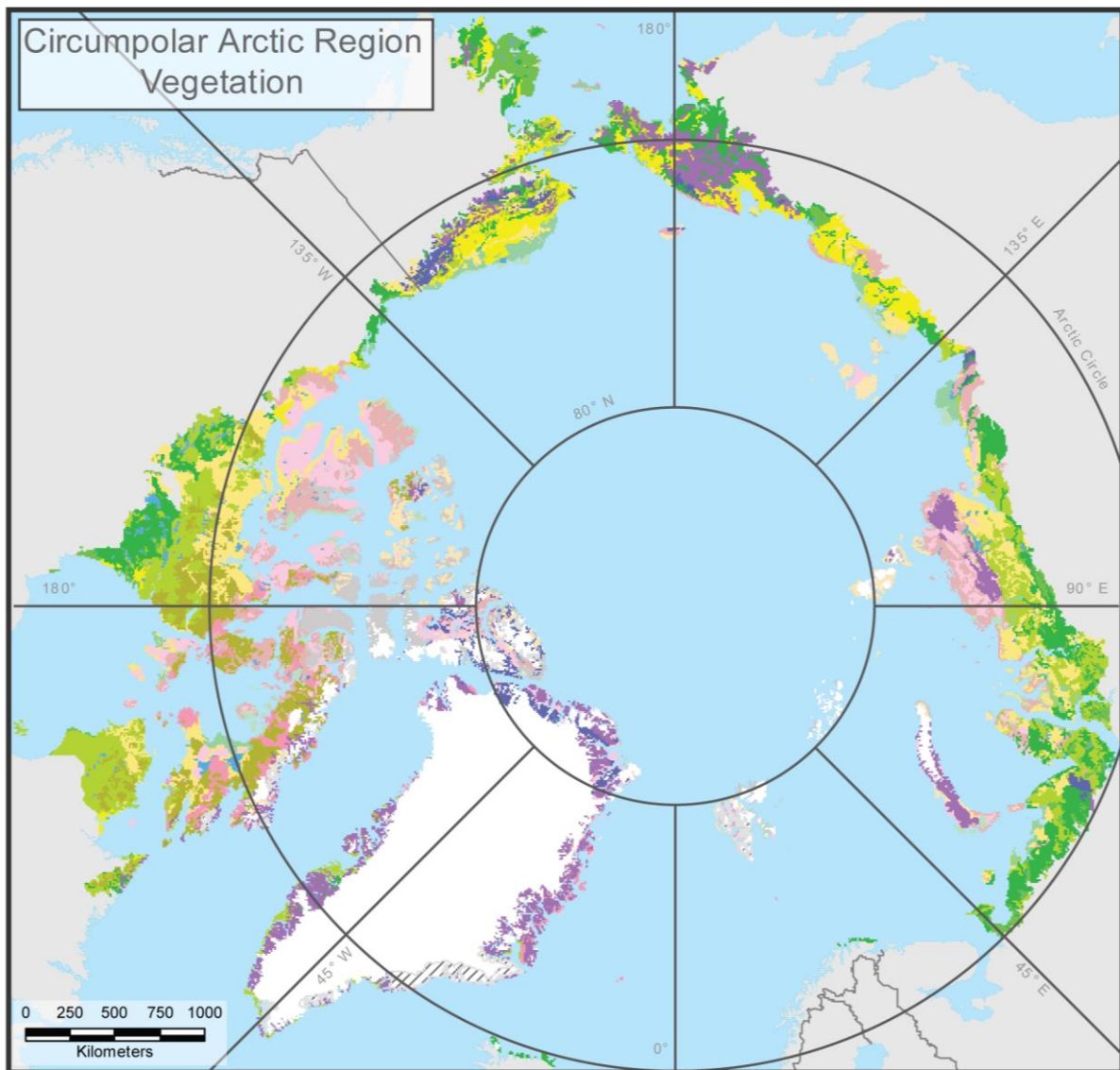
Figure 1.10 : Carte des différentes zones de toundra selon le Circumpolar Arctic Vegetation Map (CAVM), et illustrations de chacune de ces zones. Modifiée d'après Walker et al., 2005.

Le terme tundra désigne donc une grande variété d'environnements aux caractéristiques différentes, même sans prendre en compte les zones de transition entre tundra et taïga, elles-mêmes particulièrement diverses (Callaghan *et al.*, 2002 ; Day, 2006 ; Payette *et al.*, 2002). Les environnements de tundra sont organisés autour d'un gradient Nord-Sud. Au Nord, la zone haut-arctique est particulièrement aride, caractérisés par la présence de nombreux déserts arctiques et l'absence quasi-complète de plantes ligneuses et de marais. La diversité floristique y est donc très faible, avec rarement plus de 50 espèces végétales différentes. À l'inverse, la tundra subarctique des régions méridionales est plus humide, favorisant le développement des zones marécageuses, et possède une grande diversité floristique, pouvant atteindre plus de 500 espèces près des zones de forêt (Crawford, 2014).

Si ce gradient est observable à l'échelle holarctique, il n'est toutefois pas homogène, et on peut observer des environnements très différents à une latitude similaire en fonction de la zone géographique. Ceci illustre l'importance des conditions climato-environnementales locales, plus particulièrement le rôle des reliefs et de l'océanité (*i.e.* influence du milieu marin). Une proximité avec les océans va généralement entraîner une augmentation des précipitations. Dans le cas d'une région à faible relief, comme la péninsule du Québec Labrador ou en Sibérie occidentale, cela va causer une paludification, c'est-à-dire une extension des zones humides et des marais (Crawford *et al.*, 2003 ; Fillion et Begin, 1998).

Ce phénomène va bloquer le développement de zones arborées au profit des zones de tundra humide (catégories D et E, Fig. 1.10). Cette paludification est quasi irréversible car elle conduit à une boucle rétroactive : les zones continentales ne sont plus protégées par le bouclier de taïga, ce qui étend l'influence océanique et donc l'augmentation du régime de précipitation, favorable à l'extension des zones de marais. À l'inverse, l'absence d'influence océanique et les reliefs plus importants de Sibérie centrale ou de la partie continentale des territoires du Nord-Ouest canadiens permet un maintien de la taïga sur de hautes latitudes (Figs. 1.9, 1.10). Cette différence est fondamentale et permet d'expliquer la plupart des disparités entre milieux de tundra.

Si les environnements arctiques partagent certaines caractéristiques communes, ils ne sont pas homogènes et présentent d'importantes variations à l'échelle holarctique, mais également au niveau local. Malgré cette diversité de paysages, on constate globalement une diversité floristique faible comparée à d'autres milieux, particulièrement pour la zone haut-arctique. Cette diversité réduite est également l'une des caractéristiques principales des faunes arctiques.



- | | |
|---|------------------------------------|
| ■ Cryptogam, herb barren | ■ Erect dwarf-shrub tundra |
| ■ Cryptogam barren complex (bedrock) | ■ Low-shrub tundra |
| ■ Noncarbonate mountain complex | ■ Sedge/grass, moss wetland |
| ■ Carbonate mountain complex | ■ Sedge, moss, dwarf-shrub wetland |
| ■ Prostrate dwarf-shrub, herb tundra | ■ Sedge, moss, low-shrub wetland |
| ■ Prostrate/Hemiprostrate dwarf-shrub tundra | ▨ Nunatak complex |
| ■ Rush/grass, forb, cryptogam tundra | ■ Glaciers |
| ■ Graminoid, prostrate dwarf-shrub, forb tundra | ■ Water |
| ■ Nontussock sedge, dwarf-shrub, moss tundra | ■ Lagoon |
| ■ Tussock sedge, dwarf-shrub, moss tundra | ■ Non-Arctic Areas |

Figure 1.11 : Répartition des 15 types de toundra identifiés par le CAVM, des nunataks actuels et des glaciers. Modifiée d'après Walker et al., 2005.

1.3.3 Faunes arctiques

Les fortes contraintes des espaces arctiques façonnent les communautés de faune d'une manière particulière. En effet la compétition interspécifique ou la pression de prédation jouent un rôle moindre comparé à des écosystèmes tropicaux et / ou tempérés, et la pression de sélection est davantage environnementale (Crawford, 2014 ; Ehrich, 2014). Les espèces y vivant ont dû développer des adaptations particulières. Qu'elles soient comportementales (temps d'activité journalier, migration saisonnière), physiologiques (variation saisonnière du métabolisme, assimilation de graisses riches) ou morphologiques (extrémités réduites, moyen de locomotion adéquat pour se déplacer malgré la neige, fourrure dense) ces adaptations sont particulièrement poussées ; on parle alors de sur-adaptation aux environnements arctiques (Crawford, 2014). Ce haut degré de spécialisation s'est fait au détriment d'autres traits (entre autre : mobilité réduite, intolérance à la chaleur ou dépendance à la couverture neigeuse) si bien que la majorité des taxons arctiques sont désavantagés dans d'autres écosystèmes, et donc complètement inféodés à leur milieu de vie (Crawford, 2014 ; Oksanen *et al.*, 2008).

Pour ces raisons, les faunes arctiques sont caractérisées par une diversité réduite, avec un faible nombre de taxons et une partition des niches bien délimitée, surtout dans les zones les plus septentrionales. Cette faible diversité permet une compréhension approfondie des relations biotiques à l'échelle de l'écosystème. Les espaces arctiques continentaux ont donc une chaîne trophique simplifiée, avec très peu de consommateurs primaires, et un nombre réduit de prédateurs (Fig. 1.12).

Cette diversité restreinte a également créé des liens profonds entre toutes ces espèces animales et leur environnement, et plus particulièrement entre les herbivores et les communautés végétales. En effet dans un espace aux ressources limitées et avec un couvert végétal peu développé, l'impact des brouteurs est d'autant plus important. Ainsi, les communautés d'herbivores permettent par exemple de réguler les nutriments des sols, les enrichissant considérablement en azote (Mulder, 1999 ; Roy *et al.*, 2022). Cette interdépendance a poussé certains auteurs à formuler l'hypothèse que la nature actuelle des environnements de tundra soit entièrement due à la relation entre herbivores et végétation. Le fait que les espaces arctiques actuels ne pourraient exister sans ces interactions va en faveur de cette hypothèse, mais elle n'en demeure pas moins extrêmement difficile à démontrer (Oksanen *et al.*, 2008).

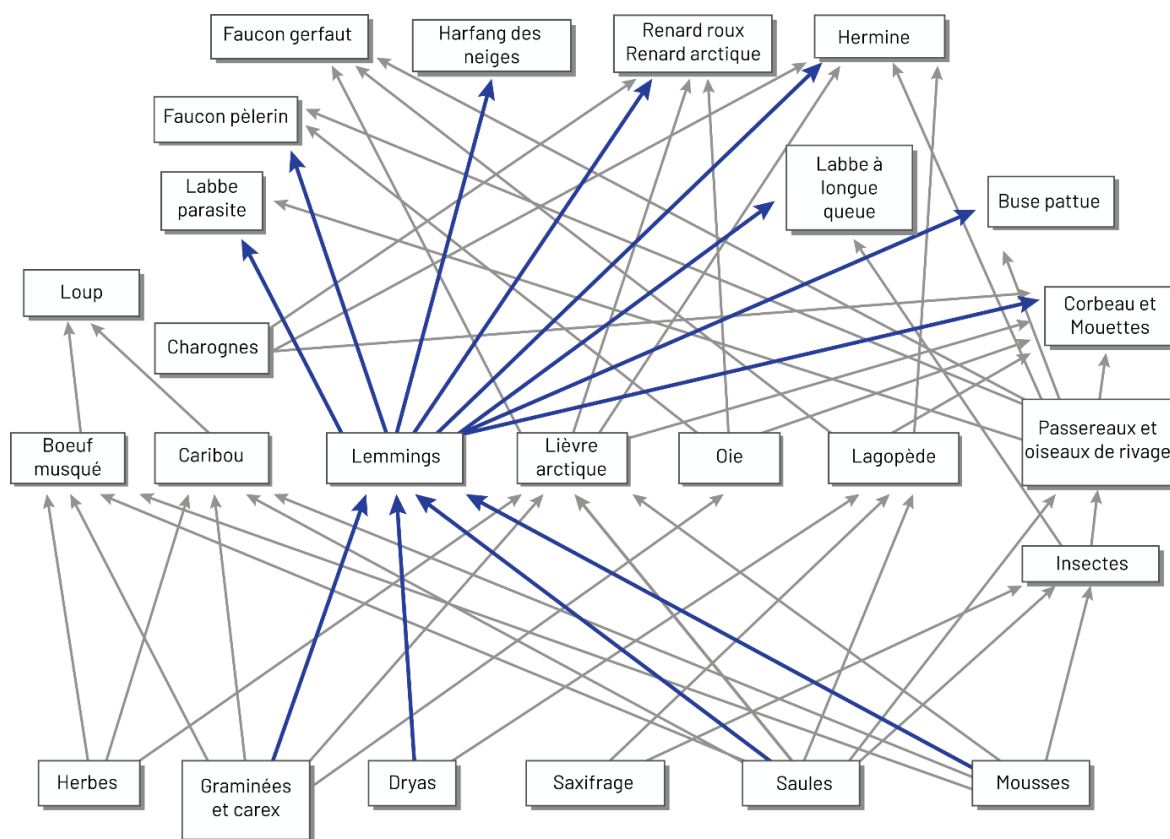


Figure 1.12 : Réseau trophique terrestre général des environnements arctiques en Amérique du Nord. Les flèches indiquent les transferts énergétiques, du consommé au consommateur. Modifiée d'après Krebs et al., 2003.

1.3.4 Espaces glaciaires et environnements arctiques au Pléistocène

Les glaciations sont généralement considérées comme des périodes favorables pour les environnements glaciaires, car les conditions plus froides ont permis aux espèces arctiques d'étendre leur aire de répartition dans des zones méridionales, caractérisées par un climat tempéré lors des périodes glaciaires (Hewitt, 2000 ; Markova et al., 2019). Cependant les périodes glaciaires favorisent une extension considérable des inlandsis, qui rendent inaccessible une large partie des espaces arctiques les plus septentrionaux comme la Scandinavie, la Sibérie Occidentale ou le Canada (Dalton et al., 2020). Il faut également prendre en compte les changements de géographie plus globaux, comme la baisse du niveau de la mer, qui permet de donner accès à de larges zones géographiques comme la Béringie ou la Manche (Blinnikov et al., 2011 ; Hoffecker et Elias, 2003). Ces premiers éléments montrent bien qu'il existe des différences importantes entre espaces arctiques actuels et fossiles, du moins en termes de géographie. Mais d'autres facteurs diffèrent fortement entre milieux arctiques actuels et Pléistocènes.

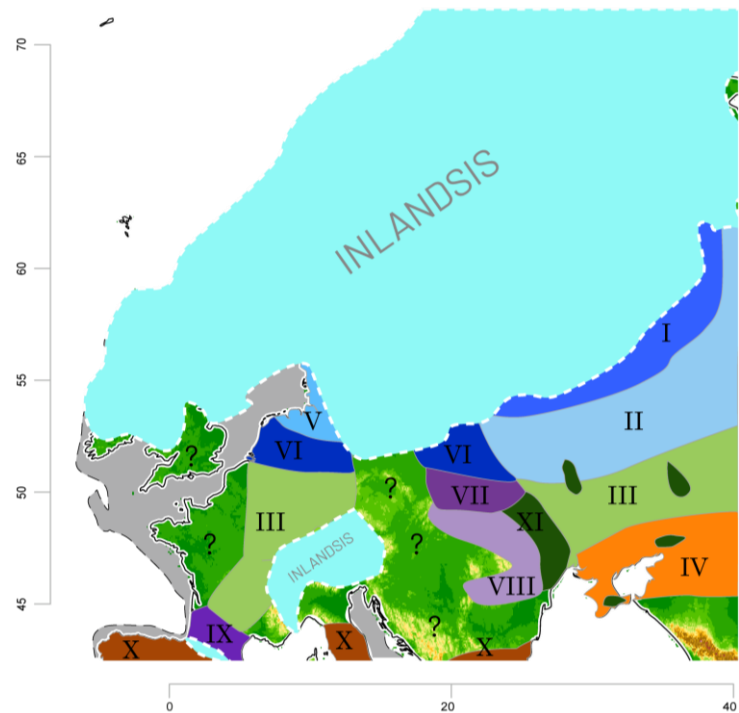
Durant le Pléistocène, la productivité primaire de ces nouveaux espaces arctiques était bien plus importante que celle observée dans les milieux de toundra actuels. Ceci est dû à deux raisons

principales, intrinsèquement liées : le taux d'ensoleillement et la présence de la mégafaune (Fritz et al., 2016 ; Guthrie, 2001 ; Hawkins et al., 2003). Les différences de taux d'ensoleillement concernent principalement les espaces glaciaires situés au sud du cercle polaire, par exemple l'Europe Pléistocène, la zone Sud des inlandis américains ou la Béringie. La latitude de ces espaces leur procure un double avantage : l'absence de nuit polaire d'une part, et un angle favorable d'ensoleillement permettant une meilleure captation des rayons solaires par les sols d'autre part (Guthrie, 2001). La quantité d'énergie solaire captée était donc bien plus importante dans ces espaces que dans les milieux arctiques actuels (Fritz et al., 2016). L'énergie disponible est, avec l'humidité, le déterminant principal de la richesse spécifique d'un écosystème (Hawkins et al., 2003), si bien que les espaces arctiques fossiles pouvaient soutenir des communautés mégafaunes importantes sans aucun équivalent actuel (Di Giacomo et Fariña, 2010 ; Fritz et al., 2016). L'impact de ces grands herbivores sur leur milieu était particulièrement important, notamment via l'apport de carbone dans les sols ou encore dans l'aide à la dispersion d'espèce végétales (Fischer et al., 2022 ; Fritz et al., 2016). Les communautés de mégafaune permettaient également de maintenir un milieu ouvert en restreignant l'extension des milieux forestiers (Blinnikov et al., 2011).

Ces environnements particuliers, à la productivité primaire importante et pouvant soutenir des communautés de mégafaune aujourd'hui disparues sont appelés « steppe-tundra » (anciennement « steppe à mammoth »). Bien que leur existence ait été débattue (e.g. Kozhevnikov et Ukrainseva, 1997), elle est aujourd'hui démontrée par plusieurs arguments, principalement par l'existence de communautés fossiles non analogues, c'est-à-dire des communautés de faune et / ou de flore pour lesquels on ne connaît pas d'équivalent actuel (Stewart et al., 2010). Bien qu'il peut parfois être difficile d'identifier une communauté non analogue (cf. chapitre 1.2.4) l'existence de telles communautés est démontrée, notamment en Béringie (Blinnikov et al., 2011 ; Yurtsev, 2001) et en Europe (West, 2000 ; Markova et al., 2019). En Béringie, le registre palynologique montre une communauté mélangeant des végétaux arctiques et steppiques (e.g. Poacées, *Artemisia*, *Juniperus*, *Dryas*, *Luzula*, *Carex*). La fouille de caches de nourriture de Spermophiles arctiques (*Urocitellus parryii*) pléistocènes dans le Yukon a permis d'identifier les espèces végétales présentes dans cette zone au niveau local (Zazula et al., 2011). Cette découverte a démontré la coexistence locale de taxons de tundra et de steppe (e.g. *Carex*, *Artemisia frigida*, *Polygonum bistorta*, *Plantago canescens*), composant un assemblage à forte diversité taxonomique. C'est d'ailleurs cette dernière caractéristique qui est à retenir sur les environnements de steppe-tundra, ils sont avant tout définis par leur diversité taxonomique (Blinnikov et al., 2011 ; Edwards et al., 2000 ; Yurtsev, 2001).

LGM

- I** Toundra à buissons bas
- II** Toundra - steppe - forêt périglaciaire
- III** Forêt - steppe périglaciaire
- IV** Steppe périglaciaire
- V** Toundra à buisson bas périglaciaire
- VI** Forêt - toundra périglaciaire
- VII** Forêt clairsemée périglaciaire
- VIII** Forêt de pin périglaciaire
- IX** Steppe périglaciaire, pins de montagne
- X** Forêt conifères / caducifoliée, prairies
- XI** Refuge forestier



LGT

- Ia** Toundra buissonnante, pins, toundra-steppe
- Ib** Forêt clairsemées, toundra
- II** Steppe - forêt périglaciaire
- III** Steppe - toundra périglaciaire
- IV** Désert périglaciaire
- V** Forêt périglaciaire (pin, bouleau)
- VI** Forêt - toundra périglaciaire
- VII** Forêt - toundra - steppe périglaciaire
- VIII** Forêt de pin de montagne et steppe
- IX** Forêt - steppe - plaine périglaciaire
- X** Forêt conifères / caducifoliée de montagne
- XI** Forêt conifères / chêne, steppe herbeuse

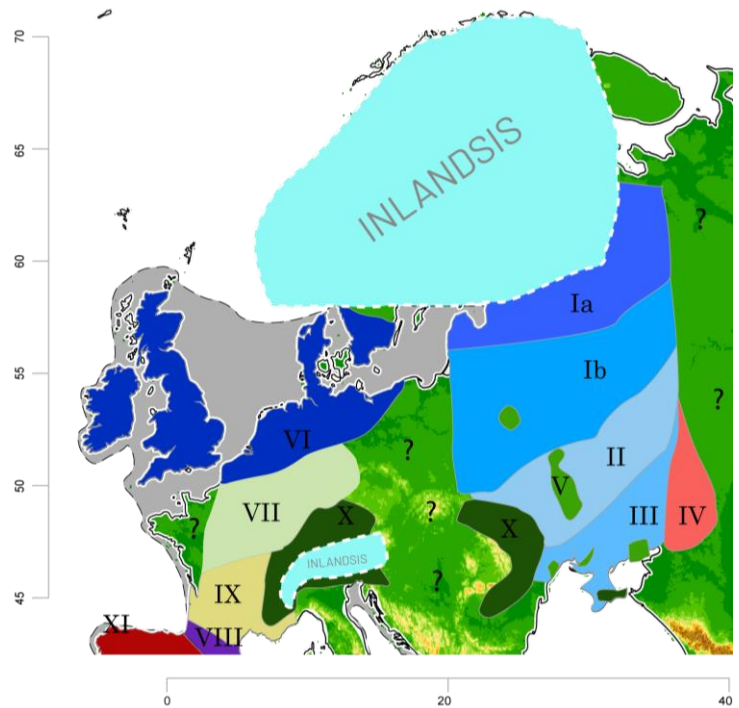


Figure 1.13 : Cartes des zones végétales en Europe durant le LGM et le LGT (Tardiglaciaire). Chaque carte a été construite en compilant les données polliniques de plusieurs sites sur l'ensemble de l'Europe (LGM : n=64 ; LGT : n=76). Les biozones ont été définies par clustering hiérarchique entre les assemblages. Les zones ayant des points d'interrogations n'ont pas assez d'archives polliniques pour être correctement décrites. Cette figure montre bien l'évolution que peuvent connaître les environnements durant une phase de changement climatique. Modifiée d'après Markova et al., 2019.

En Europe, ces écosystèmes de steppe-toundra sont régulièrement associés à des éléments plus boréaux (*Picea*, *Betula nana*, *Alnus*), suggérant l'existence d'un paysage mosaïque largement répandu en Europe et en Amérique durant le Pléistocène, ayant des caractéristiques hybrides entre toundra, steppe et communautés boréales (Hofreiter et Stewart, 2009 ; Klein et Martin, 1984 ; Markova *et al.*, 2019). Malgré le nombre croissant de preuves démontrant l'existence de ces environnements, ils restent méconnus, et de nombreux travaux sont nécessaires pour comprendre leur mise en place, leur fonctionnement et les raisons exactes de leur disparition.

On peut cependant affirmer une chose à ce sujet : l'existence de tels milieux est intimement liée à la présence de communautés d'herbivores aujourd'hui éteintes. Les extinctions de mégafaunes de la fin du Pléistocène ont donc nécessairement bouleversé l'ensemble des équilibres au sein de ces écosystèmes (Galetti *et al.*, 2018 ; Fritz *et al.*, 2016 ; Johnson, 2009). Les environnements arctiques que l'on connaît aujourd'hui sont eux aussi le résultat de ces extinctions, et doivent donc être considérés comme des exceptions, avec peu d'équivalent dans le registre fossile, du moins dans les zones actuellement tempérées. Les travaux visant à reconstituer le paysage européen mettent d'ailleurs en évidence l'existence de zones mixtes sans équivalent actuel, comme les environnements de steppe-toundra, mais également de steppe forestière, voire de toundra-steppe forestières (Fig. 1.13). Tous ces arguments montrent bien les précautions à avoir lors d'une analogie entre environnements actuels et environnements fossiles. Afin de mieux comprendre ces écosystèmes, une meilleure connaissance de chaque élément les composant semble donc primordiale. Un groupe est particulièrement important pour les milieux de toundra actuels, les lemmings.

1.3.5 Le lemming, petit pilier des écosystèmes arctiques

Les lemmings forment un groupe paraphylétique comprenant plusieurs genres. Le genre *Myopus*, vivant dans les taïgas eurasiatiques, les genres *Lagurus* et *Synaptomys* vivent respectivement dans les steppes d'Eurasie et dans les forêts nord-américaines, et enfin les genres *Dicrostonyx* et *Lemmus*, occupant tous deux les zones de toundra sur l'ensemble de l'hémisphère Nord. Ce sont bien ces deux derniers genres qui sont d'un intérêt particulier pour les espaces arctiques, au sein desquels ils jouent un rôle central.

Grace à une série d'adaptations tant physiologiques (fourrure blanche, griffes supplémentaires pour creuser la neige) que comportementales (activité annuelle continue, vie subnivale), les genres *Dicrostonyx* et *Lemmus* ont une répartition holarctique continue, et sont aujourd'hui les rongeurs avec la répartition la plus septentrionale du monde. Ils sont d'ailleurs les seules espèces de rongeur dans bon nombre d'écosystèmes arctiques (Shenbrot et Krasnov, 2005 ; Wilson *et al.*, 2017). En creusant leur terrier sous la couverture neigeuse, ils sont protégés du froid et ont un accès privilégié à la végétation, inaccessible depuis la surface. Pour ces raisons, les lemmings sont les principaux consommateurs primaires des environnements arctiques et ont un impact majeur sur la flore, enrichissant le sol en nutriment, notamment en carbone, en azote et en phosphate (Roy *et al.*, 2022). Comme beaucoup d'autres arvicolinés, ces deux genres connaissent des cycles de population alternant phase de faible densité, croissance de population, phase de surabondance, puis un déclin pour un retour à la phase initiale (Gilg *et al.*, 2003, 2006 ; Lagerholm *et al.*, 2017 ; Stenseth et Ims, 1993). Le fait que les lemmings soient les principaux consommateurs primaires en fait également les proies principales de nombreux prédateurs arctiques parmi lesquels la chouette harfang (*Bubo scandiacus*), le labbe à longue queue (*Stercorarius longicaudus*), l'hermine (*Mustela hermina*) ou le renard polaire (*Vulpes lagopus*) (Gilg *et al.*, 2006 ; Watson, 2008) (Fig. 1.12).

Le rôle des lemmings dans les environnements arctiques est connu de longue date (e. g. Hinton, 1926) si bien qu'ils servent de fossile directeur pour définir les périodes de glaciation. La découverte de lemmings dans le registre fossile européen a d'ailleurs été l'un des éléments fondateurs du concept d'ère glaciaire au XIXe siècle (Hensel, 1855 ; Harlé 1893, 1906 ; Nehring, 1890 ; Woldřich, 1881). Mais ce n'est pas car nous connaissons ces animaux depuis longtemps que nous savons tout d'eux, bien au contraire. Les lemmings vivent dans une des zones les plus inaccessible du globe, et sûrement dans l'un des écosystèmes terrestres dans lequel il est le plus difficile de travailler. Les missions de terrains dans les espaces arctiques n'ont généralement lieu qu'en été, et celui-ci ne dure que trois mois. A ce titre, beaucoup reste à découvrir sur ces taxons, que ce soit dans le registre actuel et fossile.

1.4 Morphométrie et étude du registre fossile

1.4.1 Intérêt de la morphométrie géométrique et des structures étudiées

Toute étude des formes de vie passées basée sur le registre fossile se retrouve confrontée à un problème de taille : les restes fossiles ne sont que des fragments des organismes étudiés, et sauf circonstances exceptionnelles, nous ne disposons jamais d'individus entiers (Vianey-Liaud *et al.*, 2011). L'ensemble des tissus mous (organes, peau, fourrure...) sont périssables et donc rarement conservés, si bien que les seuls éléments dont nous disposons sont les tissus durs, c'est-à-dire les os et les dents. Les os peuvent être particulièrement instructifs pour nous renseigner sur la taille ou l'âge des individus (épiphysation, porosité des os), et parfois même sur son espèce (caractère diagnostique), et plus rarement son sexe (dimorphisme sexuel, *baculum*) ou sur certains traits d'histoire de vie (locomotion, causes de la mort). Cependant ils sont souvent fragmentés et rarement diagnostiques, particulièrement pour les espèces de petite taille (Gobalet, 2001). Les dents permettent de contourner ce problème, en cela qu'elles ont de nombreux avantages pour le paléontologue.

Ce sont des structures particulièrement solides, bien protégées par une épaisse couche d'émail, et elles sont donc généralement bien conservées dans le registre fossile. Dans le cas des petits mammifères dont la présence dans un gisement est généralement due à la prédation, l'action des acides gastriques peut parfois endommager certaines parties de la dent. Cependant les études néo-taphonomiques montrent bien que le taux de dents digérées est particulièrement petit, et ce même pour un prédateur dont les sucs gastriques ont un Ph particulièrement faible (*e.g.* Andrews, 1990 ; Linchamps *et al.*, 2021 ; Royer *et al.*, 2019 ; Stoetzel *et al.*, 2021). En plus d'être bien préservées, les dents sont des éléments hautement diagnostiques, permettant d'identifier un reste au genre, voire à l'espèce. Elles sont donc l'élément préférentiel sur lequel travailler dans le registre fossile, et ce quel que soit le domaines d'étude. La dent est généralement l'unité de base sur laquelle établir une liste de faune, calculer un nombre minimum d'individu, estimer la courbe d'âge d'une population, et bien d'autres choses encore. Dans notre cas, nous allons principalement nous concentrer sur les variations morphologiques des restes dentaires.

En effet, la morphologie dentaire varie d'un individu à l'autre, si bien que la quantification de la variation dentaire permet d'appréhender plusieurs aspects de la biodiversité fossile. De nombreuses méthodes existent pour quantifier les variations morphologiques : la description, la classification par morphotype, la morphométrie linéaire (dite « traditionnelle ») ou encore la morphométrie géométrique. Si chacune de ces méthodes a ses particularités et ses avantages, la morphométrie géométrique permet de traiter une forme comme un objet multivarié, tout en

permettant une visualisation simple des changements morphologiques (contrairement à la morphométrie traditionnelle). Cela permet donc de quantifier et d'apprécier les changements et variations morphologiques tout en permettant l'utilisation de statistiques multivariées et de toute leur puissance analytique, offrant dès lors un avantage indéniable dans l'étude des restes fossiles (Lyman, 2019).

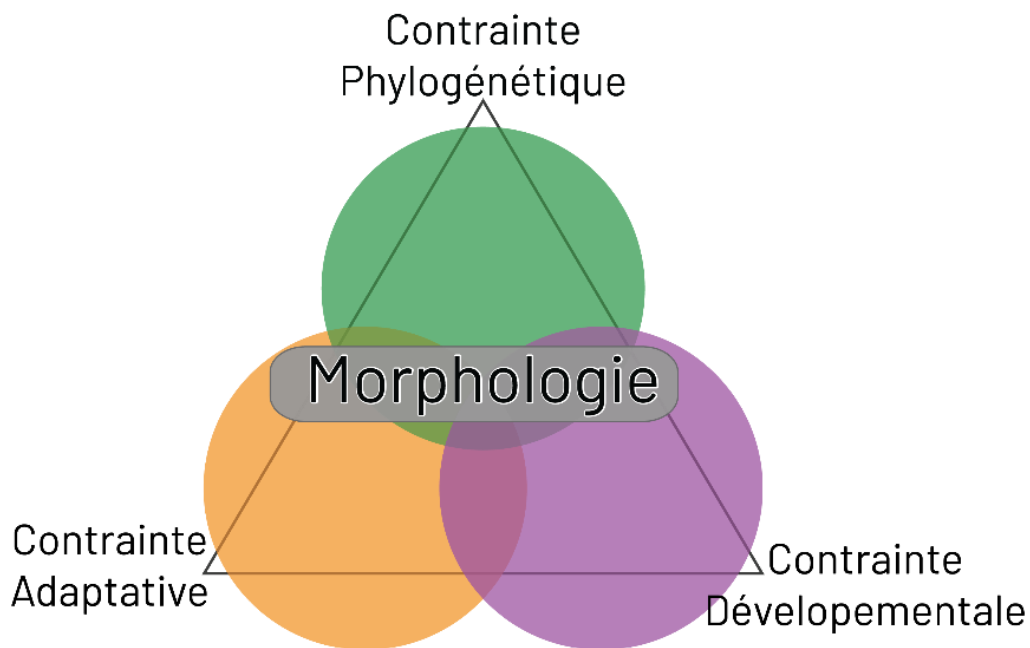


Figure 1.14 : Triangle de Seilacher synthétisant les trois différentes contraintes responsables de la forme d'une structure anatomique.

1.4.2 À quoi est due la variation morphologique ? L'exemple des rongeurs

Les travaux d'Adolf Seilacher ont démontré que la forme d'une structure anatomique n'était pas uniquement dépendante de la sélection naturelle et de facteurs adaptatifs (Seilacher, 1970). Une forme résulte de plusieurs contraintes : les contraintes fonctionnelles (adaptatives), les contraintes phylogénétiques (génome, histoire évolutive) et les contraintes structurelles (croissance, développement) (Fig 1.14). Ces trois contraintes sont elles-mêmes influencées par d'autres facteurs. Ainsi un stress vécu par la mère pendant la croissance *in-utero* peut impacter la morphologie (Graham *et al.*, 2010), une dérive génétique peut accélérer un changement morphologique (Clegg *et al.*, 2002 ; Frentiu *et al.*, 2007), et des contraintes environnementales peuvent avoir un impact tant au niveau fonctionnel que développemental, et ce en l'absence de

différences génétiques (Chevret *et al.*, 2020). Pour ces raisons, il est extrêmement difficile d'identifier avec précision les contraintes réelles dont résulte une structure morphologique, et c'est encore plus délicat de quantifier leur effet. La situation se complexifie davantage pour les populations sauvages, pour lesquelles il est difficile, voire impossible, de documenter les processus de développement. Enfin, il faut aussi rappeler que les trois catégories de contrainte identifiées par Seilacher ont un impact variable en fonction du groupe taxonomique et/ou de la structure anatomique considérée. Pour ces raisons, la plupart des recherches ayant cherché à identifier et à quantifier les causes de la variation morphologique de populations sauvages et/ou fossiles comparent le signal morphologique avec des données phylogénétiques, fonctionnelles et environnementales.

Concernant les rongeurs, les études sur les causes de variation se sont majoritairement concentrées sur les structures cranio-dentaires (crâne, mandibule, dents). Par exemple Caumul et Polly (2005) ont mesuré l'effet de différentes variables environnementales (climat, végétation), fonctionnelles (diète), phénotypiques (taille, poids) et phylogénétiques (mtDNA) sur la morphologie du crâne, de la mandibule et de la troisième molaire supérieure de onze populations de marmottes appartenant à cinq espèces différentes. Leurs résultats illustrent que si la morphologie est plus ou moins influencée par tous ces facteurs, cette influence est très différente en fonction de la structure considérée (Fig 1.15).

Ainsi la troisième molaire supérieure est bien plus variable que la mandibule ou le crâne, si bien que des effectifs importants sont nécessaires pour arriver à bien estimer la forme et la variabilité d'une population. Elle est également moins corrélée à la diète que les autres éléments, mais malgré une faible corrélation entre distances morphologiques et distances génétiques, les groupes reconstitués sur la forme dentaire sont les plus proches de ceux réalisés sur la base de l'ADN mitochondrial. Il ne faut toutefois pas oublier que la majeure partie de la variation morphologique mesurée dans cette étude reste inexpliquée, et ce pour toutes les structures anatomiques (Fig 1.15). Les liens entre signal morphologique dentaire et phylogénie / phylogéographie semblent donc être forts, ce qui est attesté par d'autres études, particulièrement pour la famille des arvicolinés. Ainsi, l'étude de la variation morphologique de la première molaire inférieure de campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en France réalisée par Renvoisé *et al.* (2012) démontre une corrélation entre distances génétiques, géographiques et morphologiques, ainsi qu'une absence complète de corrélation entre variables climatiques et signal morphologique. Des conclusions similaires ont été tirées par Cucchi *et al.* (2014) sur les variations morphologiques des campagnols des champs des îles Orkney (Écosse) et d'autres sites

européens. Une fois de plus, aucune corrélation n'a été trouvée entre morphologie dentaire et variables climatiques et environnementales. Ce travail met en évidence le rôle de l'isolement et de la dérive génétique sur la morphologie dentaire, cette dernière ayant changé extrêmement rapidement suite à l'introduction des campagnols dans ces îles. D'autres travaux mettent en évidence l'effet conjoint de la phylogénie et des conditions environnementales dans la variation dentaire pour le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) en Europe (Ledevin *et al.*, 2018), suggérant l'existence de lignées distinctes tant au niveau morphologique que génétique ou écologique au sein de l'espèce. Cette hypothèse est soutenue par d'autres travaux pour d'autres groupes. On peut citer les éléments cranio-dentaires du campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) au Québec (Souto-Lima et Millien, 2014), ou encore le campagnol californien (*Microtus californicus*) aux États-Unis (McGuire, 2010). Tous montrent que des différences de préférence écologique et génétiques se retrouvent également dans la morphologie dentaire, sans que cela soit forcément lié à une adaptation fonctionnelle.

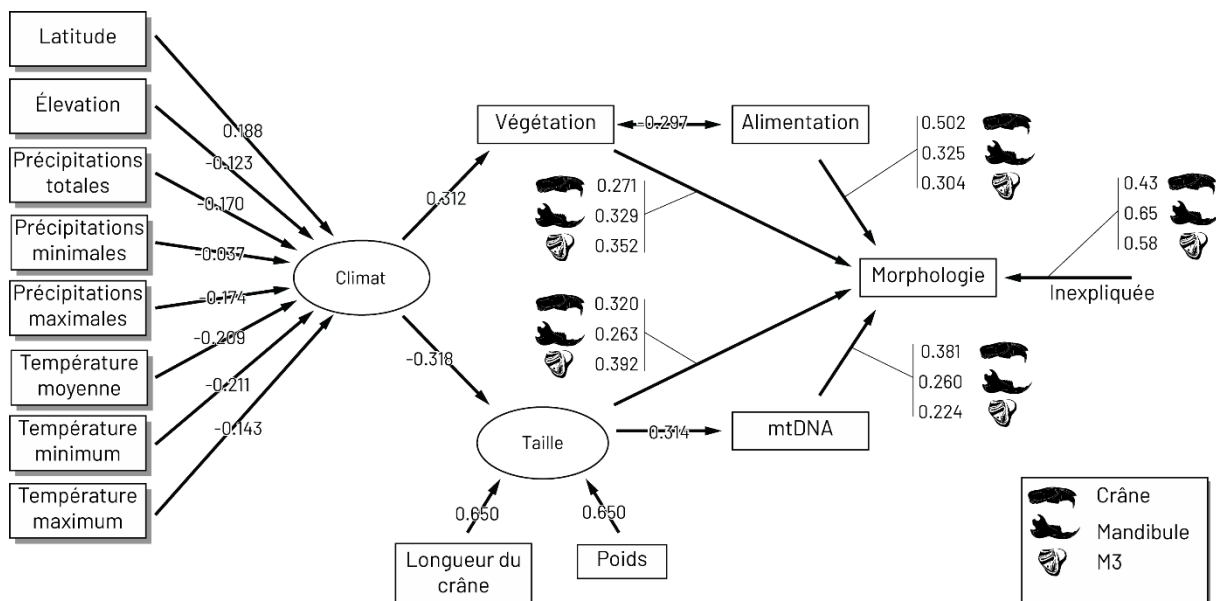


Figure 1.15 : Résultat de la Path analysis mesurant la contribution des variables phylogénétiques (mtDNA), environnementales (climat, végétation) et fonctionnelles (alimentation) à la variation morphologique. Chaque variable est dans une boîte, et chaque facteur composite dans les cercles. Les flèches indiquent les relations causales, les doubles flèches les relations corrélatives. Les valeurs indiquées sont les coefficients de chemins (path) exprimés en fonction de 1. Modifiée d'après Caumul et Polly, 2005.

Tous ces travaux montrent donc les liens forts entre morphologie dentaire et signal phylogéographique, qui sont plus facilement retracés par la forme de la dent que des facteurs environnementaux ou fonctionnels, du moins à échelle micro-évolutive (espèce ou genre). À ce titre, la morphologie dentaire est particulièrement adéquate pour une étude à l'échelle inter et / ou intraspécifique, car on peut constater des différences importantes au sein même d'une espèce, qui n'entrent pas en contradiction avec des données phylogénétiques. La morphologie dentaire a l'avantage d'être étudiable sur l'actuel comme sur le fossile, permettant une comparaison directe entre populations actuelles et passées.

1.5 Synthèse

Le climat terrestre a été modifié à maintes reprises durant le Quaternaire et la mise en place des cycles glaciaires et interglaciaires. Durant les périodes glaciaires, les espaces arctiques se sont étendus, permettant la présence d'espèces de toundra et de taïga dans des espaces aujourd'hui tempérés. Si cette tendance est visible sur l'ensemble de la planète, les conséquences des fluctuations climatiques sont différentes en fonction du cadre spatial et temporel, causant *de facto* une multitude de réponses différentes de la part de la biosphère. Ces réponses ont impacté l'ensemble des niveaux d'organisation du monde vivant, de l'individu à la communauté, jouant donc un grand rôle dans la structuration de la biodiversité actuelle. Pour ces raisons, il paraît indispensable d'étudier conjointement les populations actuelles et les populations fossiles afin d'avoir une compréhension extensive des liens entre les évolutions environnementales, biologiques et écologiques.



CHAPITRE 2

Populations actuelles : *Dicrostonyx* nord-américains

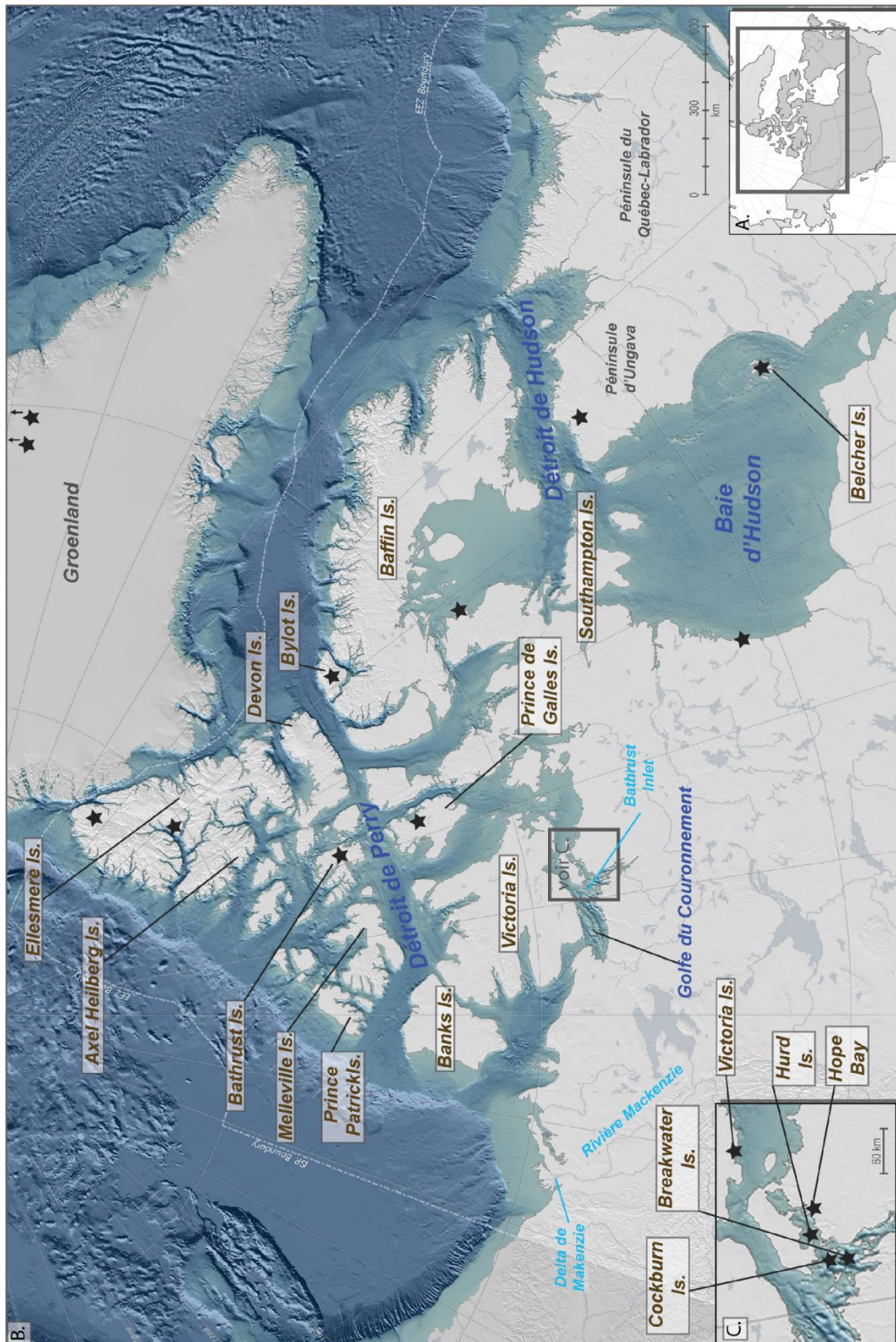


Figure 2.1 : Carte de l'archipel haut arctique. Couleurs de texte : bleu ciel = fleuves, bleu foncé = détroits et baies, marron = îles citées dans le texte. Les étoiles indiquent les sites d'échantillonnage.

Chapitre 2. Populations actuelles : *Dicrostonyx* nord-américains

2.1 Introduction

Parmi les taxons arctiques, les lemmings à collier (genre *Dicrostonyx*) occupent une place particulière. Ils sont hautement dépendants de la couverture neigeuse, et ont une plasticité écologique extrêmement réduite, même comparativement à d'autres taxons arctiques (*Agopex lagopus*, *Rangifer tarandus*, *Lasiopodomys gregalis*, *Lemmus* sp.). Cela en fait un groupe taxonomique particulièrement important dans la compréhension des écosystèmes arctiques. En effet, leur histoire évolutive est complètement indissociable de celle des espaces arctiques, et réciproquement (Oksanen et al., 2008).

Cette dépendance les rend particulièrement sensibles aux fluctuations climatiques, comme les cycles glaciaires / interglaciaires pléistocènes. Durant ces périodes, l'extension des zones de tundra bien au sud de leur limite actuelle a permis aux lemmings d'étendre leur aire de répartition, que ce soit en occupant des zones jusque-là incompatibles (Europe occidentale, Eurasie centrale, États-Unis) ou nouvellement accessibles grâce à la baisse du niveau de la mer (Béringie, couloir de la Manche...). Mais les espaces disponibles ont également été restreints par l'extension des glaciers qui recouvraient une large partie des environnements arctiques (Dalton et al., 2020 ; Lindgren et al., 2016 ; Stewart et al., 2010). Ces changements importants dans la géographie des espaces arctiques ont conduit à de multiples phénomènes de fragmentation de l'habitat, d'extension et de contraction des aires de répartition, voire d'extinction pour certains groupes. Toutes ces caractéristiques font des environnements arctiques un espace particulier, répondant à ses règles propres, difficilement transposables à d'autres écosystèmes (Provan et Bennett, 2008).

Notre travail va se concentrer sur les populations de lemming à collier vivant actuellement en Amérique du Nord : au Canada, dans l'archipel arctique, et au Groenland. En caractérisant le signal morphologique des lemmings à collier nord-américains, nous chercherons à comprendre la structuration de la diversité de ce taxon dans cet espace particulier, fortement fragmenté. En confrontant nos résultats avec ceux issus d'autres disciplines (génétique, génomique, paléontologie, géographie), nous chercherons à identifier les facteurs pouvant expliquer et contraindre les processus de diversification du genre *Dicrostonyx*.

2.2 Diversité du genre *Dicrostonyx* dans l'arctique Nord-Américain

2.2.1 Contexte géographique

L'arctique nord-américain est un espace particulier, radicalement différent des environnements arctiques eurasiatiques. Alors que la grande plaine sibérienne, quasi-continue sur l'ensemble du continent, permet une connexion sur une large étendue, l'arctique nord-américain est fortement fragmenté. On peut le diviser en deux espaces distincts : le continent d'une part, comprenant l'Alaska et le Nord Canada, et l'archipel haut arctique d'autre part, connecté au Groenland (bien qu'il soit considéré comme distinct de l'archipel haut arctique, nous l'y incluons par commodité pour la suite du manuscrit)(Fig. 2.1).

La zone continentale présente d'importantes barrières géographiques. La première est le delta du fleuve Mackenzie, un vaste marécage qui contraste fortement avec les environnements de toundra arctique adjacents, limitant les contacts entre Alaska et Canada. La seconde est d'une autre importance, il s'agit de la baie d'Hudson, qui isole complètement la péninsule du Québec-Labrador du reste du continent, le sud de la péninsule étant constitué de taïgas, infranchissables pour des espèces arctiques.

L'archipel est composé de 94 îles de grande taille, et de 36 469 îles secondaires. Au vu de ce nombre, la forte fragmentation de cet environnement peut sembler évidente. Pour autant, la majorité des mers sont gelées durant l'hiver, rendant théoriquement possible la traversée entre des îles géographiquement proches, comme entre l'île Stefansson et l'île Victoria (Fig. 2.1). Même si des distances importantes peuvent parfois séparer deux îles, des effets fondateurs issus de contacts occasionnels ne sont pas inenvisageables (par exemple lors d'une période de gel particulièrement longue)(e.g. Ehrich *et al.*, 2000). Pour ces raisons, il est extrêmement difficile de savoir si deux populations provenant d'îles adjacentes sont réellement isolées, ou si des contacts, même sporadiques, ont déjà eu lieu. Des exemples étonnants existent pour d'autres taxons, comme cette renarde polaire (*Vulpes lagopus*) ayant traversé l'arctique, du Svalbard à l'île d'Ellesmere (Fuglei et Tarroux, 2019), parcourant 3506 km en 76 jours ! Si les lemmings ne sont pas des renards, cet exemple montre bien les précautions nécessaires lorsque l'on parle d'« isolement » dans les milieux arctiques. À une échelle plus modeste, des contacts entre plusieurs îles du Golfe du Couronnement, distantes de quelques kilomètres, sont attestés pour *Dicrostonyx* (Ehrich *et al.*, 2000). Il existe cependant des barrières géographiques infranchissables : le détroit de Perry, dégelé toute l'année, scinde l'archipel en deux zones distinctes sur un axe est-ouest. Il en va de même pour le détroit de Hudson, ce qui empêche tout contact entre l'île de Baffin et la péninsule du Québec-Labrador. Enfin, le Groenland est accessible uniquement via l'île d'Ellesmere, à l'extrême Nord de l'archipel. L'inlandsis présent en

son centre représente une zone infranchissable, du moins pour un rongeur. La seule façon de rejoindre la côte groenlandaise orientale est donc de suivre le littoral.

Cette importante fragmentation de l'ensemble arctique nord-américain est aussi visible dans la taxonomie, particulièrement lorsqu'on la compare aux populations eurasiatiques.

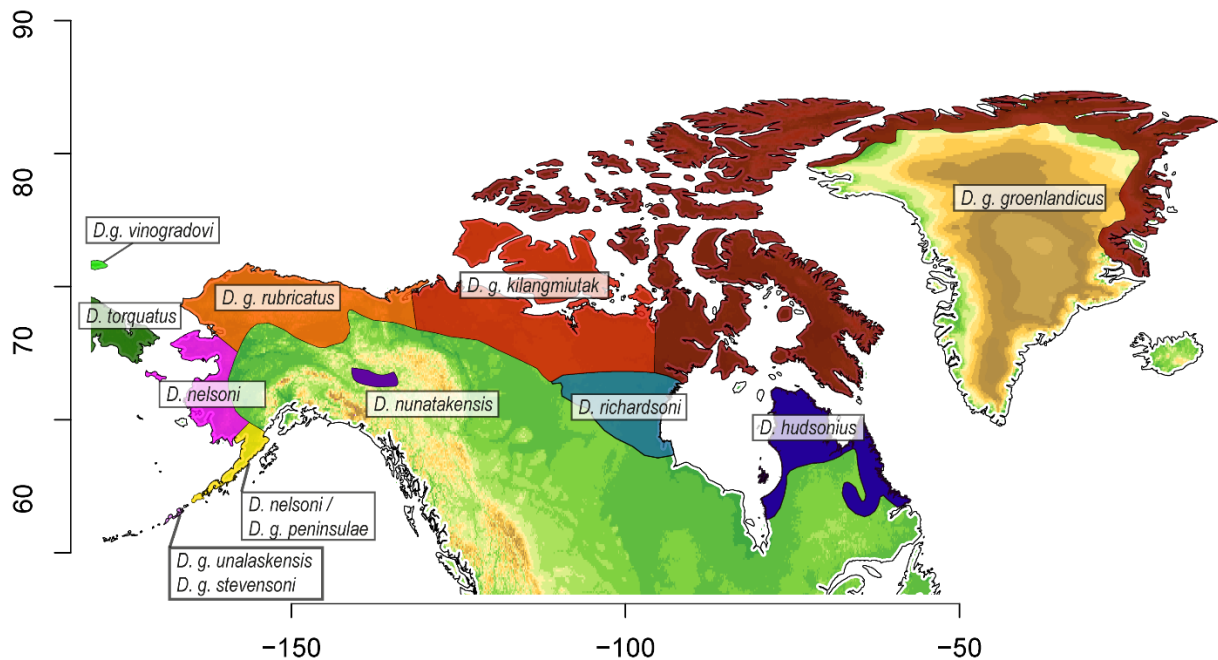


Figure 2.2 : Répartition des différentes espèces / sous espèces du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord. Compilation de données de Fulton et al., 2013 ; Musser et Carleton, 2005.

2.2.2 Origine et diversité taxonomique des lemmings à collier nord-américains

Alors qu'il n'existe qu'une seule espèce du genre *Dicrostonyx* sur l'ensemble de la Russie (à l'exception *D. g. vinogradovi*, dont la répartition est limitée à l'île de Wrangel), on en reconnaît entre trois et six pour le néarctique, avec un nombre variable de sous espèces (Fig. 2.2). Dans ce travail, nous nous concentrerons sur les trois espèces les plus répandues et dont le statut spécifique ne fait pas débat (Fedorov et Goropashnaya, 1999 ; Fedorov et al., 2022 ; Fulton et al., 2013 ; Wilson et al., 2017) : le lemming du Groenland : *Dicrostonyx groenlandicus*, réparti sur le continent et dans l'ensemble de l'archipel arctique ; le lemming de Richardson : *D. richardsoni*, occupant la face occidentale de la baie d'Hudson ; et le lemming d'Ungava : *D. hudsonius*, seule espèce de lemming présente sur la péninsule du Québec-Labrador (Fig. 2.2). Nous ne disposons pas de spécimens pour les autres espèces dont le statut spécifique est bien établi selon Wilson et Reader (2017) (*D. nelsoni* et *D. nunatakensis*) et elles ne seront donc pas incluses dans l'analyse.

Plus de détail sur ces deux espèces méconnues sont présentés en annexe de cette thèse (cf. Annexe 1) Pour retracer l'histoire et les liens entre ces espèces, nous nous baserons à la fois sur des données génétiques et sur l'étude du registre fossile.

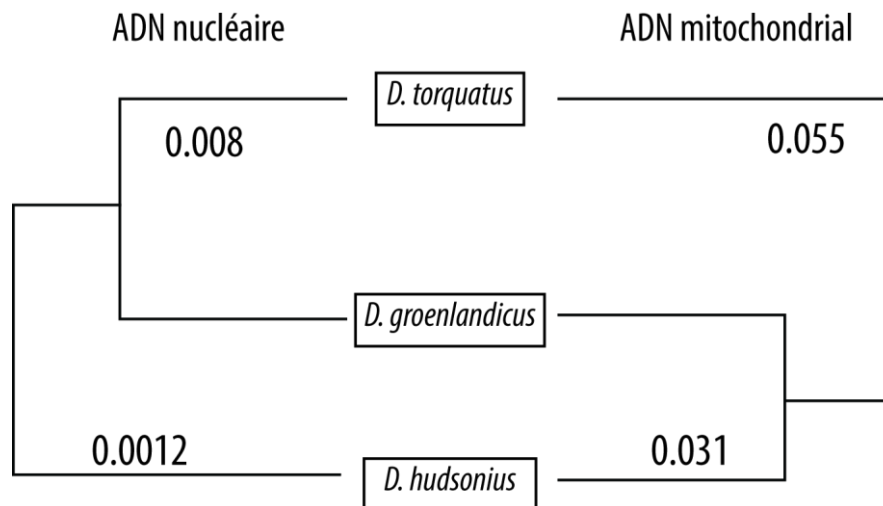


Figure 2.3 : Arbre des distances entre espèces selon l'ADN nucléaire et l'ADN mitochondrial (UPGMA). Les nombres sur les branches indiquent les distances moyennes entre espèces selon le marqueur considéré. Modifiée d'après Fedorov et al., 2022.

2.2.2.1 Premiers peuplements

A ce jour, les premiers restes connus de *Dicrostonyx* en Amérique du Nord proviennent d'Alaska (Guthrie et Matthews, 1971) et du Yukon (Harrington, 2011) et sont datés du début du Pléistocène moyen. La morphologie dentaire assez primitive de ces spécimens (absence de lobe additionnel postérieur sur les molaires supérieures, Gromov et Poliakov, 1977) les rapproche de *D. hudsonius* (Guthrie et Matthews, 1971), confortant l'hypothèse de Guilday (1963) qui envisage deux phases de colonisation du nouveau monde par le lemming à collier au regard du registre fossile. La première phase de peuplement aurait eu lieu au Pléistocène moyen et aurait pour seul représentant actuel *D. hudsonius*. La seconde phase aurait eu lieu au Pléistocène supérieur, et aurait vu les ancêtres de l'actuel *D. groenlandicus* remplacer les populations locales sur une large partie du continent.

Si l'antériorité de *D. hudsonius* par rapport à *D. groenlandicus* est déjà attestée au niveau chromosomique (Borowik et Engstrom, 1993), ce n'est qu'avec l'étude combinée de leur ADN nucléaire et mitochondrial que leurs relations de parenté ont été pleinement comprises, affinant

l'hypothèse des deux vagues de peuplement (Fedorov *et al.*, 2022). Ces deux marqueurs génétiques attestent de la monophylie de chaque taxon, mais fournissent des résultats contradictoires quant à leur phylogénie (Fig. 2.3). Sur la base de l'ADN nucléaire, *D. hudsonius* forme un clade monophylétique bien distinct de *D. groenlandicus* et *D. torquatus*. A l'inverse, l'analyse de l'ADN mitochondrial sépare *D. torquatus* des espèces néarctiques. Cette divergence entre les deux marqueurs génétiques s'explique par une introgression ancienne entre *D. hudsonius* et *D. groenlandicus* durant laquelle l'ADN mitochondrial de *D. groenlandicus* aurait remplacé celui de *D. hudsonius*, comme c'est souvent le cas lors d'une introgression entre une espèce invasive et une espèce locale de faible effectif (Currat *et al.*, 2008). Ce contact secondaire est la preuve de l'existence de deux vagues de peuplement bien distinctes, du paléarctique au néarctique (Fedorov *et al.*, 2022).

Les relations entre *D. richardsoni* et les autres représentants du genre sont moins bien connues, son génome n'ayant jamais fait l'objet d'un séquençage complet. Les seuls travaux existant concernent sa morphologie (Eger, 1995 ; Khidas *et al.*, 2020) et l'analyse de séquences d'ADN mitochondrial (cytochrome b) (Fulton *et al.*, 2013) et fournissent des résultats cohérents, attestant d'une proximité importante entre *D. richardsoni* et *D. groenlandicus*. Les deux espèces ont des différences significatives dans leur génome et leur morphologie crânienne justifiant leur distinction en deux espèces. Malgré cela, ils possèdent des molaires de forme similaire, empêchant l'identification spécifique des spécimens fossiles. Pour ces raisons, il est difficile de dater avec précision la date de séparation des deux taxons. Les données génétiques (mtDNA) suggèrent une spéciation ayant eu lieu au tout début du Pléistocène supérieur (Fulton *et al.*, 2013).

2.2.2.2 Glaciations, refuges et diversification

La diversification des *Dicrostonyx* néarctiques est intimement liée à l'alternance des cycles glaciaires / interglaciaires. Durant les périodes froides, l'habitat actuel des *Dicrostonyx* américains était recouvert de plusieurs inlandsis (Fig. 2.4), le rendant inaccessible pendant de longues périodes. Dans ce contexte, la survie du genre n'a pu se faire que dans des zones particulières, encore mal identifiées, que nous allons présenter :

2.2.2.2.1 Sud de l'inlandsis

On retrouve de nombreux restes de *Dicrostonyx* bien au sud de leur de répartition actuelle dans plusieurs états américains (Fig. 2.4). Sur la base de la morphologie dentaire, les fossiles du Pléistocène supérieur provenant de la côte Est ont pu être rattachés à *D. hudsonius*. A cette

époque, aucun autre fossile présentant ces spécificités morphologiques n'a pu être trouvé ailleurs que dans cette zone (Fulton *et al.*, 2013 ; Guilday, 1963 ; Mead et Mead, 1989), ce qui suggère l'existence d'une zone refuge pour *D. hudsonius* durant la dernière période glaciaire, directement au sud de son aire de répartition actuelle, qu'il aurait (re)colonisé lors de la dernière glaciation.

Comme nous l'avons dit plus haut, il est pour le moment impossible de distinguer *D. richardsoni* de *D. groenlandicus* sur la base de leur morphologie dentaire (Khidas *et al.*, 2020). Pour ces raisons, l'ensemble des spécimens fossiles nord-américains ne présentant pas les critères typiques de *D. hudsonius* sont identifiés comme *Dicrostonyx* sp. (ou comme *D. torquatus* pour les spécimens anciennement identifiés, les espèces du genre n'étant pas encore définies). Toutefois, l'étude de l'ADN mitochondrial ancien de spécimens du Pléistocène Récent découverts dans l'Iowa et le Dakota permet de les rattacher à *D. richardsoni* (Fulton *et al.*, 2013). Le niveau de variation haplotypique entre ces trois spécimens fossiles est plus important que celui retrouvé dans les populations actuelles de l'espèce, suggérant l'existence d'un goulot d'étranglement à la fin de la période glaciaire, comme c'est le cas pour *D. torquatus* (Brace *et al.*, 2012 ; Fulton *et al.*, 2013 ; Lord *et al.*, 2022). Il est donc possible que l'ensemble des spécimens de *Dicrostonyx* fossiles découverts au sud de l'inlandsis durant le Pléistocène supérieur soient de la même lignée que *D. richardsoni*, et que *D. groenlandicus* n'ait jamais été présent dans cette zone géographique (Fulton *et al.*, 2013). Cette hypothèse est toutefois remise en question suite à la découverte de spécimens de *D. groenlandicus* (identification sur la base de l'ADN ancien) provenant du site de January Cave (Alberta, Canada) et datés du Pléistocène supérieur (Palkopoulou *et al.*, 2016). Cette découverte indique une présence de *D. groenlandicus* au sud de l'inlandsis, mais doit être considérée avec beaucoup de prudence. En effet, le site se situe à l'extrémité sud du corridor séparant les deux inlandsis continentaux, dont le degré d'ouverture et de fermeture est mal connu (Dalton *et al.*, 2020). On sait par ailleurs que des zones libres de glace ont existé au sein de ce corridor, alors même que les inlandsis les isolaient complètement du reste du continent, et plusieurs de ces zones ont été identifiées dans la région de January Cave. Il est donc à ce jour impossible de savoir l'étendue passée de *D. groenlandicus*, et donc l'espèce dans laquelle classer la plupart des spécimens fossiles découverts au sud des deux inlandsis nord-américains.

2.2.2.2 Refuges nordiques

L'étude de l'ADN mitochondrial des populations actuelles de *D. groenlandicus* a révélé l'existence de quatre clades distincts, qui correspondraient à autant de zones refuges (Fedorov et Stenseth, 2002). Le clade le plus distinct comprend les populations d'Alaska, et résulterait d'une

recolonisation postglaciaire depuis la Béringie. Les trois autres clades identifiés correspondent à la zone continentale, à l'archipel arctique central au sud du détroit de Perry, et à son pendant nord, l'archipel haut arctique incluant le Groenland. Pour chacun de ces clades, une zone refuge potentielle a été proposée : respectivement au nord du delta du Mackenzie, à l'ouest de l'île de Banks, et au nord-ouest de l'inlandsis Inuitien. Cette division en quatre clades est visible dans une moindre mesure dans la morphologie crânienne, avec un faible isolement des spécimens d'Alaska et de l'archipel Haut arctique par rapport aux autres populations (Eger, 1995).

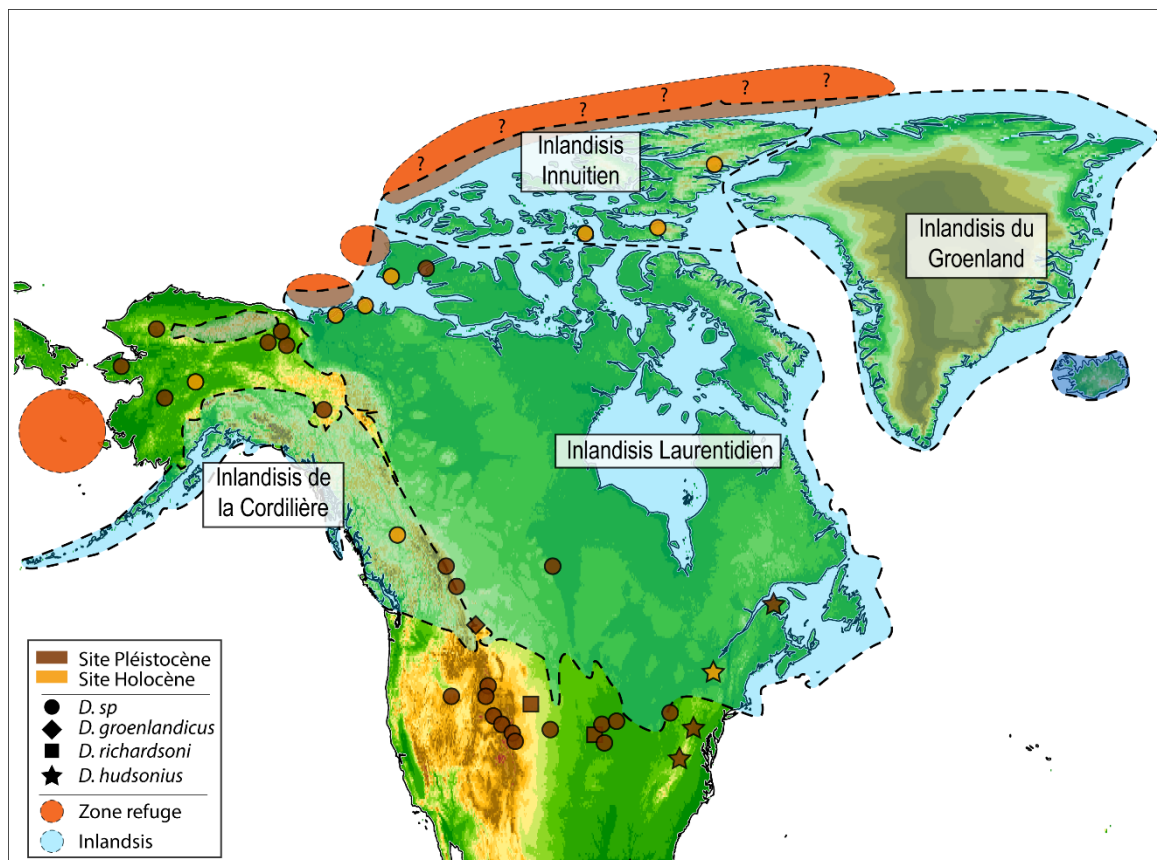


Figure 2.4 : Localisation des spécimens fossiles du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord. Cercles : *Dicrostonyx sp.*, carrés : *D. richardsoni*, étoiles : *D. hudsonius*, losanges : *D. groenlandicus*. Les sites pléistocène sont en marron, les sites holocènes sont en jaune. Les zones refuges proposées par Fedorov et Stenseth (2002) sont en orange. Les différents inlandsis sont représenté selon leur extension maximale à 18 ka calBP selon Dalton et al., (2020).

2.3 Objectifs

Nous présentons ici la première étude extensive sur les variations de morphologie dentaire (première molaire inférieure) des principales espèces de *Dicrostonyx* nord-américains : *D. hudsonius*, *D. richardsoni* et *D. groenlandicus*. Notre objectif est de quantifier la variabilité morphologique de ces espèces, ainsi que les différences inter et intra spécifiques, et de comparer les résultats issus de l'analyse de la morphologie avec les facteurs géographiques et phylogénétiques précédemment présentés.

2.4 Matériel et méthode

2.4.1 Echantillonnage et spécimens

Le corpus d'étude est principalement composé de spécimens issus de collections muséales, ou découverts dans des pelotes de réjection de chouette harfang (*Bubo scandiacus*). Au total, 652 spécimens ont été collectés pour l'ensemble de la zone arctique nord-américaine à l'Est du fleuve Mackenzie (Fig. 2.5., Tab. 2.1). Notre objectif étant notamment de mesurer l'impact de l'isolement sur la morphologie, nous avons choisi de ne pas regrouper des spécimens provenant d'îles géographiquement proches (par exemple ceux de l'île du Roi Guillaume et de l'île Victoria) de façon à ne pas biaiser les résultats en augmentant artificiellement le nombre d'individus par groupe. La seule exception à cette règle concerne les îles de Cockburn et de Breakwater, distantes de cinq kilomètres, et dont les spécimens ne présentent pas de différences statistiquement significatives dans leur morphologie (Procrustes Anova p-value = 0.62). Elles sont donc regroupées sous l'appellation du Golfe du Couronnement (Cor_Is). Bien que nous disposons de populations provenant de localités adjacentes (île de Hurd, Hope Bay), elles présentent des différences significatives dans leur morphologie, et ne seront donc pas mélangées. Pour la suite de ce chapitre, nous utiliserons le terme « population » pour désigner l'ensemble des individus provenant d'un même ensemble géographique (île, ensemble d'îles ou région).

2.4.2 Jeux de données

Afin de pouvoir décrire et comprendre la structuration morphologique des populations de *Dicrostonyx* à différentes échelles biogéographiques, deux jeux de données ont été constitués.

Le premier va se concentrer sur la structuration morphologique à l'échelle continentale, de l'extrême Nord de l'archipel jusqu'aux limites méridionales de répartition du genre. Pour garantir des résultats statistiquement fiables, seules les populations ayant 20 individus ou plus seront incluses dans ce corpus. Au total, nous considérerons 568 spécimens provenant de onze populations (cf. jeu de données 'continental' dans le Tab. 2.1).

Le second comprendra l'ensemble des populations de *D. groenlandicus* situées au sud du détroit de Perry, et ayant au moins neuf individus. Les populations considérées sont détaillées dans le tableau 2.1 (cf. jeu de données 'régional'). L'analyse de ce corpus (n= 142) permettra d'analyser en détail la structure morphologique de *D. groenlandicus* au niveau intraspécifique, dans une zone d'ambiguïté taxonomique où plusieurs sous-espèces ont déjà été identifiées, mais dont la pertinence n'a jamais été considérée au niveau morphologique.

2.4.3 Acquisition de données

Toutes les dents ont été dessinées à la chambre claire (loupe binoculaire Wild M8 ; Leica, Wetzlar, Allemagne) de façon standardisée, c'est-à-dire en faisant le focus sur l'axe antéro-postérieur de la surface occlusale. Les dessins ont ensuite été scannés (résolution 600 dpi), et les *landmarks* ont été placés automatiquement sur le contour de la dent selon le protocole de TeethOutline adapté pour les premières molaires inférieures de *Microtus* et de *Dicrostonyx* (Navarro *et al.*, 2018 ; Montuire *et al.*, 2019) (cf. Annexe 2). L'orientation est standardisée grâce au placement des *landmarks* n°3 et 15 pour l'axe vertical, et n°8 et 14 pour l'axe horizontal, permettant le placement automatique des 14 autres *landmarks* fixes, et des 20 semi-*landmarks* sur la boucle antérieure (Fig. 2.6). Afin de pouvoir décrire l'ensemble de la forme de la dent, le schéma retenu comprendra l'ensemble des semi-*landmarks* et des *landmarks* fixes, à l'exception du n°11 qui sera supprimé pour éviter toute information redondante entre *landmarks* et semi-*landmarks*.

Chaque étape n'a été réalisée que par une seule personne afin de prévenir tout biais inter-opérateur (dessin : Sophie Montuire, placement de *landmarks* : Louis Arbez).

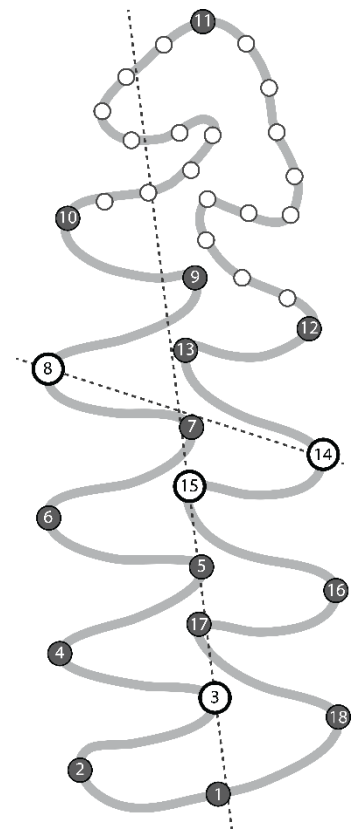


Figure 2.6 : Première molaire inférieure droite de *Dicrostonyx* sp. et schéma de *landmarks*. Les *landmarks* fixes sont numérotés. Les points placés automatiquement sont en gris, les points placés manuellement sont en blanc. Les semi *landmarks* sont en blanc, sur la boucle antérieure.

2.4.3 Identification des outliers

Les *outliers* sont définis sur chaque population de plus de 20 individus préalablement à l'alignement procruste général. Un alignement procruste (Generalized Procrustes Analysis, GPA) est réalisé sur chaque groupe, et les *outliers* sont identifiés comme étant les individus ayant une distance procruste trop importante comparée à la forme moyenne de leur population.

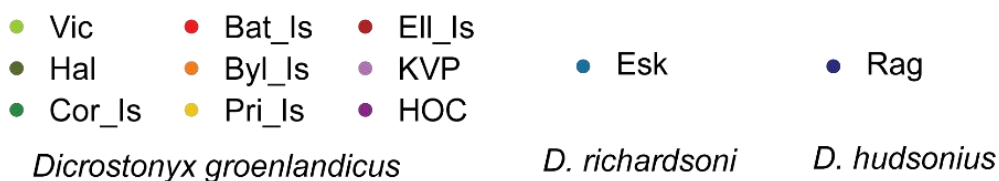
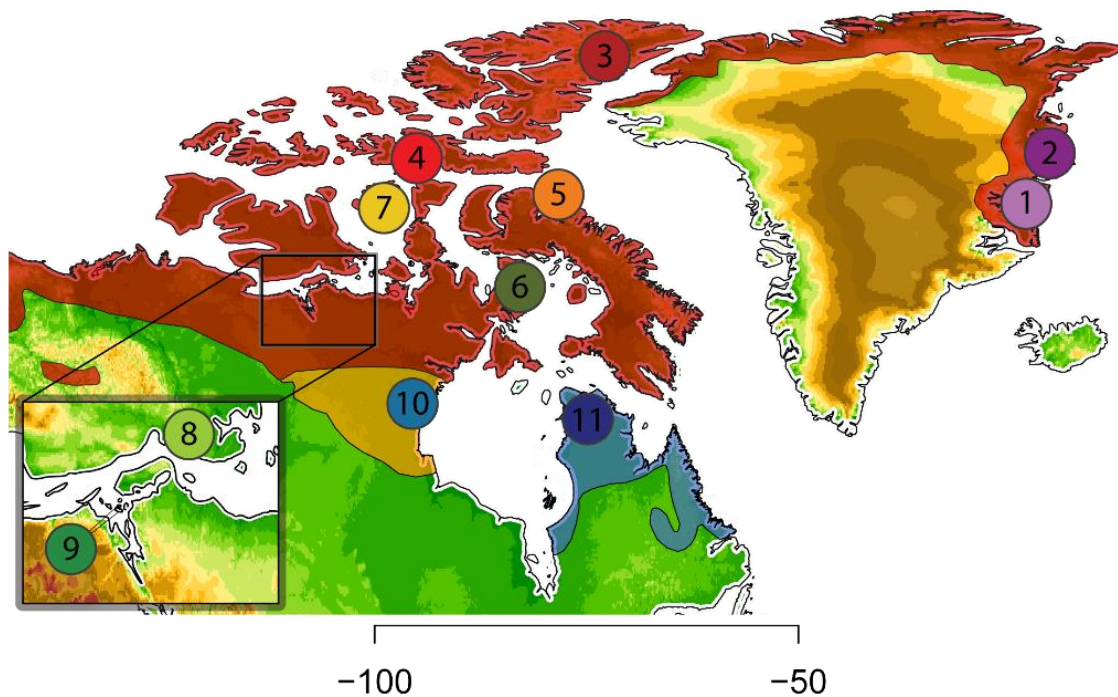


Figure 2.5: Répartition des trois espèces de *Dicrostonyx* (rouge = *D. groenlandicus* ; jaune = *D. richardsoni* ; bleu = *D. hudsonius*) sur la zone d'étude et sites d'échantillonnage des sites ayant plus de 20 individus. Les numéros correspondent aux chiffres du tableau 1. Le détail montre la région de Bathurst Inlet, du golfe du couronnement et le Sud de l'île Victoria.

Espèce	Région	Site	Année collecte	Type collecte	Label	N° carte	Nb Spec	jeu de donnée	
								Continental	Régional
<i>D. groenlandicus</i>	Archipel Haut Arctique	Karuplev Valley (Ile Trail)	1994 - 1997 - 1998	Pelotte	KVP	1	94	o	
		Hochstetter Forland	1996 - 2010 - 2013	Pelotte	HOC	2	127	o	
		Ile d'Ellesmere	1951 à 1978	Musée (CMN)	Eil_Is	3	32	o	
		Ile de Bathrust	1968 à 1971	Musée (CMN)	Bat_Is	4	32	o	
	Archipel Central	Ile Victoria	1996 - 1999	Pelotte	Vic_Is	8	40	o	o
		Ile du Prince-de-Galles	1958	Musée (CMN)	Pri_Is	7	20	o	o
		Ile Bylot	1957 à 1960	Pelotte	Byl_Is	5	60	o	
	Continent	Coronation gulf islands	1996	Musée (BBM)	Cor	9	28	o	o
		Ile Hurd	1996	Musée (BBM)	Hur_Is	-	19		o
		Hope Bay	1996	Musée (BBM)	Hop	-	11		o
		Mellville Peninsula, Hall beach	1973	Musée (CMN)	Hal	6	23	o	o
		Ile Igloodik	1946	Musée (CMN)	Igl_Is	-	9		o
<i>D. richardsoni</i>	Continent	Eskimo point	1960	Musée (CMN)	Esk	10	24	o	
<i>D. hudsonius</i>	Péninsule Nord	Mine Ragalan	2013	Pelotte	Rag	11	90	o	

Tableau 2.1 : Spécimens présents dans le corpus.

2.4.4 Traitement de données

Ici nous nous contenterons de présenter les différentes méthodes utilisées et de rappeler brièvement leur principe et objectifs. Plus de détails sont présents dans en annexe 2.

2.4.4.1 Construction de l'espace des formes et réduction de données

Une fois les outliers identifiés et supprimés, une GPA est réalisée sur l'ensemble des spécimens pour chaque jeu de donnée. Les semi-landmarks sont autorisés à glisser entre les landmarks fixes n°10 et 12 (Fig. 2.6). La taille au centroïde (CS) est conservée comme mesure de taille.

L'espace des formes obtenu est d'abord synthétisé *via* une Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette analyse permet une visualisation de la structure de l'espace des formes en projetant les données sur les trois premiers PCs, ainsi qu'une réduction du nombre de dimension de nos données. La majorité des analyses suivantes seront réalisées sur les scores de PCs et non sur les coordonnées brutes.

2.4.4.2 Variation morphologique

Plusieurs métriques sont utilisées afin de caractériser les différents aspects de la variation morphologique, à savoir : l'espace occupé, la dispersion des spécimens et la part de variation de chaque population comparée à la variation totale (disparité).

L'espace occupé par chaque groupe est estimé par la mesure du volume occupé par chaque population au sein de l'espace morphologique sur les 4 premiers PCs (Cardini *et al.*, 2015 ; Drake et Klingenberg, 2010). Cette mesure pouvant être fortement dépendante du nombre de spécimens au sein de chaque population, k individus sont sélectionnés aléatoirement au sein de chaque population (k étant la taille de la plus petite population). L'ensemble des sous-populations est aligné avec une nouvelle GPA, et le volume est mesuré pour chaque population au sein de ce nouvel espace des formes sur les 4 premiers PCs. Cette procédure est itérativement réalisée 1000 fois afin d'avoir un résultat fiable.

La dispersion des spécimens est définie comme étant la distance procruste moyenne au carré entre chaque spécimen d'une population et sa forme moyenne (Drake et Klingenberg, 2010 ; Zelditch *et al.*, 2003). En combinant cette métrique à la précédente, cela permet d'avoir une idée de la « taille » d'espace occupé par une population, et de la « densité » de cette occupation.

Enfin, la part de variation par population au sein de la variation globale est mesurée grâce à un équivalent de la métrique de disparité partielle définie par Foote (1993). La disparité partielle permet d'estimer la contribution de chaque population à la disparité totale. Elle fournit donc un indicateur du degré de recouvrement entre populations.

2.4.4.3 Différenciation des groupes

Une analyse linéaire discriminante multigroupes (Canonical Variate Analysis, CVA) est réalisée afin de décrire les différences intergroupes. Cette méthode va minimiser les différences intra-populations tout en maximisant les différences inter-populations, permettant ainsi d'identifier les populations les plus différentes et de visualiser facilement les résultats obtenus. Il faut noter qu'une CVA augmente artificiellement les différences entre les groupes. Même s'il est facile de réaliser un graphique à partir des scores de nos spécimens sur les axes discriminants, ceux-ci sont obtenus au prix d'une déformation de l'espace morphologique, et les distances observées dans l'espace discriminant ne sont donc pas représentatives de la réalité biologique (Rohlf, 2021). Ces différences artificielles seront d'autant plus importantes si l'analyse est mal calibrée, c'est-à-dire si aucune attention n'est portée à la relation entre le nombre d'individus par population et le nombre de dimensions considérées (Kovarovic *et al.*, 2011 ; Rohlf, 2021). Afin d'éviter ces biais, l'analyse est réalisée directement sur les vingt premiers PCs scores -1, de façon à ne pas inclure plus de variables que le nombre de spécimens compris dans la plus petite population. Réalisée correctement, cette analyse permet facilement d'identifier les groupes les plus distincts des autres, tout en regroupant les populations morphologiquement proches, le tout en produisant un résultat graphique facilement interprétable, et surtout fiable.

Les différences morphologiques entre populations sont attestées *via* une Anova procruste, qui est une adaptation du test d'Anova « classique » aux données morphométriques. Dans son calcul, elle se rapproche d'un test *F* de Goodall dans la mesure où elle n'est pas basée sur la matrice de variance-covariance, mais sur la somme des distances procrustes au carré, ce qui la rend moins restrictive, et donc particulièrement appropriée pour l'analyse de données morphométriques. Ce test est réalisé sur l'ensemble des coordonnées procrustes, avec les populations pour co-variable. Un test de différence deux à deux est ensuite effectué pour identifier les populations présentant des différences significatives.

Si l'Anova procruste est moins restrictive que l'Anova classique, les résultats sont tout de même dépendant de l'échantillonnage, et si elle est réalisée sur des populations de petite taille, les résultats peuvent être biaisés. Afin de pouvoir estimer la fiabilité de chaque Anova réalisée sur des populations de moins de 20 individus, les formes moyennes estimées depuis les résultats

d'Anova sont projetées dans l'espace des formes avec une ellipse de confiance (95%) afin de détecter un recouvrement entre deux populations qui pourraient être reconnues différentes sur leur seul score.

2.4.4.4 Identification de la structure morphologique

La présence d'un gradient morphologique potentiel est investiguée *via* un test Q de Pielou (Pielou, 1979). Cette méthode est applicable sur une matrice de distance, et va produire un score reflétant son degré d'ordonnement. Le score produit est compris entre 0 et 0.5 et doit être inférieur à un seuil théorique afin de refléter un degré d'ordonnement (0.42 pour onze populations). C'est une technique particulièrement adaptée aux données morphométriques après alignement procruste, car elles sont projetées dans un espace euclidien. La matrice de distance incluse dans l'analyse est donc directement représentative des relations entre spécimens. Nous appliquons cette méthode sur une matrice de distance entre les formes moyennes de chaque population, et ce avec deux objectifs. Tout d'abord afin d'évaluer la pertinence d'un gradient identifié par d'autres analyses, puis pour identifier quelles sont les populations les plus souvent associées.

Pour cela, le calcul du critère Q est réalisé sur une matrice de distances entre les formes moyennes de chaque population, dont l'ordre des colonnes et des lignes a été changé aléatoirement pour un total de 1 000 000 d'itérations. Parmi les ordres ayant un ordre inférieur au seuil, les sites étant associés les plus fréquemment sont identifiés.

En faisant ainsi, il est possible de mieux caractériser l'éventuelle structuration géographique du signal morphologique.

2.4.4.5 Clustering

Afin de pouvoir identifier d'éventuels sous-groupes morphologiques au sein du genre *Dicrostonyx*, plusieurs méthodes de *clustering* ont été appliquées. La grande majorité de ces méthodes n'ayant pas montré de résultats significatifs, elles ne seront pas détaillées ici (parmi ces méthodes : K-mean, K-medoid, Knn supervisé et non supervisé, Gaussian Mixture Model). La seule méthode ayant fourni des résultats robustes et interprétables est le clustering par segmentation hiérarchique ascendante, ou clustering hiérarchique. Cette méthode se base sur une matrice de distance et fonctionne de manière itérative, cherchant tout d'abord à regrouper les deux individus les plus proches en un seul cluster. Une nouvelle matrice de distance est établie, et le processus est répété jusqu'à ce qu'il ne reste qu'un seul cluster. Le tout est représenté graphiquement *via* un dendrogramme, où les distances des branches sont calculées

en fonction des distances entre clusters. Avant de présenter les résultats obtenus, il faut insister sur plusieurs points capitaux :

- S'il n'est pas basé sur des données génétiques, le dendrogramme obtenu n'est qu'une représentation graphique des distances entre groupes, et ne doit en aucun cas être vu comme une phylogénie (précision qui peut sembler superflue, mais d'éminents auditeurs m'ont déjà posé la question en colloque, je préfère être explicite afin d'éviter toute méprise).
- Les résultats sont hautement dépendants de la mesure de distance et de la méthode d'agrégation choisie.
- La méthode a pour but de créer des clusters, et certaines populations peuvent être distinctes sur l'arbre alors qu'elles ne présentent pas de différences significatives sur d'autres tests (ANOVA par exemple).

Afin d'obtenir des résultats robustes, le clustering hiérarchique est réalisé sur la matrice des distances de Mahalanobis entre les formes moyennes de chaque population. La méthode d'agglomération choisie est le « lien complet » qui prend en compte la distance maximum entre deux clusters, ce qui tend à identifier plusieurs clusters compacts comparativement à d'autres méthodes agglomératives (comme la « distance la plus proche » ou la « distance moyenne »).

2.5 Résultats

2.5.1 À l'échelle du genre

Cette partie présente les résultats des analyses réalisées sur le jeu de données à l'échelle continentale, comprenant l'ensemble des populations ayant au moins 20 spécimens, afin de pouvoir réaliser une analyse à large échelle géographique et taxinomique tout en fournissant des résultats statistiquement fiables.

2.5.1.1 Description de l'espace morphologique

Les trois premiers axes (PCs) de l'ACP recouvrent 50.1% de la variation morphologique totale (Fig. 2.7). Il semble y avoir un faible signal géographique le long de l'axe du PC1, isolant les groupes du nord de l'archipel arctique du reste des spécimens. Les populations du Groenland (KVP et HOC) sont réparties seules sur le côté positif de l'axe, se distinguant clairement des autres groupes. Les populations du nord de l'archipel arctique (île de Bathrust et île d'Ellesmere) et celle de l'île de Bylot ont un score légèrement supérieur au reste des spécimens, qui sont tous placés du côté négatif de l'axe sans distinction particulière. Étonnamment, il ne semble pas y avoir de séparation entre les différentes espèces du genre, *D. hudsonius* et *D. richardsoni* occupant le même espace que les spécimens de *D. groenlandicus* de l'archipel central et du continent.

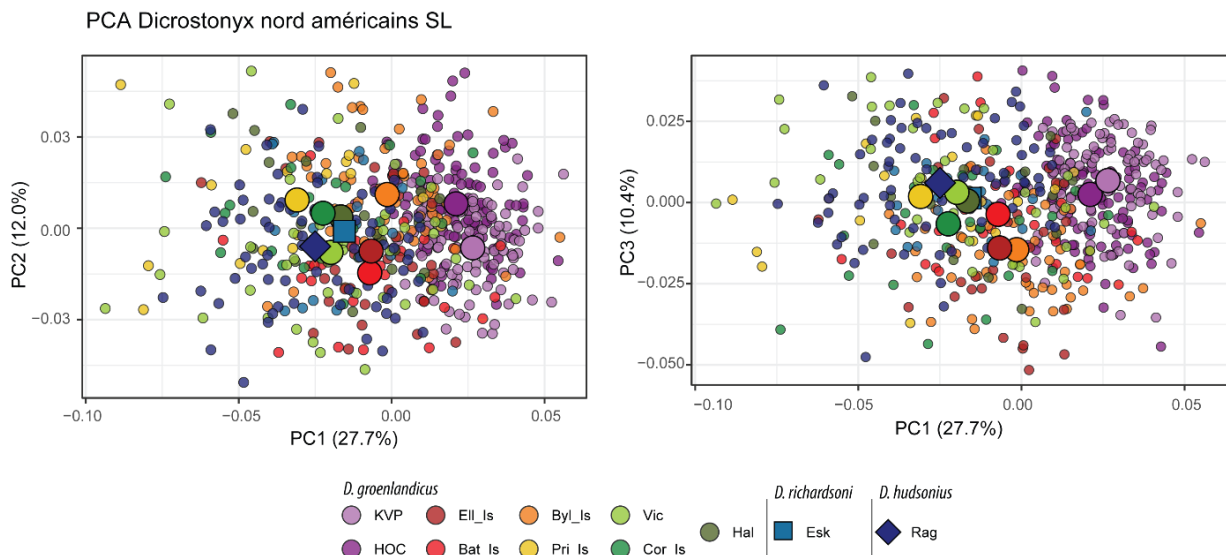


Figure 2.7 : Projection des spécimens sur les axes des PC1/PC2, et des PC1/PC3 et des centroïdes pour chaque population. Les formes des centroïdes sont en fonction des espèces (voir légende).

Cette distinction entre les populations du Nord de l'archipel et le reste des groupes est également visible dans la dispersion des spécimens autour de la moyenne de leur groupe. Les populations du Groenland semblent être regroupées en un nuage de point compact et peu étendu malgré un nombre très important de spécimens, là où d'autres populations, comme celle de l'île Victoria, sont particulièrement dispersées.

La taille au centroïde varie également entre les groupes (Fig. 2.8). Les populations du Nord de l'archipel ont une taille légèrement supérieure aux populations méridionales, à l'exception de l'île de Bylot qui obtient des valeurs similaires aux groupes nordiques. Les spécimens de l'île Victoria sont les plus petits, mais également ceux présentant la plus grande variation de taille. Si *D. hudsonius* et *D. richardsoni* semblent être légèrement plus petits que *D. groenlandicus*, ils restent néanmoins dans les valeurs obtenues pour *D. groenlandicus*. Il n'y a pas de différence significative entre la taille des spécimens en fonction de leur espèce ($p.val = 0.064$), et il n'y a pas de corrélation entre la taille au centroïde d'une population et sa latitude ($p.val = 0.128$).

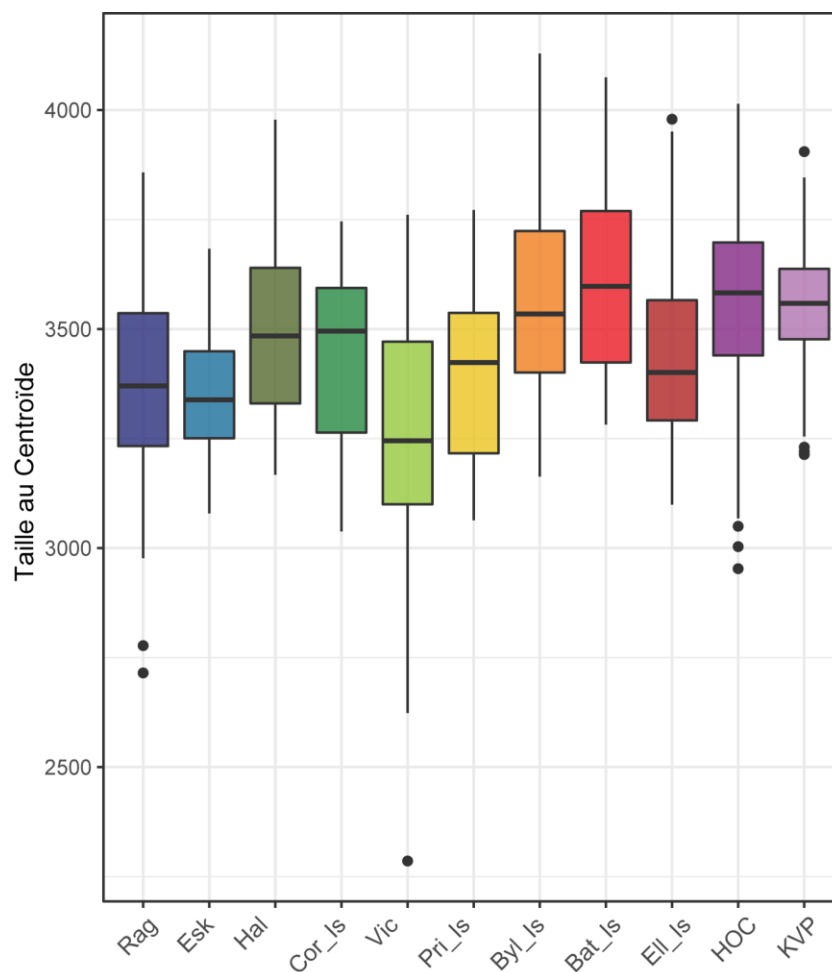


Figure 2.8 : Boîte à moustache montrant les tailles aux centroïdes de chaque population. Les couleurs correspondent à la légende de la figure 2.7.

2.5.1.2 Mesures de variation

Le volume occupé par chaque population sur les quatre premiers PCs au sein de l'espace morphologique varie fortement, corroborant les observations faites sur les premières projections d'ACP (Fig. 2.9). Au niveau interspécifique, *D. richardsoni* est le moins variable, alors que *D. hudsonius* obtient des valeurs relativement hautes, allant jusqu'à être la deuxième population la plus variable si l'on considère les valeurs extrêmes. Au niveau intraspécifique, les populations du nord de l'archipel occupent un espace relativement restreint, les deux groupes du Groenland obtenant les deux scores les plus bas malgré leur grand nombre de spécimens. Il est à noter qu'une fois de plus, l'île de Bylot obtient des valeurs similaires à celle des populations de l'île de Bathrust et de l'île d'Ellesmere. Les populations de l'archipel central occupent le plus de place dans l'espace morphologique, particulièrement celles de l'île Victoria, de l'île du Prince-de-Galles et du Golfe du Couronnement. La faible variabilité des scores obtenus pour les populations de *D. richardsoni* et de Hall Beach est probablement due à leur faible nombre de spécimens.

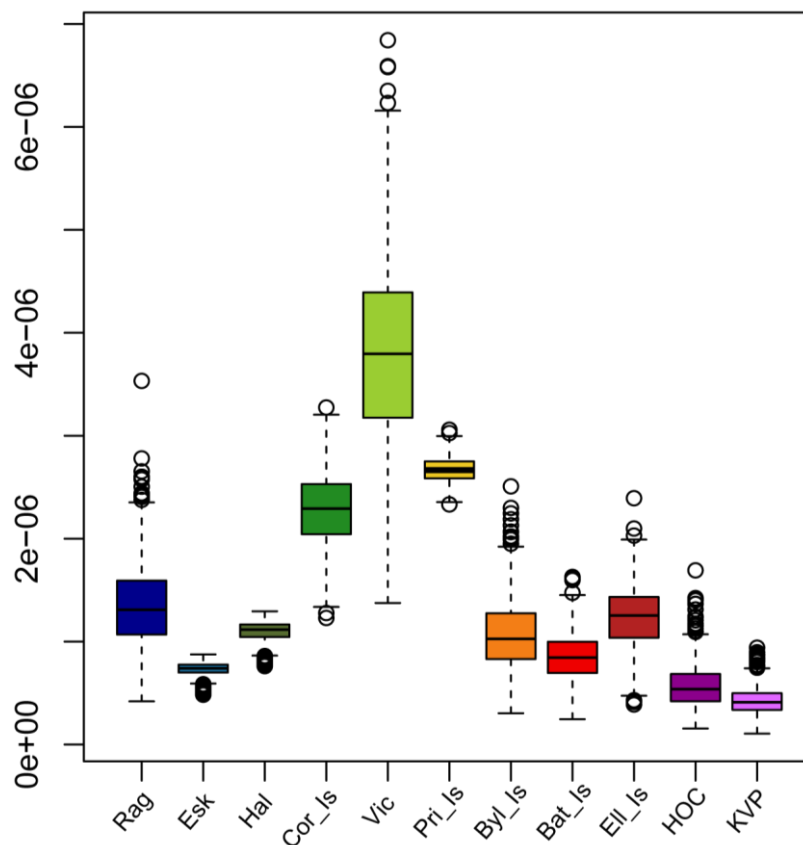


Figure 2.9 : Boîte à moustache des volumes occupés par population sur les 4 premiers PCs après ré-échantillonnage sur 1000 itérations (voir texte pour détail du calcul). Les couleurs correspondent à la légende de la figure 2.7.

Les résultats sont similaires pour la distance moyenne au carré de chaque population. Les populations les plus dispersées sont celles de l'archipel central, et plus particulièrement celle de

l'île Victoria, alors que les groupes les plus compacts sont sans conteste les populations groenlandaises.

La contribution de chaque population à la variation globale est quantifiée par la mesure de disparité partielle. Les scores les plus hauts sont ceux des populations groenlandaises et de *D. hudsonius*, suivi de l'île Victoria puis de l'île de Bylot. Si la haute valeur de l'île Victoria est sûrement le reflet de son importante dispersion dans l'espace morphologique, il en va différemment pour les autres groupes. Dans leur cas, cela semble indiquer une morphologie particulière, distincte de la majorité des autres spécimens, et ayant un poids significatif dans la construction de l'espace morphologique. Une fois de plus, *D. richardsoni* semble peu variable, n'apportant que très peu à la disparité totale.

2.5.1.3 Différenciation des groupes

Les résultats de la CVA vont dans le même sens (Fig. 2.10). Les différents groupes semblent être répartis le long d'un gradient géographique sur le premier axe discriminant, avec les populations groenlandaises à une extrémité, suivies des populations de l'archipel nord, puis de l'île de Bylot, des populations de l'archipel central et des populations continentales (incluant *D. richardsoni*), et se terminant par *D. hudsonius*. La procédure de reclassification à validation croisée basée sur les résultats de l'analyse discriminante souligne également la proximité entre les populations continentales et celles de l'archipel central (Tab. 2.3). Là où toutes les populations de l'archipel nord et de *D. hudsonius* sont reclassées à plus de 60% dans leur groupe d'origine, ce score ne dépasse pas les 30% pour les groupes de l'archipel central et du continent. Ce faible score de reclassification peut être dû au faible nombre de spécimens de ces groupes, car ce genre d'analyse favorise les groupes de taille importante (effet d'*overfitting*). Dans le cas de certains groupes, cela pourrait également être dû à leur score élevé de variation (comme pour l'île Victoria).

Les différentes Anova procrustes réalisées aux niveaux interspécifique et inter-populationnel fournissent toute deux des résultats significatifs (Tab. 2.4, 2.5). Les trois espèces montrent des différences significatives ($Z = 6.0$, $F = 15.4$, $p.val = 0.001$), et les comparaisons deux à deux montrent qu'elles sont toutes statistiquement différentes, les plus distinctes étant sans surprise *D. groenlandicus* et *D. hudsonius*. Au niveau inter-populationnel, les résultats sont similaires ($Z = 8.9$, $F = 16.3$, $p.val = 0.001$), les comparaisons deux à deux n'identifiant que 6 paires de populations n'ayant pas de différences significatives. *D. groenlandicus* et *D. hudsonius*. Au niveau inter-populationnel, les résultats sont similaires ($Z = 8.9$, $F = 16.3$, $p.val = 0.001$), les comparaisons deux à deux n'identifiant que 6 paires de populations n'ayant pas de différences significatives. Les

pires de populations ne montrant pas ces différences proviennent toutes du continent et de l'archipel central (à l'exception de la paire île Victoria - *D. hudsonius*). Les populations ayant la plus grande distance avec les autres spécimens sont les populations du Groenland.

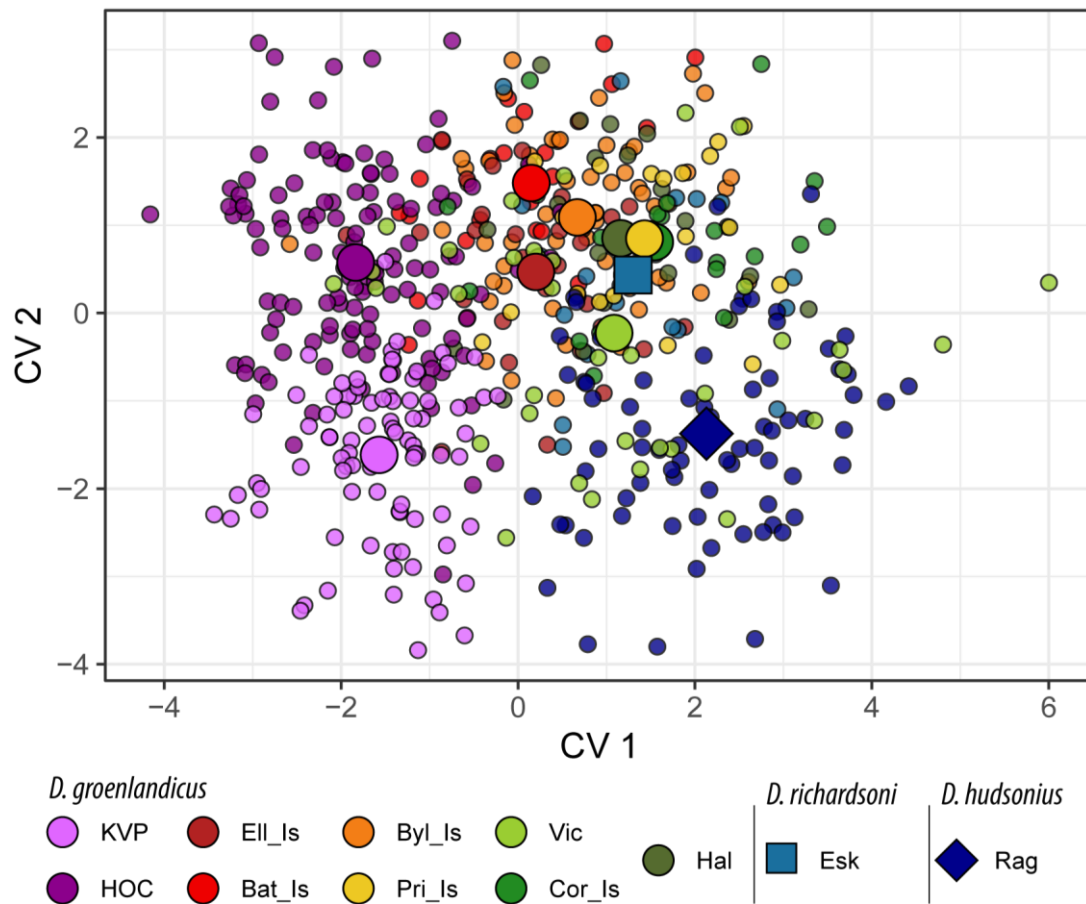


Figure 2.10 : Projection des spécimens sur les deux premiers axes de l'analyse discriminante. Les formes des centroïdes sont en fonction des espèces (voir légende).

	Rag	Esk	Hal	Kil	Vic	Pri_Is	Byl_Is	Bat_Is	EII_Is	HOC	KVP
PWDist	0,005	0,004	0,005	0,006	0,008	0,007	0,004	0,004	0,005	0,003	0,003
Footes partial Disparity	0,00045	0,0001	0,00011	0,00016	0,0003	0,00016	0,00025	0,00015	0,0002	0,00054	0,00039
VolMean	6,19E-06	7,90E-07	1,22E-06	2,99E-06	8,27E-06	2,57E-06	3,80E-06	1,63E-06	2,35E-06	3,57E-06	2,11E-06

Tableau 2.2 : Mesures de variation par population. PWDist = distance moyenne au carré par rapport à la forme moyenne de la population, VolMean : volume moyen occupé dans l'espace morphologique après 1000 itérations (voir texte).

	Bat_Is	Byl_Is	Ell_Is	Esk	Hal	HOC	Cor_Is	KVP	Pri_Is	Rag	Vic
Bat_Is	60,0	16,7	3,3	3,3	0,0	6,7	3,3	3,3	3,3	0,0	0,0
Byl_Is	0,0	73,7	3,5	0,0	1,8	7,0	3,5	1,8	0,0	5,3	3,5
Ell_Is	6,3	3,1	65,6	0,0	3,1	3,1	6,3	3,1	3,1	0,0	6,3
Esk	19,0	9,5	9,5	19,0	9,5	0,0	4,8	0,0	4,8	19,0	4,8
Hal	4,8	19,0	0,0	4,8	23,8	4,8	19,0	9,5	14,3	0,0	0,0
HOC	0,0	3,2	0,0	0,8	0,8	84,0	0,0	11,2	0,0	0,0	0,0
Cor_Is	4,2	12,5	4,2	12,5	0,0	12,5	29,2	0,0	8,3	8,3	8,3
KVP	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	0,0	91,0	0,0	0,0	0,0
Pri_Is	0,0	10,0	5,0	10,0	15,0	5,0	15,0	5,0	25,0	10,0	0,0
Rag	2,6	3,9	0,0	2,6	0,0	0,0	2,6	2,6	2,6	77,6	5,3
Vic	7,9	13,2	2,6	0,0	0,0	21,1	5,3	2,6	0,0	34,2	13,2

Tableau 2.3 : Résultats de la procédure de reclassification issue de la CVA.

	Df	SS	MS	Rsqr	F	Z	Pr(>SS)
Species	2	0.08233	0.041163	0.05491	15.397	5.9586	0.001
Residuals	530	1.41694	0.002673	0.94509			
Total	532	1.49926					

Tableau 2.4 : Résultat de l'ANOVA, jeu de données 'continental'. Espèce en co-variable.

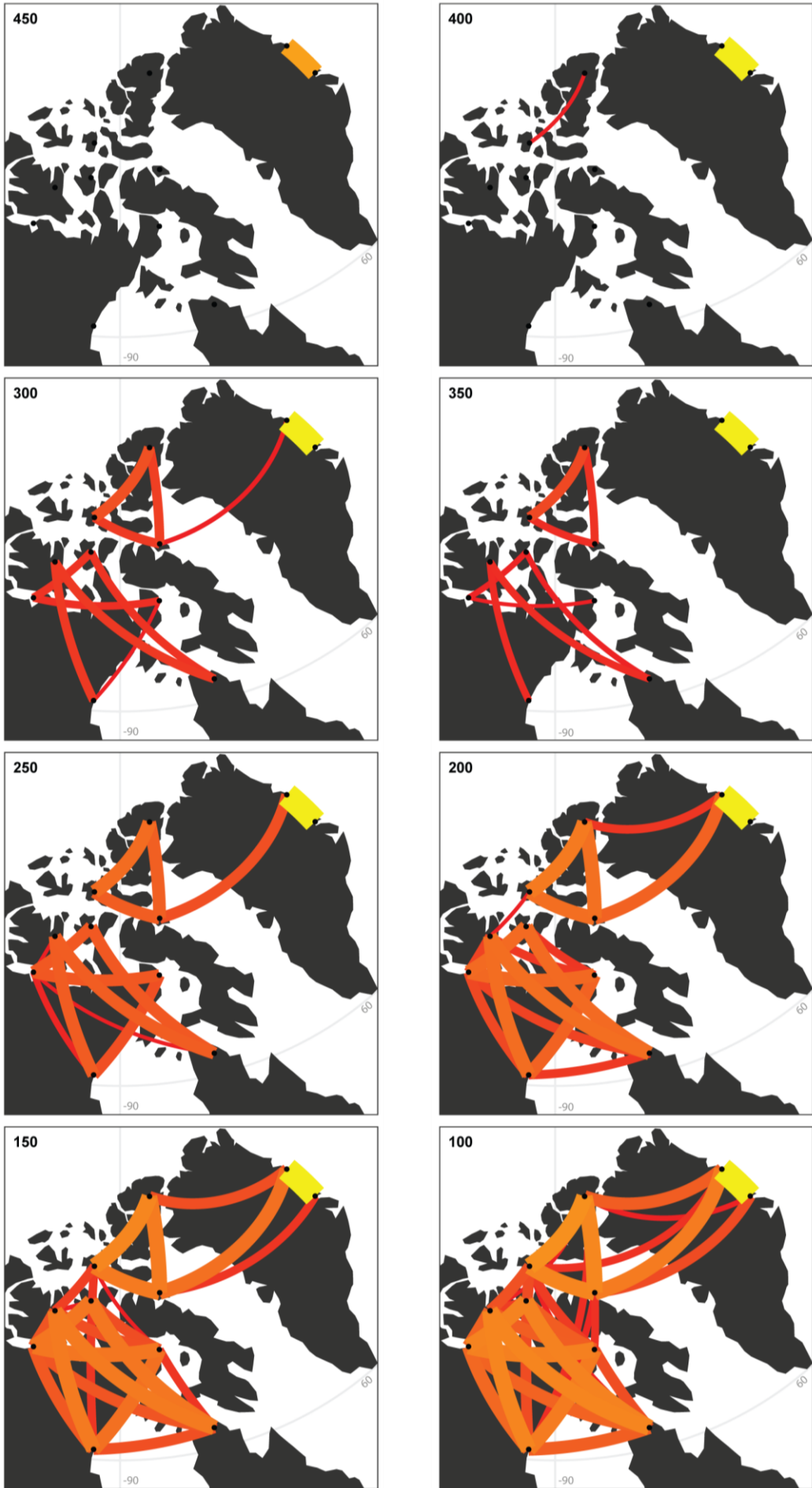
	Df	SS	MS	Rsqr	F	Z	Pr(>SS)
location	10	0.35607	0.035607	0.23749	16.259	8.8737	0.001
Residuals	522	1.14320	0.002190	0.76251			
Total	532	1.49926					

Tableau 2.5 : Résultat de l'ANOVA, jeu de données 'continental'. Population en co-variable.

2.5.1.4 Gradient morphologique

Au total, 925 ordres présentent un score inférieur au seuil ($Q = 0.42$) parmi le million d'itérations réalisées. Le meilleur score est de 0.35 et correspond à l'ordre suivant : KVP – HOC – île de Bylot – île d'Ellesmere – île de Bathurst – Eskimo Point (*D. richardsoni*) – île Victoria – Hall Beach – Golfe du Couronnement – île du Prince-de-Galles – mine de Ragalan (*D. hudsonius*) (Fig. 2.11). Parmi les 925 ordres corrects, la paire HOC – KVP est systématiquement présente. Les autres associations récurrentes comprennent les deux îles de l'archipel Nord, régulièrement associées à l'île Bylot, et les populations de l'archipel central selon l'ordre déjà présenté. Enfin, parmi les associations les moins récurrentes mais présentant tout de même un agencement graduel des données, on retrouve entre autres : 1) l'association des populations groenlandaises (particulièrement HOC) aux sites de l'archipel Nord et à l'île de Bylot, et 2) la population de l'île de Bathurst avec les sites d'Eskimo point (*D. richardsoni*) et de l'île Victoria d'autre part. Aucun agencement particulier n'apparaît entre les populations de l'archipel central et les populations continentales, si ce n'est selon l'ordre ayant le meilleur score.

A.



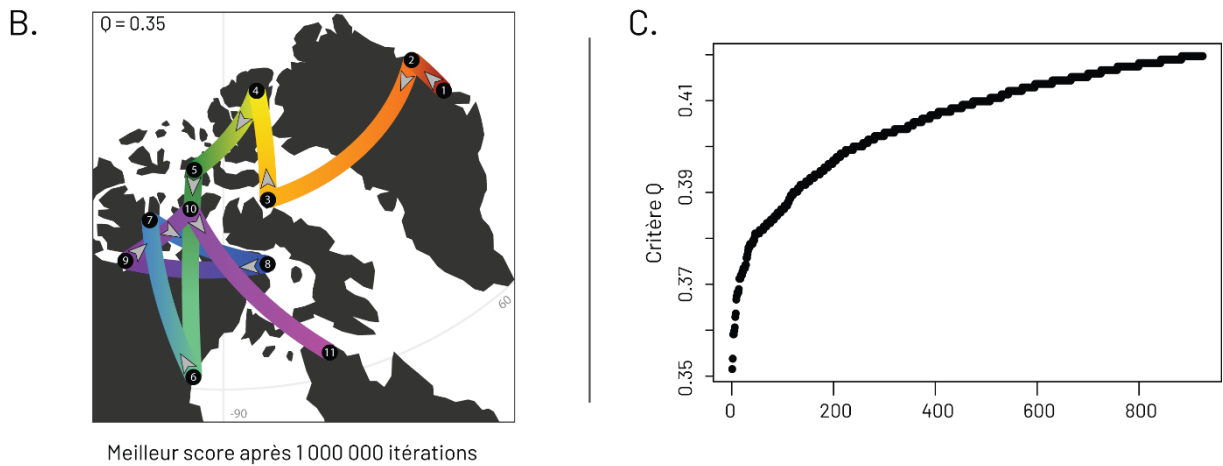


Figure 2.11: A. Représentation des associations les plus récurrentes parmi les ordres ayant obtenu des scores au-dessus du seuil du test de Pielou. Le nombre en haut à gauche correspond au nombre de fois minimum ou l'association est présente. B. Ordre ayant obtenu le meilleur score. Les chiffres correspondent au rang de chaque site. C. Distribution des scores des meilleurs ordres. X = nombre d'ordres, y = scores de critère Q.

Dans les projections montrant les associations peu récurrentes mais présentant des scores inférieurs au seuil (comme les trois dernières projections en A de la Fig. 2.11), *D. hudsonius* apparaît préférentiellement associé à deux populations de l'archipel central : l'île Victoria et l'île du Prince-de-Galles, qui sont rarement associées entre elles. On note également une association récurrente entre les trois populations continentales : Hall Beach, Eskimo point (*D. richardsoni*) et Golfe du Couronnement. L'île de Bylot est peu associée aux populations du continent et de l'archipel central.

L'analyse des résultats issus de cette analyse ne serait pas complète sans porter un intérêt particulier aux associations absentes, c'est-à-dire présentant un non-ordonnancement des données. Ainsi, les populations du Groenland ne sont jamais associées à d'autres sites que ceux de l'archipel nord et de l'île de Bylot. Parmi ces sites, aucun n'est associé à *D. hudsonius* (sauf une fois pour l'île d'Ellesmere).

Ces résultats confirment l'existence d'un gradient morphologique structurant la diversité morphologique du genre *Dicrostonyx* en Amérique du nord, organisé selon un axe Nord-Sud, partant de KVP, qui est complètement isolé sur l'extrémité sud de l'archipel du Groenland, à *D. hudsonius*, sur la péninsule du Québec-Labrador.

2.5.1.5 Clustering hiérarchique

Le dendrogramme synthétise les résultats du clustering hiérarchique réalisé sur les formes moyennes de chaque population (Fig 2.12). Il atteste de la proximité des deux populations groenlandaises, et, plus largement, de la séparation des *Dicrostonyx* nord-américains en deux groupes, les populations de l'archipel nord étant clairement distinctes du reste des spécimens. Une fois de plus, les différences interspécifiques sont relativement faibles. *D. hudsonius* est légèrement distinct du reste des formes moyennes continentales et de l'archipel central, regroupé avec l'île Victoria, alors que *D. richardsoni* est inclus dans un groupe comprenant l'île Bylot et Hall Beach. Il faut noter que les populations de *D. richardsoni* et de Hall Beach sont relativement proches géographiquement, toutes deux localisées sur la face occidentale de la Baie d'Hudson, à faible distance de l'île de Bylot. Il en va de même pour les îles du golfe du Couronnement et l'île du Prince-de-Galles. On observe donc pour la première fois une séparation des populations continentales et de l'archipel central selon une logique spatiale, les groupes étant séparés sur un axe Est-Ouest. Celle-ci est cependant à relativiser, car toutes les populations de l'archipel méridional et du continent sont regroupées ensemble sur une même branche, et qu'aucune autre analyse n'a montré une telle différenciation.

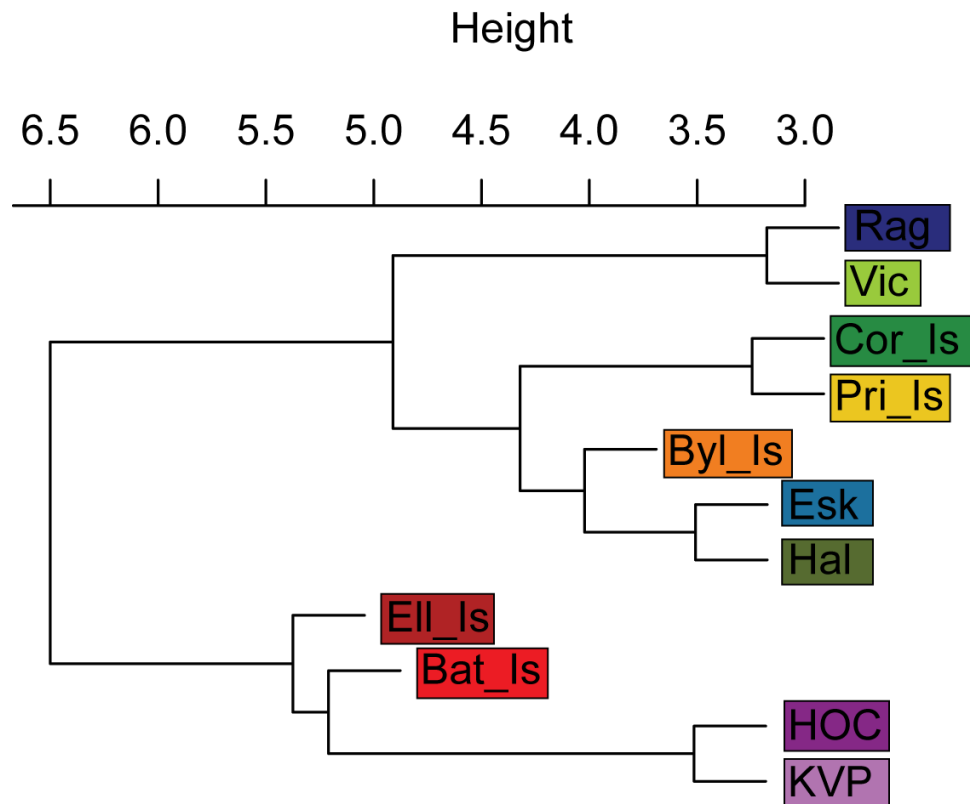


Figure 2.12 : Dendrogramme illustrant les différents clusters issus du clustering hiérarchique. Les couleurs correspondent à la figure 2.7.

2.5.1.6 Synthèse des résultats à l'échelle continentale

L'ensemble des résultats à l'échelle continentale met en lumière le faible niveau de différenciation interspécifique dans la morphologie du genre *Dicrostonyx*. Le lemming d'Ungava a une morphologie particulière, se distinguant du reste des spécimens du genre, mais le lemming de Richardson est compris dans le champ de variation morphologique de *D. groenlandicus*. Les différences les plus importantes sont visibles au sein de *D. groenlandicus*, où l'on distingue trois groupes, distincts tant dans leur position au sein de l'espace des formes, dans leur taille et dans leur degré de variation. Le premier groupe correspond aux populations du Groenland, les plus distinctes et les moins variables, elles se rapprochent des populations de l'archipel septentrional, légèrement plus variables et occupant une place distincte dans l'espace des formes, et enfin les populations de l'archipel méridional et du continent, généralement très variables et présentant une morphologie homogène. Les spécimens de l'île de Bylot occupent une position intermédiaire entre ces deux derniers groupes. Le signal morphologique à l'échelle du genre est structuré autour d'un gradient Nord-Sud.

Si ces analyses permettent une bonne caractérisation des différences à large échelle géographique, elles restent assez peu informatives quant aux relations entre les populations de l'archipel central et les populations continentales. Afin de mieux comprendre leur structuration morphologique, il est nécessaire de réaliser une étude plus précise de ces groupes en prenant en compte un autre jeu de données.

2.5.2 A l'échelle intraspécifique

Nous présenterons ici les résultats des analyses réalisées sur le jeu de données 'régional' dans le tableau 1, qui se concentre exclusivement sur les populations de *D. groenlandicus* du sud de l'archipel arctique et du continent, à l'exception de celle de l'île de Bylot. Certaines populations sont de petite taille (9 individus), et certains résultats doivent donc être pris avec prudence. Les spécimens précédemment regroupés au sein de la population des îles de golfe du Couronnement (Cor_Is) seront également subdivisées selon leur origine, l'île de Breakwater et l'île de Cockburn. Les analyses seront moins nombreuses que les précédentes.

2.5.2.1 Description du morphospace

Les trois premiers PCs décrivent 46.3% de la variation morphologique totale pour ce jeu de données (Fig. 2.13). Si les différences entre populations ne sont pas particulièrement importantes, trois groupes semblent toutefois se distinguer. Le premier comprend les populations de l'île Victoria, de l'île de Breakwater, de Hall Beach et de Igloodik, dont les centroïdes occupent une place identique, au centre de l'espace morphologique. Le second inclut les populations de l'île de Cockburn et de l'île du Prince-de-Galles, et se situe du côté négatif de l'axe du PC1. Enfin, les populations de Hope Bay et de l'île Hurd sont seuls du côté positif de l'axe. Il faut cependant noter que la dispersion des spécimens est particulièrement importante pour toutes les populations, si bien qu'aucune n'est réellement isolée.

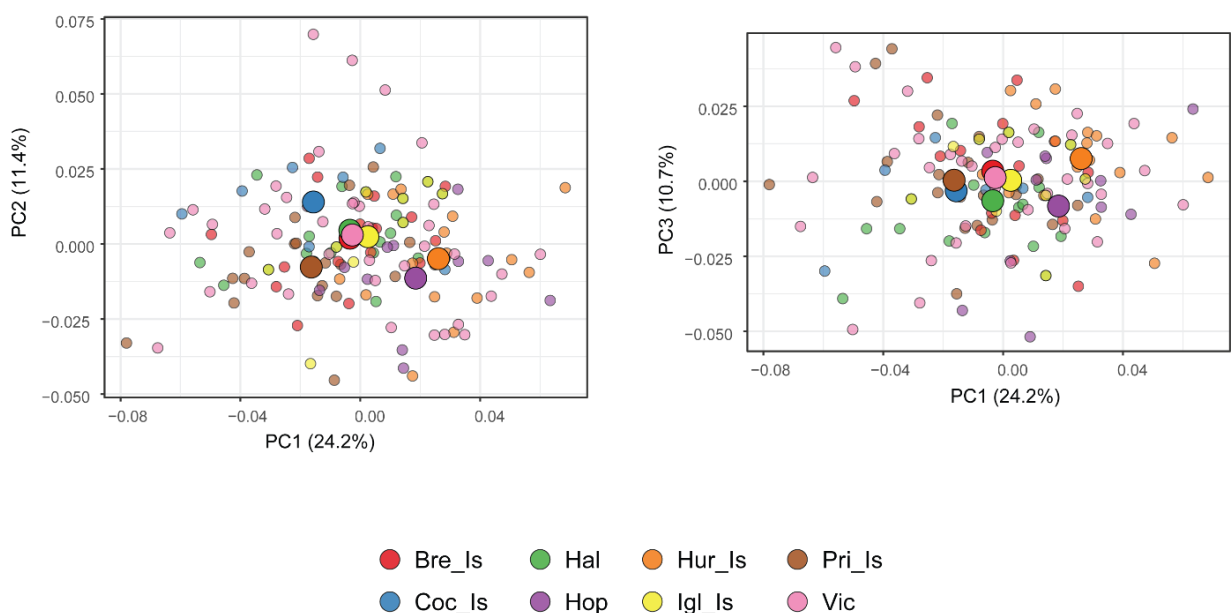


Figure 2.13 : Projection des spécimens des populations continentales et de l'archipel méridional de *D. groenlandicus* sur les axes des PC1/PC2, et des PC1/PC3 et des centroïdes pour chaque population.

La taille au centroïde est significativement différente entre les populations ($p.val = 0.001$). Les spécimens de plus petite taille sont ceux de l'île Victoria, de l'île de Hurd et de Hope Bay. Les autres populations ont des moyennes similaires, légèrement plus grandes (Fig. 2.14).

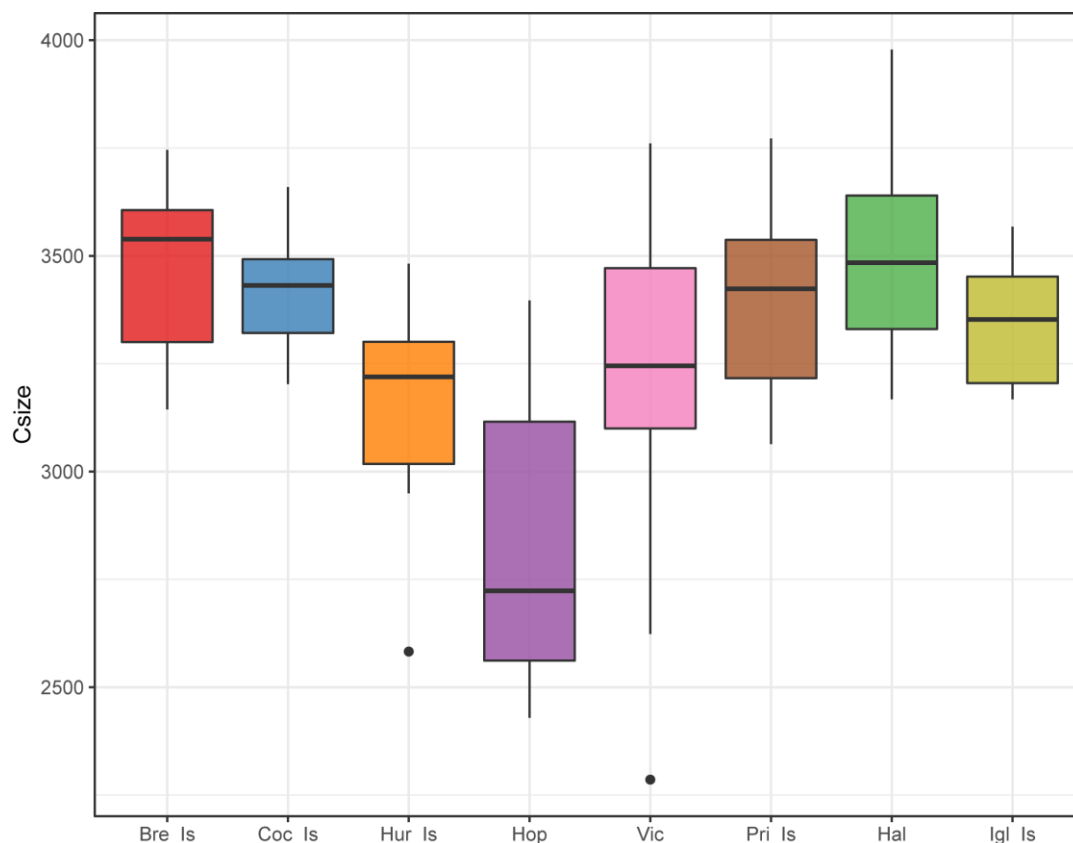


Figure 2.14 : Boite à moustache montrant les tailles au centroïdes de chaque population. Les couleurs correspondent à la légende de la figure 2.13.

2.5.2.2 Différenciation des groupes

Les résultats de la CVA mettent en lumière une faible différenciation intergroupe. Les seules populations complètement isolées sont celles de l'île de Hurd et de Hope Bay. La population de l'île Victoria est également isolée dans une moindre mesure, alors que les autres populations sont regroupées du côté négatif de l'axe CV1. Malgré l'analyse discriminante, l'ensemble des populations sont assez dispersées, et aucun groupe n'est réellement différencié à l'exception de la population de Hope Bay (Fig 2.15).

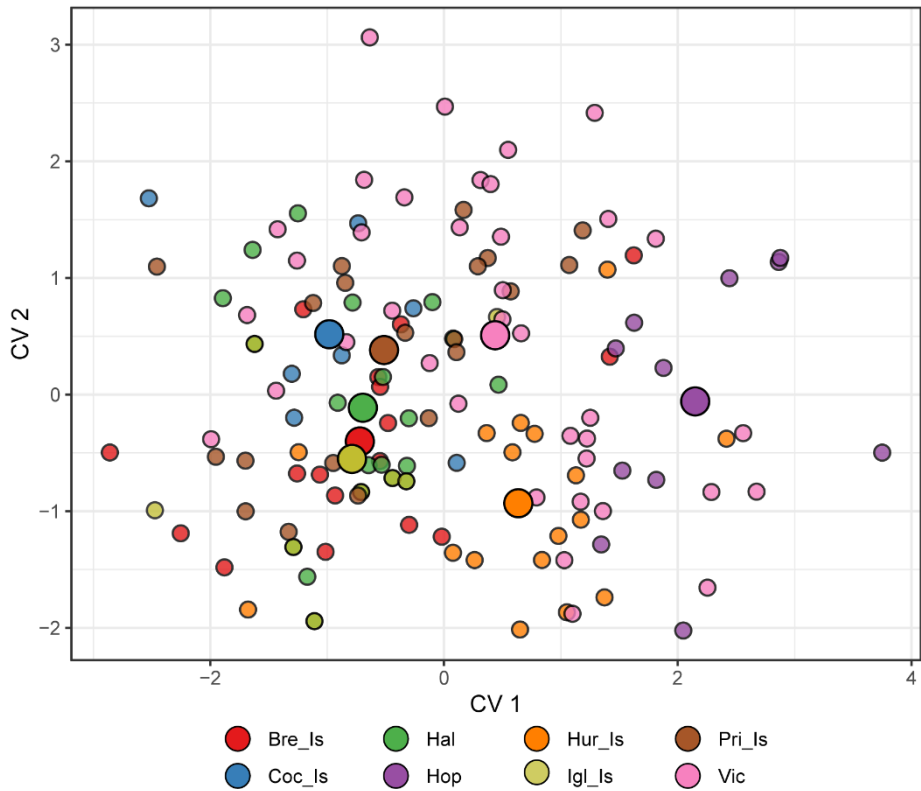


Figure 2.15 : Projection des spécimens sur les deux premiers axes de l'analyse discriminante.

	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>SS)
location	7	0.05949	0.0084979	0.13404	2.9188	5.6097	0.001
Residuals	132	0.38431	0.0029114	0.86596			
Total	139	0.44380					

Tableau 2.6 : Résultat de l'ANOVA pour le jeu de données 'régional'. Population en co-variable.

Cette absence de différences entre les groupes est également visible sur les résultats d'Anova, tant dans les comparaisons deux à deux (Tab. 2.6) que dans la projection de l'estimation des formes moyennes (Fig. 2.16). Les seules populations réellement isolées sont celles de Hope Bay, de l'île de Hurd et de l'île de Victoria, qui présentent toutes trois des différences significatives avec toutes les populations, y compris entre elles. Les autres groupes ne présentent aucune différence statistiquement significative entre eux.

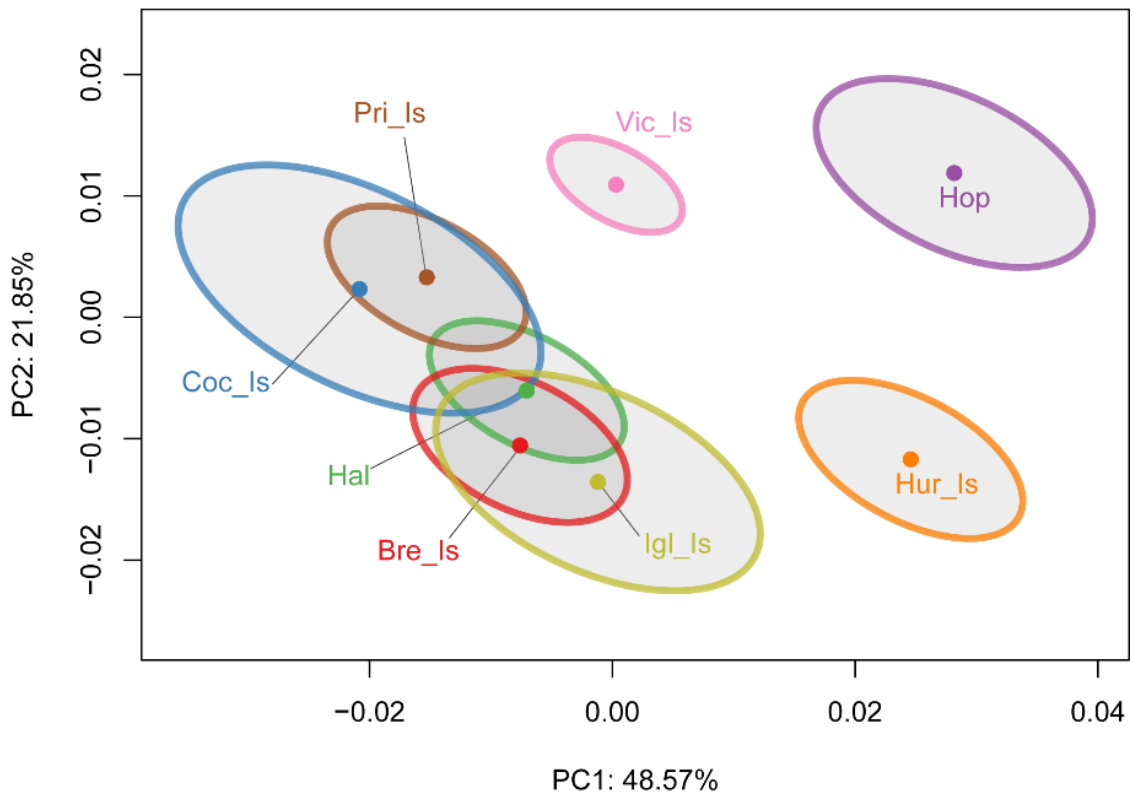


Figure 2.16 : Projection de la position des formes moyennes estimées par l'ANOVA procruste, avec les intervalles de confiance de 95%. Les couleurs correspondent à la figure 2.13.

2.5.2.3 Clustering Hiérarchique

L'analyse de clustering hiérarchique produit des résultats suivant la même logique, formant un cluster indépendant regroupant les formes moyennes de l'île Victoria, de l'île de Hurd et de Hope Bay. Les autres formes moyennes sont classées ensemble dans le même cluster, rapprochant les formes moyennes de Hall Beach et de l'île d'Iglookik, celles de l'île Breakwater et de l'île du Prince-de-Galles, ces deux groupes étant rattachés à l'île de Cockburn (Fig. 2.17).

2.5.2.4 Synthèse des résultats à l'échelle intraspécifique

Les résultats à l'échelle intraspécifique confirment plusieurs éléments déjà visibles à plus large échelle, à savoir l'homogénéité morphologique des populations continentales et de l'archipel méridional. Toutefois, l'inclusion des plus petites populations permet de mettre en lumière quelques éléments supplémentaires. Les populations provenant des îles Victoria, Hurd et de Hope Bay semblent occuper une place particulière, tant par leur morphologie particulière que par leur taille, significativement plus petite que les autres groupes. Elles se distinguent clairement de l'ensemble des autres populations, y compris de celles des îles de Bathrust Inlet, pourtant

seulement distantes de 70 km. Cette différence est d'autant plus remarquable que l'ensemble des autres populations ont une morphologie et une taille similaire.

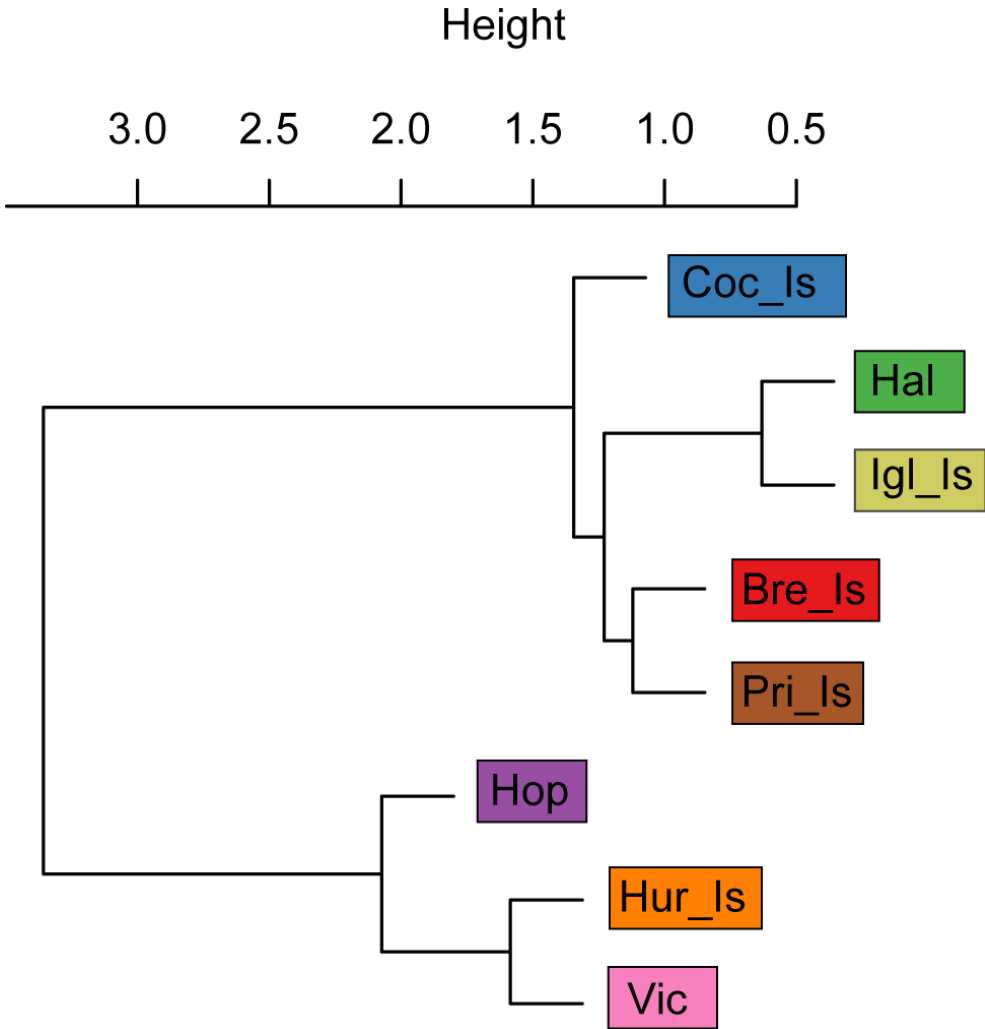


Figure 2.17 : Dendrogramme illustrant les différents clusters issus du clustering hiérarchique. Les couleurs correspondent à la figure 2.13.

2.6 Synthèse générale

Ce travail a permis de caractériser le signal morphologique du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord. Ce signal semble être structuré autour d'un gradient, la forme de la première molaire inférieure changeant progressivement le long d'un axe Nord-Sud dont les extrémités sont la péninsule du Québec-Labrador et le Sud de la côte orientale du Groenland. Cette organisation particulière se retrouve à la fois dans les différences morphologiques et dans les scores de variation. Les populations du Nord de l'archipel Haut arctique et du Groenland sont donc plus grandes et moins variables que les populations du Sud. Enfin, ce gradient morphologique semble également structurer les différences interspécifiques, au moins pour *D. hudsonius* qui est morphologiquement plus proche des populations de *D. groenlandicus* du Sud de l'archipel que de celles du Nord.

Ces résultats démontrent également que les espèces du genre ont des différences significatives dans leur morphologie dentaire, mais que celles-ci sont insuffisantes pour une distinction spécifique. Le lemming d'Ungava se sépare clairement des autres espèces, mais le signal morphologique de *D. richardsoni* est complètement compris dans le champ de variation de *D. groenlandicus*. Le champ de variation morphologique de *D. groenlandicus* est par ailleurs particulièrement important, et on distingue plusieurs sous-ensembles au sein de cette espèce. Le premier comprend les populations de l'archipel haut arctique, au Nord du détroit de Perry, au sein duquel les populations du Groenland forment un groupe à part. Le second sous-ensemble correspond aux populations du continent et de l'archipel méridional, parmi lesquels un autre sous-groupe se distingue, avec les spécimens de l'île Victoria, de l'île de Hurd et de Hope Bay.

Nos résultats ont donc de nombreuses implications, que nous allons détailler dans une prochaine partie, notamment à la lumière d'autres travaux, notamment génétiques, paléontologiques ou biogéographiques.

2.7 Discussion

Nous allons dans un premier temps chercher à identifier certains des facteurs pouvant expliquer les patterns de variation, de différenciation et de structuration morphologique des lemmings à collier nord-américains. Dans un second temps, nous investiguerons le rôle des différences inter et intra spécifiques dans nos résultats, et enfin nous chercherons à intégrer nos résultats dans l'histoire des lemmings à collier nord-américains.

2.7.1 Facteurs de variation et de différenciation morphologique

2.7.1.1 Éléments biologiques et environnementaux

Le gradient Nord Sud est visible à tous les niveaux morphologiques : la taille, le champ de variation et la forme. Pour chacun de ces éléments, plusieurs facteurs explicatifs peuvent être avancés.

La taille varie sur l'axe Nord Sud, avec une augmentation de la taille pour les populations du Groenland et du Nord de l'Archipel haut arctique, et une taille plus réduite pour les populations situées plus au Sud, comme celles de l'île Victoria, de l'île du Prince Patrick ou des espèces méridionales (*D. richardsoni*, *D. hudsonius*). L'augmentation de la taille en fonction de la latitude semble être en adéquation avec la règle de Bergmann, qui stipule qu'au sein d'un clade, les individus vivant à des latitudes plus élevées ont une taille plus importante afin de minimiser la perte de chaleur. L'absence de corrélation entre la latitude et la taille au centroïde peut s'expliquer par les spécimens du Groenland dont la latitude est similaire à celle de l'île Victoria, alors qu'ils se situent dans une zone bien plus arctique. L'absence de localisation précise pour certains de nos spécimens (e.g. îles d'Ellesmere de Bathrust ou de Bylot) empêche une comparaison plus précise avec d'autres facteurs, comme la productivité primaire ou la température moyenne.

Les différences de variation morphologique entre populations pourraient être liées à la densité de la population initiale. Une population peu nombreuse aurait une variabilité morphologique réduite, là où une population plus importante serait plus variable. Il est difficile d'estimer la taille d'une population sans étude de terrain, mais on sait que le degré d'abondance de rongeurs dans les milieux arctique est fortement liée à la biomasse disponible (Le Vaillant *et al.*, 2018 ; Roy *et al.*, 2022). La faible productivité primaire des zones les plus nordiques ne permettrait pas de soutenir une population importante de lemmings. Dans ces conditions, les populations de l'île d'Ellesmere ou de la côte orientale du Groenland seraient moins denses que les populations du Sud de l'archipel arctique et du continent, dont la productivité primaire est en moyenne plus importante

(Walker *et al*, 2005). Le peu de données de terrain dont nous disposons vont dans le sens de cette hypothèse. Ainsi la densité maximale des populations de lemmings de l'île Traill (Groenland) serait légèrement supérieure à 10 individus par hectare (ind/ha) et chuterait à 0.1 ind/ha en période de faible abondance, là où les populations de la péninsule de Kent (golfe du Couronnement) pourraient atteindre 34 ind/ha en période de pic (Gilg, 2002). Les bas scores de variation observés pour les populations du Nord de l'Archipel Haut Arctique seraient donc liés à une population de petite taille, là où les populations méridionales, plus nombreuses, seraient plus variables.

Toutefois, les différences de latitude ou de taille de population n'expliquent pas à elles seules les différences morphologiques observées au sein des *Dicrostonyx* nord-américains, et il est nécessaire de revenir à une échelle plus large pour comprendre leur organisation biogéographique

2.7.1.2 Facteurs biogéographiques : l'importance des barrières naturelles

Le gradient morphologique identifié dans ce travail est une tendance générale, et n'est pas homogène. En effet, plusieurs sous-groupes sont visibles, correspondant à des zones géographiques bien distinctes : le Groenland, l'archipel Haut Arctique, l'archipel méridional et le continent, et la baie d'Hudson. Les données morphologiques mettent donc en lumière l'importance des barrières géographiques dans la différenciation des *Dicrostonyx* en Amérique du Nord, car ces groupes sont tous isolés les uns des autres par d'importants obstacles qui restreignent voire empêchent tout contact entre ces grandes régions. Ainsi la péninsule du Québec-Labrador est complètement isolée par le détroit et la baie d'Hudson ; l'archipel arctique est séparé en deux zones distinctes par le détroit de Perry ; et l'inlandsis groenlandais restreint considérablement l'accès à la côte orientale du Groenland, agissant de fait comme une barrière naturelle.

Le rôle des barrières naturelles est également mis en évidence grâce aux données génétiques, particulièrement au sein de *D. groenlandicus*. Ainsi, le détroit de Perry isole les spécimens de l'archipel haut-arctique qui forment un clade à part au sein de *D. groenlandicus*, clairement différent des populations méridionales (Fedorov et Stenseth, 2002). Ces mêmes données suggèrent également un isolement partiel des populations groenlandaises dans le clade Nord. Elles sont bien distinctes des îles d'Ellesmere et de Bathurst, mais relativement proches des populations de l'île du Prince Patrick (Fig. 2.18). Nous ne pouvons vérifier ce rapprochement faute de spécimens collectés sur cette île. Selon Fedorov et Stenseth (2002), les populations de l'archipel méridional et du continent seraient divisées en deux clades. Cependant on constate que ces deux clades sont assez peu distincts, et qu'une grande majorité des spécimens présents dans

leur étude occupent une position intermédiaire entre ces deux ensembles (Fig. 2.18). Les données génétiques et morphologiques montrent donc toutes deux une certaine proximité entre toutes les populations de l'archipel méridional et du continent, et ce en l'absence de réelle barrière géographique, qui semble donc être de première importance dans les processus de différenciation des populations de lemming à Collier Nord-Américains.

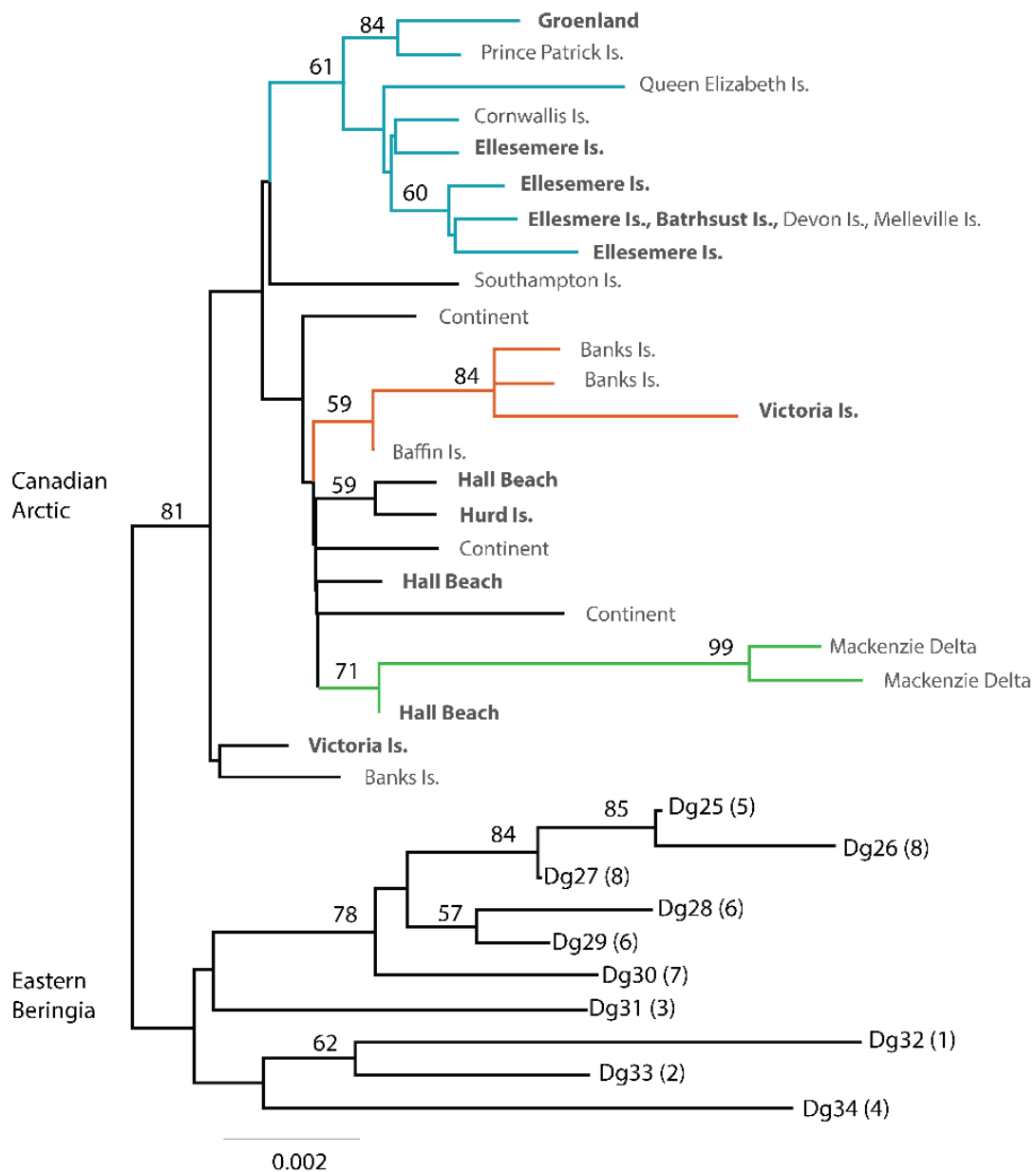


Figure 2.18 : Arbre du plus proche voisin basé sur les séquences d'ADN mitochondrial de *D. groenlandicus*. Les couleurs correspondent aux clades identifiés par Fedorov et Stenseth, 2002. Modifiée d'après Fedorov et Stenseth, 2002.

Toutefois, ces barrières naturelles ne semblent pas expliquer l'ensemble des processus de différenciation inter et intraspécifiques, qui semblent répondre à d'autres mécanismes. C'est particulièrement clair si l'on prend en compte les populations de la région de Bathurst Inlet. Les spécimens des îles de Cockburn et de Breakwater ressemblent aux autres populations de l'archipel méridional et du continent, mais on constate que les populations des îles Hurd, Victoria et de Hope Bay ont une morphologie à part au sein de cet ensemble, sans être séparées des autres populations par une barrière naturelle infranchissable. Il semblerait donc qu'une partie des différences morphologiques et / ou génétiques puissent d'être expliquées par d'autres facteurs, notamment leur statut spécifique.

2.7.2 Différences inter – intraspécifiques

2.7.2.1 Histoire de *D. (g.) kilangmiutak*

Si les lemmings à collier de l'île Victoria et des îles adjacentes sont aujourd'hui identifiés comme *D. groenlandicus*, plusieurs auteurs leur ont accordé par le passé le rang de sous-espèce, en tant que *D. g. kilangmiutak* (Anderson et Rand, 1945), voire d'espèce, en tant que *D. kilangmiutak* (Engstrom et al., 1993 ; Honacki et al., 1982). Les premiers à reconnaître les spécificités des lemmings des îles Banks et Victoria sont Anderson et Rand (1945), qui notent que leur pelage a une couleur différente du *D. groenlandicus* « classique » avec des teintes plus grises / rouges. Bien que ces différences semblent superficielles à première vue, les auteurs insistent sur l'homogénéité de ce caractère au sein des *Dicrostonyx* de cette zone géographique, justifiant la création d'une sous-espèce. Plus tard, des analyses caryologiques ont montré que *D. g. kilangmiutak* possède un nombre de chromosomes plus important que *D. groenlandicus*, justifiant un statut spécifique particulier en tant que « cyto-espèce » (Engstrom et al., 1993).

À ce stade il faut rappeler un élément important : les difficultés rencontrées lors de la définition et l'identification de catégories taxonomiques au sein du genre *Dicrostonyx*. Si les trois espèces sur lesquelles notre étude se concentre sont unanimement reconnues à ce jour, ce sont bien les seules pour le néarctique. Parmi les six espèces de *Dicrostonyx* nord-américains listées dans *The handbook of the mammals of the World* (Wilson et al, 2017), trois possèdent la mention « recognized as a subspecies by some », et de précédents inventaires font mention de trois (Shenbrot et Krasnov, 2005), neuf (Honacki et al, 1982), dix (Wilson et Reeder, 2005) voire douze (Rausch et Rausch, 1972) espèces de *Dicrostonyx* en Amérique du Nord. La variation du nombre d'espèces reconnues est principalement due aux différents critères retenus lors de la définition des catégories taxonomiques. Depuis les années 2000, c'est principalement les différences d'ADN mitochondrial qui sont utilisées pour l'établissement des phylogénies, et donc pour

l'identification des unités taxonomiques. C'est ainsi que sont identifiées les trois espèces unanimement reconnues aujourd'hui (*D. groenlandicus*, *D. richardsoni*, *D. hudsonius*) (Fedorov et al., 2022 ; Fulton et al., 2013). Avant la généralisation des analyses d'ADN mitochondrial, les espèces étaient reconnues sur la base de différences morphologiques et / ou caryologiques. Mais même si deux groupes possèdent des différences génotypiques importantes, ils peuvent être regroupés en une seule unité taxonomique en l'absence de réelles différences dans leur ADN mitochondrial. C'est exactement ce qui s'est passé pour *D.(g.) kilangmiutak*. L'absence de spécificités dans sa morphologie crânio-dentaire avait déjà mis à mal son statut spécifique (Eger, 1995), mais c'est bien l'absence de différences dans l'ADN mitochondrial entre *D. g. kilangmiutak* et *D. groenlandicus* (Ehrich et al., 2000, 2001a, 2001b) qui le relèguera définitivement au statut de sous espèce, voire de *D. groenlandicus* classique (Wilson et Reeder, 2005 ; Wilson et al., 2017).

2.7.2.2 Apport des données morphométriques

Les résultats de nos analyses apportent quelques éléments permettant de reconsidérer le statut particulier des spécimens de l'île Victoria. Ils sont plus petits, plus variables et ont une morphologie distincte des autres populations de *D. groenlandicus*. Ils partagent ces caractéristiques avec les populations de l'île de Hurd et de Hope Bay, mais sont radicalement différents des spécimens de l'île du Prince-de-Galles, et, plus étonnant, des spécimens des îles Cockburn et Breakwater. Pourtant, plusieurs marqueurs génétiques (ADN mitochondrial, microsatellite) démontrent l'existence de flux génétiques importants entre toutes les îles de Bathurst Inlet (Ehrich et al., 2001). Ces populations partagent des haplotypes communs, mais là où on ne trouve qu'un seul haplotype pour les îles Cockburn et Breakwater, on en retrouve trois différents pour les îles de Hurd et de Hope Bay, dont un en commun avec l'île Victoria. Les données morphométriques et génétiques démontrent donc le statut particulier des populations de l'île Victoria, de Hurd et de Hope Bay malgré des flux de populations avérées avec les îles adjacentes.

Cet ensemble distinct pourrait correspondre à la sous espèce de *D. groenlandicus* : *D. g. kilangmiutak*. La grande proximité entre les populations des îles Cockburn et Breakwater avec les autres populations du continent et de l'archipel central pourrait indiquer qu'elles n'appartiennent pas à cette sous-espèce, dont l'aire de répartition serait plus réduite qu'initialement envisagée. Une ré-étude précise des populations continentales et de Bathurst Inlet serait nécessaire afin de délimiter avec précision l'étendue de ce groupe particulier. Quoiqu'il en soit, le statut particulier de *D. g. kilangmiutak* ainsi que l'ensemble de nos résultats nous invitent à reconsidérer la diversité actuelle de *D. groenlandicus*, et plus largement du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord.

Comme nous l'avons exposé plus haut, cette diversité résulte principalement de l'isolation de certaines populations dans des zones spécifiques durant les périodes glaciaires et interglaciaires.

2.7.3 Histoire du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord

2.7.3.1 Zones refuges : définition, identification et rôle dans la biodiversité arctique

Les zones refuges ont un rôle de première importance dans les processus de diversification et de spéciation (e.g. Gavin *et al.*, 2014 ; Hewitt, 1996, 1999, 2000 ; Stewart, 2009), particulièrement pour les écosystèmes arctiques (e.g. Provan et Bennett, 2008 ; Shafer *et al.*, 2010 ; Stewart et Lister, 2001 ; Stewart *et al.*, 2010 ; Stojak et Jędrzejewska, 2022). Il a en effet été démontré que le modèle classique de « contraction – expansion » établis pour des espèces vivant en milieu tempéré ne correspondait pas à la réalité des taxons arctiques. Le schéma d'isolation en refuge glaciaire semble plutôt suivre un modèle « extinction et diminution génétique ». Ceci est principalement dû au fait que les grands changements de température sont assez progressifs lors d'un refroidissement, permettant aux taxons thermophiles de changer progressivement leur aire de répartition. À l'inverse, le réchauffement va être beaucoup plus rapide, laissant très peu de temps aux espèces arctiques pour changer leur aire de répartition (Provan et Bennett, 2008 ; Stojak et Jędrzejewska, 2022). Les zones refuges pour les espèces arctiques assurent donc la continuité d'un fragment de la diversité génétique initiale du groupe. Toutefois, en assurant la survie d'une population isolée, les zones refuges permettent d'augmenter la diversité intraspécifique, que ce soit par la préservation d'une lignée locale ou en favorisant les processus de dérive génétique, voire de spéciation cryptique (e.g. Bennet et Provan, 2008 ; Gavin *et al.*, 2014 ; Hewitt, 1996 ; Provan et Bennet, 2008 ; Lord, 2022). Si la dérive génétique peut réduire la diversité génétique de la population isolée (Widmer et Lexer, 2001 ; Klütsch *et al.*, 2017), les contacts secondaires ayant lieu en période de recolonisation entre deux populations issues de zones refuges différentes augmentent la richesse intraspécifique par brassage génétique. Ainsi, les populations des zones de contacts peuvent avoir une diversité génétique plus importante que celles des zones sources dont elles sont issues (Petit *et al.*, 2003). C'est l'un des facteurs complexifiant grandement l'identification des zones refuges, en brouillant le modèle théorique d'une dynamique « source-puit ».

En effet, ce modèle théorique est l'une des pierres angulaires permettant l'identification des zones refuges, qui sont généralement reconnues comme étant les zones dans lesquelles la diversité génétique (intra et interspécifique) est la plus importante comparée aux régions

adjacentes (Provan et Bennet, 2008). Le registre fossile ainsi que certains éléments biogéographiques jouent également un rôle dans la reconnaissance des zones refuges, mais une écrasante majorité des travaux visant à les identifier se base sur des données génétiques. Les autres obstacles à l'identification des zones refuges sont détaillés dans le chapitre 1, mais il est nécessaire d'en rappeler quelques-uns ici (listés par Tzedakis *et al.*, 2013). À l'inverse du mélange de populations issues de différents refuges, il est possible qu'une population reste dans une zone refuge sans se diffuser. Il est également possible qu'une lignée se différencie uniquement *via* une dérive génétique sans que cela implique l'existence d'une barrière géographique ou d'une zone refuge (Zeh *et al.*, 2003). Une telle dérive peut d'ailleurs arriver au sein même d'une zone refuge (« refugia within refugia »)(Gómez et Lunt, 2007). De plus, il ne faut pas exclure la possibilité que d'autres lignées issues d'une expansion depuis une zone source existent, mais qu'elles ne soient pas encore identifiées. Enfin, la difficulté inhérente à l'identification de nombreuses zones refuges vient du fait que nombre d'entre elles ont été impactées par des processus postglaciaires (montée du niveau de la mer, érosion due aux glaciers...) qui les ont modifiées, voire détruites. L'identification de zones refuges de petite taille est donc encore plus difficile, alors même que de plus en plus de preuves s'accumulent pour prouver leur existence et le rôle prépondérant qu'elles ont joué dans la survie de lignée locale et la diversification intraspécifique, principalement pour les espèces arctiques (Dobrowski, 2011 ; Loehr *et al.*, 2006 ; Lord, 2022 ; Pruett et Winker, 2008 ; Rull, 2009 ; Tzedakis *et al.*, 2013).

À toutes ces difficultés, il faut en ajouter une autre qui est d'un intérêt particulier pour notre cas. La majorité des espèces cryptiques et des zones refuges sont reconnues *via* l'étude de l'ADN mitochondrial, mais l'hybridation entre deux populations issues de refuges différents résulte forcément sur des cas d'introgression, masquant de fait une partie des liens entre les populations observées (Chornelia *et al.*, 2022 ; Çoraman *et al.*, 2020 ; Currat *et al.*, 2008 ; Fedorov *et al.*, 2022 ; Haenel, 2017 ; Mastrantonio *et al.*, 2016 ; Seixas *et al.*, 2018). C'est au regard de tous ces éléments que nous allons maintenant nous concentrer sur les zones refuges en Amérique du Nord, et plus particulièrement sur celles ayant joué un rôle dans la diversification du lemming à collier.

2.7.3.2 *Dicrostonyx* et Zones refuges : Sud de l'inlandsis

En se basant sur les données géographiques (barrières naturelles) et génétiques (ADN mitochondrial), plusieurs zones refuges déjà été proposées pour les différentes espèces du genre (Fedorov et Stenseth, 2002 ; Fulton *et al.*, 2013). Ainsi, *D. richardsoni* et *D. hudsonius* ont occupé le sud des deux inlandsis durant la dernière période glaciaire, mais il est aujourd'hui impossible de savoir si ces deux espèces ont occupé deux zones refuges différentes, ou si elles

vivaient en sympatrie. Les données fossiles suggèrent que *D. hudsonius* était uniquement présent sur la côte Est pour le Pléistocène supérieur, mais ces identifications doivent être reconfirmées (Guilday, 1963). De plus, il est tout à fait possible que les cas d'introgression détectés par Fedorov (Fedorov *et al.*, 2022) entre *D. groenlandicus* et *D. hudsonius* correspondent à une introgression entre *D. hudsonius* et *D. richardsoni*, dont l'ADN mitochondrial est très proche de celui de *D. groenlandicus*. Une telle d'introgression impliquerait des contacts secondaires entre *D. richardsoni* et *D. hudsonius*, et donc une nécessaire sympatrie entre ces deux espèces dans le registre fossile, du moins pour les périodes anciennes. Notre jeu de données ne nous permet pas d'estimer si les populations actuelles de *D. groenlandicus* sont rattachées aux spécimens fossiles du sud de l'inlandsis. Une ré-étude du registre fossile nord-américain ainsi que de nouvelles investigations sur les liens entre ces différentes espèces en combinant ADN mitochondrial et ADN nucléaire sont nécessaires afin de pouvoir valider ou invalider cette hypothèse.

2.7.3.3 *Dicrostonyx groenlandicus* : clade Nord et refuge(s) haut arctique

Les populations de *D. groenlandicus* du Nord du détroit de Perry sont séparées du reste de l'espèce par une grande distance génétique et morphologique, résultant d'un isolement dans un refuge haut arctique. L'existence d'un refuge haut arctique a déjà été proposée par plusieurs auteurs (e.g. Macpherson, 1965 ; Maher, 1968), et son importance a été démontré pour d'autres taxons avec entre autre le renne (*Rangifer tarandus*), le lièvre arctique (*Lepus arcticus*) ou le lagopède alpin (*Lagopus mutus*) (Tab. 2.7). La localisation exacte de cette zone est difficile à déterminer au vu du faible nombre de données paléontologiques pour cette région (Harigton, 1990 ; Maher, 1968) et des hypothèses contradictoires quant à l'extension maximale des inlandsis et des zones libres de glace (e.g. Dalton *et al.*, 2020 ; England *et al.*, 2009 ; Lindgren *et al.*, 2016 ; Vaughan *et al.*, 2014).

Les grandes distances morphologiques séparant les populations du Groenland du reste du clade Nord peuvent également refléter un isolement prolongé. Trois hypothèses sont envisageables pour expliquer les distances génétiques et morphologiques des populations groenlandaises au sein du clade Nord : 1) une recolonisation postglaciaire depuis le refuge haut-arctique ; 2) une isolation à l'intérieur du refuge haut-arctique (« refugia within refugia ») ; 3) une survie locale des populations dans un refuge particulier, hors du refuge haut-arctique. La première hypothèse impliquerait une recolonisation qui suivrait le retrait de l'inlandsis groenlandais le long du littoral, la côte orientale du Groenland étant de nouveau accessible à partir de 11.0 ka cal BP (Dalton *et al.*, 2020). Les contacts restreints entre le front de colonisation et la population source conduiraient

de fait à une isolation des populations groenlandaises, qui serait donc relativement récente. La deuxième hypothèse n'est malheureusement pas démontrable sans connaissances plus précises quant à la localisation de la zone refuge haut arctique et sans une étude approfondie des populations du clade Nord au niveau morphologique et génétique. Elle reste cependant envisageable car cela est arrivé pour d'autres taxons (Zeh *et al.*, 2003). La dernière hypothèse impliquerait une survie locale des populations, dans un refuge distinct. Si l'existence d'une telle zone n'a jamais été envisagée pour d'autres animaux, elle a néanmoins été proposée pour certaines espèces végétales comme *Arenaria humifusa*, dont la survie sur la côte groenlandaise a été envisagée sur la base de ses particularités morphologiques et génétiques (ADN chloroplastique) (Westergaard *et al.*, 2011). De plus, certaines parties au large de la côte groenlandaise auraient été accessibles durant les dernières périodes glaciaires, et potentiellement non recouvertes par l'inlandsis groenlandais (Lindgren *et al.*, 2016). Une zone refuge groenlandaise est également envisageable sur un nunatak à l'intérieur même de l'inlandsis. Ces montagnes s'élèvent au-dessus de l'inlandsis, et leur rôle en tant que zone refuge a déjà été proposé (Dahl, 1987 ; Macpherson, 1965 ; Pielou, 1991 ; Shafer *et al.*, 2010 ; Stewart et Lister, 2010 ; Tzedakis *et al.*, 2013 ; Westergaard *et al.*, 2011). Ces refuges doivent se situer en très haute altitude pour ne pas être recouverts par la glace (Miller *et al.*, 2008), ce qui serait théoriquement possible sur la côte orientale du Groenland, qui est joutée d'une chaîne montagneuse dont les pics dépassent les 1500 m. À ce jour, l'existence de *nunatak* sur la côte orientale du Groenland durant le Pléistocène n'a jamais été démontrée. Ces zones restent cependant particulièrement difficiles à identifier, de par leur petite taille et leur haute altitude.

Nous sommes donc pour le moment en l'incapacité de trancher entre ces hypothèses faute de données géologiques, génétiques, et faute d'échantillons provenant du reste du littoral groenlandais, et plus largement du reste du Nord de l'archipel haut arctique canadien. Toutefois, quelle que soit l'hypothèse retenue, la création d'une sous-espèce différente (cryptique ?) pour les populations groenlandaises serait justifiable d'un point de vue morphologique.

Espèce	<i>Gulo gulo</i>	<i>Lemmus trimucronatus</i>	<i>Dryas intergrifolia</i>	<i>Ovis dalli / O. canadiensis</i>	<i>Branta canadensis</i>	<i>Lagopus mutus</i>	<i>Ovibos moschatus</i>	<i>Lepus arcticus</i>	<i>Rangifer tarandus</i>
Sud Inlandis			0	0			0		0
Corridor				0					
Béringie	0	0	0	0	0	0		0	0
Banks						0	0		0
Archipel Haut		0	0			0	?	0	0
Baffin								0	
Sud Hudson								0	0
Sud Groenland						0			
Marqueur	MtDNA	MtDNA	MtDNA	MtDNA	MtDNA	MtDNA + taxonomie	MtDNA + taxonomie + A-DNA + fossiles	MtDNA	MtDNA + taxonomie
Source	Tomasik et al., 2005	Fedorov et al., 2003	Tremblay et Schoen, 1999	Loehr et al., 2006	Scribner et al., 2003	Holder et al., 1999	Campos et al., 2009 ; MacPherson, 1965 ; Maher, 1968	Waltari et Cook, 2005	McFarlane et al., 2009, Klütsch et al., 2017

Tableau 2.7 : Zones refuges pour détectées pour les principaux taxons arctiques en Amérique du Nord.

0 = présence attestée dans la zone refuge.

2.7.3.4 *Dicrostonyx groenlandicus* : interconnexions du sud du canal de Perry

La situation semble plus complexe pour les populations au sud du canal de Perry, car les données génétiques et morphologiques indiquent un signal différent. La division en deux clades proposée par Fedorov et Stenseth (2002), un clade pour l'archipel et un clade pour le continent, n'est pas supportée par les données morphologiques. Les populations continentales et insulaires semblent au contraire relativement homogènes d'un point de vue morphologique, à l'exception de celles de l'île Victoria et de certaines îles adjacentes, qui pourraient correspondre à la sous-espèce *D. g. kilangmiutak*. Les flux génétiques attestés entre cette sous-espèce et les populations voisines (Ehrich *et al.*, 2000, 2001a, 2001b) ont pu causer une introgression, masquant cette particularité. Cependant de nombreux indices (morphologie particulière, différence de taille, de variation morphologique, de couleur de pelage) permettent d'envisager que cette population était isolée du reste de l'espèce, potentiellement dans un refuge glaciaire. Cette zone pourrait correspondre à l'île de Banks et à sa côte occidentale, qui était accessible durant une partie du Pléistocène (Dalton *et al.*, 2020) et dont le rôle comme zone refuge a déjà été proposé pour d'autres taxons (Tab. 2.7). La durée réelle de cette isolation est probablement courte, et pourrait n'avoir eu lieu que depuis le dernier maximum glaciaire.

L'isolement de *D. g. kilangmiutak* dans un refuge particulier implique nécessairement l'existence d'au moins une autre zone refuge au sud du détroit de Perry pour le reste des lemmings du genre *Dicrostonyx*. L'Alaska est inenvisageable au vu des distances génétiques qui séparent les populations y vivant des populations canadiennes. La côte orientale de l'île de Baffin, partiellement déglacée, est l'une des zones refuge potentielles proposées pour d'autres taxons (Tab. 2.7), mais nous ne pouvons vérifier cette hypothèse faute de données génétiques et morphologiques pour cette zone. Le corridor entre les inlandsis semble également improbable, car la petite taille de ce refuge ne permettrait pas de maintenir la diversité génétique observée pour *D. groenlandicus*. Enfin le sud de l'inlandsis semble peu plausible au vu de la distance géographique importante entre cette zone et l'archipel haut arctique. Selon Fedorov et Stenseth (2002), une zone refuge potentielle se situe au Nord du détroit du fleuve Mackenzie. La zone est très peu profonde et donc accessible durant le Pléistocène supérieur (Dalton *et al.*, 2020), mais ce refuge n'a pas été proposé pour aucun autre taxon. Même si cette zone refuge n'a pas été détectée pour d'autres taxons, elle reste toutefois l'hypothèse la plus parcimonieuse au vu de sa proximité avec l'archipel haut arctique et l'aire de répartition actuelle de l'espèce.

Il faut cependant rappeler que rien n'indique l'existence d'une seule zone refuge, et que toutes les hypothèses présentées précédemment ne sont pas mutuellement exclusives. À celles-ci il faut

ajouter la potentielle survie au niveau local sur des nunataks, qui auraient pu exister sur les pics les plus importants de la zone, comme sur l'île de Bylot (1 951 m) ou de Baffin (2 591 m). Une fois de plus, ces hypothèses ne peuvent être exclues sans davantage de données génétiques, morphologiques et géographiques.

2.7.3.5 *Dicrostonyx* et zones refuges, échelle holarctique

La comparaison entre les populations néarctiques et paléarctiques de lemming à collier permet de généraliser l'importance de certains éléments dans les processus de diversification du genre. Comme nous l'avons dit précédemment, le genre *Dicrostonyx* est bien plus diversifié au néarctique qu'au paléarctique, pour lequel une seule espèce est reconnue, *Dicrostonyx torquatus*. Celui-ci est divisé en quatre clades distincts, séparés les uns des autres par d'importantes barrières naturelles (cf. Annexe 1), et correspondant probablement à autant de zones refuges potentielles (Fedorov *et al.*, 1999). L'importance des barrières naturelles est donc fondamentale dans l'isolation des zones refuges, en Amérique du Nord comme en Eurasie, comme nous pouvons le voir pour le lemming à collier, mais également pour d'autres taxons (Stojak et Jędrzejewska, 2022). Tous les clades connus en Sibérie ont connu un goulot d'étranglement correspondant à la transition Pléistocène Holocène, plus particulièrement durant le réchauffement Bølling/Allerød, avant de connaître une phase de croissance démographique durant l'Holocène due à une expansion depuis ces zones refuges (Fedorov *et al.*, 1999 ; Palkopoulou *et al.*, 2016 ; Prost *et al.*, 2010). C'est un cas similaire à ce que l'on observe pour les populations nord-américaines, particulièrement pour *D. richardsoni*. Enfin, les récentes analyses des populations de lemmings occupant les îles de Sibérie septentrionale nous indiquent la présence de plusieurs autres sous-espèces à faible répartition. Ceci est déjà démontré pour les populations de l'île de Wrangel, mais cela s'étend désormais aux populations de l'île de la Nouvelle Zemble (Spitsyn *et al.*, 2021), identifiées comme *D. t. ungulatus*. Ces découvertes récentes mettent en évidence le fort rôle joué par l'isolation plus ou moins récente de plusieurs sous-populations dans des zones refuges de petite taille, assurant la survie d'une population au niveau local. Cela indique également l'existence de zones refuges dans de très hautes latitudes permettant la survie d'espèces arctiques dans l'ensemble du cercle polaire, et ce même durant les phases glaciaires.

2.8 Conclusion générale

L'étude des variations et des différences morphologiques de la première molaire inférieure du Lemming à collier en Amérique du Nord permet d'appréhender sa diversité aux niveaux inter et intraspécifiques. Plusieurs groupes ont pût être identifiés, séparés les uns des autres par d'importantes barrières géographiques. Cependant des sous populations ayant une morphologie particulière peuvent se distinguer du reste du genre (*D. g. kilangmiutak*) alors même que ces populations aient des contacts réguliers avec le reste de l'espèce. En combinant nos résultats avec ceux issus d'autres études, principalement génotypiques et génétiques, il apparait que la diversification du genre *Dicrostonyx* intimement liée aux différentes zones refuges dans lesquelles le lemming à collier a pu traverser les âges glaciaires. L'existence d'une zone refuge haut-arctique, et d'au moins deux zones refuges distinctes pour les populations de l'archipel central et du continent, est supportée par des données morphologiques et génétiques. Néanmoins il est fort probable que d'autres zones aient existés, selon des modalités diverses (*nunataks*, « refugia-within-refugia », autre grande zone...), et dont l'existence pourrait être supportée par la morphologie particulière de certaines populations. C'est notamment le cas pour les populations de la côte orientale du Groenland, et peut être pour les populations des îles de Baffin et de Bylot.

Ce travail met en évidence l'importance d'une approche croisée entre différentes disciplines afin de pouvoir compenser les angles morts propres à chaque domaine. L'identification de zones refuges, et plus généralement de patterns biogéographique, ne peut se faire que *via* le croisement de différentes disciplines (génétique, paléontologie, morphologie) et, si possible, en recoupant les informations disponibles pour plusieurs taxons. Si elle peut être intéressante, une analyse uniquement basée sur un signal morphologique n'en sera pas moins incomplète, tout comme une analyse se basant uniquement sur un seul marqueur génétique, ou un seul taxon. Enfin, nous insistons sur la nécessaire bonne connaissance des groupes étudiés avant toute interprétation, particulièrement lors d'une étude morphologique à visée taxonomique. Avant toute identification dans le registre fossile, il est indispensable (si possible) de tester ses méthodes sur des populations actuelles pour lesquelles nous disposons de davantage de données.

2.9 Lemming dystopia : et si... c'était du fossile ?

Dans ce travail, nous avons décrit et analysé le signal morphologique du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord. En croisant nos résultats avec ceux issus d'autres disciplines (géographie, génétique, génomique, paléontologie), nous avons pu identifier certains facteurs expliquant une partie des différences et des similitudes morphologiques des lemmings à collier. Afin de souligner l'importance de cette démarche croisée, nous souhaitons ici proposer une réévaluation de nos résultats en tirant des conclusions sur la seule étude de la morphologie, à l'instar d'une étude paléontologique. En effet la majeure partie des interprétations faites dans le registre fossile sont uniquement basées sur la variation morphologique, faute d'autres données. De nombreuses conclusions sont tirées à partir des différences de taille ou de forme des seuls restes conservés, comme la première molaire inférieure.

Définissons d'abord notre cadre d'étude. Dans le cas présent, nous considérerons que l'ensemble des sites sont sub-contemporains. L'échantillonnage et les méthodes d'analyses utilisées sont en tous points similaires à ce que nous avons présenté. Cependant nous n'avons aucune idée des relations phylogénétiques entre nos taxons, et seulement une vague idée du paysage et de la géographie de l'époque dont sont datés nos spécimens, comme c'est souvent le cas lors de l'étude de fossiles Pléistocènes. Qu'aurions nous dit du genre *Dicrostonyx* en Amérique du Nord ?

En étant les seules populations se distinguant dès les analyses descriptives (ACP), les spécimens du Groenland auraient sûrement eu leur propre catégorie taxonomique, au rang sous-spécifique, voir spécifique. Probablement sous le nom *Dicrostonyx groenlandicus*, ce qui semble (enfin) géographiquement cohérent. Les autres populations provenant du continent et de l'archipel auraient certainement été regroupées dans une espèce différente, *Dicrostonyx canadiensis*. Au sein de ce taxon, certains auteurs argumenteraient pour la création de deux sous espèces, de part et d'autre du canal de Perry, car les différences morphologiques séparant ces deux groupes, combinées à la présence d'une barrière naturelle importante, en justifient la création. Nous aurions donc un *D. canadiensis arcticus* et un *D. canadiensis meridionalis*. Il est possible qu'au sein même de cette dernière sous-espèce, certains taxonomistes pointilleux argumenteraient en faveur de la création de divers sous-groupes bien localisés et à la morphologie particulière. Nous aurions donc potentiellement un *D. canadiensis meridionalis* type Bylot, un autre du type Victoria, ou encore un type Continental. Les spécimens de la baie d'Hudson auraient été remarqués pour leur morphologie particulière qui les différencie du reste du genre lors des analyses discriminantes (CVA). Cela leur aurait probablement permis d'être reconnus comme une sous espèce de *Dicrostonyx canadiensis* (*D. canadiensis hudsonius* ?), voir comme une espèce à part (*D. hudsonius*). La question centrale pouvant résoudre cette épineuse question aurait été le degré

d'isolation de la péninsule du Québec-Labrador : a-t-elle toujours été isolée du reste de l'archipel ou y avait-il un chemin accessible entre le Nord de la péninsule et l'île de Baffin où l'île de Southampton ? Si oui, alors un statut sous-spécifique serait privilégié au vu du caractère récent de son isolation. À l'inverse, l'absence de connexion signifierait un isolement prolongé, justifiant potentiellement la création d'une nouvelle espèce : *D. hudsonius*. Enfin, aucun statut particulier n'aurait été accordé aux populations vivant en marge sud de l'aire de répartition de *D. canadiensis*, qui correspondent actuellement à l'espèce *D. richardsoni*.

En plus des analyses précédemment réalisées, nous allons ici rapidement présenter plusieurs résultats issus de classification non supervisées : les méthodes du KNN (*k-nearest neighbours*), K-medoid (*k-medoid*) et du GMM (*Gaussian Mixture Model*). Ces méthodes sont de plus utilisées dans l'étude du registre fossile et dans l'identification taxonomique (e.g. Fang et al., 2018 ; Miele et al., 2020 ; Moclán et al., 2023 ; Terray et al., 2021 ; Wäldchen et Mäder, 2018) et on l'avantage apparent de se libérer le taxonomiste de ses présupposés quant à la définition des catégories de classification, car les groupes sont définis par les différents algorithmes utilisés.

Toutes ces méthodes sont relativement proches dans leur principe, et présentent donc des résultats similaires, avec un découpage original et inédit des *Dicrostonyx* d'Amérique du Nord. Au vu des résultats, il semble y avoir deux entités distinctes, présentes sur les mêmes sites en proportions variables. Le groupe 1 est très présent au Groenland, et faiblement présent dans les autres populations, là où le groupe 2 est quasi absent du Groenland, et présent dans tout le reste de l'archipel, particulièrement au sud du canal de Perry où il semble être majoritaire. Vu le faible score de succès de classification des différents algorithmes, il est difficilement envisageable de créer deux espèces distinctes pour ces groupes, et il s'agit probablement de deux sous espèces distinctes, voire d'une seule et même unité taxonomique avec différents écotypes, l'un plus adapté aux environnements polaires, et l'autre aux zones plus tempérées.

Tout cela n'est évidemment qu'un tableau assez grossier (voir caricatural) d'une situation complètement fictive. Cette « science-fiction » nous incite à prendre du recul quant aux conclusions faites lors de l'analyse du registre fossile, particulièrement dans la reconnaissance de catégories taxonomiques. Ce n'est pas parce que deux spécimens ont une apparence similaire qu'ils appartiennent *de facto* au même groupe taxonomique. Inversement, ce n'est pas parce qu'une population a une morphologie très particulière au sein d'un ensemble qu'elle appartient à une espèce distincte. L'identification spécifique dans le registre fossile a toujours été, et sera probablement toujours, une opération complexe. En cherchant à identifier des espèces sur la base de traits communs partagés par plusieurs spécimens, le paléontologue va définir une unité taxonomique, qui lui servira à nommer un ensemble de spécimen. Mais cela ne correspond pas

forcément à ce que l'on observe sur d'autres marqueurs, entre autre la physiologie, la génétique ou la génomique. Le concept d'espèce ne recouvre donc pas la même réalité pour les paléontologues, les zoologistes ou les généticiens. L'exemple des lemmings à collier nord-américains montre bien à quel point une espèce morphologique n'est pas forcément une espèce génétique, qui n'est pas non plus une espèce génotypique... Et on pourrait continuer longtemps cette liste de suffixes en « ique ».

L'étude de la morphologie permet de retracer un signal qui n'est pas forcément taxonomique. Elle peut être étudiée sous différents angles, permettant de donner de nombreuses informations qui ne sauraient être résumées à une simple identification taxonomique. La mesure du champ de variation de plusieurs populations peut par exemple donner de nombreuses informations quant à leur histoire récente, sans que cela se traduise au niveau taxonomique. L'étude de la morphologie est donc une base solide qui doit être complétée si possible par d'autres éléments qui, comme nous l'avons vu plus haut pour le cas de l'ADN mitochondrial, ont eux aussi leurs biais et leurs limites. Cela ne veut pas dire qu'il faut abandonner la notion d'espèce morphologique dans l'étude des restes fossiles, mais qu'il faut avoir conscience de ce que ce concept recouvre, surtout lorsque l'identification n'est basée que sur des critères morphologiques mal estimés ou insuffisants (morpho-typologie, taille des spécimens). Un élément semble néanmoins central dans toute identification réalisée dans le registre fossile. Il est indispensable d'avoir une connaissance approfondie des groupes que l'on cherche à identifier, particulièrement lors de l'utilisation de méthodes de classification non supervisées. Et si possible, il faut avoir testé les méthodes d'identification sur des spécimens actuels avant de l'appliquer sur des restes fossiles.

Pour conclure, et parce que nous allons exactement dans son sens, nous rappellerons les propos de L. Thaler : « Les principes mêmes sur lesquels est fondé le concept d'espèce biologique font qu'il ne peut pas y avoir de solution générale au problème de son identification. C'est groupe par groupe qu'il faut s'efforcer de trouver ces critères, toujours indirects, permettant de cerner avec quelque sécurité la *bioespèce*. Dans la plupart des cas, on n'y parviendra pas. La situation la plus favorable est celle des groupes bien représentés à la fois à l'état fossile et dans la nature actuelle » (Thaler, 1983).

2.10 Genre *Dicrostonyx* et changement global

La dépendance des lemmings à colliers aux environnements de toundra arctique les rend particulièrement sensibles au dérèglement climatique actuel. Les espaces arctiques sont les plus impactés par les changements en cascades entraînés par le réchauffement planétaire, et cela a de nombreuses conséquences pour les lemmings, et donc pour l'ensemble des faunes arctiques. L'altération des conditions météorologiques en arctiques conduit à une détérioration de la qualité de la couverture neigeuse, impactant gravement les populations de lemmings et causant une baisse d'intensité et une arythmie dans leur cycle de population (Domine *et al.*, 2018 ; Post *et al.*, 2009 ; Schmidt *et al.*, 2012). Ceci a un impact direct sur les autres espèces de prédateurs arctiques qui perdent l'accès à leur principale source de nourriture (Gilg *et al.*, 2003, 2012) et vont donc chercher des proies de substitution, comme les œufs des oies migratrices nichant en arctique durant l'été (Carbonell Ellgutter *et al.*, 2020 ; Rintala *et al.*, 2022a, 2022b). Les populations d'oies subissent donc une pression supplémentaire, affectant le taux de survie des plus jeunes individus, et ce sont donc des populations moins nombreuses qui migrent vers l'hémisphère Sud, impactant de fait d'autres écosystèmes. L'altération du subnivum n'est pas le seul problème auquel les lemmings doivent faire actuellement face. On constate en effet la venue d'espèces compétitrices plus adaptables que le lemming dans ces nouveaux espaces arctiques détériorés (Post *et al.*, 2009). L'impact de la venue de ces nouveaux compétiteurs n'est pas encore mesuré avec précision, mais n'augurent rien de bon pour les populations arctiques. L'étude de l'ADN ancien montre bien à quel point les phases de réchauffement ont impacté le lemming à collier tout en favorisant des espèces plus tempérées comme le campagnol grégaire (*Microtus gregalis*), et les modélisations de leur aire de répartition selon différents scénarios futurs montrent tous que ce scénario est en train de se reproduire (Prost *et al.*, 2013). Dans ce contexte, mesurer et documenter l'arrivée de nouvelles espèces compétitrices dans les espaces arctiques devient une priorité absolue. Dans le cadre de notre étude, nous avons été amenés à étudier des pelotes de réjection de chouette Harfang (*Bubo scandiacus*) provenant de différents sites en arctique canadien, parmi lesquelles des individus se trouvant sur la péninsule du Québec Labrador. Les chouettes ayant donné ces pelotes étaient équipées de GPS, si bien que nous avons pu estimer avec précision leurs lieux de chasse, et donc l'origine des spécimens retrouvés dans les pelotes. L'étude de ces restes a permis l'identification de plusieurs dents de campagnol de Pennsylvanie (*Microtus pennsylvanicus*) au Nord de la péninsule du Québec-Labrador, zone dans laquelle *Dicrostonyx hudsonius* était jusque-là la seule espèce de rongeur recensée. Ceci confirme la tendance de remontée des espèces boréales et tempérées dans les zones arctiques, mettant gravement en danger les taxons arctiques surspécialisés.

Note

Another mention of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) found in pellets of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) in northern Ungava Peninsula, Canada

LOUIS ARBEZ^{1, 2,*}, AURÉLIEN ROYER², JEAN-FRANÇOIS THERRIEN³, and SOPHIE MONTUIRE^{1, 2}

¹Ecole Pratique des Hautes Études, Université Paris Sciences Lettres, 6 Boulevard Gabriel, Dijon 21000 France

²Biogéosciences, Unité Mixte de Recherche 6282, Centre National de la Recherche Scientifique, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, Dijon 21000 France

³Hawk Mountain Sanctuary, 410 Summer Valley Road, Orwigsburg, Pennsylvania 17961 USA

*Corresponding author: louis.arbez@u-bourgogne.fr

Arbez, L., A. Royer, J.-F. Therrien, and S. Montuire. 2021. Another mention of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) found in pellets of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) in northern Ungava Peninsula, Canada. *Canadian Field-Naturalist* 135(4): 329–336. <https://doi.org/10.22621/cfn.v135i4.2719>

Abstract

The examination of raptor pellets can be used to evaluate Arctic biodiversity. We found the remains of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) and Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*) in pellets from Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) nesting in the northern part of the Ungava Peninsula. We differentiated the two species by visual identification and geometric morphometric analysis of molar shape. The results of our study combined with historical data suggest that most commonly used range maps of Meadow Vole should be revised.

Key words: Ungava Peninsula; Meadow Vole; *Microtus pennsylvanicus*; Ungava Collared Lemming; *Dicrostonyx hudsonius*; morphological identification

L'étude des pelotes de rejection de rapaces est utile pour évaluer la biodiversité arctique. Des restes de Campagnol de Prairie (*Microtus pennsylvanicus*) et de Lemming à Collier d'Ungava (*Dicrostonyx hudsonius*) dans des pelotes de rejections de Harfang (*Bubo scandiacus*) nichant à l'extrême nord de la péninsule d'Ungava. Les deux espèces sont séparées par identification visuelle et par l'analyse morphométrique des molaires. Les résultats de cette étude combinés aux données historiques suggèrent que les cartes de distribution les plus communément utilisées pour le Campagnol de Prairie devraient être révisées.

Mots clefs: Péninsule d'Ungava; *Microtus pennsylvanicus*; *Dicrostonyx hudsonius*; identification morphologique

The northern part of the Ungava Peninsula, Canada, is remarkable for its low rodent diversity, with some distribution maps (Hall 1981; Tamarin *et al.* 1985; Shenbrot and Krasnov 2005; Wilson *et al.* 2017) indicating the presence of only the endemic Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*). This low diversity is peculiar at this latitude, where additional rodent species are generally documented (e.g., North America: Hall [1981] and Feldhamer *et al.* [2003]; Eurasia: Ognev [1948]). However, a few records of another small rodent, Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*), from the northern end of the Ungava Peninsula have not been included in general range maps by some (e.g., Hall 1981; Feldhamer *et al.* 2003; Shenbrot and Krasnov 2005; Casola 2016; Wilson *et al.* 2017). Three records are in

the Canadian Museum of Nature (CMN): two juvenile males stored in alcohol collected before 1934 from Salliu (formerly Sugluk) on the southwest side of Hudson Strait (CMNMA 12572 and 12573), and a male study skin (CMNMA 31130) collected from the same area in 1954. Banfield's (1974: 212) range map for the species covers the entire peninsula and the 1954 record is mentioned in Desrosier *et al.* (2002) and compiled in the CMN database, as well as in the Global Biodiversity Information Facility database (Khidas and Torgersen 2021). Additional specimens were collected in 2013 by Robillard *et al.* (2013, 2017) from Deception Bay, 60 km east of Salliu Inlet. More recently, five additional specimens of Meadow Vole were snap-trapped by Fortin and Caron (2015) along with five Northern Bog Lemming (*Synaptomys*

A contribution towards the cost of this publication has been provided by the Thomas Manning Memorial Fund of the Ottawa Field-Naturalists' Club.

borealis) in the northern portion of the Ungava Peninsula near the Raglan Mine. Despite these previous records, the northern part of the Ungava Peninsula has not generally been included in widely used distribution maps of Meadow Vole (e.g., Hall 1981; Feldhamer *et al.* 2003; Shenbrot and Krasnov 2005; Casola 2016; Wilson *et al.* 2017; but see Banfield 1974).

We visually examined the teeth of small mammals collected from regurgitated pellets from Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) nests near Salluit, northern Quebec, Canada (Figure 1), in July 2013 (see Robillard *et al.* 2013, 2017 for details) and used geometric morphometrics to differentiate and distinguish rodent species. Unlike traditional morphometrics, landmark-based geometric morphometric analyses use generalized procrustes analysis (GPA), which removes the effects of size, position, and orientation. Thus, only shape parameters remain, with a minimum loss of information (Adams *et al.* 2004).

The regurgitated pellets of undigested material from birds of prey are commonly used to assess the diversity of small to medium sized animals around the world (e.g., Chaline *et al.* 1974; Ba *et al.* 2000; Meek *et al.* 2012; McDonald *et al.* 2014; Heisler *et al.* 2016; Linchamps *et al.* 2021). Cranial and dental remains in pellets can be confidently identified to the species level, hence determining prey diversity in the environment of a predator (Chaline *et al.* 1974; Andrews 1990). The circumpolar Snowy Owl is a key predator in the Arctic tundra ecosystem. Its summer diet includes a diversity of small to medium sized animals, such as birds and hares, but generally consists mainly of rodents (e.g., Watson 1957; Gilg *et al.* 2006; Therrien *et al.* 2014; Robillard *et al.* 2017; Royer *et al.* 2019).

In July 2013, 12 Snowy Owls were captured near Salluit, Ungava Peninsula (Figure 1) and equipped with global positioning system tracking transmitters (Robillard *et al.* 2013). The transmitters were pro-

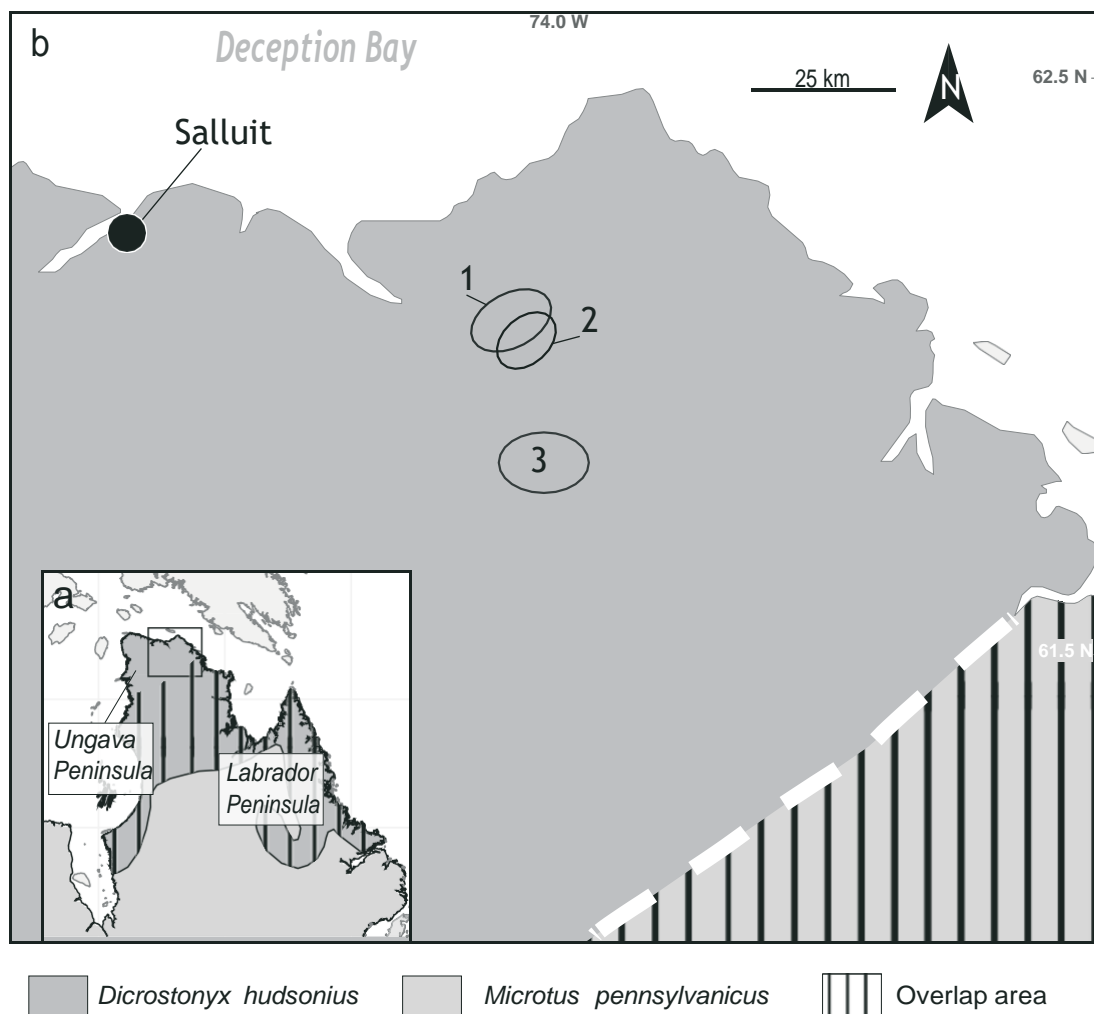


FIGURE 1. Distribution of Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*) and Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) according to Hall (1981). The black square (in a) indicates the Raglan Mine sector from which all pellets were obtained. Specific movement ranges of the three Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) that captured Meadow Voles are shown as Ovals in b. The areas where Robillard *et al.* (2017) collected blood samples are within the owl home ranges. The dotted line indicates the erroneous northern limit of Meadow Vole (Hall 1981). Map created using the “rnatuarearth” package v.0.2.0 in R (R Core Team 2020).

grammed to communicate position every 4.5 days. Summer tracking showed that owls' movements were limited to their nesting areas. Regurgitated pellets—10 sets from 10 different nests—were collected from Snowy Owl nests a few days after the owls were captured and released (Table 1). Each pellet was dried and analysed to assess prey items from undigested materials (bones and teeth) at the Biogéosciences laboratory in Dijon, France.

Based on current distribution maps (e.g., Hall 1981; Feldhamer *et al.* 2003; Shenbrot and Krasnov 2005; Wilson *et al.* 2017; but see Banfield 1974), five rodent species can be expected throughout the entire Ungava Peninsula: Ungava Collared Lemming, Meadow Vole, Southern Red-backed Vole (*Myodes gapperi*), Northern Bog Lemming, and Eastern Heather Vole (*Phenacomys ungava*), with Ungava Collared Lemming the only species in the northern part of the peninsula. Rock Vole (*Microtus chrotorrhinus*) is mentioned at the very southern limits of the Ungava Peninsula by Desrosiers *et al.* (2002).

We identified rodent species from the owl pellets based on the morphology of the lower and upper molars following Guilday (1982), Semken and Wallace (2002), Lupien (2002), and Fauteux *et al.* (2014). Ungava Collared Lemming molars lack cementum in the re-entrant angles, unlike the four other genera (see Meadow Vole and Ungava Collared Lemming in Figure 2). The first lower molar has seven

triangles on the occlusal surface, in contrast with *Microtus* spp. with five or six closed triangles (Figure 2), *P. ungava* with five closed asymmetrical triangles, *M. gapperi* with four closed triangles on the occlusal surface, and *Synaptomys* spp. with only two closed triangles on the internal side. The most reliable criterion for separating the two *Microtus* species is the presence of an additional small “button-shaped” element at the posterior part of the second upper molar for Meadow Vole, which is always absent in *M. chrotorrhinus* (Tamarin 1985; Semken and Wallace 2002). The occlusal pattern of the third upper molar can also be a distinguishing feature, as *M. chrotorrhinus* always has a complex posterior loop, which is rare in Meadow Vole (Guilday 1982; Semken and Wallace 2002). One last criterion is the number of closed triangles on the lower second molar: *M. chrotorrhinus* has two while Meadow Vole has four.

To support this descriptive, visual identification, geometric morphometric analysis was used on the first lower molars following the protocol of Navarro *et al.* (2018) and Montuire *et al.* (2019). All teeth were first photographed using a macro objective lens (MP-E 65 mm f/2.8 on a Canon EOS6D mark II camera, Canon, Inc., Tokyo, Japan) and saved in jpg format at a resolution of 72 dots per inch. Outlines were then extracted from pictures using ImageJ v.1.52a (free software with a Public Domain License available on GitHub; Schneider *et al.* 2012). Two-dimensional

TABLE 1. Counts of Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*) and Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) remains found in 10 sets of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) pellets from Ungava Peninsula, Quebec, Canada.

Owl no.	Collection date	Rodent species	MNI*	No. left mandibles	No. right mandibles	No. skulls
2	8 July 2013	<i>Dicrostonyx hudsonius</i>	3	3	2	3
3	9 July 2013	<i>D. hudsonius</i>	17	14	17	6
		<i>Microtus pennsylvanicus</i>	4	4	0	2
4	4 July 2013	<i>D. hudsonius</i>	12	12	12	9
		<i>M. pennsylvanicus</i>	2	2	1	0
5	8 July 2013	<i>D. hudsonius</i>	1	1	1	0
6	14 July 2013	<i>D. hudsonius</i>	14	10	14	5
		<i>D. hudsonius</i>	8	8	7	6
7	13 July 2013	<i>M. pennsylvanicus</i>	2	1	2	1
		<i>D. hudsonius</i>	5	5	4	2
8	—	<i>M. pennsylvanicus</i>	2	1	2	2
		<i>D. hudsonius</i>	2	2	2	2
10	13 July 2013	<i>D. hudsonius</i>	2	2	2	2
11	July 2013	<i>D. hudsonius</i>	3	3	1	2
Total			75			
<i>Dicrostonyx</i>			65 (86.7%)			
<i>Microtus</i>			10 (13.3%)			

*MNI = minimum no. individuals contained in the pellet, calculated for each pellet based on counts of the maxillary and left or right mandible for each species.

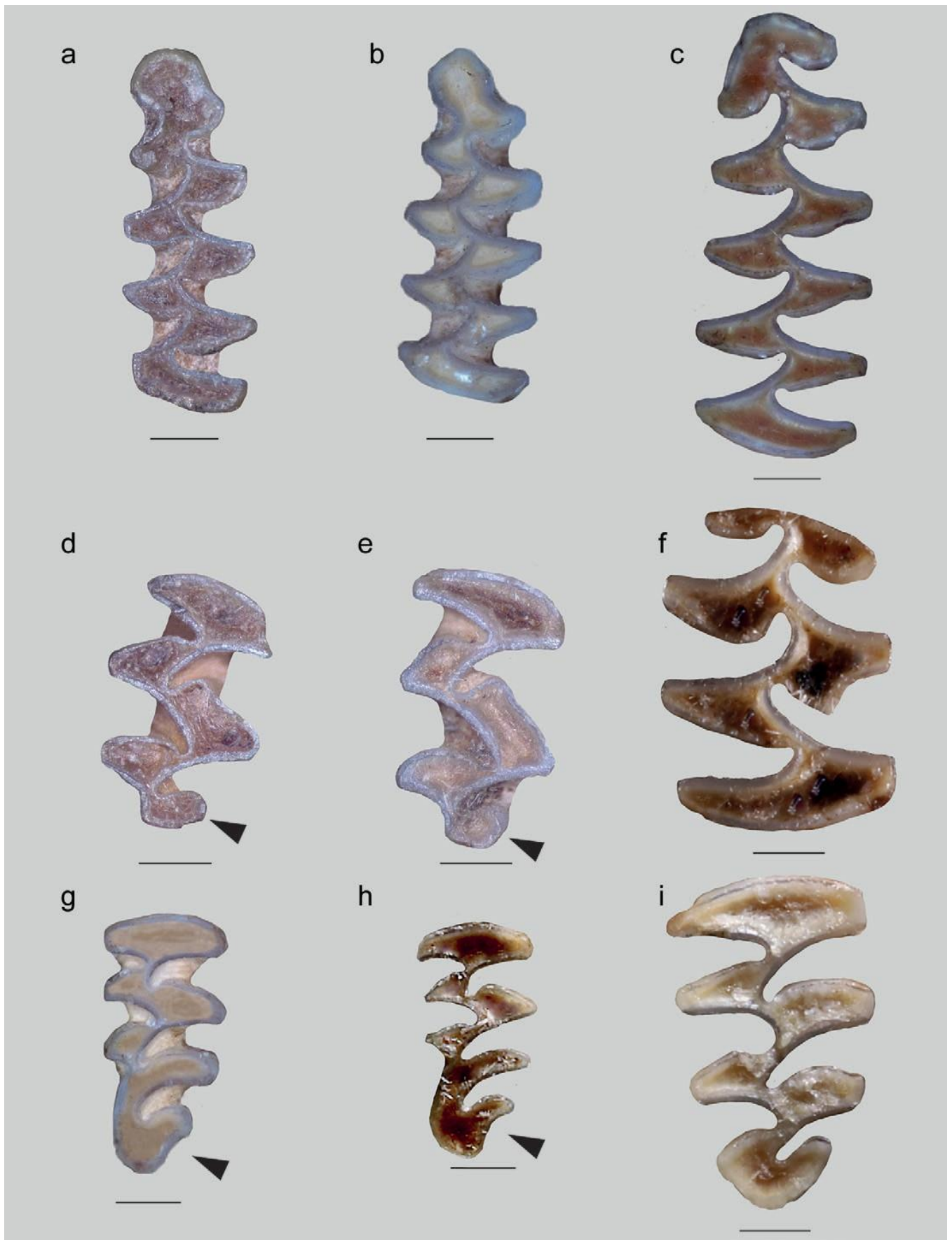


FIGURE 2. Characteristics of rodent teeth collected from Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) pellets from Ungava Peninsula, Quebec. a and b. First lower molar of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*). c. First lower molar of Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*). d and e. Second upper molar of Meadow Vole. f. Second upper molar of Ungava Collared Lemming. g and h. Third upper molar of Meadow Vole. i. Third upper molar of Ungava Collared Lemming. Black arrows indicate the diagnostic supplementary “button shape” element in second upper molar of Meadow Vole, and the simplicity of the loop of the third upper molar of Meadow Vole. Scale bar: 1 mm. PHOTOS: Louis Arbez.

landmark placement is automated by first standardizing the orientation of the molar by manually marking four landmarks (white circles in Figure 3a) enabling the automatic detection of 14 additional landmarks defined as extreme tips of salient and re-entrant triangles and loop tips (Navarro *et al.* 2018). GPA and principal component analyses (PCA) were performed in R version 4.0.3 (R Core Team 2020) using the “geomorph” package, version 3.2.0 (Adams *et al.* 2019). Tooth length was estimated using the Euclidean distance between landmarks 1 and 13 (Figure 3a,b).

The minimum number of individual (MNI) rodents was calculated for each pellet based on the most numerous skeletal component (i.e., left and

right mandible or teeth). For example, a pellet with two left mandibles and five right mandibles has an MNI of 5.

Nine of the 10 sets of owl pellets contained small vertebrate remains that did not show a high degree of digestion and in which teeth were found (Figure 2). A total of 75 individual rodents were identified to the species level, including 65 Ungava Collared Lemmings (86.6% of the MNI) and 10 voles (*Microtus* spp.; 13.3% of the MNI; Table 1). All vole second upper molars possessed a supplementary “button shaped” element at the anterior part, no third upper molar exhibited a complex posterior loop morphology, and all second lower molars had four closed

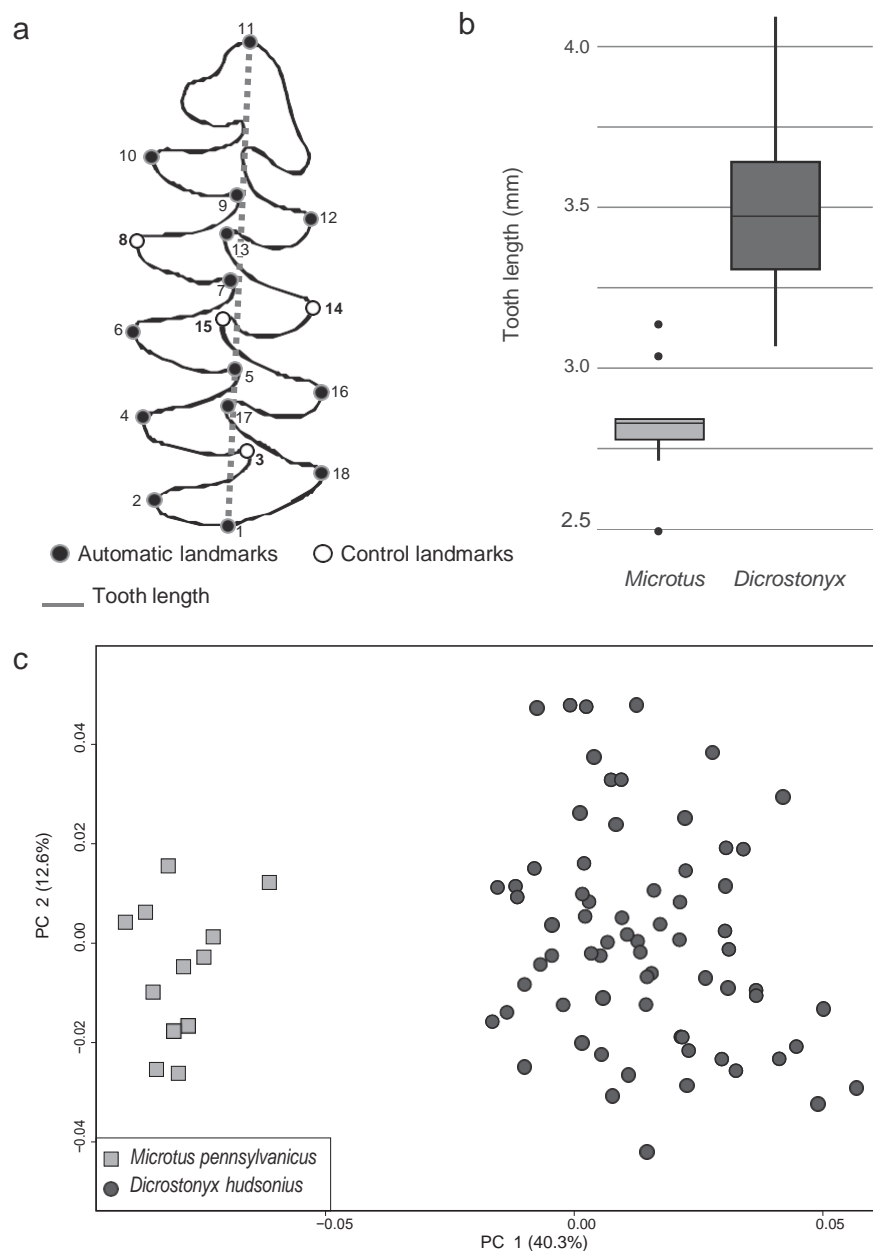


FIGURE 3. a. Landmarks for lemming (*Dicrostonyx* spp.) and vole (*Microtus* spp.) first lower molar (m1). White circles indicate manually applied landmarks, black circles are automatically detected landmarks, dotted line shows tooth length. b. Boxplot of m1 length of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) and Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*). c. Principal component analysis (PC 1 and PC 2 planes) of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) and Ungava Collared Lemming (*Dicrostonyx hudsonius*) m1, including percentage of shape variation explained by each PC.

triangles, indicating that they were all Meadow Voles. These two species were the only rodent remains in the owl pellets and no juvenile lemmings or voles were found.

PCA (Figure 3c) showed that the morphological distribution of the specimens from the owl pellets was not uniform (PC 1: 40.3%; PC 2: 12.6%), but fell into two homogeneous groups; this confirms the presence of two species. These two distinct groups can be identified along the PC 1 axis, one attributed to Ungava Collared Lemming on the positive side and the other to a vole species, confidently identified as Meadow Vole, on the negative side. This difference is also shown by tooth length: Ungava Collared Lemmings have longer teeth than Meadow Voles (Figure 3b). Variability of Meadow Vole tooth length (range 2.4–3.2 mm) is commonly found among adults in other populations (e.g., Wallace 2006).

The distribution range maps for North American rodents generated by Hall (1981) are widely used in many studies (e.g., Barnosky 1990; Feldhamer *et al.* 2003; Spaeth 2009; Jackson and Cook 2020). According to Hall (1981), Ungava Collared Lemming is the only lemming species inhabiting the Ungava Peninsula. Meadow Vole is widespread across North America; it occupies humid grassland, marsh, and riparian areas (Tamarin 1985) and is one of the most common *Microtus* species in subarctic taiga and tundra areas in Alaska and northern Canada (Tamarin 1985). Meadow Vole is also widespread in the south and centre of the Labrador Peninsula and its distribution is thought to be limited northward by the Ungava trough (Tamarin 1985). However, few occurrences of this species have been reported beyond this limit: two specimens in the Canadian Museum of Nature collected before 1934 (CMNMA 12572 and 12573), another individual collected near Saluit in 1954 (CMNMA 31130), and five more specimens snap-trapped by Fortin and Caron (2015). Robillard *et al.* (2013) also mentioned the presence of carcasses of Meadow Voles in Snowy Owl nests. We analysed the owl pellets collected in such nests and report once again the presence of Meadow Vole in the region. Several individuals (at least 10 of various sizes) were detected in Snowy Owl pellets, suggesting that the species is part of the owl's food web, although nearly 90% of the rodent individuals in the owl pellets were Ungava Collared Lemmings.

Will the abundance of Meadow Voles in the Ungava Peninsula increase with climate change? The species' presence has been known for some

Voles represented approximately 10% of the identified individuals. The Labrador Peninsula is currently experiencing the effects of climate change with the southern part of Ungava Peninsula getting dryer because of a decrease in precipitation and an increase in summer temperatures (Furgal *et al.* 2002; Barrette *et al.* 2020). These changes will most likely impact marshes and meadows, habitats sought preferentially by Meadow Voles, and could disadvantage the vole. Continuous field monitoring will increase understanding of how climate change could affect the dynamics of the Meadow Vole–Ungava Collared Lemming community in the area.

In conclusion, our results suggest that the current widely used range maps for rodents should always be interpreted with caution and the one for Meadow Vole should be revised to include the northern tip of the Labrador Peninsula, namely the Ungava Peninsula.

Acknowledgements

We thank reviewer Dominique Fauteux, William Halliday (Associate Editor), and Dwayne Lepitzki (Editor-in-Chief) for comments that improved our manuscript.

Author Contributions

Conceptualization: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.; Methodology: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.; Formal Analysis: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.; Data Curation: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.; Writing – Original Draft: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.; Visualization: L.A., J.-F.T., A.R., and S.M.

Literature Cited

- Adams, D., M. Collyer, A. Kaliontzopoulou, and E. Baken. 2019. Geomorph: software for geometric morphometric analyses. R package version 3.2.0.
- Adams, D.C., F.J. Rohlf, and D.E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Andrews, P. 1990. Owls, Caves, and Fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-Sub-Mendip, Somerset, U.K. Natural History Museum, British Museum, London, United Kingdom.
- Ba, K., L. Granjon, R. Hutterer, et J.M. Duplantier. 2000. Les micromammifères du Djoudj (Delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*. *Bonner Zoologische Beiträge* 49: 31–38.
- Banfield, A.W.F. 1974. *The Mammals of Canada*. University of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canada.

- Barrette, C., R. Brown, R. Way, A. Mailhot, E.P. Diaconescu, P. Grenier, D. Chaumont, D. Dumont, C. Sévigny, S. Howell, and S. Senneville.** 2020. Nunavik and Nunatsiavut regional climate information update. Pages 57–114 in *Nunavik and Nunatsiavut: from Science to Policy: an Integrated Regional Impact Study (IRIS) of Climate Change and Modernization, Second Edition*. Edited by P. Ropars, M. Allard, and M. Lemay. ArcticNet Inc., Québec, Quebec, Canada.
- Cassola, F.** 2016. *Microtus pennsylvanicus* (errata version published in 2017). IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13452A115114123. <https://doi.org/10.2305/iucn.uk.2016-3.rlts.t13452a22347596.en>
- Chaline, J., H. Baudvin, D. Jammot, et M.C. Saint-Girons.** 1974. *Les Proies des Rapaces*. Doin, Paris, France.
- Desrosiers, N., R. Morin, et J. Jutras.** 2002. *Atlas des Micromammifères du Québec*. Société de la faune et des parcs du Québec, Fondation de la faune du Québec, Québec, Quebec, Canada.
- Fauteux, D., G. Lupien, F. Fabianek, J. Gagnon, M. Séguy, and L. Imbeau.** 2014. An illustrated key to the mandibles of small mammals of eastern Canada. *Canadian Field-Naturalist* 128: 25–37. <https://doi.org/10.22621/cfn.v128i1.1546>
- Feldhamer, G.A., B.C. Thompson, and J.A. Chapman.** 2003. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Fortin, C., et B. Caron.** 2015. Aire de répartition du campagnol-lemming boréal au Québec: mentions les plus nordiques. *Le Naturaliste canadien* 139: 42–47. <https://doi.org/10.7202/1030820ar>
- Furgal, C., D. Martin, and P. Gosselin.** 2002. Climate change and health in Nunavik and Labrador: lessons from Inuit Knowledge. Pages 266–300 in *The Earth is Faster Now: Indigenous Observations of Arctic Environmental Change*. Edited by I. Krupnik and D. Jolly. Arctic Research Consortium of the United States, Arctic Studies Centre, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA.
- Gilg, O., B. Sittler, B. Sabard, A. Hurstel, R. Sané, P. Delattre, and I. Hanski.** 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113: 193–216. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x>
- Guilday, J.E.** 1982. Dental variation in *Microtus xanthognathus*, *M. chrotorrhinus*, and *M. pennsylvanicus* (Rodentia, Mammalia). *Annals of Carnegie Museum* 51: 211–230.
- Hall, E.R.** 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley, New York, New York, USA.
- Heisler, L.M., C.M. Somers, and R.G. Poulin.** 2016. Owl pellets: a more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 96–103. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12454>
- Jackson, D.J., and J.A. Cook.** 2020. A precarious future for distinctive peripheral populations of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 101: 36–51. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz196>
- Khidas, K., and J. Torgersen.** 2021. Occurrence: *Microtus pennsylvanicus* (Ord, 1815). Canadian Museum of Nature mammal collection. Canadian Museum of Nature, Ottawa, Ontario, Canada. Accessed 15 June 2021. <https://www.gbif.org/occurrence/1804068870>.
- Linchamps, P., E. Stotzel, R. Hanon, and C. Denys.** 2021. Neotaphonomic study of two *Tyto alba* assemblages from Botswana: palaeoecological implications. *Journal of Archaeological Science: Reports* 38: 103085. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103085>
- Lupien, G.** 2002. *Recueil Photographique des Caractéristiques Morphologiques Servant à l'Identification des Micromammifères du Québec, Vol. II: Rongeurs*. Société de la faune et des parcs du Québec, Jonquière, Quebec, Canada.
- McDonald, K., S. Burnett, and W. Robinson.** 2014. Utility of owl pellets for monitoring threatened mammal communities: an Australian case study. *Wildlife Research* 40: 685–697. <https://doi.org/10.1071/wr13041>
- Meek, W.R., P.J. Burman, T.H. Sparks, M. Nowakowski, and N.J. Burman.** 2012. The use of Barn Owl (*Tyto alba*) pellets to assess population change in small mammals. *Bird Study* 59: 166–174. <https://doi.org/10.1080/0063657.2012.656076>
- Montuire, S., A. Royer, A. Lemanik, O. Gilg, N. Sokolova, A. Sokolov, E. Desclaux, A. Nadachowski, and N. Navarro.** 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes. *Quaternary Science Reviews* 221: 105886. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105886>
- Navarro, N., S. Montuire, R. Laffont, E. Steimetz, C. Onofrei, and A. Royer.** 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes. *Quaternary* 1: 20. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Ognev, S.I.** 1948. *Mammals of the U.S.S.R. and Adjacent Countries*. Volume V, Rodents. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, Israel.
- R Core Team.** 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robillard, A., G. Gauthier, J.F. Therrien, et J. Bêty.** 2013. Étude des mouvements et de la nidification du harfang des neiges au Nunavik. Rapport d'activités présenté au Service Environnement Mine Glencore Xstrata Nickel, Raglan. Université Laval Hawk Mountain Sanctuary, et Université du Québec à Rimouski, Quebec, Canada. Accessed 18 February 2022. https://www.cen.ulaval.ca/bylot/document/rapport_snow_2013.pdf.
- Robillard, A., G. Gauthier, J.F. Therrien, G. Fitzgerald, J.F. Provencher, and J. Bêty.** 2017. Variability in stable isotopes of snowy owl feathers and contribution of marine resources to their winter diet. *Journal of Avian Biology* 48: 759–769. <https://doi.org/10.1111/jav.01257>
- Royer, A., S. Montuire, O. Gilg, and V. Laroulandie.** 2019. A taphonomic investigation of small vertebrate accumulations produced by the snowy owl (*Bubo scandiacus*) and its implications for fossil studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 514: 189–205. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.018>
- Schneider, C.A., W.S. Rasband, and K.W. Eliceiri.** 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature*

- ture Methods 9: 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Semken, Jr., H.A., and S.C. Wallace.** 2002. Key to Arvicoline (“Microtine” rodents) and Arvicoline-like lower first molars recovered from Late Wisconsinan and Holocene archaeological and palaeontological sites in eastern North America. *Journal of Archaeological Science* 29: 23–31. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0680>
- Shenbrot, G.I., and B.R. Krasnov.** 2005. Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Pensoft, Sofia, Bulgaria.
- Spaeth, P.A.** 2009. Morphological convergence and coexistence in three sympatric North American species of *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae). *Journal of Biogeography* 36: 350–361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02015.x>
- Tamarin, R.H.** 1985. Biology of New World *Microtus*. Special publication 8. American Society of Mammalogists, Pittsburg, Pennsylvania, USA.
- Therrien, J.F., G. Gauthier, A. Robillard, N. Lecomte, et J. Bêty.** 2014. Écologie de la reproduction du harfang des neiges dans l’Arctique canadien. *Le Naturaliste canadien* 139: 17–23. <https://doi.org/10.7202/1027666ar>
- Wallace, S.C.** 2006. Differentiating *Microtus xanthognathus* and *Microtus pennsylvanicus* lower first molars using discriminant analysis of landmark data. *Journal of Mammalogy* 87: 1261–1269. <https://doi.org/10.1644/05-mamm-a-209r3.1>
- Watson, A.** 1957. The behaviour, breeding, and food ecology of the snowy owl *Nyctea scandiaca*. *Ibis* 99: 419–462. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1957.tb01959.x>
- Wilken, E.B., D. Gauthier, I. Marshall, K. Lawton, and H. Hirvonen.** 1996. A perspective on Canada’s ecosystems: an overview of the terrestrial and marine ecozones. Canadian Council on Ecological Areas, Ottawa, Ontario, Canada.
- Wilson, D.E., T.E. Lacher, and R.A. Mittermeier.** 2017. Handbook of the Mammals of the World, Volume 7. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

Received 8 February 2021

Accepted 6 January 2022

Associate Editor: W.D. Halliday



CHAPITRE 3

**Diversité des lemmings dans le
registre fossile européen :
identification des restes de
Lemmus et *Myopus***

Chapitre 3 : Diversité des lemmings dans le registre fossile européen : identification des restes de *Lemmus* et *Myopus*

3.1 Résumé des articles

3.1.1 Contexte

Au sein des *Lemmini*, deux genres ont une relation particulière, le lemming commun (genre *Lemmus*) et le lemming des bois (genre *Myopus*). Tout en étant relativement proches au niveau phylogénétique (Abramson *et al.*, 2021 ; Steppan et Schenk, 2017), ces deux taxons occupent des niches écologiques distinctes. Le lemming des bois est un bryophage surspécialisé, et ne vit que dans les taïgas denses couvertes d'un épais manteau moussu dans lequel il creuse ses terriers et se nourrit (Bobretsov et Lukyanova, 2017 ; Eskelinen, 2002). À l'inverse, les représentants du genre *Lemmus* occupent principalement les zones de toundra arctique, creusant leur terrier dans le *subnivum* (Le Vaillant *et al.*, 2018 ; Stenseth and Ims, 1993). Étant plus flexibles que d'autres espèces de lemming (comme le genre *Dicrostonyx*), ils peuvent occuper des zones plus forestières, parfois en sympatrie avec le lemming des bois, comme en Scandinavie ou en Sibérie centrale. Les différences de préférence écologique de ces deux taxons en font deux excellents indicateurs paléoenvironnementaux.

Ces deux groupes possèdent toutefois une morphologie dentaire similaire, si bien que de nombreux auteurs ont établi qu'il était difficile (Chaline *et al.*, 1988 ; Markova *et al.*, 2018 ; Ponomarev *et al.*, 2013a ; Smirnov *et al.*, 1997), voire impossible (Koenigswald et Martin, 1984 ; Kowalski, 1995, 2001) de les différencier sur la base de molaires isolées. Ainsi, si la présence de *Myopus* a déjà été suspectée dans le registre fossile européen (Chaline *et al.*, 1989 ; Roberts et Parfitt, 1999), elle n'a jamais été attestée, ce qui a conduit plusieurs auteurs à considérer que le lemming des bois est complètement absent des faunes pléistocènes européennes (Kowalski, 2001). L'ensemble des restes de *Lemmini* découverts sur des sites fossiles européens est donc considéré par défaut comme appartenant au genre *Lemmus*.

Dans ce chapitre, nous présenterons une approche capable de différencier les molaires isolées des genres *Lemmus* et *Myopus* en combinant morphométrie géométrique et analyse linéaire discriminante. Ce travail a pour objectif de tester la validité de ce modèle sur des populations actuelles ainsi que de réévaluer le statut taxonomique des restes de *Lemmini* provenant de plusieurs sites fossiles européens datés du Pléistocène supérieur. La présentation qui va suivre est un résumé de deux articles publiés lors de ce doctorat (cf 3.2 et 3.3). Cette synthèse prend

également en compte des spécimens provenant d'autres sites fossiles qui ne sont pas inclus dans les articles.

3.1.2 Matériel

Les spécimens étudiés sont présentés dans le tableau 3.1. En plus des populations étudiées dans les deux articles (*cf.* sections 3.2 ; 3.3), nous ajouterons ici les spécimens provenant de plusieurs sites belges et français du Pléistocène supérieur afin de pouvoir compléter notre étude (Fig. 3.1). Le modèle développé est applicable sur la première molaire inférieure (m1) et la troisième molaire supérieure (M3), qui sont les deux dents les plus souvent retrouvées dans les sites fossiles, et également les dents considérées comme les plus diagnostiques pour séparer les deux espèces (Markova *et al.*, 2018 ; Smirnov *et al.*, 1997).

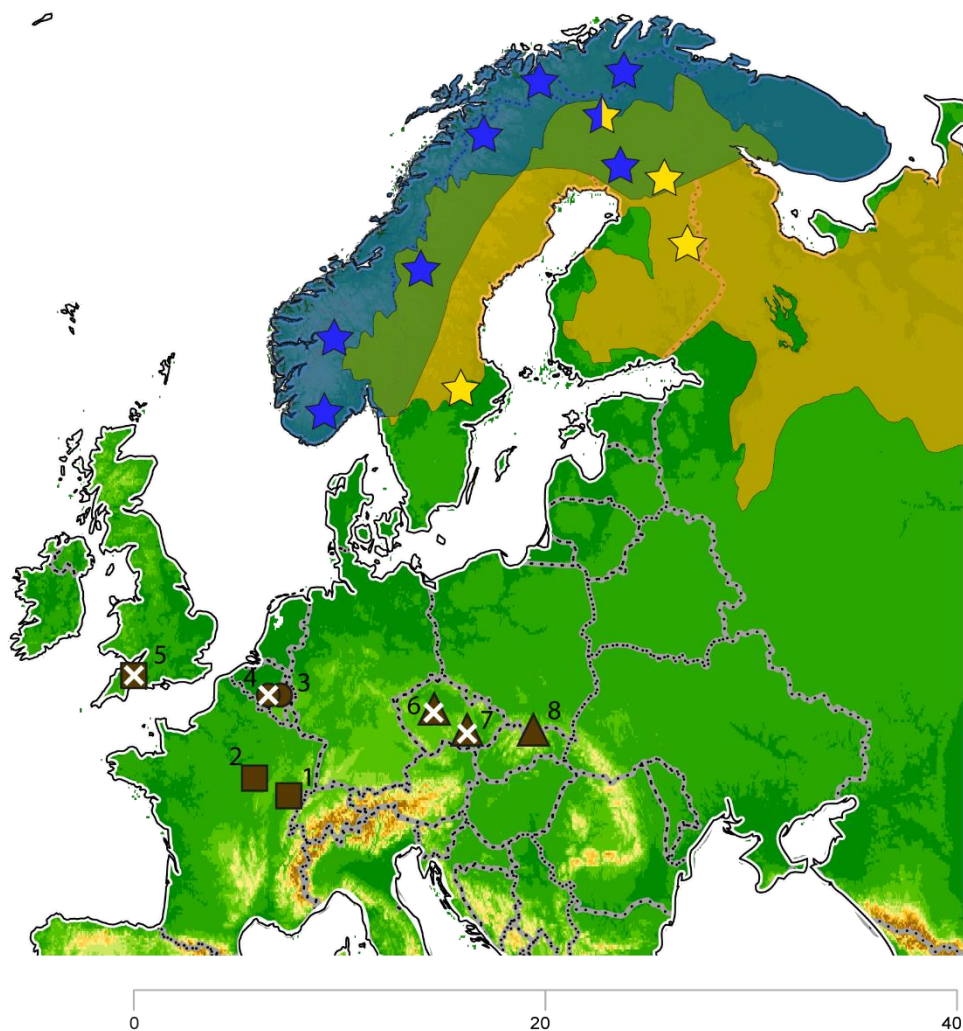


Figure 3.1 : Carte de répartition des spécimens présents dans l'étude. La localisation des spécimens actuels pour le corpus de référence est en bleu (*Lemmus*) et en jaune (*Myopus*). Les sites fossiles sont en marron. Les étoiles indiquent les sites modernes, les carrés indiquent les sites fossiles publiés dans Arbez *et al.*, 2021, les triangles indiquent les sites fossiles publiés dans Arbez *et al.*, 2023, les ronds indiquent les sites non publiés. Les sites fossiles des lemmings des bois ont pu être identifiés sont indiqué avec une croix. Les numéros des sites correspondent au tableau 1.

L'âge de certains sites fossiles a pu être estimé avec précision *via* des datations ¹⁴C (e.g. Gully Cave, Grotte des Gorges), ou par biochronologie (e.g. Balcarka Cave, Barova), si bien que nous pouvons être confiant de la place de la plupart de nos spécimens dans la chronologie, à l'exception de ceux de Marie-Jeanne. En effet nos spécimens proviennent quasi exclusivement du niveau 4 du site, dont les datations ¹⁴C ont donné un âge supérieur à 43900 BP, ce qui est au-delà des limites de datation de la méthode. Au niveau biochronologique, le site est estimé au MIS3 / 4, et c'est donc cette date qui sera retenue (López-García *et al.*, 2017).

Site	n°	Période	Couche	Pays	m1	M3
<i>Grotte des Gorges</i>	1	MIS3	1a ; 1b	<i>France</i>	11	3
<i>Arcy-sur-Cure</i>	2	MIS3	IV ; IV2 ; B10	<i>France</i>	21	1
<i>Trou du Chêne</i>	3	MIS3	<i>Argile à blocaux</i>	<i>Belgique</i>	19	-
<i>Trou du Sureau</i>	3	MIS3	-	<i>Belgique</i>	1	-
<i>Cave Goyet</i>	3	MIS3 / 4	<i>Salle Mouton, niv 1 inf ; 2</i>	<i>Belgique</i>	36	8
<i>Marie Jeanne</i>	4	MIS3 / 4 (?)	4 ; 5 ; 6	<i>Belgique</i>	37	106
<i>Gully Cave</i>	5	<i>Tardiglaciaire</i>	<i>Allerod / Y. Dryas</i>	<i>Angleterre</i>	35	43
<i>Bišilu</i>	6	LGM	6	<i>Rep. Tchèque</i>	3	32
<i>Barova</i>	7	LGM	12 ; 15	<i>Rep. Tchèque</i>	-	3
<i>Srbsko Cave SSJ</i>	6	MIS3	MIS3: 1 ; 3	<i>Rep. Tchèque</i>	19	-
<i>Tetín Kubrychtova cave</i>	6	MIS3	MIS3: 1	<i>Rep. Tchèque</i>	4	4
<i>Balcarka Cave</i>	7	MIS3	-	<i>Rep. Tchèque</i>	-	1
<i>Heroltice</i>	7	MIS3	S2	<i>Rep. Tchèque</i>	-	2
<i>Nad Kačákem</i>	6	MIS3	MIS3: 1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5 ; 6	<i>Rep. Tchèque</i>	-	76
<i>Muráňská 3-3</i>	8	<i>Tardiglaciaire</i>	-	<i>Slovaquie</i>	-	1

Tableau 3.1 : Sites d'échantillonnage de spécimens fossile et nombre d'individus par site.

Les lecteurs les plus attentifs remarqueront également que les résultats des fonctions discriminantes changent entre nos deux articles. Cela s'explique par l'augmentation du nombre de spécimens actuels dans le corpus de référence (*Myopus*, n = 32 ; *Lemmus*, n = 80), si bien que certaines identifications réalisées dans Arbez *et al.* 2021 seront différentes dans le présent résumé. Ces discordances sont toutefois marginales et ne changent pas les conclusions de l'article précédemment cité. Cela montre toutefois l'importance de l'échantillonnage dans la constitution du corpus de référence.

3.1.3 Méthode

Les schémas de *landmarks* ont été sélectionnés afin de pouvoir décrire les différents aspects de chaque dent. Ainsi la m1 et la M3 seront décrites par trois schémas de *landmarks*, présentés en détail dans les articles.

Sur le modèle des travaux de Evin *et collaborateurs* (2013) et Navarro *et collaborateurs* (2018), nous avons développé un outil couplant morphométrie géométrique et analyse linéaire discriminante afin de pouvoir quantifier les différences morphologiques entre les représentants modernes de ces deux taxons, afin de permettre l'identification spécifiques des restes dentaires isolés. Cette méthode est présentée en détail dans les deux articles, nous allons donc nous contenter de présenter les intérêts de l'utilisation conjointe de la morphométrie géométrique et de modèles linéaires discriminants. Les avantages principaux sont les suivants :

- Les modèles fournis sont robustes, et leur marge d'erreur est bien estimée *via* une procédure de validation croisée, la *Leave-One-Out-Cross-Validation* (LOOCV).
- Chaque spécimen classé possède sa propre statistique associée (probabilités postérieures) permettant de savoir le niveau de confiance à accorder à chaque identification en établissant un seuil (post. prob. ≥ 0.9).
- L'utilisation de plusieurs schémas de *landmark*, et donc de plusieurs fonctions discriminantes, permet de comparer les résultats obtenus pour le même spécimen en fonction des différents modèles, permettant un niveau de confiance supplémentaire dans les identifications.
- Les fonctions discriminantes visent à classer les individus, et non les populations, permettant leur application sur une dent isolée, ce qui est particulièrement utile pour des espèces rares dans le registre fossile, comme les *Lemmini*.

Toutes ces caractéristiques permettent donc une identification fiable et robuste des molaires isolées, et donc de tous les spécimens fossiles complets.

Parmi ces spécimens classés avec un haut niveau de confiance, 7 sont identifiés en tant que *Myopus* (m1 : 3 ; M3 : 4). Le nombre de lemming des bois augmente si l'on considère les spécimens classés par un nombre moins important de modèles, pour un total de 23 lemmings des bois (m1 : 4 ; M3 : 19). Ce taxon a été identifié sur les sites de Gully Cave (Angleterre, Allerød / Younger Dryas), Amange (France, MIS3), Marie-Jeanne (Belgique, MIS3), Bišilu et Barová (République Tchèque, LGM), Heroltice et Nad Kačákem (République Tchèque, MIS3) et Tetín Kubrychtova Cave (République Tchèque, fin MIS3). Il faut ici noter que dans Arbez *et al.*, 2021 (section 3.2), un spécimen de *Myopus* avait été identifié sur le site d'Amange. L'élargissement du référentiel actuel a changé la classification de ce spécimen. Tous les modèles l'identifient comme un *Myopus*, mais les probabilités postérieures sont systématiquement inférieures au seuil fixé à 0.9 (m1FL : 0.87 ; m1SL : 0.89 ; m1AL : 0.79). En suivant le protocole établi durant la réalisation du deuxième article, ce spécimen doit être maintenant considéré comme indéterminé. Quoiqu'il en soit, les résultats de ces deux études démontrent la présence de *Myopus* dans de nombreux sites fossiles européens, et sur une large période chronologique, du MIS3 à la fin du Pléistocène.

Ces résultats ont de larges conséquences au niveau taxonomique, biogéographique et paléoenvironnemental.

3.1.5 Implications

3.1.5.1 Différences morphologiques

Le premier point peut sembler évident mais doit être mentionné. Notre travail a permis de mettre en évidence plusieurs critères morphologiques permettant de distinguer les deux genres. Ils sont présentés en détail dans le premier article (3.2), mais nous pouvons ici mentionner le critère principal, qui est la complexité importante des boucles antérieures (m1) et postérieures (M3) chez *Lemmus*, là où *Myopus* va présenter des boucles plus simples (e.g. sans angles réentrants supplémentaires). Il faut toutefois insister sur le fait que ce critère seul est insuffisant pour être considéré comme diagnostique, et que des spécimens de *Lemmus* peuvent avoir des boucles non complexes. Seule une approche de morphométrie géométrique permet de différencier les deux taxons.

3.1.5.2 Implications biogéographiques

Les implications biogéographiques et paléoenvironnementales sont bien plus conséquentes, car l'identification de *Myopus* dans le registre fossile européen étend considérablement son aire de répartition supposée durant le Pléistocène. Bien qu'elle soit mal connue faute d'identifications fiables dans le registre fossile, elle peut tout de même être estimée *via* des données


paléontologiques et génétiques (Fedrorov *et al.*, 2008 ; Kowalski, 2001). Celles-ci indiquent que les populations de *Myopus* sont génétiquement homogènes sur l'ensemble de leur aire de répartition, et que le genre a subi un effet de goulot d'étranglement durant le dernier âge glaciaire (Fedrorov *et al.*, 2008). Pour ces raisons, l'aire de répartition du Lemming des bois pendant le Pléistocène serait limitée à une zone refuge dans les zones de taïga sibérienne, comme sur les contreforts de l'Oural, d'où proviendraient l'ensemble des populations actuelles (Ponomarev *et al.*, 2013).

En fournissant la preuve de la présence du lemming des bois en Europe au Pléistocène, notre travail permet d'apporter de nouveaux éléments sur son histoire biogéographique. Cela ne remet pas en question l'existence d'une seule zone refuge proposée par Fedorov et collègues (2008) comme origine des populations actuelles, mais permet de postuler l'existence de périodes d'extinctions locales importantes pour le lemming des bois, comme c'est le cas pour d'autres taxons (Baca *et al.*, 2016, 2023). La présence de ce taxon sur de nombreux sites européens nous permet de postuler que *Myopus* était présent en Europe durant l'ensemble du Pléistocène supérieur. Il est identifié en Europe centrale sur une large période chronologique (MIS3 - LGM) ce qui permet d'envisager sa présence pérenne dans cette zone. La situation est moins claire en Europe occidentale où le lemming des bois n'a été identifié avec certitude que sur deux sites, Marie-Jeanne (MIS3/4) et Gully Cave (Allerød / Younger Dryas), qui sont assez distants au niveau chronologique et géographique. Faute d'autres sites disponibles, et de données chronologiques plus précises concernant le site de Marie-Jeanne, il est impossible de savoir si la présence du lemming des bois est sporadique, et donc liée à des circonstances favorables, ou si elle est le résultat d'une occupation plus pérenne. S'il n'est pas possible de trancher entre ces deux hypothèses, il faut toutefois rappeler que des spécimens de *Myopus* ont été identifiés pour tous les niveaux de Gully Cave. Ceux-ci correspondent à deux palynozones particulièrement distinctes au niveau environnemental et climatique : l'Allerød, caractérisé par une phase de réchauffement, et le Younger-Dryas, caractérisé par une chute très brutale des températures. La présence de *Myopus* dans ces deux phases fortement contrastées laisse envisager qu'il pourrait avoir été présent sur une période plus longue, indépendamment de certaines fluctuations paléoclimatiques, du moins jusqu'à la fin du Pléistocène, période à laquelle il connaîtrait une phase d'extinction similaire à celle observée pour d'autres espèces de micromammifères arctiques et boréaux (Baca *et al.*, 2023).

3.1.5.3 Implications paléoenvironnementales

Les caractéristiques écologiques de *Myopus* sont très particulières, si bien que sa présence sur un site fossile implique nécessairement la présence d'une forêt de taïga aux alentours. Si ce taxon préfère occuper les zones au cœur de la forêt boréale, il peut néanmoins occuper des zones plus clairsemées, correspondant potentiellement à un environnement mosaïque de toundra / taïga. D'autres espèces inféodées aux environnements boréaux ont été récemment identifiées en Europe, appuyant l'hypothèse de l'existence d'environnements de taïga bien développées durant le Pléistocène en Europe centrale et occidentale (e.g. *Sorex tundrensis*, Prost et al., 2013).

L'utilisation de la méthode Bioclimatique (Royer et al., 2020) permet de montrer le poids du lemming des bois dans les reconstitutions paléoenvironnementales. Les températures estimées avec les listes fauniques incluant le lemming des bois sont en moyenne 1.5 C° plus basses, et la biozone prédite change bien souvent en forêt boréale (cf. 3.3). Ces résultats sont dus à l'ajout d'une espèce au cachet arctique, ce qui va avoir tendance à baisser les températures estimées principalement sur un corpus comprenant plus d'espèces tempérées. Cet exemple met clairement en évidence l'importance cruciale d'une identification taxonomique correcte pour le registre fossile, particulièrement lors des reconstitutions paléoclimatiques basées sur une liste faunique. La présence d'une seule espèce peut changer drastiquement les résultats obtenus, et ce quelle que soit la méthode utilisée.



3.2 The missing *Myopus*: plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics

The missing *Myopus*: plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics

LOUIS ARBEZ,^{1,2*}  AURELIEN ROYER,²  DANIELLE SCHREVE,³  REMI LAFFONT,² SERGE DAVID⁴ and SOPHIE MONTUIRE^{1,2} 

¹EPHE, PSL University, 6 Boulevard Gabriel, Dijon, 21000, France

²Bioécosciences, UMR 6282, CNRS, EPHE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, Dijon, 21000, France

³Department of Geography, Royal Holloway University of London, Egham, Surrey, TW20 0EX, UK

⁴CJP – Centre Jurassien du Patrimoine, 2, place de l'Hôtel de Ville, Lons-le-Saunier, 39000, France

Received 21 October 2020; Revised 18 December 2020; Accepted 21 December 2020

ABSTRACT: Lemmus and *Myopus* are two lemming species with distinct habitat requirements but which show very similar dental morphologies. They are thus extremely difficult to distinguish from one another in the fossil record on the basis of their dental remains, leading to poor understanding of the palaeobiogeographical evolution of *Myopus* as well as inaccurate palaeoenvironmental reconstructions. Currently, the presence of *Myopus* in the fossil register from the Pleistocene is still debated and no firm occurrence of this lemming in western Europe has yet been confirmed for the Late Pleistocene. In this paper, we used geometric morphometrics on modern material to establish morphological differences between Lemmus and *Myopus* teeth (first lower and third upper molars). Morphological data were then used to build a robust linear discriminant model able to confidently classify isolated teeth of these two genera, and finally, linear discriminant models were used on fossil remains of Lemmus/*Myopus* from two Late Pleistocene archaeological/palaeontological sites (Grotte des Gorges and Gully Cave). This study demonstrates, for the first time, the presence of *Myopus schisticolor* in west European Late Pleistocene sites between the end of Marine Isotope Stage 3 and the beginning of the Holocene, during climatic events that favoured the development of taiga forest of birch and pine in these regions. Copyright © 2021 John Wiley & Sons, Ltd.

KEYWORDS: boreal environment; geometric morphometrics; Lateglacial; lemming; molar shape; palaeobiogeography; taxonomy

Introduction

Rodents are characterized by a significant taxonomic diversity associated with various ecological and biological traits, thereby ensuring their widespread occurrence throughout all modern biotopes. They have been intensively studied with respect to the fields of evolution, biochronology and palaeoenvironmental change (e.g. Chaline and Mein, 1979; Cox and Hautier, 2015; Fejfar and Heinrich, 1990; Hernandez Fernandez, 2006; van Kolfschoten, 1995; Kowalski, 1995; Montuire *et al.*, 1997; Rekovets and Kovalchuk, 2017). Their remains, well preserved in many archaeological and palaeontological contexts, have therefore contributed to the reconstruction of patterns of Quaternary palaeoclimatic change, still a major challenge in our understanding of continental chronostratigraphies today. Among the methods applied for palaeoclimate reconstructions, many are based on species associations, such as the presence/absence or relative abundance of species, and hence the need to have accurate taxonomic identifications (e.g. Gobalet 2001; Lyman, 2002, 2019; Royer *et al.*, 2020; Stahl, 1996).

Numerous obstacles hinder the identification of small-bodied animals, even when their skeletal remains are recovered (Stahl, 1996). One problem is that while modern zoologists have many criteria by which to identify animals (e.g. fur, size, skull and post-cranial anatomy, geographical range), most of these criteria cannot be applied to fossils. A second problem is that identification of small mammals is based on limited types of remains, generally the teeth, which are most resistant to mechanical taphonomic processes. Despite dental

remains being the most diagnostic elements at the genus or species levels, teeth may exhibit very similar morphologies, which could potentially prevent confident identifications. The last problem also reflects the differential state of diagnostic information for relevant taxa (Lyman, 2019; Stahl, 1996). Many criteria have been proposed to identify these smallest species, but most of them rely on the 'holotypic' morphology (i.e. the typical form as defined by characteristic specimens of this species), without taking into account geographical or interpopulation variability, except to point out very unusual cases. The ensuing large number of criteria proposed for species identification often leads either to disagreement or to differential use of these criteria among taxonomists. As stated by Stahl (1996), it must always be remembered that higher level taxonomic categories are necessarily dynamic and constantly open to revision.

Among the rodents, voles and lemmings, which show substantial tooth variability throughout species, time and space, are key taxa for tracking Quaternary environmental and climatic changes (e.g. Kowalski, 2001; Montuire *et al.*, 2019; Nadachowski 1982; Royer, 2013). Lemmings are reliable biomarkers of specific and typical high-latitude environments (Chaline, 1972; Kowalski, 1995). In Eurasia, four lemming genera are found in fossil contexts: (i) *Dicrostonyx* and *Lagurus*, which are regularly present during the coldest or driest phases of the Late Pleistocene extending as far as the south of France (Chaline, 1972; Marquet, 1993; Royer *et al.*, 2016); (ii) *Lemmus*, which is also frequently found throughout Eurasia in open and cold environments, but still in modest abundance (Kowalski, 1995, 2001); and (iii) *Myopus*, which has so far only been attested in Russia at this time, associated with more temperate species (e.g. Markova *et al.*, 2019; Ponomarev *et al.*, 2013a, 2013b, 2013c).

*Correspondence: Louis Arbez, as above
Email: Louis.Arbez@u-bourgogne.fr

As *Lemmus* (Link, 1795) and *Myopus* (Miller, 1910) have two strong but divergent ecological signals, their taxonomic discrimination in the fossil assemblages is essential to investigate past faunal associations and understand their significance in palaeoclimatic reconstructions. The True Lemming genus (*Lemmus*) is a complex of several species which have a northern distribution restricted to Arctic tundra environments associated with high seasonality and little vegetation. These taxa use the thick snow covering as a shelter, giving them access to the vegetation persisting under this natural shield during winter (Domine *et al.*, 2018; Reid *et al.*, 2011; Stenseth and Ims, 1993), as well as using bogs and wetlands during summer and eschewing forest as much as possible (Le Vaillant *et al.*, 2018; Wilson *et al.*, 2017). The wood lemming (*Myopus schisticolor* [Lilljeborg, 1844]) is the only representative of its genus and inhabits exclusively coniferous forest with a thick moss cover, which constitutes its main food source (Bobretsov and Lukyanova, 2017; Calandra *et al.*, 2015; Eskelinen, 2002). In contrast to *Lemmus*, this taxon avoids bogs and marshes and is present throughout the taiga forests from Scandinavia to the eastern coast of the Sea of Okhotsk.

Although *Myopus* and *Lemmus* are separated by a large phylogenetic distance (Abramson and Petrova, 2018) and are easily distinguishable in their external appearance (Gromov and Polyakov, 1992; Wilson *et al.*, 2017), they express a great deal of similarity in terms of their dental morphology (Borodin, 2009; Chaline *et al.*, 1988; Koenigswald and Martin, 1984; Kowalski, 1995), resulting in their fossil remains often being impossible to separate or being lumped together as '*Lemmus-Myopus*' (Kowalski, 2001). This problem of differentiation has therefore greatly reduced the palaeoecological utility of these taxa, which is particularly problematic considering their occurrence in many Quaternary deposits. Several authors have accordingly attempted to separate these two genera through morphometrical analysis of the first lower molar (m1) and the third upper molar (M3) but with varying degrees of accuracy (Chaline *et al.*, 1988; Markova *et al.*, 2018; Ponomarev *et al.*, 2013b; Smirnov *et al.*, 1997).

The present paper aims to resolve this problem by providing a robust means of differentiating between the teeth of these two genera, *Lemmus* and *Myopus*. This study uses geometric morphometrics, which has never been applied on these two genera, despite its efficiency in identifying similar species in modern and fossil record (e.g. McGuire, 2011; Cucchi *et al.*, 2014; Hulme-Beaman *et al.*, 2018; Stoetzel *et al.*, 2017; Navarro *et al.*, 2018; Kolendrianou *et al.*, 2020). Several modern populations were considered, both to establish differences in their dental morphologies and to evaluate the reliability of traditional criteria previously used to separate the two genera. The geometric morphometric approach is then coupled with a discriminant function analysis to separate these two genera before being applied to European fossil specimens from two Late Pleistocene sites. The outcomes of this paper consequently propose not only a novel and replicable means of identifying and separating the two genera, but also allow a new view of the past environments and biogeographical evolution of lemming populations.

Taxonomy and Morphology

The genera *Lemmus* and *Myopus* belong to the tribe Lemmini (Gray, 1825), which is part of the subfamily Arvicolinae (Gray, 1821). The genus *Lemmus* is currently divided into four distinct species (Abramson and Petrova, 2018; Wilson *et al.*, 2017): the Nearctic North American brown lemming *Lemmus trimucronatus*

(Richardson, 1825) and the Palearctic Norway lemming *Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758), Siberian lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) and the Amur lemming *Lemmus amurensis* (Vinogradov, 1924). Originally, *Myopus* was recognized as a member of the genus *Lemmus* and named as *Lemmus schisticolor* (Lilljeborg, 1844) due to osteological similarities, such as the general shape of the skull (Ognev, 1948), the convergence of the maxillary tooth rows and the inclination of the mandibular tooth rows (Abramson, 1993). Miller (1910, 1912) separated *Myopus* from *Lemmus*, leading to the recognition of *Myopus schisticolor*, a species characterized by a combination of *Lemmus* characters (skull and teeth) and vole characters (general body-form and foot structure). Recent DNA studies clearly attest to the separation of these two genera (Abramson and Petrova, 2018; Buzan *et al.*, 2008; Cook *et al.*, 2004; Robovský *et al.*, 2008).

Molars of *Lemmus* and *Myopus* are hypsodont with a flat grinding surface and have a prismatic structure composed of alternate triangles and deep re-entrant angles filled with cement (Fig. 1). The first lower molar (m1) comprises a posterior loop (PL), three closed alternating triangles (T1–T3), two confluent triangles (T4 and T5) and an anterior loop (AL). The third upper molar (M3) shows a similar structure (Fig. 1), with an anterior loop, five triangles and a posterior loop (PL). For these two molars, some authors note a high variation in the outer loops (anterior loop for m1, posterior loop for M3), which exhibit different stages of complexity, with the development of supplementary re-entrant angles on both labial and buccal sides (e.g. Markova *et al.*, 2018; Ponomarev *et al.*, 2013b). In general, *Lemmus* shows a higher tendency to complexity (i.e. development of supplementary re-entrant angles) and *Myopus* has a simpler morphology. However, due to a large overlap, these trends cannot be used to definitively attribute individuals to one or the other of these genera. Based on biometric approaches, linear measurements are the most commonly used features to distinguish these two genera on isolated teeth (e.g. Borodin, 2009; Ponomarev *et al.*, 2013b; Roberts and Parfitt, 1999; Tiunov and Panasenkov, 2011), with the following features identified as being of potential significance: (i) differences in the length/width ratio of M3 (Smirnov *et al.*, 1997), with the M3 shape in *Myopus* tending to be more compact and that in *Lemmus* tending to be more elongated; (ii) ratios obtained from several linear measurements to characterize the global shape of the different molars (Chaline *et al.*, 1988); and (iii) the size of the teeth, with a greater tooth length in *Lemmus* (Chaline *et al.*, 1988; Smirnov *et al.*, 1997). Finally, a supplementary criterion based on cementum was recently proposed by Ponomarev *et al.* (2013b). This last work shows that the frequency of cementum deposits in the last re-entrant angles of the outer loops of both M3 and m1 (LRA3 and BRA4 of m1) differs between the two genera. The cementum deposits are absent in *Myopus* teeth, whereas they are present in 40–70% of *Lemmus* individuals (Cheprakov, 2016; Markova *et al.*, 2018; Ponomarev *et al.*, 2013).

Materials and methods

Modern specimens

As the focus of this paper is the application of the geometric morphometrics method to western European fossil sites, modern *Lemmus* and *Myopus* individuals were targeted from Scandinavia and Russia. The modern samples are composed of research laboratory collections and snowy owl (*Bubo scandiacus*) pellets and are housed in the research laboratory collections in Biogéosciences at the University of Burgundy and in the Arctic

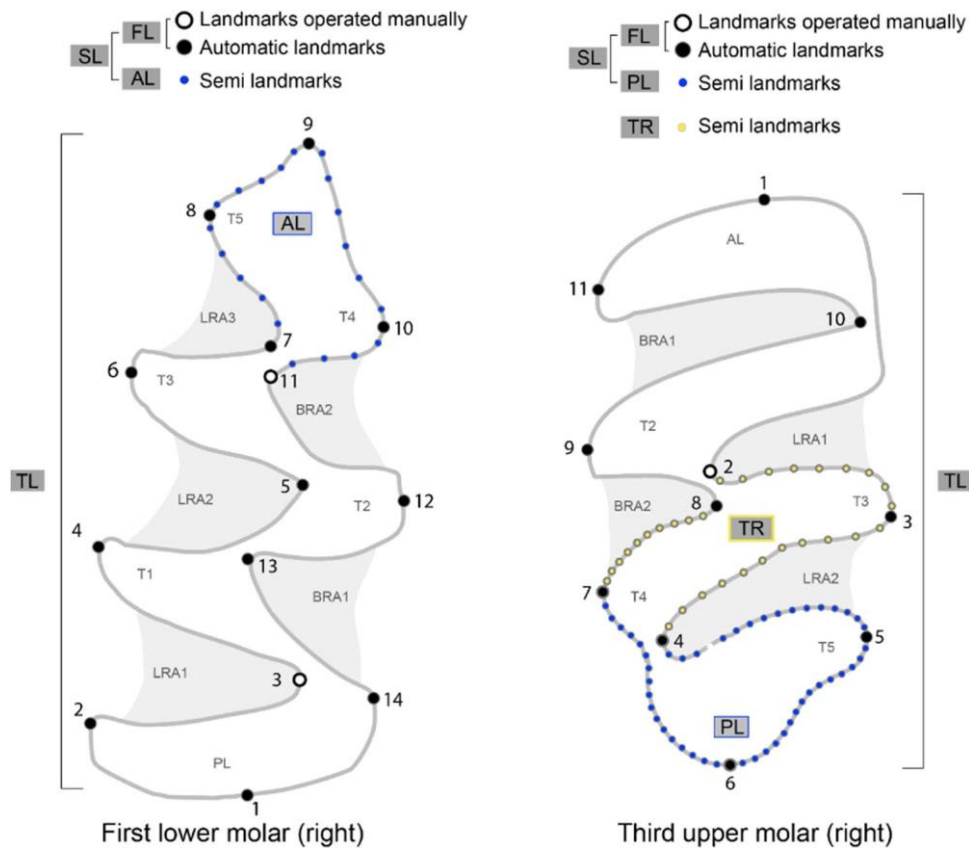


Figure 1. Landmark schemes (in grey squares) defined for Lemmini first lower molar (m1) and third upper molar (M3). Hand-placed landmarks are in white, automatically detected landmarks are in black, and semi-landmarks are in blue (for m1-SL, m1-AL, M3-SL and M3-AL) and in yellow (for M3-TR). Abbreviations: T = triangles, LRA = lingual re-entrant angles, BRA = buccal re-entrant angles, AL = anterior loop, PL = posterior loop. Modified after van der Meulen (1973). [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

Research Station of Labytnangi in Russia. In total, 30 *Myopus* and 96 *Lemmus* m1 specimens, and 31 *Myopus* and 91 *Lemmus* M3 specimens were analysed (see Table 1 for details). As the genus *Myopus* is monospecific, our sample was only composed of individuals of *Myopus schisticolor*. To describe most of the current morphological variability of the genus *Lemmus*, our sample included specimens from the three different species. Most of our sample belong to two palearctic species, with 50 Norway Lemming (*L. lemmus*) and 34 western Siberian Lemming (*L. sibiricus*). The two species are closely related in their phylogeny

but were already separated during the Late Pleistocene (Abramson and Petrova, 2018). A few individuals of eastern *L. sibiricus* from Chukotka district were included to capture the range of potential variability of the genus. Additionally, 12 m1 and eight M3 of North American brown lemming (*L. trimucronatus*) were included to clarify the distinction amongst the different representatives of *Lemmus*. Numbers and origins of the specimens are detailed in Table 1 and Fig. 2. Only well-preserved and complete molars were used in the analyses; all broken and digested teeth were discarded.

Table 1. List of the specimens analysed with their origin and counts (neighbouring localities are merged). See Fig. 1 for localities.

	Species	Location	Lower m1	Upper M3
Modern specimens	<i>Lemmus lemmus</i> (50)	1 – Karigasniemi	3	3
		2 – Kilpisjärvi	15	14
		3 – Pallasjärvi, Muonio	11	10
		4 – Rovaniemi	21	18
		5 – Sabetta	9	11
	<i>Lemmus sibiricus</i> (34)	6 – Erkuta	10	10
		7 – Bely Island	11	11
		(8) – Wrangel Island	4	1
		(9) – Victoria Island	12	8
	<i>Lemmus trimucronatus</i> (12)	10 – Sotkamo, Valtimo, Kuhmo, Lieka,	20	21
	<i>Myopus schisticolor</i> (31)	11 – Posio	1	1
		(3)-Pallasjarvi, Muonio	8	8
		MIS 3	11	3
		Allerød/Younger Dryas boundary	23	26
Younger Dryas		8	17	
Fossil specimens	Younger Dryas?	4	0	
	Amange			
	Gully Cave			

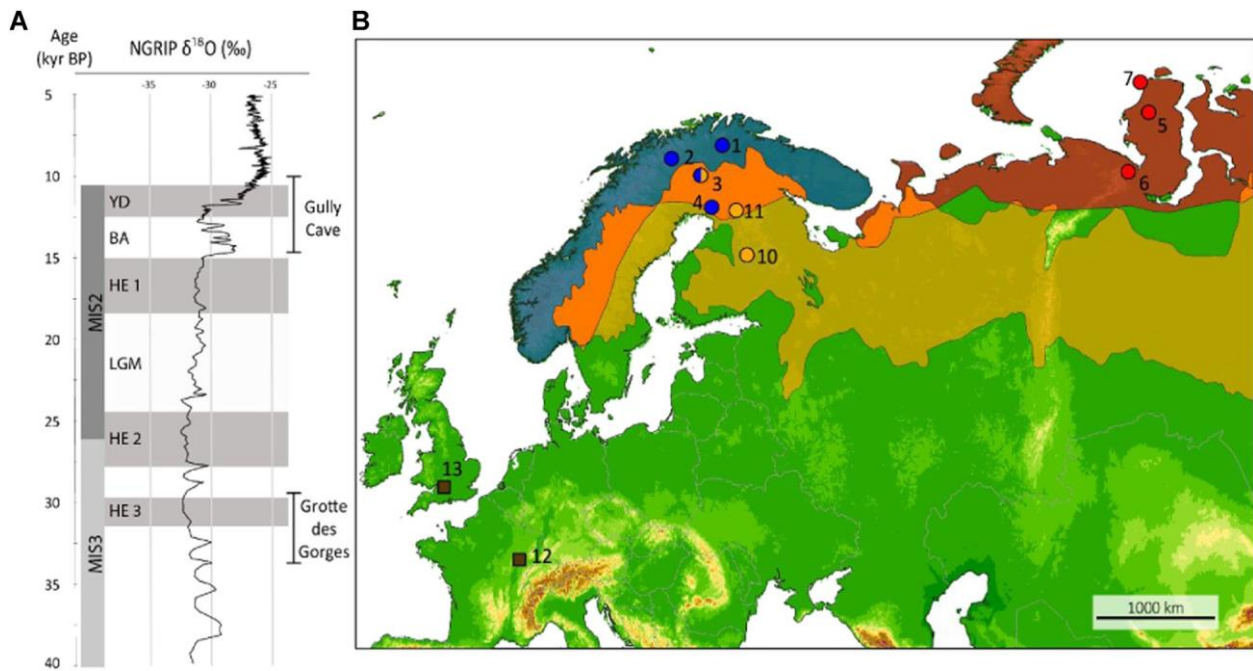


Figure 2. (A) Global climate evolution and chronology of the last part of the last glacial following the NGRIP-ice record (Andersen *et al.*, 2004) with the position of the two fossil sites. Abbreviations: MIS: Marine Isotope Stage, HE: Heinrich events, LGM: Last Glacial Maximum, BA: Bølling-Allerød interstadial, YD: Younger Dryas. (B) Geographical range of *Lemmus lemmus* (blue), *Lemmus sibiricus* (red) and *Myopus schisticolor* (yellow) with the overlap area (orange). Circles indicate the location of the modern samples and squares (brown) the localization of the fossil samples. Site number: 1. Karigasniemi, 2. Kilpisjärvi, 3. Pällasjärvi-Muonio, 4. Rovaniemi, 5. Sabetta, 6. Erkuta, 7. Bely Island, 10. Sotkamo area, 11. Posio, 12. Grotte des Gorges, 13. Gully Cave. Localities from North America and eastern Siberia are not shown (see text for detail). [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

Fossil samples

Fossil specimens come from two archaeological/palaeontological sites from the Late Pleistocene, la Grotte des Gorges (France) and Gully Cave (England) (Fig. 2). As for the modern material, broken and digested teeth were not included in this study. All dates of la Grotte des Gorges have been calibrated using IntCal13 (Reimer *et al.*, 2013).

La Grotte des Gorges is located close to Amange village (Jura, France) and was excavated between 2008 and 2017. Two layers (1a and 1b) yielded archaeological material (David *et al.*, 2014, 2017), from the end of Marine Isotope Stage (MIS) 3 with accelerator mass spectrometry (AMS) dates ranging from $33,030 \pm 750$ to $29,390 \pm 170$ uncal. a BP. The site yields a diverse association of mammalian species demonstrating a transition from arctic toward steppe environment. *Lemmus/Myopus* remains come from the upper part of the sequence (layer 1a), dominated by typical taxa of cold-climate phases such as reindeer (*Rangifer tarandus*), mammoth (*Mammuthus primigenius*), rhinoceros (Rhinocerotidae) and collared lemmings (*Dicrostonyx torquatus*). The second phase of the sequence (layer 1b) is dominated by bison (*Bison priscus*), a typical taxon of the steppe environment. A total of 11 first lower and three third upper molars attributed to *Lemmus/Myopus* has been analysed (Table 1 and Fig. 2).

Gully Cave is located in Ebbor Gorge (Somerset, UK) and has been the subject of ongoing excavation since 2006. The upper stratigraphic units (of relevance here) consist of matrix-rich limestone breccias of Lateglacial Interstadial and Holocene age respectively, separated by a coarse, open-framework limestone breccia deposited during the Younger Dryas, the stratigraphy underpinned by radiocarbon dates on mammalian faunal remains from throughout the sequence. The cave was completely filled by around 10,000 cal a BP and the sequence was capped by a discontinuous flowstone. A total of 35 m1 teeth were analysed, 12 from the Younger Dryas levels (date range 12 409–12 037 to

11 950–11 259 cal a BP) and the other 23 from the boundary level between the Allerød interstadial and the Younger Dryas (date range 12 379–12 637 to 13 214–13 444 cal a BP), and 43 M3s, with 17 from the Younger Dryas and 26 from the Allerød interstadial–Younger Dryas transition. The mammalian assemblage from the Younger Dryas levels sampled here includes *Lepus timidus*, *Myodes* sp., *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus/Myopus*, *Microtus agrestis* or *arvalis*, *Lasiopodomys gregalis*, *Alexandromys oeconomus*, *Vulpes* sp. and *Rangifer tarandus*. The sample from the Allerød interstadial–Younger Dryas transition has yielded *Lepus timidus*, *Ochotona pusilla*, *Arvicola amphibius*, *Clethrionomys glareolus*, *D. torquatus*, *Lemmus/Myopus*, *M. agrestis* or *arvalis*, *Lasiopodomys gregalis*, *Al. oeconomus*, *V. lagopus*, *R. tarandus* and *Cervus elaphus*.

Landmark schemes and data acquisition

All teeth were photographed using a macro objective (Canon EOS6D mark II, macroscopic objective MP-E 65 mm f/2.8) and saved in .jpg format with a 72-dpi resolution. To avoid between-picture deformation, all specimens were photographed one by one with the same distance from the objective and with the same focus. Outlines were then extracted from pictures using ImageJ v.1.52a. The m1 outline was then orientated with a manual marking of two landmarks (Lm3 and 7, Fig. 1), which define the tooth's vertical axis, in order to correctly position the tooth following the protocol of Navarro *et al.* (2018). No satisfactory orientation could be obtained with this protocol on the M3, so the procedure was adapted as follows. The outline pixels were rotated along the first principal component axis of the outline pixel coordinate matrix. These standardized orientations then enabled landmarks located at the extreme tips of the salient and re-entrant triangles to be automatically detected, as well as those at the extreme tips of the posterior and anterior loops. All landmarked teeth were further inspected for

gross error, and the entire procedure was performed by a single operator, thereby avoiding interoperator biases.

In total, seven landmark schemes and two biometric measurements were defined to describe the morphological variability of the m1 and M3 (Table 2 and Fig. 1). The global shape of each tooth was analysed with a fixed landmark scheme (FL), using 14 landmarks for the m1 (m1-FL) and 11 landmarks for the M3 (M3-FL). A total of 20 semi-landmarks for m1 and 50 semi-landmarks for M3 were used to characterize the outer loops (anterior loop dataset m1-AL and posterior loop dataset M3-PL). The SL schemes, m1-SL and M3-SL, correspond to FL datasets combined with semi-landmarks of outer loops (m1-AL or M3-PL). Another semi-landmark scheme describes the alternation between T2 and T3 of M3 (M3-TR) by using a total of four fixed landmarks and 30 semi-landmarks. In all semi-landmark configurations, few fixed landmarks were removed to treat whole loops only using semi-landmarks (landmark removed for each dataset: m1-SL/AL: Lm8, 9, 10; M3-SL/PL: Lm9; M3-TR: Lm3).

In addition, the tooth length (TL) of the two teeth was estimated based on the Euclidean distance between the most anterior and posterior landmarks (Lm1 and 9 for m1; Lm1 and 7 for M3).

Geometric morphometrics

All configurations of each landmark dataset (m1-FL, m1-SL, m1-AL, M3-FL, M3-SL, M3-PL, M3-TR) were superimposed using partial generalized Procrustes analysis (GPA), performed independently for each dataset. This procedure aims to separate the shape component from the position, size and orientation components contained within the coordinates of landmark configurations. GPA proceeds by (i) translating each individual configuration so that their centroids coincide, (ii) scaling each landmark configuration to unit centroid size, and (iii) rotating each configuration onto the dataset mean shape by minimizing Procrustes distances between each configuration and this mean shape (Dryden and Mardia, 1998; Rohlf and Slice, 1990; Zelditch *et al.*, 2012). For m1-SL, m1-AL, M3-SL, M3-PL and M3-TR, semi-landmarks are allowed to slide to minimize the bending energy between the specimen configurations and the mean shape of the dataset under consideration (Bookstein, 1997).

The obtained coordinates (Procrustes coordinates) were then projected onto the Euclidean tangent space (the tangent point being the mean shape of the dataset). These tangent space

coordinates are finally rotated by a principal component analysis (PCA) to keep only principal components with non-null eigenvalues (the rank deficient nature of tangent space data resulting from loss of degrees of freedom during GPA, and, in our case, to some datasets with fewer individuals than shape variables). For each dataset, a few outliers were identified as those individuals with high Procrustes distances compared to their mean shape (i.e. lying beyond the third quartile increased by 1.5 times the interquartile range) and were sequentially removed after a new GPA (Table 2).

To avoid any influence of fossil specimens on the molar shape variation depicted by the tangent space, which was then used to build the discriminant model among both genera, we treated fossil specimens as supplementary specimens in our analyses (see Navarro *et al.* 2018). Fossil specimens were so aligned on the modern mean shape so that, for a given dataset, they lay on the same shape and tangent spaces as the modern individuals. Then, the rotation computed on the tangent space for the modern individuals was used to rotate the projection of fossil specimens in the same way.

All geometric morphometrics analyses were performed with the geomorph package v.3.2.0 on R v.3.6.2 (R Core team, 2019).

Statistical classification

The predictive model was built using linear discriminant analysis (LDA) quantifying the shape differences between the two genera (*Myopus* vs *Lemmus*), and the quality of the obtained model was assessed by leave-one-out cross-validation (LOOCV). This procedure removes one specimen from the sample at a time and predicts its classification between groups using LDA functions calculated on the remaining specimens. Then, the removed specimen is classified by a new function, computed using data that do not take the specimen into consideration, thereby reducing potential inflation of the prediction error and avoiding issues of circular reasoning and over-fitting problems (Kovarovich *et al.*, 2011).

LDA can be extremely sensitive to the relationship between the number of groups, the number of predictor variables and the total sample size. As a rule-of-thumb, the total number of predictor variables needs to be smaller than the sample size of the smallest predicted group (Kovarovich *et al.*, 2011). Special attention has been paid to this rule due to our small sample size and the high number of predictor variables. First, we reduced the number of predictors used to build the discrimi-

Table 2. Datasets used in the present study.

	Landmark scheme	Number of		Evaluated criteria	Reference
		Landmarks	Semi-landmarks		
M3	FL	11	-	Width of the teeth	Chaline, 1988
	PL	2	50	Complexity of the posterior loop	Ponomarev <i>et al.</i> , 2013, Markova <i>et al.</i> , 2017
	SL	9	50	Complete shape	-
	TR	4	10 + 20	Depth of A1 Confluence of FL2 Asymmetry of FL2	Chaline, 1988 Ponomarev <i>et al.</i> , 2013 Markova <i>et al.</i> , 2017
M1	TL	2	-	Tooth length	Chaline, 1988
	FL	14	-	Organization of the buccal triangles	Chaline, 1988
	AL	2	20	Complexity of the anterior loop	Ponomarev <i>et al.</i> , 2013, Markova <i>et al.</i> , 2017
	SL	11	20	Complete shape	-
	TL	2	-	Tooth length	Chaline, 1988

FL = fixed landmarks, SL = semi-landmarks (including FL and AL for m1 and FL and PL for M3), PL = posterior loop, AL = anterior loop, TL = tooth length.

nant functions by applying the method of Baylac and Fries (2005). This method substitutes primary data (Procrustes coordinates) by PC scores to build the model. This was done by building each model and its LOOCV based on the first k PCs, with k varying from 1 to p (p being the sample size of the smallest group under consideration). The optimal number of PCs for the most efficient model was determined by the lowest prediction error rate (i.e. the maximum number of correctly assigned specimens).

Second, the method of Evin *et al.* (2013) was used to evaluate possible biases due to our unbalanced dataset. For a given unbalanced dataset, 100 balanced samples were built by randomly picking a subset of individuals from the largest group, and for each such sample, LDA was computed. The observed classification score for each unbalanced dataset was then compared with these 100 balanced samples. Models were also compared with the null hypothesis of no shape difference between genera (hence the classification would be only due to chance, resulting in a 50% error rate). One hundred such null models were generated for balanced samples of the two species by randomly reassigning specimens to genera. Finally, the quality of the models was evaluated by checking posterior probabilities of correctly assigned genus for each dataset.

All codes including automatic landmark placement and data treatment are available on request.

Results

Morphospaces and morphological variation

The first lower molar

In the tooth shape analyses (m1-FL, m1-SL and m1-AL), the two first PCs account, respectively, for 32.6, 56.6 and 69.6% of the explained variance (Table 3, Fig. 3). The number of PCs explaining at least 90% of the initial shape variation is 13, 12 and six, respectively. For the m1-FL configuration, shape changes mainly concern the buccal triangles (T2–T4) shifting labially and the Lm1 and 9 shifting laterally. For the m1-SL, the main behaviour is focused on the anterior loop, which tends to roundness enhancing the confluence of T4/T5 (Fig. 3B). The shape variation on m1-AL exhibits a more pronounced development of the re-entrant angles (Fig. 3C). The most important part of the variation is expressed by PC1 and tends to separate the two genera for all datasets, with the least overlap for the m1-SL analysis and the largest overlap for the m1-FL (Fig. 3A). On the two first PCs from these three landmark schemes, one can note no specific distinction

between *Lemmus* species (Fig. 3). The tooth lengths of *Lemmus* and *Myopus* range from 1.6 to 2.4 mm and from 1.4 to 1.7 mm, respectively (Fig. 3H). A large overlap in the tooth length range is observed between the two genera, with 86% of the *Myopus* specimens being included within the tooth length range of *Lemmus*. Within the genus *Lemmus*, *L. sibiricus* is the species which has the longest tooth length compared to the two others.

The third upper molar

The same pattern as m1 is observed on the M3 with the first two PCs explaining 46.1, 70.0, 75.7 and 57.7% of the variation respectively in M3-FL, M3-SL, M3-PL and M3-TR (Table 3, Fig. 3). The number of PCs explaining at least 90% of the initial shape variation is 10, eight, five and six, respectively. The shape variation illustrated by PC1 for M3-FL concerns the width and length of the teeth, with a tendency to be more 'compact' (i.e. thinner and smaller) (Fig. 3D). For M3-SL, the main changes occur on the lingual triangles and anterior loop, with an enlargement on the lingual side (Fig. 3E). Similar changes on the posterior loop are also observed on M3-PL. The first PC of M3-TR describes the T3/T4 alternation, with a T3 tending to close. As for m1, PC1 tends to separate the two genera, with least overlap for the M3-SL analysis and the largest overlap for the M3-TR for which no separation is observed between the two genera (Fig. 3G). Again, the two first PCs do not show any clear difference between *Lemmus* species across all landmark schemes. The M3 tooth lengths follow the same pattern as for m1 with a large overlap between the two genera. *Lemmus* lengths range from 1.2 to 1.8 mm and *Myopus* from 1.0 to 1.4 mm, with 90% of *M. schisticolor* being included in the *Lemmus* tooth length interval (Fig. 3I).

Statistical classification of modern specimens and shape differences

Although there was only a relatively small number of individuals from *Myopus* (the smallest sample), the unbalanced prediction error curves of the landmark schemes do not show particular bias compared to the balanced ones (Fig. 4A). Nonetheless, a bias was noted between the dimensionality of the predictor (the number of PCs included to build the LDA) and the prediction error, with an increase when a high number of predictors is used (Fig. 4A). This pattern could be due to the small size of the model samples in relation to the large dimensionality of the shape space, as encountered by Evin *et al.* (2013). It is likely that with a larger dataset, such as that presented by Navarro *et al.* (2018), this pattern would not be

Table 3. Data summary for each data set.

Data set	Tot. PCs	Opt. PCs	PC1 + PC2	% Pred. error	% Opt. class. actual	% Opt. class. fossil	Fossil identification		
							<i>Lemmus</i>	<i>Myopus</i>	
M1	FL	28	14	32.6	2.5	85.5	80.4	38	8
	SL	62	19	56.6	0.8	95.9	97.8	44	2
	AL	44	12	69.6	3.3	93.4	71.7	27	19
	TL	–	–	–	19.8	41.3	19.6	39	7
M3	FL	18	17	46.1	4.1	89.3	80.4	36	1
	SL	99	26	70	3.4	94.9	100	42	1
	PL	92	3	75.7	3.4	88.1	65.2	22	1
	TR	62	19	57.7	7.3	83.6	76.1	27	5
	TL	–	–	–	20.5	41.8	34.8	13	5

Abbreviations: Tot. PCs = total number of PCs, Opt. PCs = optimal number of PCs used in the model, PC1 + PC2 = cumulative proportion of variance explained by PC1 + PC2, % Opt. class. actual = percentage of prediction error of modern specimens with the optimal number of PCs (see text for details).

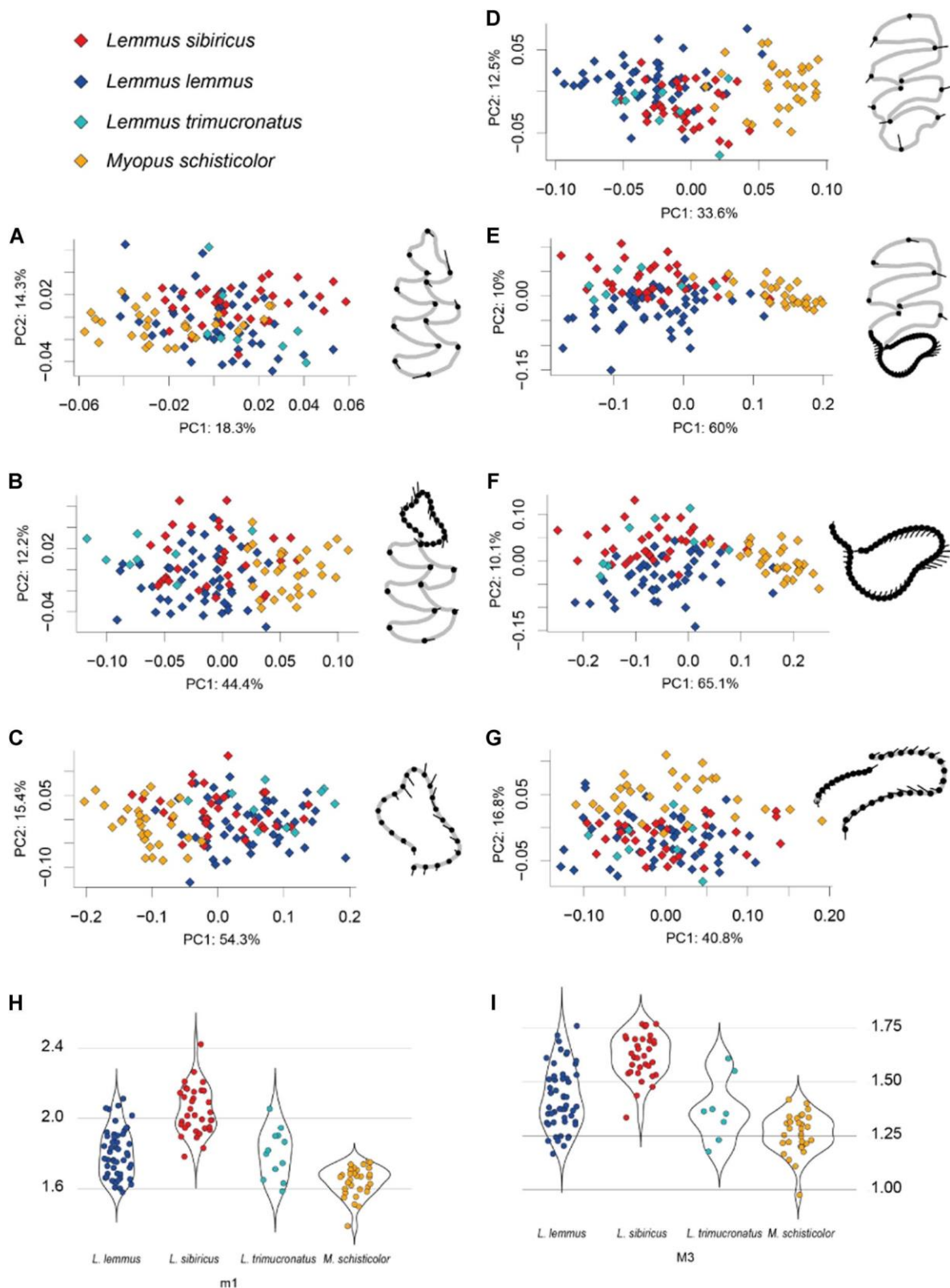


Figure 3. Morphospaces (PC1–PC2 planes) of modern specimens with associated shape variation for all landmark schemes (A: m1-FL; B: m1-SL; C: m1-AL; D: M3-FL; E: M3-SL; F: M3-PL) and violin plots for tooth length (H: m1-TL; I: M3-TL). For PCA, the displayed shape variation corresponds to morphological changes along the 1st PC axis, depicted by lollipop graphs (grey outline and black dots for the mean shape, and black segments for the shape deviation from the mean shape to the most distant individual score on the considered PC). Percentages of shape variation explained by each PC are reported. *Myopus* are in yellow, *Lemmus lemmus* in blue, *Lemmus sibiricus* in red and *Lemmus trimucronatus* in cyan. [Color figure can be viewed at [wileyonlinelibrary.com](https://onlinelibrary.wiley.com).]

observed. The optimal number of predictors (PCs), i.e. the one giving the lowest prediction error rate, was selected to build the discriminant functions of the models and are detailed in Table 3. Six models (m1-FL, m1-SL, m1-AL, M3-FL, M3-SL and M3-PL) have low prediction errors below 5% for unbalanced

samples (the real samples). Models of the m1 tend to have a lower prediction error compared to those from the M3 (Fig. 4B; Table 3). Landmark schemes of the m1 taking in account the anterior loop (m1-SL and m1-AL) give the best classifications, up to 0.96 and 0.93. The same pattern is visible on the M3 and

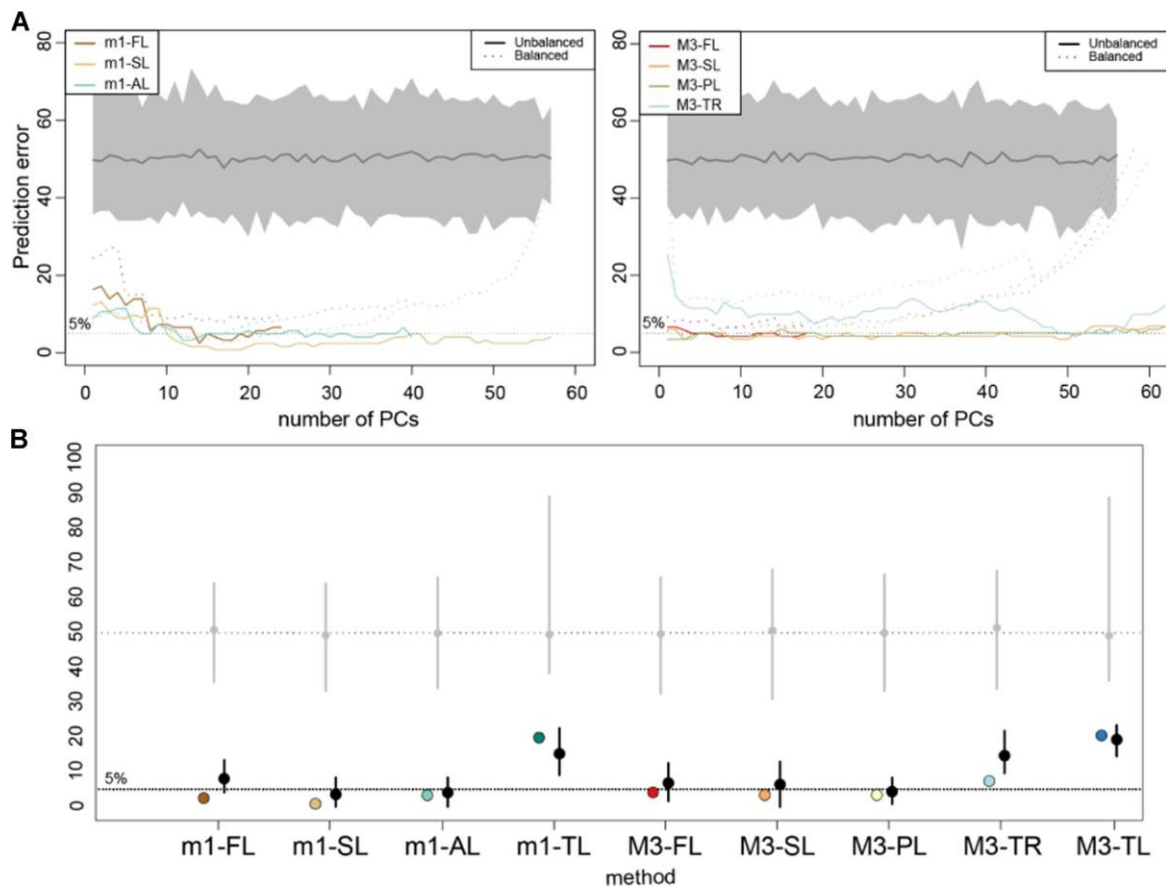


Figure 4. (A) Variation of the LDA's prediction error according to the number of PCs included to build the model for each landmark scheme, with m1 on the left and M3 on the right. For each plot, continuous coloured lines show the prediction error for the original samples, dotted coloured lines show the prediction error for the set of 100 balanced samples, and the grey line shows the prediction error for the set of 100 randomly reassigned samples with the associated error bars indicating the 95% confidence intervals (null hypothesis). (B) Model prediction error with the optimal number of PCs for each landmark scheme. Coloured points correspond to the observed prediction error on the real datasets, black points correspond to the prediction error for the set of 100 balanced samples with the associated 95% confidence interval, grey points show the prediction error for the set of 100 randomly reassigned samples with the associated error bars indicating the 95% confidence interval (null hypothesis). [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

the posterior loop, with M3-SL having an optimal classification score of 0.95, with M3-FL and M3-PL having comparable scores of 0.89 and 0.88. In contrast, the tooth length (m1-TL and M3-TL) has very low classification scores, with 0.41 and 0.42 respectively, which is comparable to a classification only due to chance.

Figure 5 illustrates the shape differences between *Lemmus* and *Myopus* for modern individuals along the first discriminant axis from the LDA regarding the different landmark schemes. In terms of the m1 shape, *Myopus* tends to differ from *Lemmus* with: (i) a different orientation of the lingual triangles, tending to sweep upwards; (ii) a simpler anterior loop with a less marked labial peak; and (iii) an LRA3 that extends less deeply over the BRA2 without generating a new re-entrant angle on the buccal side of the anterior loop. For the M3, *Myopus* tends to differ from *Lemmus* as follows: (i) an overall stockier tooth; (ii) a simpler posterior loop, almost flat; and (iii) a shorter distance between Lm2 and Lm8. For m1 and M3, tooth lengths show a large overlap with almost all *Myopus* plotting with the smaller *Lemmus* specimens.

Fossil identifications

The best performing model (m1-SL) obtained with modern specimens allows the identification of at least one *Myopus* individual in Grotte des Gorges and one in Gully Cave from the Allerød interstadial–Younger-Dryas transition level, with posterior probabilities of 0.998 and 0.935, respectively (Table 4, Fig. 6A). For these two individuals, similar attributions to *Myopus* were

obtained with other models (m1-FL, m1-AL) (see Supporting Information Table S1). The m1-TL model (Table 4, Fig. 6B) cannot attribute any individuals as a *Myopus* with significant posterior probabilities and only nine individuals are confidently identified as *Lemmus*. Most of the specimens are undetermined.

For the M3 (Table 4, Fig. 6C), one tooth has been attributed to *Myopus* at Gully Cave for the same level, with the best model (M3-SL) giving a posterior probability of 0.994. This attribution was equally obtained with M3-FL and M3-PL models. No model suggests the presence of *Myopus* in the M3 sample from Grotte des Gorges, but only three teeth were analysed. As for m1-TL, the M3-TL model cannot attribute any individual to *Myopus* with high posterior probabilities (Fig. 6D), and the model is unable to confidently identify a large majority of the specimens (Table 4, Fig. 6).

Discussion

Myopus schisticolor and *Lemmus* sp. are two lemmings that are currently widespread throughout north Eurasia. They have two distinct habitat preferences, the first inhabits exclusively taiga forest, whereas the second prefers an open tundra environment (e.g. Mitchell-Jones *et al.*, 1999; Niethammer and Krapp, 1982). They both consume mosses, but with variable seasonal proportions: the diet of *Myopus schisticolor* is restricted only to this vegetation type, whereas *Lemmus* sp. diversifies its diet during spring and summer

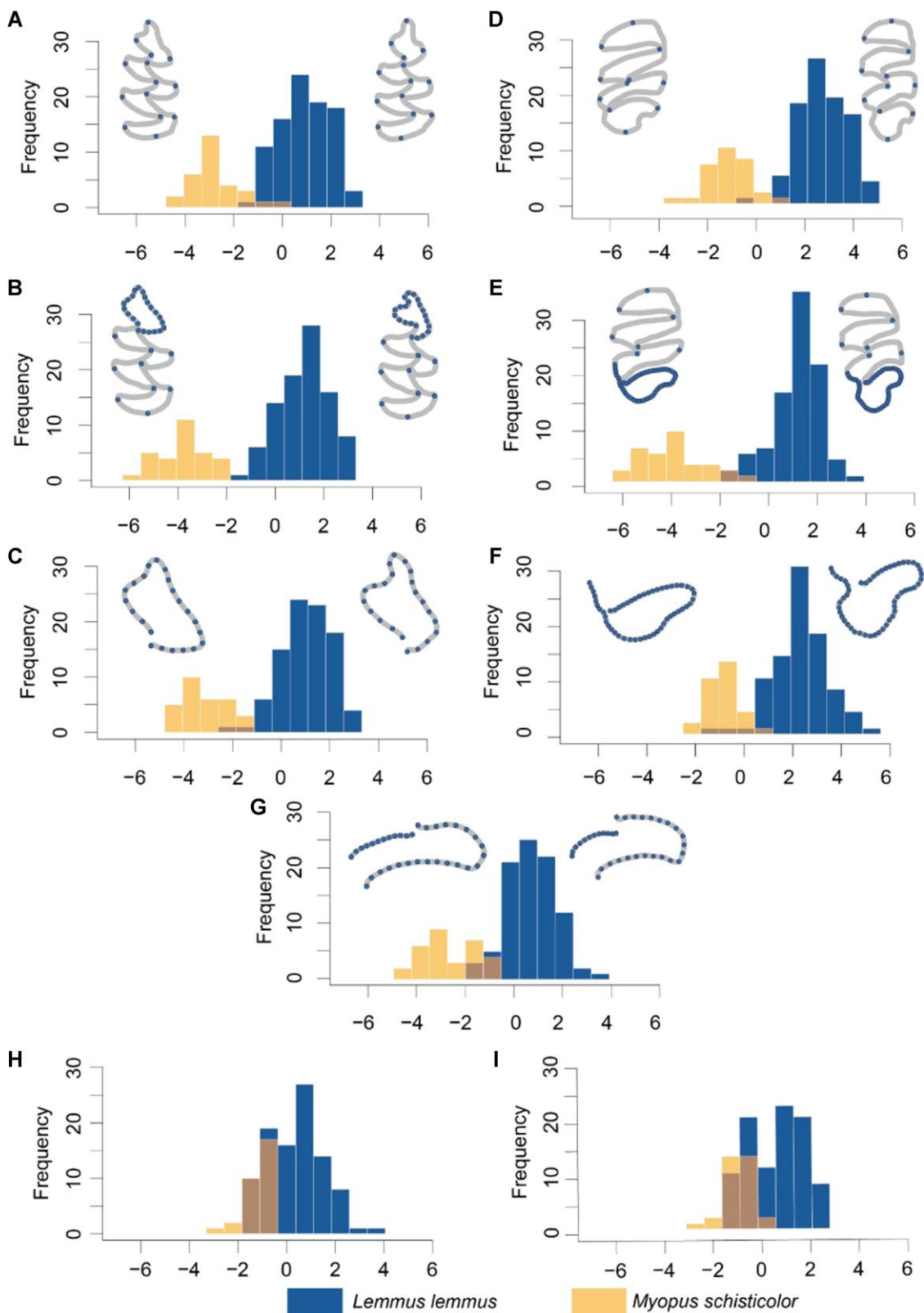


Figure 5. Distribution histograms of the modern samples along the linear discriminant axis with associated shape changes. *Lemmus* are in blue and *Myopus* are in yellow. The displayed shapes correspond to the extreme individual scores on the discriminant axis for each landmark scheme. [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

with dicots, grasses and sedges being consumed (e.g. Bätzli and Pitelka, 1983; Calandra *et al.*, 2015; Eskelinen, 2002; Rodger and Lewis, 1986). If distinguishing between these two species is relatively easy at the present day, due to their distinctive external morphology, they are extremely difficult to identify with fossil material, based on their similar tooth morphologies.

Molar shape differentiation

Despite the similarity in tooth morphology of these two lemming genera, the geometric morphometric approach used in this paper has been able to describe and quantify intergeneric shape differentiation of the first lower molar (m1) and the third upper molar (M3) of modern specimens.

Table 4. Fossil identification for m1 and M3. The number of specimens identified with associated posterior probabilities >0.9 are in parentheses

Site	Genus	m1				M3				
		m1FL	m1SL	m1AL	m1TL	M3FL	M3SL	M3PL	M3TR	M3TL
Gully Cave (Younger Dryas)	<i>Myopus</i>	0 (0)	0 (0)	3 (3)	3 (0)	2 (0)	0 (0)	2 (0)	1 (1)	3 (0)
	<i>Lemmus</i>	12 (12)	12 (12)	9 (2)	9 (0)	15 (15)	17 (16)	15 (10)	16 (1)	14 (2)
Gully Cave (Allerød-Younger Dryas)	<i>Myopus</i>	6 (4)	1 (1)	13 (9)	3 (0)	2 (1)	1 (1)	10 (6)	3 (1)	1 (0)
	<i>Lemmus</i>	17 (10)	22 (22)	10 (9)	20 (3)	24 (19)	25 (25)	16 (9)	23 (19)	25 (12)
Grotte des Gorges	<i>Myopus</i>	2 (2)	1 (1)	3 (3)	1 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
	<i>Lemmus</i>	9 (9)	10 (9)	8 (7)	10 (6)	3 (2)	3 (3)	3 (3)	3 (3)	3 (3)

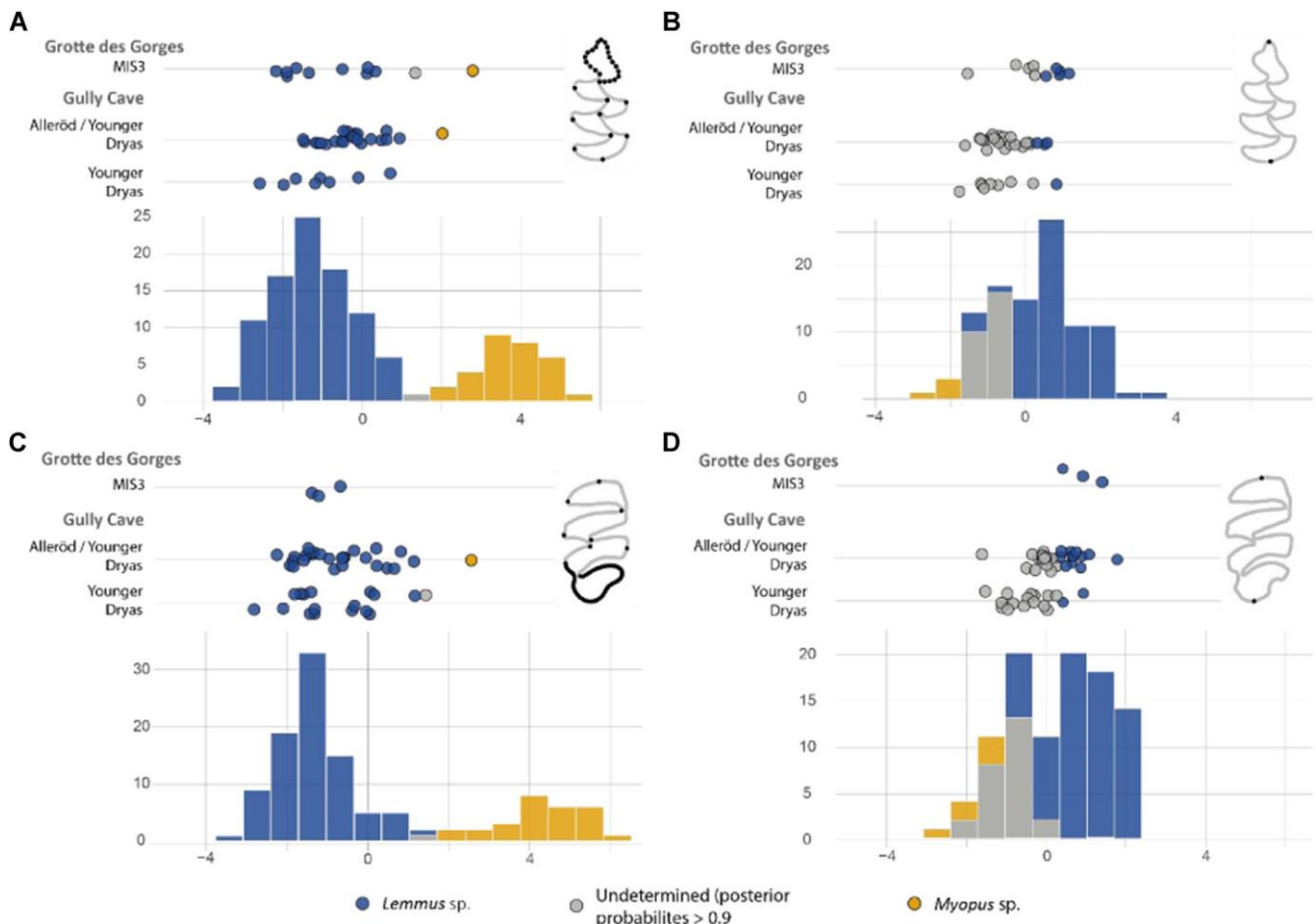


Figure 6. Distribution histograms of the fossil samples along the discriminant axis from the model based on modern samples for the m1-SL, m1-TL, M3-SL and M3-TL datasets. Fossil samples are reported by archaeological/palaeontological levels (scatter plot). *Lemmus* are in blue and *Myopus* are in yellow. [Color figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

Describing the whole shape of the molars with a set of landmarks associated with semi-landmarks on the anterior loop of m1 or posterior loop of M3 (m1-SL and M3-SL) appears to be the best landmark scheme among those tested here for the modern reference framework. These two landmark schemes have allowed us to separate the two genera with high statistical probabilities, around 0.95 confidence (Table 3).

These landmark schemes suggest that the main differences between these two genera relate to the tooth complexity with the outer loops more developed in *Lemmus* than in *Myopus*. The anterior loop on the m1 or the posterior loop on the M3 tend to exhibit a supplementary angle, which is not observed in *Myopus*. For *Myopus*, teeth tend to be stockier and simpler in shape. This increased complexity of the anterior m1 loop in *Lemmus*, always absent in *Myopus*, and the organization of the buccal triangles shifting anteriorly on *Lemmus*, are congruent

with the taxonomic literature (Chaline *et al.*, 1988; Markova *et al.*, 2018; Smirnov *et al.*, 1997; Ponomarev *et al.*, 2013b). Some of these authors also noted that on the M3, the T3/T4 alternation and asymmetry could be used to distinguish the two genera. The morphometrical approach developed in this paper thus offered the opportunity to evaluate these criteria (M3-TR). Despite the relevance of these criteria, we demonstrate here that they cannot be used to clearly differentiate the two genera because of a large overlap in their morphology (Fig. 3; Table 3).

Among the external morphological criteria allowing differentiation between these two genera, their differences in sizes have been regularly mentioned, with *Myopus* being smaller (Borodin, 2009). This criterion was often applied to fossil material through measurement of the length of the teeth or dental row (e.g. Borodin, 2009; Kowalski, 1977; Rhodes

et al., 2018). Nonetheless, as illustrated in Fig. 3, there is a high overlap between the two genera in terms of tooth length. This overlap is mainly observed between *M. schisticolor* and *L. lemmus*, whereas *L. sibiricus* teeth are taller, with a clear separation from other lemmings (Fig. 3H, I). Applying the criterion of size to Western European fossil assemblages with lemmings is therefore likely to conflate *L. lemmus* and *M. schisticolor*, affirming the presence of the former but obscuring the presence of the latter. Regardless, size always has to be used very cautiously on fossil species because it can be highly variable according to the time period, the climate or even the latitude and altitude (e.g. Delpech, 1999; Klein, 1986, Klein and Scott, 1989).

By its ability to capture the whole geometry of an object, geometric morphometrics has therefore become increasingly popular in archaeological and palaeontological studies (e.g. Cucchi *et al.*, 2014; Escudé *et al.*, 2008; Evin *et al.*, 2013; Killick, 2012; Marr, 2016; McGuire, 2011; Miele *et al.*, 2020; Navarro *et al.*, 2018). Associated with classification analysis, such as LDA, it is a powerful approach that allows differentiation of morphologically close species, thereby assisting in the robust identification of fossil remains and in our understanding of changing faunal communities.

Myopus fossil identifications: palaeobiogeographical implications

During Late Pleistocene glaciations, cold environmental conditions were favourable to lemmings and facilitated their dispersal throughout a large part of Europe (Markova *et al.*, 2019; Royer, 2013), from the Urals (Ponomarev *et al.*, 2013) to Ireland (Monaghan, 2017; Sutcliffe and Kowalski, 1976; Woodman *et al.*, 1996), including for example France (Marquet, 1993; Royer *et al.*, 2016), Denmark (Bennike *et al.*, 1994; Larsen and Mangerud, 1990) or Czechoslovakia (Horacek and Sanchez-Marco, 1984). The presence of *Myopus* in Western Europe was, until now, either not envisaged at all or, at best, still questioned. Our results attest to its presence in two sites from two distinct periods of the Late Pleistocene: la Grotte des Gorges, located in eastern France, which is from the end of MIS 3, around 30ka cal BP, and Gully Cave, situated in Somerset (England), from the Allerød interstadial-Younger Dryas transition level.

Occurrences of *M. schisticolor* have already been suggested for European Early and Middle Pleistocene sites at Boxgrove (England; Roberts and Parfitt, 1999) and Vergranne (France; Chaline *et al.*, 1989) and suspicions of its presence (records of *Myopus/Lemmus*) have been raised in Chlum-4 (Czech Republic; Kowalski, 2001), Nyaravai-2 (Lithuania; Kowalski, 2001) and Sudmer-Berg 2 (Germany; von Koenigswald, 1972). In general, these suspicions are based on both the morphology of the teeth and on the faunal associations, which are characteristic of a forest environment. However, these tentative suggestions were not uniformly accepted (van Kolfschoten, 1995; 1996; Kowalski, 1995, 2001); for example at Vergranne, Kowalski (1995) stated that the identification of *Myopus* cannot be accepted as definitive. His opinion was that it is not possible to separate *Lemmus* and *Myopus* in the fossil record, and that *Myopus* did not reach Europe during the Pleistocene (Kowalski, 2001). Approaches such as geometric morphometrics or ancient DNA, which provide reliable identification, imply reconsidering certain determinations based on presuppositions of past studies (geographical area, morphological features, faunal assemblages). The same issues were recently underlined for other species such as *Sorex*, with the identification of the boreal *Sorex tundrensis* in Germany at

the end of MIS 3 (Freund, 1998; Prost *et al.*, 2013), a species that was not considered to have reached Europe.

Lemming specimens from older Early and Middle Pleistocene sites are generally assigned to ancestral forms of *Lemmus*, possibly *Lemmus kowalskii*. This extinct species is then assumed to have lived under temperate conditions in a more wooded environment, as suggested by the forest taxa with which it was associated (van Kolfschoten, 1995; 1996; Kowalski, 1995; 2001). However, identification of *Lemmus kowalskii* is highly controversial, as it is morphologically similar to *Myopus*, but much closer in size to *Lemmus* (Harrison *et al.*, 1989).

For the Late Pleistocene, several studies attest to the presence of *Myopus* in the Urals (Ponomarev *et al.*, 2013a, b, c) by using the ratios of Smirnov *et al.* (1997) or morphotype differentiation associated with non-metric multidimensional scaling (Ponomarev *et al.*, 2013a, c). In Europe, *Lemmus/Myopus* remains from this period are always identified as *Lemmus* (*Lemmus lemmus* in the western part of Europe and *Lemmus sibiricus* in the eastern part). To our knowledge, only one previous occurrence of *Myopus schisticolor* has been suggested for this period in the western part of Europe, in Level 4 of King Arthur's Cave (Wye Valley, England) (Price, 2003), which has been attributed to the Bølling-Allerød interstadial (Bronk Ramsey, 2002). Nevertheless, these determinations (obtained on 12 teeth from a total sample of 17) were only based on tooth length (Price, 2003) and were not corroborated by another approach, although the presence of boreal species in the same level, such as *Clethrionomys rufocanus*, tends to strengthen this hypothesis (Price, 2003). The identification of *Myopus* in the Allerød-interstadial layer of Gully Cave corroborates Price's suppositions, suggesting the presence of this species during milder climatic phases in the southern part of England. This presence throughout the septentrional region of Western Europe (i.e. latitude > 45°N) during the Late Pleistocene raises the question of whether its occurrence was (semi)continuous, or sporadic related to specific climatic events favouring its expansion from eastern regions.

Palaeoenvironmental implications of Myopus occurrence in the Late Pleistocene

Because *Myopus* is today closely linked to the taiga, its identification has strong implications for palaeoenvironmental reconstructions, suggesting past local environments with boreal forest cover mainly composed of *Pinus*, *Betula* and *Picea*, which is favourable to the development of the thick moss cover that constitutes nearly all of its diet (Bobretsov and Lukyanova, 2017; Eskelinen, 2002). Our results from both sites (Grotte des Gorges and Gully Cave) suggest the association of individuals from both *Lemmus* and *Myopus*. While this might appear contradictory due to their distinct environmental preferences, they were found within a diversified faunal association, including for instance *Dicrostonyx torquatus*, *Alexandromys oeconomus* or *Lasiopodomys gregalis*. Although these fossil faunal communities are 'disharmonious' in comparison with present-day small mammal associations and might therefore reflect a palimpsest of distinct phases, the stratigraphic integrity of our study samples is clear. It is therefore more likely that these diverse assemblages reflect the mosaic environment of boreal forest and steppes that are increasingly recognized as typical of the Late Pleistocene of northern Europe.

Multi-proxy investigations on sediment archives have demonstrated continental vegetation to be highly sensitive to Dansgaard-Oeschger events (Fletcher *et al.*, 2010), consequently impacting small mammal communities. Pollen from

the Bergsee lacustrine record in Germany demonstrates a high-frequency succession of steppe and boreal forest phases, consistent with stadial–interstadial oscillations, and underpinned by increases in *Juniperus* and *Pinus* pollen during Greenland Interstadials 8 and 7 (Becker *et al.*, 2006; Duprat-Qualid *et al.*, 2017). The presence of *Myopus* in la Grotte des Gorges could therefore be related to one of these Greenland Interstadial events.

For Gully Cave, two levels have been investigated, one attributed to the Allerød interstadial–Younger Dryas transition, and one from the Younger Dryas. Among individuals from the older level, at least two teeth suggest the presence of *M. schisticolor* according to the most efficient models (m1-SL: one, M3-SL: one), but for the cold-climate level of the Younger Dryas, no specimens have been attributed to *M. schisticolor*. Vegetation in Britain was highly sensitive through Lateglacial stadials and interstadials, with regional variation depending of the latitude (e.g. Birks and Birks, 2014; Huntley and Birks, 1983; Jones and Keen, 2012; Pennington, 1977; Walker *et al.*, 2003). In southern England, the Allerød interstadial was a temperate-climate phase characterized by an increase in forest taxa (Hill *et al.*, 2007; Walker *et al.*, 2003), in particular the spread of *Betula* (Birks and Birks, 2014). The development of this semi-open boreal environment in southwestern England (Hills *et al.*, 2007) is echoed by the apparent disappearance of *Equus ferus* at this time (Kaagan, 2000), and favoured the coexistence of both arctic and boreal species, such as *Cervus elaphus* and *Rangifer tarandus* in Cheddar Gorge (Currant and Jacobi, 2011). King Arthur's Cave, which is located 80 km north of Gully Cave, has equally yielded both forested and cold-adapted taxa (e.g. *Dicrostonyx torquatus*, *Alexandromys oeconomus*, *Lasiopodomys gregalis*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus agrestis*, *Lemmus lemmus*; Price, 2003), suggesting a mosaic environment. This environment was able to support both *Lemmus* and *Myopus* populations during the Allerød interstadial, with the presence of both open and forested areas. The abruptness of the succeeding Younger Dryas cooling event led to drastic vegetation changes, with a decline in forested environments, a decrease in *Betula*, and a rise of *Artemisia* in southern England (Birks and Birks, 2014). European *Betula* macrofossils from this period only belong to *Betula nana* (Birks and Birks, 2014), reflecting the reduction of forest and inhibiting the development of the moss cover needed by *Myopus*.

Conclusion

Our results highlight that: (i) the presence of *Myopus schisticolor* is confirmed for the first time in the Late Pleistocene fossil record of western Europe, although it remains to be established whether its occurrence was (semi) continuous or sporadic, only related to specific climatic events favouring its expansion from eastern regions; and (ii) its presence has important consequences for palaeoenvironmental interpretations, implying the existence of boreal open/semi-open environments.

Author contributions—Conceptualization, L.A., S.M. and A.R.; methodology and software, L.A. and R.L.; formal analysis, investigations and data curation, L.A.; validation: R.L.; resources, S.M., D.S. and S.D.; writing original draft preparation and visualization, L.A., S.M. and A.R.; writing, review and editing, L.A., S.M., A.R., D.S., R.L. and S.D.

Supporting information

Additional supporting information may be found in the online version of this article at the publisher's web-site.

Table S1. Classification of fossil specimens for each dataset with associated posterior probabilities for m1 and M3.

Data availability statement

All data and codes are available on request from the authors.

Acknowledgments. This study was partially supported by the project HARCLOB (AAP 2020 Région Bourgogne Franche-Comté). The authors thank Olivier Gilg for providing access to specimens from Victoria Island. We also thank Jérôme Thomas and ReColNat for providing access to the lemming specimens housed at the Biogeosciences Palaeontology collection, as well as Aleksandr Sokolov and Natalia Sokolova of the Ural branch of Russian Science Academy for their loan of Siberian lemming specimens. D.S. acknowledges the support of the National Trust and Natural England in the excavation of Gully Cave.x

References

- Abramson NI. 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis. *Journal of Zoology* 230: 687–699. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02717.x>
- Abramson NI, Nadachowski A. 2001. Revision of lemmings (Lemmini) from Poland with special reference of the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia. *Acta zoologica cracoviensia* 44(1): 65–77.
- Abramson NI, Petrova TV. 2018. Genetic analysis of type material of the Amur lemming resolves nomenclature issues and creates challenges for the taxonomy of true lemmings (Lemmus, Rodentia: Cricetidae) in the eastern Palearctic. *Zoological Journal of the Linnean Society* 182: 465–477. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx044>
- Andersen KK, Azuma N, Barnola JM, Bigler M *et al.* 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* v. 431(7005): 147–151.2004.
- Batzli GO, Pitelka FA. 1983. Nutritional Ecology of Microtine Rodents: Food Habits of Lemmings near Barrow, Alaska. *Journal of Mammalogy* 64: 648–655. <https://doi.org/10.2307/1380521>
- Baylac M, Frieß M. 2005. Fourier Descriptors, Procrustes Superimposition, and Data Dimensionality: An Example of Cranial Shape Analysis in Modern Human Populations, in: Slice DE (ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers, New York, pp. 145–165. https://doi.org/10.1007/0-387-27614-9_6
- Becker A, Ammann B, Anselmetti F, Marie Hirt A, Magny M, Millet L, Rachoud A-M, Sampietro G, Wüthrich C. 2006. Palaeoenvironmental studies on lake Bergsee, Black Forest, Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 240: 405–445.
- Bennike O, Houmark-Nielsen M, Böcher J, Heiberg EO. 1994. A multi-disciplinary macrofossil study of Middle Weichselian sediments at Kobbegård, Møn, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 111: 1–15. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(94\)90344-1](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90344-1)
- Birks HH, Birks HJB. 2014. To what extent did changes in July temperature influence Lateglacial vegetation patterns in NW Europe? *Quaternary Science Reviews* 106: 262–277. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.024>
- Bobretsov AV, Lukyanova LE. 2017. Population dynamics of wood lemming (*Myopus schisticolor*) in different landscapes of the Northern Pre-Urals. *Rus.J.Theriol.* 16: 86–93. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.08>
- Bookstein FL. 1997. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press.
- Borodin AV. 2009. *A Diagnostic Guide to Teeth of Arvicolines of the Urals and Western Siberia, from the Late Pleistocene to the Present*. Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing, Yekaterinburg, 100 pp. (in Russian).
- Buzan EV, Krystufek B, Hänfling B, Hutchinson WF. 2008. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights: Phylogeny of Arvicolinae. *Biological*

- Journal of the Linnean Society* 94: 825–835. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01024.x>
- Calandra I, Labonne G, Mathieu O, Henttonen H, Lévêque J, Milloux M-J, Renvoisé É, Montuire S, Navarro N. 2015. Isotopic partitioning by small mammals in the subnivium. *Ecol Evol* 5: 4132–4140. <https://doi.org/10.1002/ece3.1653>
- Chaline J, Brunet-Lecomte P, Brochet G, Martin F. 1989. Les lemmings fossiles du genre *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le pléistocène de France. *Geobios* 22: 613–623. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80115-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80115-9)
- Chaline J, Brunet-Lecomte P, Kaikusalo A, Martin F, Brochet G. 1988. Discrimination de la morphologie dentaire de *Lemmus lemmus* et *Myopus schisticolor* (Arvicolidae, Rodentia) par l'analyse multivariée. *Mammalia* 52: 259–274. <https://doi.org/10.1515/mamm.1988.52.2.259>
- Chaline J. 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahiers de Paléontologie*, éd du CNRS, Paris, 410.
- Chaline J, Mein P. 1979. Les rongeurs et l'évolution. *Doïn. Paris* 235.
- Cheprakov MI. 2016. Встречаемость отложений цемента в терминальных синклиналиях моляров у евразийских представителей трибы Lemmini (Rodentia, Arvicolinae). *Зоол. ж.* 95, 966–975. <https://doi.org/10.7868/S0044513416060076>
- Cook JA, Runck AM, Conroy CJ. 2004. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 767–777. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00248-3](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00248-3)
- Cox PG, Hautier L. 2015. *Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development*. Cambridge University Press.
- Cucchi T, Barnett R, Martinková N, Renaud S, Renvoisé E, Evin A, Sheridan A, Mainland I, Wickham-Jones C, Tougaard C, Quéré JP, Pascal Michel, Pascal Marine, Heckel G, O'Higgins P, Searle JB, Dobney KM. 2014. The changing pace of insular life: 5000 years of microevolution in the orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*). *Evolution* 68: 2804–2820. <https://doi.org/10.1111/evo.12476>
- Currant AP, Jacobi R. 2011. The Mammal Faunas of the British Late Pleistocene, in: *Developments in Quaternary Sciences*. Elsevier, pp. 165–180. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53597-9.00010-8>
- David S, d'Errico F, Pigeaud R, Bereizat G, Robert E, Cailhol D, Petrognani S, Griggo C, Jaillet S, Jeannet M, Paitiere H. 2014. La grotte des Gorges (Jura): un site inédit à l'interface des territoires symboliques du Paléolithique supérieur ancien., in: Ricalens, M.O. & F.L.B. (Ed.), *Modes de Contacts et de Déplacements Au Paléolithique Eurasiatique*.
- David S, Pigeaud R, Battesti D, Cailhol D, Corbé M, Ferrier C, Paitier H, Tirologos G, Vuillermoz D. 2017. L'art mobilier de la grotte des Gorges (Amange, Jura, France). Approche méthodologique et premiers résultats. in: Cleyet-Merle J.-J., Geneste J.-M., Man-Estier E. (dir.), *L'art au quotidien - Objets ornés du Paléolithique supérieur*. Actes du colloque international, Les Eyzies-de-Tayac, 16-20 juin 2014 PALEO, numéro spécial.
- Delpech F. 1999. Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *Paléo* 11: 19–42.
- Domine F, Gauthier G, Vionnet V, Fauteux D, Dumont M, Barrere M. 2018. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science* 4: 813–826. <https://doi.org/10.1139/as-2018-0008>
- Dryden IL, Mardia KV. 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley and Sons: Chichester.
- Duprat-Qualid F, Rius D, Bégeot C, Magny M, Millet L, Wulf S, Appelt O. 2017. Vegetation response to abrupt climate changes in Western Europe from 45 to 14.7k cal a bp: the Bergsee lacustrine record (Black Forest, Germany). *Journal of Quaternary Science* 32: 1008–1021. <https://doi.org/10.1002/jqs.2972>
- Escudé E, Montuire S, Desclaux E, Quéré J-P, Renvoisé E, Jeannet M. 2008. Reappraisal of 'chronospecies' and the use of *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) for biochronology. *Journal of Archaeological Science* 35: 1867–1879. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.11.018>
- Eskelinen O. 2002. Diet of the wood lemming *Myopus schisticolor*. *Annales Zoologici Fennici* 39: 49–57.
- Evin A, Cucchi T, Cardini A, Strand Vidarsdottir U, Larson G, Dobney K. 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* 40: 735–743. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.08.005>
- Fejfar O, Heinrich W-D. 1989. Muroid Rodent Biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe, in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, NATO ASI Series. Springer US, Boston, MA, pp. 91–117. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2513-8_7
- Fletcher WJ, Sánchez Goñi MF, Allen JRM, Cheddadi R, Combourieu-Nebout N, Huntley B, Lawson I, Londeix L, Magri D, Margari V, Müller UC, Naughton F, Novenko E, Roucoux K, Tzedakis PC. 2010. Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29: 2839–2864. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.015>
- Freund D. 1998. *Sesselfelsgrötte I: Grabungsverlauf und Stratigraphie*. Saarbrücken, Saarbrücker Dr. und Verl.
- Gobalet KW. 2001. A Critique of Faunal Analysis; Inconsistency among Experts in Blind Tests. *Journal of Archaeological Science* 28: 377–386. <https://doi.org/10.1006/jasc.2000.0564>
- Gromov IM, Polyakov IY. 1992. Voles (Microtinae). *Fauna of the USSR, mammals* 3: No 8.
- Harrison DL, Bates PJJ, Clayden JD. 1989. Occurrence of *Lemmus kowalskii* Carls and Rabeder, 1988 (Rodentia: Microtinae: Lemmus) in the Lower Pleistocene of East Anglia. *Acta Theriol* 34: 55–65. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.89-3>
- Hernández Fernández M. 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quat. res.* 65: 308–323. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.08.022>
- Hill TCB, Woodland WA, Spencer CD, Marriott SB, Case DJ, Catt JA. 2008. Devensian Late-glacial environmental change in the Gordano Valley, North Somerset, England: a rare archive for southwest Britain. *J Paleolimnol* 40: 431–444. <https://doi.org/10.1007/s10933-007-9171-5>
- Horáček I, Sánchez Marco A. 1984. Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1984(9): 560–576.
- Hulme-Beaman Ardern, Cucchi T, Evin A, Searle JB, Dobney K. 2018. Exploring *Rattus praetor* (Rodentia, Muridae) as a possible species complex using geometric morphometrics on dental morphology. *Mammalian Biology* 92: 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.04.002>
- Huntley B, Birks HJB. 1983. *An atlas of past and present pollen maps for Europe, 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, 667.
- Jones RL, Keen DH. 2012. *Pleistocene Environments in the British Isles*. Springer Science & Business Media, 368.
- Kaagan LM. 2000. *The horse in late Pleistocene and Holocene Britain (Doctoral)*. Doctoral thesis, University of London. University of London, 432.
- Killick L. 2012. *Geometric Morphometric analysis of the Microtus M1 and its application to Early Middle Pleistocene in the UK. (Doctoral)*. Durham University, 393.
- Klein RG. 1986. Carnivore size and quaternary climatic change in southern Africa. *Quaternary Research* 26(1): 153–170.
- Klein RG, Scott K. 1989. Glacial/interglacial size variation in fossil spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) from Britain. *Quaternary Research* 32(1): 88–95.
- Koenigswald W, V. 1972. Sudmer-Berg-2, a fauna of the early middle Pleistocene from the Harz. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 141: 194–221.
- Koenigswald W, V., Martin L, D. 1984. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia). *Papers in Vertebrate Paleontology honoring Robert Warren Wilson. Carnegie Museum of Natural History Special Publication* 9: 122–137.
- Kolendrianou M, Ligkovanlis S, Maniakas I, Tzortzi M, Iliopoulos G. 2020. The Palaeolithic cave of Kalamakia (Mani Peninsula), Greece: new insights on the palaeoenvironment using microvertebrates and mesowear analysis of ruminant teeth. *Heliyon* 6: e03958. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03958>
- Kolfschoten TV. 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta zool. cracov.* 38(1): 73–84.
- Kolfschoten TV. 1996. *Mammalian remains in a Palaeolithic context. Archaeology, Methodology and the Organisation of Research*. ABACO Edizioni, Forlì, 19–35.

- Kovarovic K, Aiello LC, Cardini A, Lockwood CA. 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38: 3006–3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>
- Kowalski K. 1977. Fossil lemmings [Mammalia, Rodentia] from the Pliocene and early Pleistocene of Poland. *Acta zool. cracov.* 22(7): 297–318.
- Kowalski K. 1995. Lemmings [Mammalia, Rodentia] as indicators of temperature and humidity in the European Quaternary. *Acta zool. cracov.* 38(1): 85–94.
- Kowalski K. 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia. Quaternaria* 72: 3–389.
- Larsen E, Mangerud J. 1989. Marine caves: On-off signals for glaciations. *Quaternary International* 3–4: 13–19. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(89\)90069-4](https://doi.org/10.1016/1040-6182(89)90069-4)
- Le Vaillant M, Erlandsson R, Elmhagen B, Hörnfeldt B, Eide NE, Angerbjörn A. 2018. Spatial distribution in Norwegian lemming *Lemmus* in relation to the phase of the cycle. *Polar Biol* 41: 1391–1403. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2293-6>
- Lyman RL. 2002. Taxonomic identification of zooarchaeological remains. *The Review of Archaeology* 23(2): 13–20.
- Lyman RL. 2019. Assumptions and Protocol of the Taxonomic Identification of Faunal Remains in Zooarchaeology: a North American Perspective. *J Archaeol Method Theory* 26: 1376–1438. <https://doi.org/10.1007/s10816-019-09414-0>
- Markova AK, van Kolfschoten T, Bohncke SJP, Kosintsev PA, Mol J, Puzachenko AY, Simakova AN, Smirnov NG, Verpoorte A, Golovachev IB. 2019. Institute of geography of Russian Academy of Sciences, 279.
- Markova EA, Bobretsov AV, Starikov VP, Cheprakov MI, Borodin AV. 2018. Unification of Criteria for Distinguishing Morphotypes of Cheek Teeth in Lemmings (Lemmini, Arvicolinae, Rodentia). *Biology Bulletin* 45: 1083–1095. <https://doi.org/10.1134/S106235901809011X>
- Marquet J-C, Lorblanchet M, Oberlin C, Thamo-Bozso E, Aubry T. 2016. Nouvelle datation du «masque» de La Roche-Cotard (Langeais, Indre-et-Loire, France). *Paleo. Revue d'archéologie préhistorique* 253–263. <https://doi.org/10.4000/paleo.3144>
- Marr MM. 2016. Faunal response to abrupt climate change: the history of the British mammal fauna from the Lateglacial to the Holocene. Doctoral thesis, University of London, 375.
- McGuire JL. 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy* 92(6): 1383–1394.
- Miele V, Dussert G, Cucchi T, Renaud S. 2020. Deep learning for species identification of modern and fossil rodent molars (preprint). *Zoology*. <https://doi.org/10.1101/2020.08.20.259176>
- Mitchell-Jones AJ, Amori G, Bogdanowicz W, Krystufek B, Reijnders PJH, Spitzenberger F, Stubbe M, Thissen JBM, Voralik V, Zima J. 1999. *The atlas of European mammals*. Academic Press: London.
- Monaghan NT. 2017. Irish Quaternary Vertebrates. In *Advances in Irish Quaternary Studies*, Coxon P, McCarron S, Mitchell F (eds). Atlantis Press: Paris; 255–291. https://doi.org/10.2991/978-94-6239-219-9_9
- Montuire S, Michaux J, Legendre S, Aguilar J-P. 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 187–206. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00038-7](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00038-7)
- Montuire S, Royer A, Lemanik A, Gilg O, Sokolova N, Sokolov A, Desclaux E, Nadachowski A, Navarro N. 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes. *Quaternary Science Reviews* 221: 105886. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105886>
- Nadachowski A. 1982. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Państwowe Wydawnictwo Naukowe Warszawa, Kraków. 109.
- Navarro N, Montuire S, Laffont R, Steimetz E, Onofrei C, Royer A. 2018. Identifying Past Remains of Morphologically Similar Vole Species Using Molar Shapes. *Quaternary* 1: 20. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Niethammer J, Krapp F. 1982. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band 2/I. Nagetiere II. Wiesbaden (DE): Akademische Verlagsgesellschaft.
- Ognev SI. 1948. Mammals of the U.S.S.R and adjacent countries. *Rodents. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem* 6: 354–461.
- Pennington W, Bertie DM, Mitchell GF, West RG. 1977. The Late Devensian flora and vegetation of Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 280: 247–271. <https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0109>
- Ponomarev D, Puzachenko A, Bachura O, Kosintsev P, van der Plicht J. 2013a. Mammal fauna during the Late Pleistocene and Holocene in the far northeast of Europe: Late Pleistocene and Holocene mammal fauna, NE Europe. *Boreas* 42: 779–797. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2012.00309.x>
- Ponomarev D, Puzachenko A, Isaychev K. 2013b. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia. *Acta Zoologica* 96: 14–29. <https://doi.org/10.1111/azo.12047>
- Ponomarev D, van Kolfschoten T, van der Plicht J. 2013c. Late Glacial and Holocene small mammals of the Timan Ridge (Komi Republic, Russia). *Quaternary International* 284: 177–183. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.027>
- Price CR. 2003. Late Pleistocene and Early Holocene Small Mammals in South West Britain: Environmental and Taphonomic Implications and Their Role in Archaeological Research. *Archaeopress. British archaeological reports: British series*, vol. 347. 115.
- Prost S, Klietmann J, van Kolfschoten T, Guralnick RP, Waltari E, Vrieling K, Stiller M, Nagel D, Rabeder G, Hofreiter M, Sommer RS. 2013. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews. *Glob Change Biol* 19: 1865–1874. <https://doi.org/10.1111/gcb.12153>
- Ramsey CB, Higham TFG, Owen DC, Pike AWG, Hedges REM. 2002. Radiocarbon Dates from the Oxford Ams System: *Archaeometry Datalog* 31. *Archaeometry* 44: 1–150. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2002.tb01101.x>
- Reid DG, Bilodeau F, Krebs CJ, Gauthier G, Kenney AJ, Gilbert BS, Leung MC-Y, Duchesne D, Hofer E. 2012. Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia* 168: 935–946. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2167-x>
- Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, Buck CE, Cheng H, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Hafliadason H, Hajdas I, Hatté C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Staff RA, Turney CSM, van der Plicht J. 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal bp. *Radiocarbon* 55(4): 1869–1887.
- Rekovets LI, Kovalchuk OM. 2017. Phenomenon in the Evolution of Voles (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae). *Vestnik Zoologii* 51: 99–110. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2017-0015>
- Rhodes SE, Ziegler R, Starkovich BM, Conard NJ. 2018. Small mammal taxonomy, taphonomy, and the paleoenvironmental record during the Middle and Upper Paleolithic at Geißenklösterle Cave (Ach Valley, southwestern Germany). *Quaternary Science Reviews* 185: 199–221. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.12.008>
- Robert MB, Parfitt SA. 1999. Boxgrove, a Middle Pleistocene hominid site at Earthen Quarry, Boxgrove, West Sussex. *English Heritage, Archaeological report* 17, pp. 339.
- Robovský J, Řičánková V, Zrzavý J. 2008. Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade. *Zoologica Scripta* 37: 571–590. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00342.x>
- Rodgers AR, Lewis MC. 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 64: 2717–2727. <https://doi.org/10.1139/z86-396>
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40. <https://doi.org/10.2307/2992207>

- Royer A. 2013. Etude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères. Doctoral Thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 411.
- Royer A. 2016. How complex is the evolution of small mammal communities during the Late Glacial in southwest France? *Quaternary International* 414: 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.12.065>
- Royer A, Montuire S, Legendre S, Discamps E, Jeannet M, Lécuyer C. 2016. Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLOS ONE* 11: e0145600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145600>
- Royer A, García Yelo BA, Laffont R, Hernández Fernández M. 2020. New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 560: 110040. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110040>
- Smirnov NG, Golovachev IB, Kuznetsova IA, Cheprakov MI. 1997. Complicated cases of identifying rodent teeth from Late Pleistocene and Holocene deposits of tundra regions of Northern Eurasia. In: Kosintsev, P.A. (Ed.), *Materialy Po Istorii I Sovremennomu Sostojaniju Fauny Severa Zapadnoj Sibiri: Sbornik Nauchnyh Trudov*, 60e90. Riphey, Chelyabinsk (in Russian).
- Stahl PW. 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J Archaeol Method Theory* 3: 31–75. <https://doi.org/10.1007/BF02228930>
- Stenseth NC, Ims RA. 1993. *Biology of lemmings*. Published for the Linnean Society of London by Academic Press.
- Stoetzel E, Cornette R, Lalis A, Nicolas V, Cucchi T, Denys C. 2017. Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* complex (Rodentia, Gerbillinae) during the Late Quaternary in northwestern Africa: Exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quaternary Science Reviews* 164: 199–216. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.04.002>
- Sutcliffe AJ, Sutcliffe AJ, Kowalski K. 1976. Pleistocene rodents of the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 27: 31–147.
- Tiunov MP, Panasenko VE. 2011. The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemmus amurensis*) in the Late Pleistocene – Holocene in the southern Far East of Russia. *Rus.J.Theriol.* 9: 33–37. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.1.05>
- van der Meulen AJ. 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia), *Quaternaria*, vol. 17, 1–144.
- Walker MJC, Coope GR, Sheldrick C, Turney CSM, Lowe JJ, Blockley SPE, Harkness DD. 2003. Devensian Lateglacial environmental changes in Britain: a multi-proxy environmental record from Llanilid, South Wales, UK. *Quaternary Science Reviews* 22: 475–520. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(02\)00247-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(02)00247-0)
- Wilson DE, Lacher TE, Mittermeier RA (eds.), 2017. *Handbook of the Mammals of the World*, vol. 7. Lynx Edicions, Barcelona. 1008. Rodent II.
- Woodman P, McCarthy M, Monaghan N. 1997. The Irish quaternary fauna project. *Quaternary Science Reviews* 16: 129–159. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(96\)00037-6](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(96)00037-6)
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD. 2012. Introduction, in: *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier, pp. 1–20. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0>



3.3. The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe



Contents lists available at ScienceDirect

Quaternary Science Reviews

journal homepage: www.elsevier.com/locate/quascirev

The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe

Louis Arbez ^{a, b, *}, Hadravová Tereza ^c, Aurélien Royer ^a, Montuire Sophie ^{a, b}, Horáček Ivan ^c

^a Biogéosciences, UMR 6282, CNRS, EPHE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France

^b EPHE, PSL University, 6 Boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France

^c Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University, Viničná 7, 128 43 Praha 2, Czech Republic

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 August 2022

Received in revised form

5 January 2023

Accepted 20 January 2023

Available online xxx

Handling Editor: Danielle Schreve

Keywords:

Geometric morphometrics

Pleistocene

Central Europe

Rodents

Paleoclimate

Paleoenvironment

Bioclimatic analysis method

ABSTRACT

Taxonomic identification remains a challenge for fossil small mammals, in particular in the case of morphologically close species. These identifications are especially essential in the case of species with different ecological tolerances for paleoenvironmental and paleoclimatic inferences. Among rodents which depend on peculiar environments, the wood lemming (*Myopus schisticolor*) only inhabits boreal forests and is a bryophyte specialist burrowing under specific moss covers. In the fossil record, its identification has long been problematic and *Myopus* has often been mixed up with the tundra lemming (*Lemmus* sp.), a rodent inhabiting the arctic open landscape. By applying geometric morphometrics on fossil Lemmini specimens from Late Pleistocene Central Europe, this paper demonstrates the occurrence of *Myopus* at least during Marine Isotopic Stage 3 and Last Glacial Maximum in the region. Its presence has a strong impact on paleoclimatic and paleoenvironmental reconstructions as demonstrated by the application of the Bioclimatic analysis method suggesting a colder climate as well as the identification of a taiga biozone that remained undetected if this species is not included. This work definitively attests the essential contribution of geometric morphometric analyses to a better understanding of small mammal communities.

© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Central Europe is a special place for Pleistocene faunal community changes compared to its surroundings (e.g. von Koenigswald, 2003). During the coldest periods of the Pleistocene, this area occupies a key position, located at middle-high latitude, at the centre of the steppes extending from the Ural to the Atlantic coast and close to the Carpathian and the Balkans. Central Europe is an intersectional zone between interglacial faunas established in southern refugia (Hewitt, 1999, 2000; Horáček and Ložek, 1988; Stewart et al. 2010; Stewart and Lister, 2001) and the glacial faunas from North-Eastern Europe, leading to tremendous faunal replacement in relation with major climatic changes (e.g. von Koenigswald, 2003). More recently, several works focused on the importance of successive faunal turnover of several small mammal

species originating from the eastern part of Europe crossing Central Europe (Baca et al., 2016; Prost et al. 2013a; Stewart and Lister, 2001). Among rodents, lemmings are key species groups reflecting these migration turnovers (Brace et al. 2012; Montuire et al. 2019; Palkopoulou et al. 2016; Prost et al. 2013b; Royer et al. 2016). The tribes Dicrostonychini and Lemmini live in the most rigorous arctic environments (Oksanen et al., 2008; Stenseth and Ims, 1993; Wilson et al., 2017) and are regularly found in fossil record during the colder periods of Pleistocene in Central Europe (Chaline et al. 1989; Hinton, 1926; Kowalski, 2001; Montuire et al. 2019; Newton, 1894), up to western Europe during the most rigorous period (e.g. Chaline, 1972; Royer et al. 2016). Among extant Lemmini, two genera have been recognized: the *Lemmus* genus, composed of four species (*L. lemmus*, *L. sibiricus*, *L. amurensis* and *L. trimucronatus*) and the *Myopus* genus with only one recognized species: the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Kryštufek and Shenbrot, 2022). Despite their large genetic distance, the two genera are highly similar in their dental morphology. The difficulty to discriminate dental remains from these genera led several

* Corresponding author. Biogéosciences, UMR 6282, CNRS, EPHE, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000, Dijon, France.
E-mail address: louarbez@gmail.com (L. Arbez).

authors to propose that *M. schisticolor* was totally absent during the Pleistocene, and only reached its large current distribution area throughout Eurasia during the Holocene (van Kolfschoten, 1995, 1996; Kowalski, 1995, 2001). Since this statement, almost all new European Lemmini fossil remains have been labelled as *Lemmus* sp. with no further taxonomic questioning. Reliable species identification is nonetheless a fundamental base to better understand past faunal community evolutions, hence improving paleoenvironmental and paleoclimatic reconstructions based on faunal spectrum. During the last decades, many studies have used geometric morphometric analyses to investigate ambiguous taxonomic identification on fossil small mammals (e.g. Kolendrianou et al. 2020; Cornette et al. 2015; McGuire, 2011; Navarro et al. 2018; Stoetzel et al. 2017). Using tooth morphology of modern Lemmini specimens, a recent approach based on geometric morphometrics has proposed a model to discriminate *Lemmus* from *Myopus* (Arbez et al. 2021). The application of this model on fossil remains allowed the identification of some *Myopus* specimens in two Late Pleistocene sites from France and England, demonstrating the wood lemming's presence in the European fossil record. Central Europe is very rich in reliable fossil records (e.g. Horáček and Ložek, 1988; Kowalski, 2001), providing mammalian faunas that have undergone Pleistocene climatic oscillations. Many of these archaeological and palaeontological sites have delivered Lemmini remains that were attributed to the *Lemmus* genera. This paper proposes to re-evaluate the taxonomic status of *Lemmini* fossil remains from Czech Republic and Slovakia using geometric morphometric approaches as well as to discuss the potential presence of *Myopus* in terms of paleoenvironmental reconstructions.

2. Material and method

2.1. Material

2.1.1. Modern specimens

The modern referential is based on the one used in Arbez et al.

(2021), which is composed of two Eurasian *Lemmus* species from Scandinavia (*Lemmus lemmus*) and Siberia (*L. sibiricus*) and *Myopus schisticolor* specimens from Scandinavia. This corpus was enriched with museum collections of different institutions (Lund University, Bergen University, Natural History Museum of Oslo, Swedish Museum of Natural History). In total, our modern sample contains 267 first lower molars (m1) and 247 third upper molars (M3). Number and origin of the specimens are detailed in Table 1 and Fig. 1.

2.1.2. Fossil specimens

Fossil material comes from seven Late Pleistocene sites from Czech Republic (Table 1, Fig. 1) ranging from MIS3 to the beginning of the Holocene (for site descriptions, see Supplementary Material 1).

Due to the larger number of upper M3 preserved in the fossil dataset, and because most of the sites contain more M3 than m1, results of fossil classification will be presented only on M3. All other results for the first lower molar are detailed in the supplementary material (Supplementary Material 2).

2.2. Method

The methodology follows the protocol of Navarro et al. (2018), which was slightly adapted for Lemmini tribe by Arbez et al. (2021).

2.2.1. Data acquisition

Each tooth was photographed with a Macro objective (Canon EOS6D mark II, macroscopic objective MP-E 65mmf/2.8) using a standardized protocol to avoid any between-picture deformation. Each outline was then drawn directly from pictures using Image J v.1.52a (Schneider et al. 2012). Landmark placement was automatized using the protocol of Navarro et al. (2018). Two landmarks were placed manually on the first lower molar (m1) to orientate the teeth. One landmark was placed manually on the centre of the third upper molar (M3) and was used as a pivot point around which the

Table 1

List of the modern and fossil specimens used in this study with their origin and count per teeth (neighbouring localities are merged). See Fig. 1 for localities.

			map n°	m1	M3		
<i>Lemmus</i>	<i>lemmus</i> (m1: 176, M3: 153)	Karigasniemi	1	3	3		
		Kilpisjärvi	2	14	15		
		Pallasjärvi/Muonio	3	11	11		
		Rovaniemi	4	21	20		
		Kviteslit	5	54	68		
		Lappland	6	35	e		
		Oppland	7	36	36		
		Jamtland	8	2	e		
		<i>sibiricus</i> (m1: 30, M3: 32)	Bely Island	e	11	11	
			Erkuta	e	10	10	
	Sabetta		e	9	11		
	<i>Myopus</i>		<i>schisticolor</i> (m1: 61, M3: 62)	Kuhmo	9	8	8
				Lieska	9	1	1
				Pallasjärvi	3	8	7
				Posio	10	1	1
		Sotkamo		9	11	13	
		Valtimo		9	1	1	
Västmanland	11	31	31				
	Total modern		267	247			
Fossil	Late Glacial	Muránská 3_3	14	e	1		
		LGM	Bišilu	12	3	32	
	MIS3	Barová Cave	13	e	3		
		Balcarka Cave	13	e	1		
		Heroltice	13	e	2		
		Nad Kačákem	12	e	76		
		Srbsko cave	12	19	e		
		Tetin Kubrychtova Cave	12	4	4		
	Total fossil		26	119			

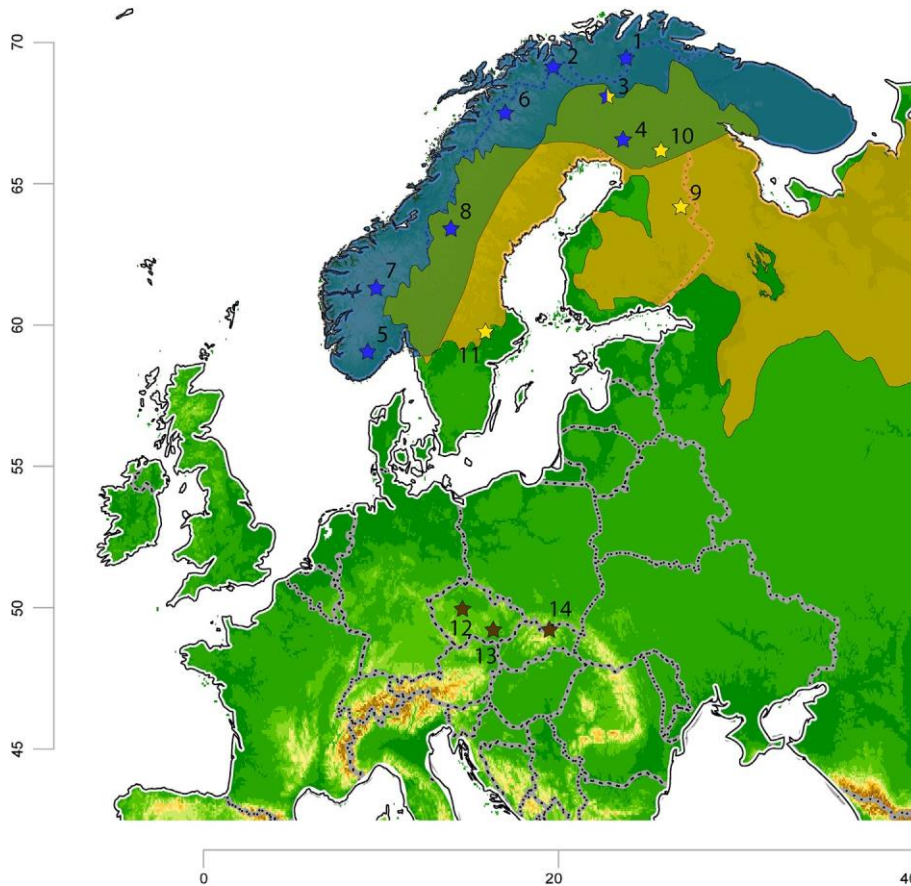


Fig. 1. Repartition area of modern species and localisation of the specimens. Modern repartition areas: blue for *Lemmus*, yellow for *Myopus*. Localisation of the specimens: blue stars for *Lemmus*, yellow stars for *Myopus*, brown stars for fossil sites. Numbers indicate the names of the localities (see Table 1 and Suppl. Data 1).

outline was rotated. After these procedures, all landmarks (lm m1: n°14, lm M3: n°11) were placed automatically at the extreme tips of salient and re-entrant angles. Furthermore, some additional semi-landmarks were placed on the anterior (slm m1, n°20) and posterior (slm M3, n°50) loops to describe their morphological variability (Fig. 2).

For each tooth, three landmark schemes were defined as well as one linear measurement for the tooth length (TL). The FL scheme (Fig. 2) only considers the fixed landmarks (m1FL; M3FL). The variability of the anterior (AL) and posterior loops (PL) was observed with 2 fixed landmarks combined with all semi-landmarks (m1AL: lm n°7 and n°11, 20 slm; M3PL: lm n°4 and n°7, 50 slm). Finally, the overall shapes of the teeth were analysed with the SL datasets, which consider semi- and fixed landmarks altogether (Fig. 2). In these SL datasets, the fixed landmarks overlapping the semi-landmarks were removed to avoid any redundancy information (m1: lm n°8, 9 and 10; M3: lm n°5 and 6 in Fig. 2).

2.2.2. Geometric morphometrics

All landmark configurations of modern specimens were superimposed with generalized Procrustes analysis (GPA), which isolates the shape variables from size, orientation and position parameters (Dryden and Mardia, 1998; Rohlf and Slice, 1990). Semi-landmarks were placed along specific outlines and were allowed to slide to minimize the bending energy between the mean shape and the specimen under consideration (Bookstein, 1997). The obtained coordinates were then projected into the Euclidean tangent space. Putative outliers were then identified independently in each

dataset as the individuals having a high Procrustes distance to the mean shape (lying beyond the third quartile increased by 1.5 times the interquartile range, see Table 2).

Fossil specimens were then aligned on present day mean shapes for each dataset, and rotated according to the rotation computed on the modern datasets. In that way, fossil specimens are projected in the same shape space as modern specimens.

All morphometrics analyses were performed with the geomorph package v.3.2.0 on R v.4.0.3 (Adams et al., 2021; R Core Team, 2021).

2.2.3. Statistical analysis

The classification was performed using a linear discriminant analysis (LDA) quantifying the differences between the two genera. The quality of each model was assessed by leave-one-out-cross-validation (LOOCV), which removes one specimen at a time and re-classify it using a discriminant function computed on the remaining specimens. This approach allows a precise calculation of the prediction error for each model.

In order to prevent any bias due to the relationship between the size of the groups and the number of predictor variables, the data was reduced using principal component analysis (PCA), and all subsequent analysis was performed on PC scores. The optimal number of PCs to include in the analysis was determined using the method of Baylac and Frieß (2005). The model was first built on the first PC, iteratively adding the other PCs until their number is equal to the size of the smallest group. The number of PCs that has the lowest prediction error is then selected between 1 and p, p being the number of specimens comprised in the smallest group (*Myopus*

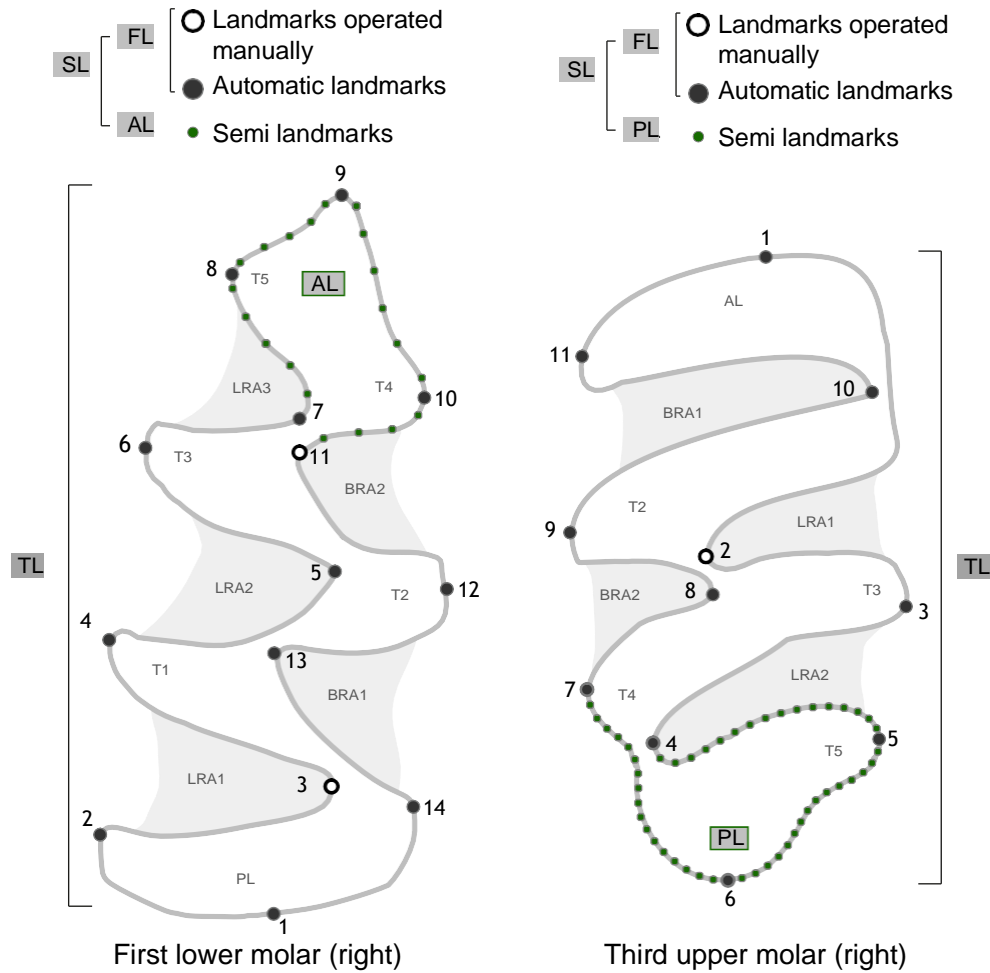


Fig. 2. Landmark schemes (in grey squares) defined for Lemmini first lower molar (m1, left side of the figure) and third upper molar (M3, right side of the figure). Hand-placed landmarks are in white, automatically detected landmarks are in black, and semi-landmarks are in green (for m1-SL, m1-AL, M3-SL and M3-PL). Abbreviations: T ¼ triangles, LRA ¼ lingual re-entrant angles, BRA ¼ buccal re-entrant angles, AL ¼ anterior loop, PL ¼ posterior loop. Modified after van der Meulen (1973).

Table 2

Data summary for each dataset including: Number of outliers for modern referential (Nb. Outliers), Total number of PCs (Tot. PCs), optimal number of PCs to include in the LDA (Opt. PCs) with the associated percentage of shape variation (% shape var Opt. PCs), PC1 Ȓ PC2 shape variation (PC1 Ȓ PC2), percentage of prediction error for modern LDA (% Pred. error), percentage of optimal classification on the modern referential (% Opt. class actual), percentage of optimal classification on the fossil specimens (% Opt. class fossil).

Dataset	Nb. Outliers	Tot. PCs	Opt. PCs	% shape var Opt. PCs	PC1 Ȓ PC2	% Pred. error	% Opt. class actual	% Opt. class fossil
M3								
FL	e	22	18	100	42	2,1	92,9	76,7
SL	7	118	45	99,8	47,7	1,3	97,9	92,5
PL	1	104	30	99,6	58,9	1,7	94,1	86,7
TL	e	e	e	e	e	19,8	48,6	38,3
m1								
FL	e	28	24	100	27,7	2,6	92,9	100
SL	8	62	28	97,9	50,3	1,5	95	92,9
AL	4	44	40	100	59,9	4,2	88,9	85,7
TL	e	e	e	e	e	12	57,3	57,1

in our case), thus reducing putative over-fitting issues (Kovarovic et al. 2011).

The issues of imbalanced datasets were also investigated following the method of Evin et al. (2013), which is especially important since the modern referential of this work has more *Lemmus* specimens than *Myopus* specimens. This effect was tested by iteratively sampling a subset of *Lemmus* containing the same number of specimens as the *Myopus* group, and then building the model with it. Finally, a dataset simulating the null hypothesis of an inefficient model was simulated, by randomizing the attribution of

the modern specimens prior to building the model. Both balanced dataset and null hypothesis datasets were iterated 100 times allowing a precise calculation of the prediction error. The quality of all predictive models was evaluated by checking at the posterior probabilities.

The final classification of a specimen is decided by looking at the most efficient models for the teeth, meaning the ones that are successful in the modern record and for which a fossil individual is classified with high posterior probability (post. prob. > 0.9). A specimen will be correctly classified if all models have the same

identification, or if at least one model has a good classification while the others have low posterior probabilities. On the other hand, a specimen is not classified if all models have low posterior probabilities, or if there are two successful models with divergent identifications while the other is not successful. If all three models are successful but with divergent identification, the final classification is decided by a majority vote.

2.2.4. Paleoenvironmental reconstruction

The impact of *Myopus* presence on paleoenvironmental reconstructions was tested with the Bioclimatic analysis method (Hernández Fernández, 2001; Hernández Fernández and Peláez-Campomanes, 2003, 2005; Royer et al. 2020). This method is based on the bioclimatic structure of modern mammalian communities to make inferences on past environmental conditions based on fossil faunal spectrum. It produces both qualitative and quantitative reconstructions based on Rodentia and Eulipotyphla.

First, it classifies a fossil assemblage in one of the main biozones following the typology of Walter (1970). Second, it produces quantitative paleoclimatic estimates by computing specific climatic parameters using multiple linear regression (Royer et al. 2020). This method is based on presence data rather than relative abundance, thus avoiding any putative representativity biases that are common in fossil assemblages, especially when considering small mammals (e.g. Andrews and Cook, 1990).

Four climatic variables were calculated for each locality (Royer et al. 2020): mean annual temperature (MAT), mean temperature of the coldest (Tmin) and of the warmest (Tmax) month, and the annual total precipitation (P).

3. Results

3.1. Description of the morphospace

For both m1 and M3, the two genera seem to be well separated along the PC1 axis. Looking at the m1, the first two PCs respectively explain more than 50% of shape variation, except for m1FL for which it barely reaches 25%. The main morphological differences along this axis seem to be focused on the anterior loop for all datasets. The m1FL scheme is characterized by a reduction of the width of the anterior loop with the antero-posterior displacement of the lm 10 and 9, which are closer on *Lemmus* than on *Myopus*. This tendency is even clearer on m1SL and m1AL, where re-entrant angles of the anterior loop seem to be more pronounced on *Lemmus* than on *Myopus*. The m1TL measurement shows that *Myopus* tends to have smaller teeth than *Lemmus*, especially when compared to *L. sibiricus*. However, there is a large overlap zone between the two genera, the smaller *Lemmus* specimens being of the same size than *Myopus* ones.

In all M3 landmark schemes, the two first PCs are explaining more than 40% of shape variation (Fig. 3, Table 2). For M3FL, it appears that the main morphological difference along the first PC axis is a tendency to have a slender and elongated tooth with a developed posterior loop for *Lemmus*, while *Myopus* tends to have a stockier tooth. This tendency is also present on M3SL, which also highlights the development of supplementary re-entrant angles on the posterior loop for *Lemmus*. The M3PL configuration shows exactly the same pattern, with *Myopus* tending to have a more flattened loop. Projections for all landmark schemes (M3FL, M3SL and M3PL) already show a clear separation of the two genera on the first PC axis, with very little overlap. It is interesting to note that some inter-specific morphological differences are visible between

the endemic Norway lemming (*L. lemmus*) and the Siberian lemming (*L. sibiricus*) in the landmark schemes describing the posterior loop morphology (M3SL and M3PL), the two species being well separated along the PC2 axis. As for the m1, tooth length cannot distinguish the two genera, with *Myopus* generally having smaller teeth than *Lemmus*, but falling in its size variation range.

3.2. Linear discriminant model on modern specimens

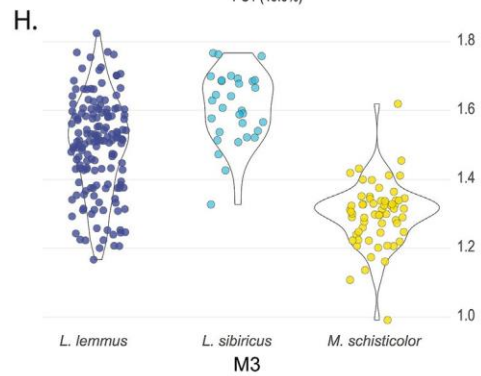
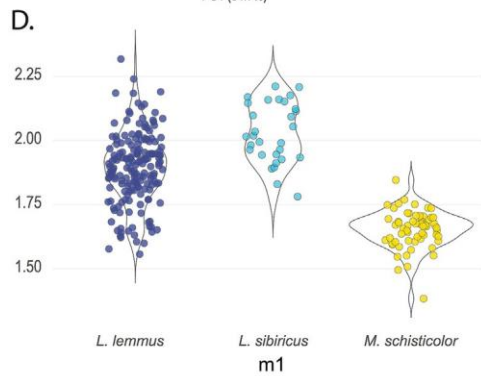
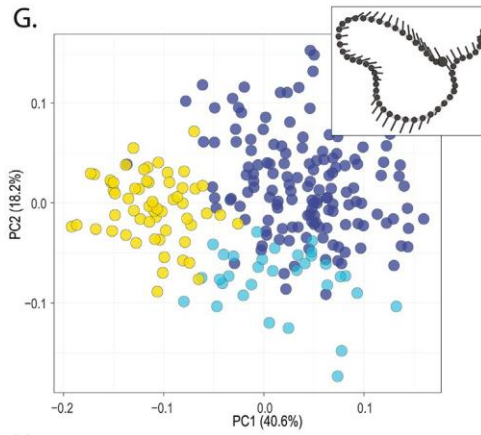
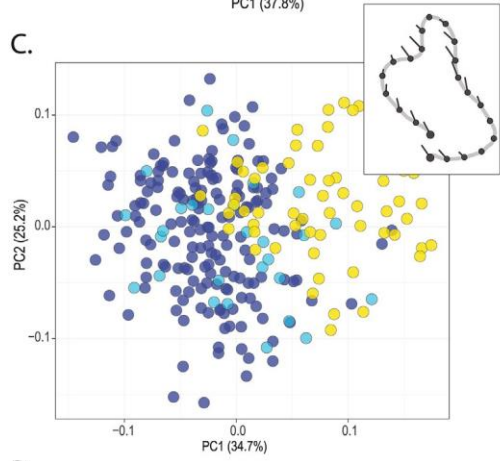
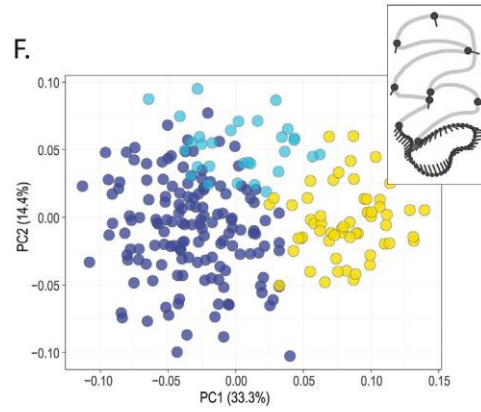
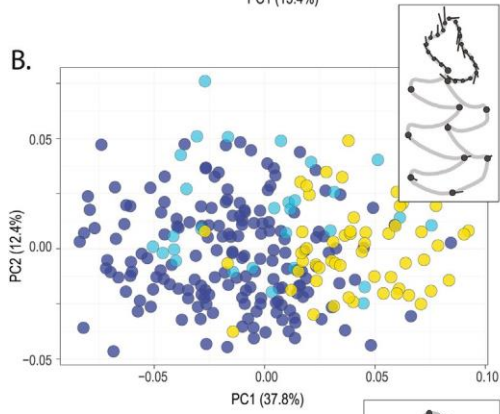
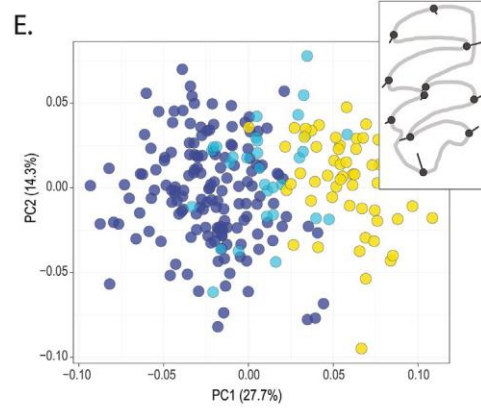
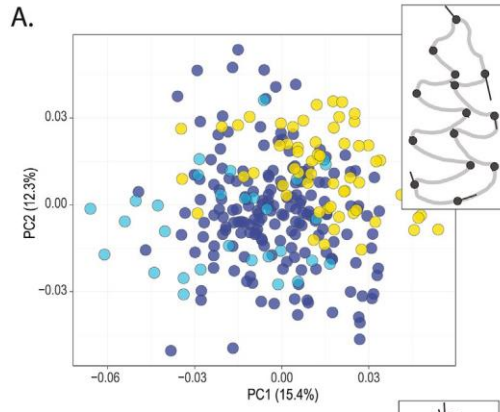
All models, except tooth length (TL) are efficient in classifying modern specimens, with low prediction error and a large part of specimens being classified with high posterior probabilities (Fig. 4, Table 2). The most efficient models are m1SL and M3SL, with respectively 1.5% and 1.3% prediction error, associated with high optimal classification rate (m1 95.0%; M3 97.6%). The next optimal models are m1FL and M3PL, with respectively 2.6% and 1.7% prediction error, followed by m1AL and M3FL with 4.2% and 2.1% prediction error respectively. It is noticeable that for both teeth, tooth length did not reach satisfying classification rates, with approximately 50% of classified specimens with high posterior probabilities, and high prediction error (m1TL 12.0%; M3TL 9.8%) (Table 2).

All models are performing similarly either on balanced or unbalanced datasets when less than \times 50 PCs are included in the analysis (Fig. 4). Beyond that point, both m1SL, M3SL and M3PL seem to have an increased prediction error rate for balanced samples, resulting from the bias induced by a larger number of predictor variables compared to the number of specimens in each group. Each model was built on an optimal number of PCs that is smaller than 50 for all datasets (Fig. 4, Table 2), in order to avoid any over-fitting issue.

3.3. Fossil identification

According to the models, fossil success classification rates range from 76.7% to 92.5% (percentage of classified specimens with posterior probabilities >0.9). The best model is SL, which classifies more than 90% of the fossil specimens with high posterior probabilities, while the FL model only classifies about 76% of the fossil specimens. Due to the inefficiency of the tooth length-based model (Table 2, Supplementary Material 2, 3), it will not be considered in the rest of the paper. The term "model" now refers to landmark scheme models only (M3FL, M3SL and M3PL), except for Srbsko cave for which only m1 can be analysed.

There is a good agreement in the identifications between all landmark schemes, with 45.8% of M3 specimens having the same identification for both M3FL, M3SL and M3PL, and only 11.7% of the specimens being non identified (2 divergent models and one unidentified or 3 unsuccessful models) (Fig. 5). When compared two by two, models show varying percentages of agreement. The largest agreement between models is reached with M3FL and M3SL with only 0.8% specimens having divergent identification (i.e. two different identifications with posterior probabilities >0.9). This divergent score is getting higher when comparing these two models (M3FL and M3SL) with M3PL, reaching 20.0% and 26.7%, respectively. This tendency can be explained by the higher percentage of *Myopus* recognized by the PL model, while FL and SL identify *Myopus* specimens in comparable proportions (Table 2). Even if there are divergent identifications depending on the landmark schemes, almost 50% of the fossil individuals can be confidently identified with congruent identifications between the models, for a total of 5 *Myopus* and 50 *Lemmus* (Figs. 6 and 7). There



● *Myopus schisticolor* ● *Lemmus sibiricus* ● *Lemmus lemmus*

are two specimens in Bišilu (layer 6), one in Barová and two in Nad Kačákem. If we consider only the agreement between two models, 3 additional *Myopus* specimens are detected in Tetín Kubrychtova Cave, Bišilu (layer 5) and Nad Kačákem. When including the specimens identified by a single model, 5 more *Myopus* specimens can be added, with the first being identified in Heroltice and the others in the same sites where *Myopus* has been already identified. In all cases, *Myopus* is statistically identified as a member of the Pleistocene faunas.

3.4. Bioclimatic method

The Bioclimatic analysis was performed twice: one on all sites with *Lemmus*, and a second time on sites where *Myopus* has been identified (Barová, Bišilu, Heroltice, Tetín Kubrychtova Cave and Nad Kačákem, Fig. 8, Table 3, Supplementary Material 4). Its presence leads to similar significant changes for all climatic variables, with a trend to colder estimates when the *Myopus* is involved. The range variation is around 2 °C lower for MAT, and reaches up to 3.8 °C lower for the Tmin when including *Myopus* (Fig. 8). For Tmax and precipitation, no difference is observed when adding *Myopus* to the faunal spectrum (Fig. 8).

The predicted main biozone changed in almost all faunal assemblages. Without *Myopus*, many sites were classified in the Nemoral broadleaf - deciduous forest biozone (biozone VI), with the exception of Heroltice, Balcarka, Barová and Muránská 3. When *Myopus* is included, all sites with the exception of Nad Kačákem and layer 6 of Bišilu, are now classified in the Boreal coniferous forest (e.g. taiga, biozone VIII) with a high degree of confidence, except for Tetín Kubrychtova Cave (Fig. 8, Table 3). The *Myopus* presence is less impactful on sites with a large number of species such as Bišilu 6 and Nad Kačákem (N S 15) compared to less diversified sites.

4. Discussion

4.1. Relevance of the geometric morphometric approach

By combining geometric morphometrics with linear discriminant analyses, a set of reliable models (FL, SL AL/PL) has been developed for separating isolated molars (m1 and M3) of two morphologically similar genera, *Lemmus* and *Myopus*. The main advantage of this approach is to provide associated statistics attesting the quality of the predictions (prediction errors for each discriminant models, posterior probabilities for each classified specimen). The identification is independent from fossil sample size, which is especially useful for sites in which only few individuals have been discovered.

Attesting the presence of some very rare species is always a challenge and implies being very cautious in the identification. This work proposes to compare the results of the different discriminant models and evaluate the inter-model congruence in order to ensure the reliability of specimen classifications. Indeed, each model reflects the global shape of the teeth plus small variations owned by each model. These small variations lead to provide slight divergent estimates between each model. If for modern specimens it is possible to infer which morphological characters can better discriminate between different species, it remains difficult to draw the delineations between species for fossil specimens, especially across lineage evolution through time (chronospecies) and space (geographical species). This requires being extremely cautious with

fossil materials, and the simultaneous use and the confrontation of distinct models (agreements or disagreements) offer an additional level of confidence. By using the three different landmark schemes, it confirms the clear species attributions of almost half (45.8%) of the fossil specimens, thus definitively attesting the presence of *Myopus* in Central Europe during the Late Pleistocene. Such identification is all the more important in the case of such rare species, whose presence has a significant impact on paleoenvironmental and paleoclimatic reconstructions, as we will see below.

4.2. *Myopus* sp., a rare species in the fossil record

Among all the sites studied, the wood lemming is always found in association with the true lemming, but in smaller proportions (× 10% in this study and in Arbez et al. 2021). It can be therefore considered as a rare species that does not represent an important proportion of the fossil small mammal faunas from the Pleistocene in Europe. This scarcity could be due to both wood lemming behaviour and predator preferences. Today the wood lemming almost exclusively occupies taiga environments and burrows into the thick moss cover that acts as a very efficient shield against predators, even during summer (Bobretsov and Lukyanova, 2017; Eskelinen, 2002; Nybo and Sonnerud, 1990; Ognev, 1948). This lifestyle makes protects it from all taiga predators, so that predation is not necessarily the main cause of its mortality (Wallgren, 2019). In today's owl pellets, *Myopus schisticolor* is rarely found and thus does not constitute an important part of the diet of avian predators (Jäderholm, 1987; Korpimäki et al., 1990; Nybo and Sonnerud, 1990; Sonnerud, 1986). In contrast, members of the *Lemmus* genus occur in a relatively large variety of Arctic environments, favouring open landscapes with few vegetation cover, making them much more vulnerable to avian and mammalian predators (Anda, 2015; Hakala et al. 2006; Krebs, 2011; Ognev, 1948; Safronov 2021; Stenseth and Ims, 1993). For instance, studying the diet of the generalist Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) in Scandinavia, where the two genera co-occur, Obuch and Bangjord (2016) observed that *Lemmus lemmus* represented 6.1% of the total diet of the eagle-owls, while *Myopus schisticolor* only represented 0.6%. As a consequence, *Myopus* is only an alternative prey for all predator species and seems to be mainly consumed during the population peak phases (Wallgren, 2019). The fossil small mammals being mainly accumulated by predation (e.g. Andrews and Cook, 1990; Denys et al., 2018; Kowalski, 2001; Royer et al. 2019), the *Myopus* would inevitably constitute a small part in most of the fossil assemblages.

4.3. Paleoclimatic and paleoenvironmental implications

The results of the Bioclimatic method highlighted the importance of the *Myopus* occurrence in paleoclimatic reconstructions. In the studied fossil sites from Central Europe, this rodent is associated with only a few species from colder environments such as *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus lemmus* or *Chionomys nivalis*, while the rest of the assemblages are mainly dominated by more "ubiquitous" species, living up to the meridional part of Europe, such as *Arvicola amphibius*, *Microtus arvalis*, *Microtus agrestis* or *Cricetus cricetus*.

Applying the Bioclimatic method, the wood lemming presence implies a colder climate, with an overall drop in MAT mainly due to a fall in mean temperatures of the coldest month (Tmin). Using a different approach, as the Transfer Function developed by Montuire

Fig. 3. Morphospaces (PC1ePC2 planes) of modern specimens with associated shape variation for all landmark schemes (A: m1-FL; B: m1-SL; C: m1-AL; E: M3-FL; F: M3-SL; G: M3-PL) and violin plots for tooth length (D: m1-TL; H: M3-TL). For PCA, the displayed shape variation corresponds to morphological changes along the 1st PC axis, depicted by lollipop graphs (grey outline and black dots for the mean shape, and black segments for the shape deviation from the mean shape to the most distant individual score on the considered PC). Percentages of shape variation explained by each PC are reported. *Myopus* are in yellow, *Lemmus lemmus* in blue and *Lemmus sibiricus* in cyan.

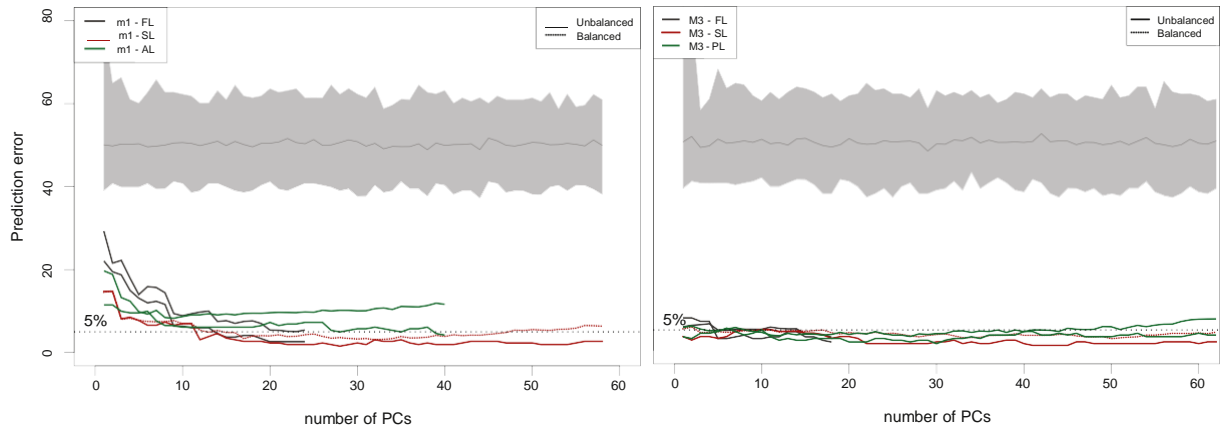


Fig. 4. Variation of the LDA's prediction error according to the number of PCs included to build the model for each landmark scheme, with m1 on the left and M3 on the right. For each plot, continuous coloured lines show the prediction error for the original samples, dotted coloured lines show the prediction error for the set of 100 balanced samples, and the grey line shows the prediction error for the set of 100 randomly reassigned samples with the associated error bars indicating the 95% confidence intervals (null hypothesis).

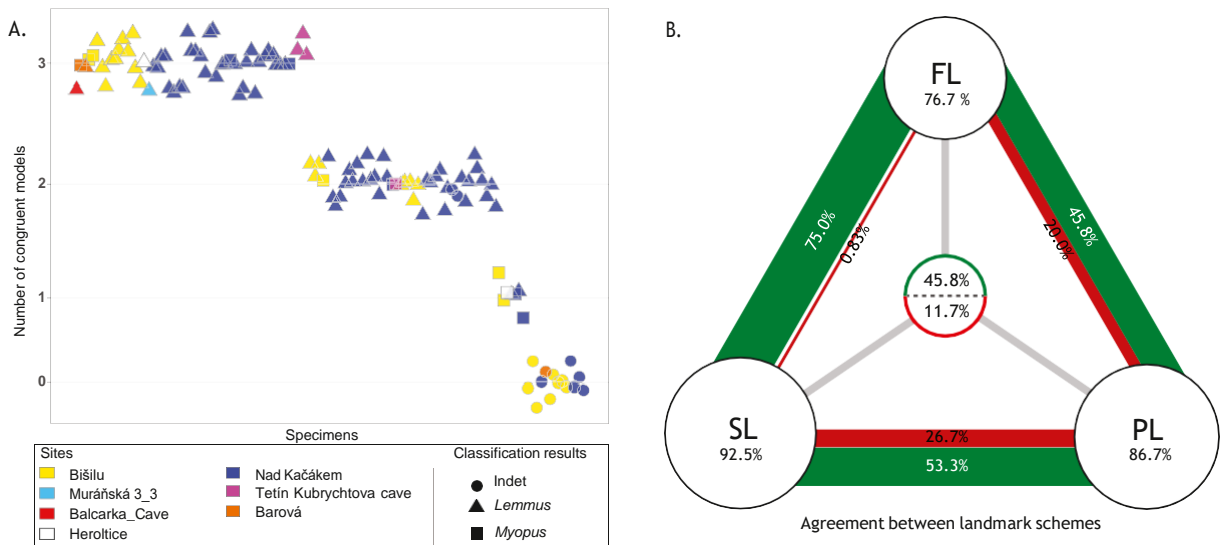


Fig. 5. Overall fossil identification and agreement between landmark schemes. A. classification of the fossil specimens by the number of successful models. X axis: fossil specimens, Y axis: number of congruent models i.e. models having the same identifications (3 $\frac{1}{4}$ all successful models with the same identification, 2 $\frac{1}{4}$ 2 models in agreement and one with a divergent identification or a non - identification, 1 $\frac{1}{4}$ 1 successful model and 2 non - identifications, 0 $\frac{1}{4}$ 3 non - identifications or 2 divergent identifications and 1 non - identification). Colours indicate the site of the specimens, shapes indicate the fossil identification (circle $\frac{1}{4}$ unidentified, triangles $\frac{1}{4}$ *Lemmus*, square $\frac{1}{4}$ *Myopus*). B. Detailed inter-model agreement for fossil classification. The circles at the tips of the triangle represent the landmark-based model and their classification success in the fossil record. The green line represents the percentage of agreement between the landmark schemes, the red line indicates the percentage of divergent identification between the models (e.g. 75.0% of the fossil specimens have the same identification for SL and FL, and 0.83% of the fossil specimens have a divergent identification between SL and FL). The central circle indicates the percentage of specimens with the same classification for all models in green, and the percentage of specimens with no classification in red (i.e. divergent between successful models or completely unsuccessful).

et al. (1997), a similar drop in temperature would be obtained. Although these methods are based on the entire small mammal community structures, the addition of one very specific “colder” species such as *Myopus* sp. changes the ecological characteristics of the assemblages, leading to important changes in the predicted biozones, from Neomoral broadleaf deciduous-forest to a true Boreal taiga environment. This is the case for Bišilu 5 and 4b, which were both classified with low probabilities in the Biome VI before the addition of *Myopus*, while they are now classified in the Biome VIII with very high statistical confidence. This example highlights that the combination between paleoclimatic reconstruction methods and accurate species identifications offers opportunities to re-evaluate the integrity and the significance of faunal associations.

In our study, the identification of *Myopus* in the Central European fossil record represent a robust clue on the presence of taiga environments in the Late Pleistocene habitat mosaic (e.g. van Kolfschoten, 1995, 1996; Markova et al. 2019), as supported by pollen record (Kuneš et al., 2008; Pokorný, 2002; Pokorný et al., 2010). Indeed, *Myopus*, as a specialist bryophage, lives almost exclusively in boreal forest (Bobretsov and Lukyanova, 2017; Eskelinen, 2002). If it can sometimes be found outside its predilection area (in bogs or in riverside birch stands) especially during peak-migration periods, it is always associated with a thick moss cover (Ognev, 1948). These habitat requirements makes *Myopus* inseparable from taiga areas at a larger scale, and gives it a significant and undeniable paleoenvironmental weight, and thus it only appears in the VIII's biozone of Walter (1970).

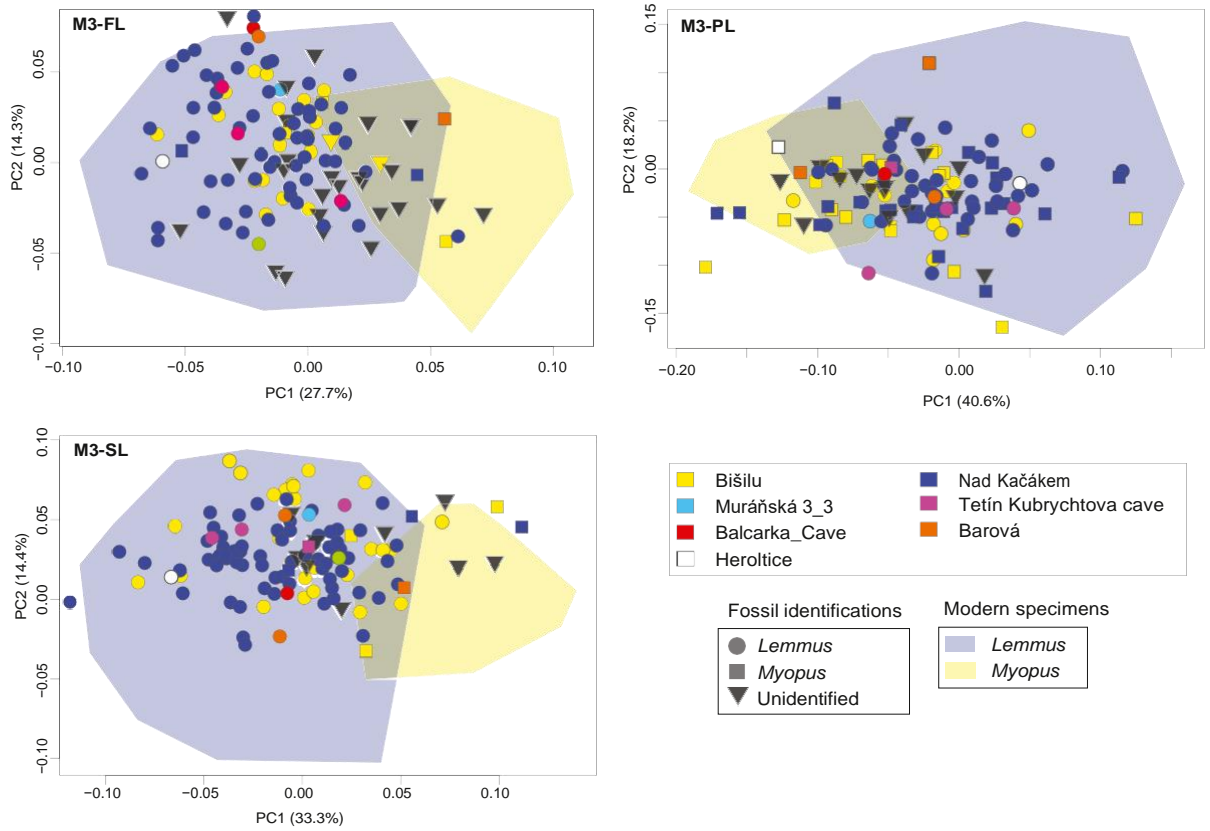


Fig. 6. PCA of M3 of both modern and fossil specimens on the PC1/PC2 planes. Modern specimens are indicated by polygons (blue $\frac{1}{4}$ *Lemmus*, yellow $\frac{1}{4}$ *Myopus*), fossil origin is indicated by dots (see legend for details). Note that this figure represents the projection of the fossil specimens into the present-day morphospace, meaning that the morphospace is not built using the fossil specimens (see section 2.2.2 for details).

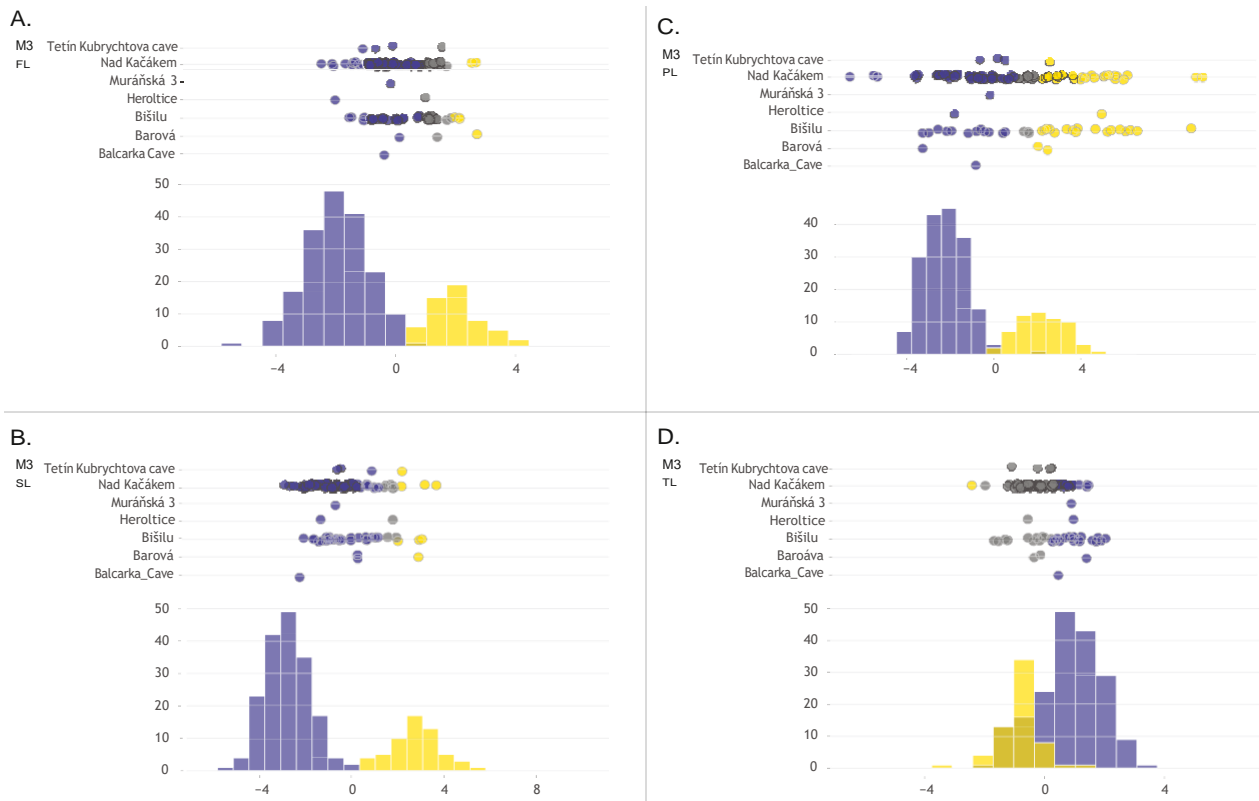


Fig. 7. Distribution histograms of the fossil samples along the discriminant axis from the model based on modern samples for the M3 datasets. Fossil samples are reported by archaeological/palaeontological levels (scatter plot). *Lemmus* are in blue, *Myopus* are in yellow and unidentified specimens are in grey.

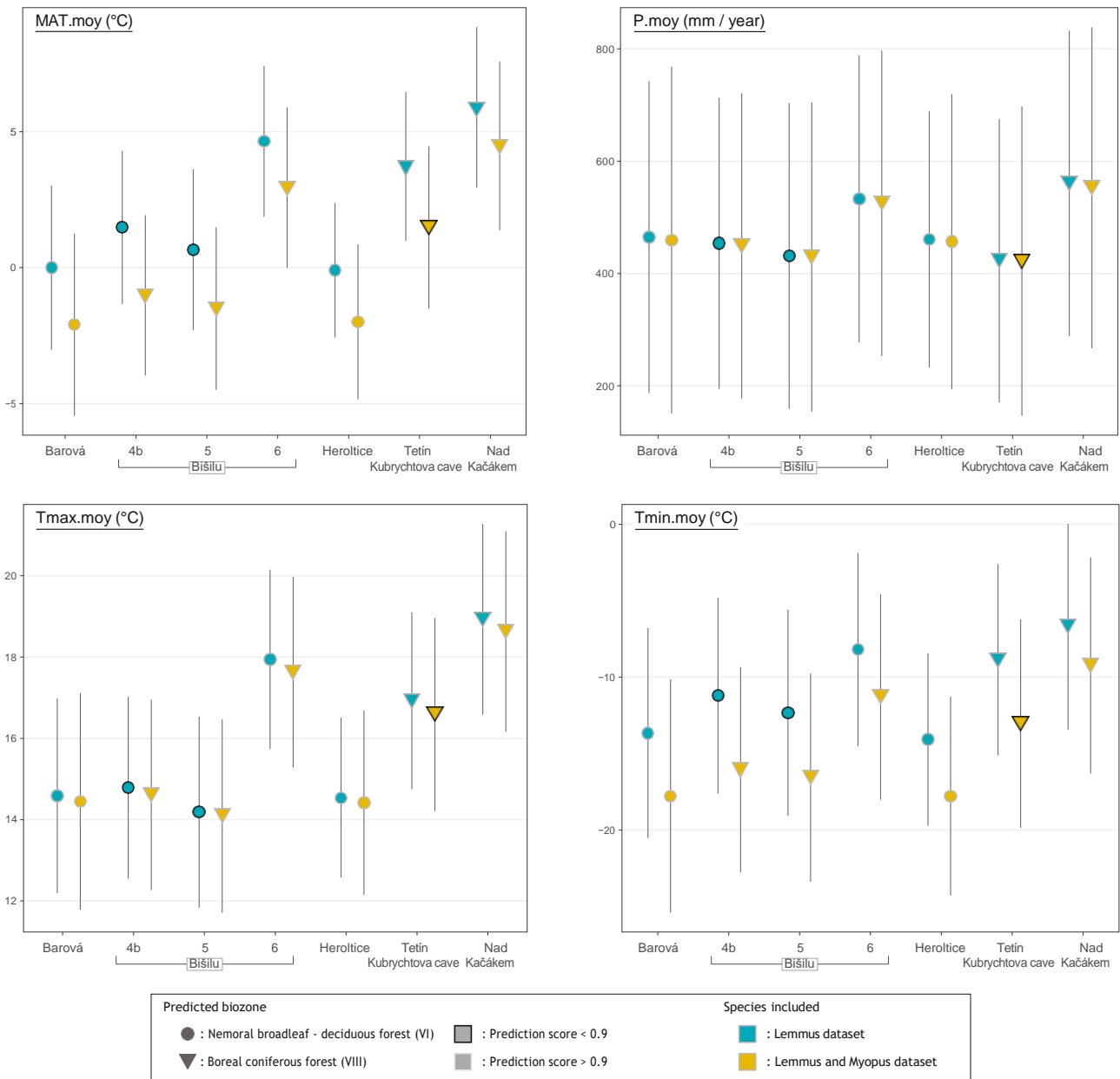


Fig. 8. Results of the Bioclim model for sites where *Myopus* presence is attested. Climatic variables included: Mean Annual Temperature (MAT), Total annual precipitation (P.moy), mean temperature of the warmest month (Tmax.moy), mean temperature of the coldest month (Tmin.moy). Variables were calculated with *Lemmus* presence only (blue) and with both *Lemmus* and *Myopus* (yellow). Predicted biozones are shown with the dots (circles for Biozone VI, triangles for Biozone VIII) with the outlines showing the posterior probabilities of the prediction (black outline for low posterior probabilities, grey outlines for high posterior probabilities). Error bars are in black.

Table 3

Results of the Biozone prediction from Bioclim analysis, indicating the first (1st predict) and second (2nd predict) predicted biozones with the associated classification score. Bold numbers indicate the well predicted biozones with their posterior probabilities (See text for detail).

Site	Nb Species (without <i>Myopus</i>)	Bioclim predicted without <i>Myopus</i>				Bioclim predicted with <i>Myopus</i>			
		1st predict	prob	2nd predict	prob	1st predict	prob	2nd predict	prob
Bišilu 6	14	6	1,00	8	0,00	6	0,97	8	0,03
Bišilu 5	9	6	0,57	8	0,43	8	1,00	6	0,00
Bišilu 4b	8	6	0,87	8	0,13	8	0,99	6	0,01
Tetín Kubrychtova cave	10	6	0,99	8	0,01	8	0,69	6	0,31
Nad Kačákem	18	6	1,00	8	0,00	6	1,00	8	0,00
Srbsko SS cave	16	6	0,99	8	0,01	e	e	e	e
Heroltice	10	8	0,91	6	0,09	8	1,00	6	0,00
Balcarka	9	8	0,89	6	0,11	e	e	e	e
Barová A 10c	4	8	1,00	6	0,00	8	1,00	6	0,00
Muráňská 3 3	13	8	0,78	6	0,22	e	e	e	e

5. Conclusion

These new results clearly demonstrated the occurrence of the Wood Lemming (*Myopus schisticolor*) in the Late Pleistocene Central Europe. The habitat requirements of this species strongly support the appearance of taiga biome in the Central European landscape mosaic during MIS3 stage, and even a possibility of its local persistence during LGM stage. Now, it also questioned the geographical repartition of this boreal rodent and its evolution related to climate changes during the Pleistocene in Europe. This work emphasizes: 1) the need to review the attribution to *Lemmus* fossil specimens, given the scarcity of *Myopus* specimens and 2) the necessity to be highly cautious in the fossil community interpretations and in the identification of such rare but decisive key-species indicators.

Author contributions

Conceptualization, L.A, T.H, A.R, S.M, and I.H.; methodology and software, formal analysis, investigation and data curation, L.A.; resources, S.M., I.H., writing original draft and visualization, L.A, T.H, A.R, S.M, and I.H..

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgments

The authors are grateful to Nicolas Navarro and Rémi Laffont for their help in the methodology development and the statistical analyses. The authors are also grateful to the different persons and institutions that gave access to their collection for modern referential: Jérôme Thomas (ReColNat, Paleontology collection, Biogéosciences), Hanneke Johanna Maria Meijer (Department of Natural history, University Museum of Bergen), Daniela C. Kalthoff and Anna Perrson (Department of Zoology, Swedish Museum of Natural History), Maria Mostadius (Biological Museum, Lund University) and Lars Erik Johannessen (Bird and mammal Collections, Natural History Museum, University of Oslo). We also thank Jan Wagner (Palaeontological department, National Museum Prague) for giving us access to the fossil collections. This study was partially supported by the project HARCGLob (AAP 2020 Région Bourgogne Franche-Comté).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107974>.

References

Adams, D., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., Baken, E., 2021. CRAN - Package geomorph "Geomorph": Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.2.

Anda, J.K., 2015. Factors Affecting Presence and Diet of Red Foxes and Birds of Prey, A Large Scale Study in Finnmark, BIO-3950, Master Thesis in Biology. Faculty of Biosciences, Fisheries and Economics, Department of Arctic and Marine Biology, the Arctic University of Norway.

Andrews, P., Cook, J., 1990. Owls, Caves and Fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the

Pleistocene Cave Faunas from Westbury-sub-Mendip. Natural History Museum, British Museum, Somerset, UK (London).

Arbez, L., Royer, A., Schreve, D., Laffont, R., David, S., Montuire, S., 2021. The missing *Myopus* : plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics. J. Quat. Sci. 36, 224e238. <https://doi.org/10.1002/jqs.3269>.

Baca, M., Nadachowski, A., Lipecki, G., Mackiewicz, P., Marciszak, A., Popović, D., Socha, P., Stefaniak, K., Wojtal, P., 2016. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinctions of mammals in Europe: four case studies. Evol. Biol. <https://doi.org/10.1101/090878>.

Baylac, M., Frieß, M., 2005. Fourier descriptors, Procrustes superimposition, and data dimensionality: an example of cranial shape analysis in modern human populations. In: Slice, D.E. (Ed.), Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects. Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers, New York, pp. 145e165. https://doi.org/10.1007/0-387-27614-9_6.

Bobretsov, A.V., Lukyanova, L.E., 2017. Population dynamics of wood lemming (*Myopus schisticolor*) in different landscapes of the Northern Pre-Urals. Rus.J.-Theriol. 16, 86e93. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.08>.

Bookstein, F.L., 1997. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge University Press.

Brace, S., Palkopoulou, E., Dalen, L., Lister, A.M., Miller, R., Otte, M., Germonpre, M., Blockley, S.P.E., Stewart, J.R., Barnes, I., 2012. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 109, 20532e20536. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213322109>.

Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Brochet, G., Martin, F., 1989. Les lemmings fossiles du genre *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le pléistocène de France. Geobios 22, 613e623. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80115-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80115-9).

Chaline, J., 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. Cahiers de Paléontologie, éditions du CNRS, Paris, p. 410.

Cornette, R., Herrel, A., Stoetzel, E., Moulin, S., Hutterer, R., Denys, C., Baylac, M., 2015. Specific information levels in relation to fragmentation patterns of shrew mandibles: do fragments tell the same story? J. Archaeol. Sci. 53, 323e330. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.10.020>.

Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J.B., Fernandez-Jalvo, Y., Laroulandie, V., 2018. Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. Hist. Biol. 30, 868e881. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1347647>.

Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. Statistical Shape Analysis. John Wiley and Sons, Chichester.

Eskelinen, O., 2002. Diet of the wood lemming *Myopus schisticolor*. Annales Zoologici Fennici 39, 49e57.

Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., Dobney, K., 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. J. Archaeol. Sci. 40, 735e743. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.08.005>.

Hakala, A., Huhtala, K., Kaikusalo, A., Pulliainen, E., Sulkava, S., 2006. Diet of Finnish snowy owls *Nyctea scandiaca*. Ornis Fennica 83 (2), 59e65.

Hernández Fernández, M., 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. Global Ecol. Biogeogr. 10 (2), 189e204. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00218.x>.

Hernández Fernández, M., Peláez-Campomanes, P., 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. Global Ecol. Biogeogr. 12 (6), 507e517. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2003.00057.x>.

Hernández Fernández, M., Peláez-Campomanes, P., 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. Global Ecol. Biogeogr. 14 (1), 39e56. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2004.00125.x>.

Hewitt, G., 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405, 907e913. <https://doi.org/10.1038/35016000>.

Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. Biol. J. Linn. Soc. 68, 87e112. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x>.

Hinton, M.A.C., 1926. Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct. British Museum (Natural history), London, p. 488p.

Horáček, I., Ložek, V., 1988. Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. Rozpr. Cesk. Akad. Ved. Rada Mat. Prir. Ved. 98, 1e106.

Jäderholm, K., 1987. Diets of the tengmalm's owl *Aegolius funereus* and the ural owl *Strix uralensis* in Central Finland. Ornis Fenn. 64, 149e153.

Kryštufek, B., Shenbrot, G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaeartic Region. University of Maribor, University Press. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>.

Koenigswald, W. von, 2003. Mode and causes for the Pleistocene turnovers in the mammalian fauna of Central Europe. In: Reumer, J.W.F., Wessels, W. (Eds.), Distribution and Migration of Terrestrial Mammals in Eurasia, vol. 10. Deinsea, pp. 305e312.

Kolendrianou, M., Ligkovanlis, S., Maniakas, I., Tzortzi, M., Iliopoulos, G., 2020. The Palaeolithic cave of Kalamakia (Mani Peninsula), Greece: new insights on the palaeoenvironment using microvertebrates and mesowear analysis of ruminant teeth. Heliyon 6, e03958. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03958>.

Kolfschoten, T.V., 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. Acta Zool. Cracov. 38 (1), 73e84.

Korpimäki, E., Huhtala, K., Sulkava, S., Korpimäki, E., 1990. Does the year-to-year variation in the diet of eagle and ural owls support the alternative prey

- hypothesis? *Oikos* 58, 47. <https://doi.org/10.2307/3565359>.
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A., Lockwood, C.A., 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *J. Archaeol. Sci.* 38, 3006e3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>.
- Kowalski, K., 1995. Lemmings (mammalia, Rodentia) as indicators of temperature and humidity in the European quaternary. *Acta Zool. Cracov.* 38 (1), 85e94.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quat.* 3, 389.
- Krebs, C.J., 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proc. R. Soc. B.* 278, 481e489. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1992>.
- Kuneš, P., Pelánková, B., Chytrý, M., Jankovská, V., Pokorný, P., Petr, L., 2008. Interpretation of the last-glacial vegetation of eastern-central Europe using modern analogues from southern Siberia. *J. Biogeogr.* 35, 2223e2236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01974.x>.
- Markova, A.K., van Kolfschoten, T., Bohncke, S.J.P., Kosintsev, P.A., Mol, J., Puzachenko, A.Y., Simakova, A.N., Smirnov, N.G., Verpoorte, A., Golovachev, I.B., 2019. Evolution of European Ecosystems during Pleistocene - Holocene Transition (24 - 8 Kyr BP). GEOS Press. Institute of Geography of Russian Academy of science, p. 279.
- McGuire, J.L., 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *J. Mammal.* 92, 1383e1394. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-280.1>.
- van der Meulen, A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the monte pegalia (orvietto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (arvicolidae, Rodentia). *Quaternaria* 17, 1e144.
- Montuire, S., Michaux, J., Legendre, S., Aguilar, J.-P., 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 128, 187e206. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00038-7](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00038-7).
- Montuire, S., Royer, A., Lemanik, A., Gilg, O., Sokolova, N., Sokolov, A., Desclaux, E., Nadachowski, A., Navarro, N., 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes. *Quat. Sci. Rev.* 221, 105886. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105886>.
- Navarro, N., Montuire, S., Laffont, R., Steimetz, E., Onofrei, C., Royer, A., 2018. Identifying past remains of morphologically similar vole species using molar shapes. *Quaternary* 1, 20. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>.
- Newton, E.T., 1894. The vertebrate fauna collected by Mr Lewis Abbot from the fissure near Ightham, Kent. *Q. Jl geol. Soc. Lond.* 50, 188e210.
- Nybo, J.O., Sonerud, G.A., 1990. Seasonal changes in Diet of Hawk Owls *Surnia Ulula*: Importance of Snow Cover, vol. 67, p. 7.
- Obuch, J., Bangjord, G., 2016. The Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) diet in the Trøndelag region (Central Norway). *Slovak Raptor J.* 10, 51e64. <https://doi.org/10.1515/srj-2016-0005>.
- Ognev, S.I., 1948. Mammals of the U.S.S.R and adjacent countries. Rodents. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem 6, 354e461.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., Olofsson, J., 2008. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecol. Res.* 10, 415e434.
- Palkopoulou, E., Baca, M., Abramson, N.I., Sablin, M., Socha, P., Nadachowski, A., Prost, S., Germonpré, M., Kosintsev, P., Smirnov, N.G., Vartanyan, S., Ponomarev, D., Nyström, J., Nikolskiy, P., Jass, C.N., Litvinov, Y.N., Kalthoff, D.C., Grigoriev, S., Fadeeva, T., Douka, A., Higham, T.F.G., Ersmark, E., Pitulko, V., Pavlova, E., Stewart, J.R., Węgleński, P., Stankovic, A., Dalén, L., 2016. Synchronous genetic turnovers across western Eurasia in late Pleistocene collared lemmings. *Global Change Biol.* 22, 1710e1721. <https://doi.org/10.1111/gcb.13214>.
- Pokorný, P., 2002. A high-resolution record of Late-Glacial and Early-Holocene climatic and environmental change in the Czech Republic. *Quat. Int.* 91, 101e122.
- Pokorný, P., Nída, P., Chvojka, O., Nácková, P., Kuneš, P., Světlík, I., Veselý, J., 2010. Palaeoenvironmental research of the Schwarzenberg Lake, southern Bohemia, and exploratory excavations of this key Mesolithic archaeological area. *Památky archeologické* 101, 5e38.
- Prost, S., Kliemann, J., van Kolfschoten, T., Guralnick, R.P., Waltari, E., Vrieling, K., Stiller, M., Nagel, D., Rabeder, G., Hofreiter, M., Sommer, R.S., 2013a. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global Change Biol.* 19, 1865e1874. <https://doi.org/10.1111/gcb.12153>.
- Prost, S., Guralnick, R.P., Waltari, E., Fedorov, V.B., Kuzmina, E., Smirnov, N., van Kolfschoten, T., Hofreiter, M., Vrieling, K., 2013b. Losing ground: past history and future fate of Arctic small mammals in a changing climate. *Global Change Biol.* 19, 1854e1864. <https://doi.org/10.1111/gcb.12157>.
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* 39, 40. <https://doi.org/10.2307/2992207>.
- Royer, A., García Yelo, B.A., Laffont, R., Hernandez Fernández, M., 2020. New bioclimatic models for the quaternary palaeoarctic based on insectivore and rodent communities. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 560, 110040. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110040>.
- Royer, A., Montuire, S., Gilg, O., Laroulandie, V., 2019. A taphonomic investigation of small vertebrate accumulations produced by the snowy owl (*Bubo scandiacus*) and its implications for fossil studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 514, 189e205. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.018>.
- Royer, A., Montuire, S., Legendre, S., Discamps, E., Jeannet, M., Lécuyer, C., 2016. Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1-3, southwestern France). *PLoS One* 11, e0145600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145600>.
- Safronov, V.M., 2021. Ecology of the siberian lemming (*Lemmus sibiricus*) and the distribution history of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) (Rodentia, cricetidae) on the new siberian islands. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 48, 1389e1393. <https://doi.org/10.1134/S1062359021080252>.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9, 671e675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Sonerud, G.A., 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Ecography* 9, 33e47. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1986.tb01189.x>.
- Stenseth, N.C., Ims, R.A., 1993. *Biology of Lemmings*. Published for the Linnean Society of London by Academic Press.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends Ecol. Evol.* 16, 608e613. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02338-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02338-2).
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proc. R. Soc. B.* 277, 661e671. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272>.
- Stoetzel, E., Cornette, R., Lalis, A., Nicolas, V., Cucchi, T., Denys, C., 2017. Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* complex (Rodentia, gerbillinae) during the late quaternary in northwestern africa: exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quat. Sci. Rev.* 164, 199e216. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.04.002>.
- Wallgren, B., 2019. The Role of Predation in Mass Mortality of Wood Lemmings (*Myopus Schisticolor*). Management of Fish and Wildlife Populations, Umeå.
- Walter, H., 1970. Vegetationszonen und Klima. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Wilson, D.E., Lacher, T.E., Mittermeier Jr., R.A. (Eds.), 2017. *The Mammals of the World-Vol.7, Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 1008.

3.4 Compléments à la discussion

Nous insistons particulièrement sur les avantages apportés par la morphométrie géométrique lors de l'identification d'espèces proches. En plus de fournir des résultats chiffrés, cela permet de dépasser les biais d'observateurs, ce qui est un avantage considérable. Les principaux critères morphologiques permettant de séparer deux espèces proches sont généralement répartis sur l'ensemble de la dent, et concernent donc la morphologie globale de la structure considérée. L'œil est par défaut attiré par des structures remarquables comme les boucles antérieures et postérieures, et n'est pas capable de capter la morphologie générale de la structure, et est donc incapable de différencier deux espèces proches. Si les mesures linéaires permettent également de s'affranchir de ces problèmes, elles ne permettent pas non plus de décrire la morphologie générale et sont moins performantes pour différencier les deux taxons (Chaline *et al.*, 1989 ; Smirnov *et al.*, 1997). L'utilisation de la morphométrie géométrique permet de dépasser ces problèmes, et sa généralisation permettrait une meilleure identification des taxons fossiles.

Au-delà de ces considérations méthodologiques, l'identification de *Myopus* dans le registre fossile européen pose la question de l'antériorité de sa présence. En remettant en cause le paradigme selon lequel *Myopus* ne serait pas présent en Europe durant le Pléistocène, nous questionnons la pertinence de toutes les identifications de spécimens de Lemmini faites par le passé. Ceci remet naturellement en cause le statut spécifique des espèces fossiles de Lemmini, comme *Lemmus kowalskii*, qui a été déterminé comme un *Lemmus* sans élément permettant de le distinguer de *Myopus*. Une réévaluation du statut taxonomique des populations de Lemmini du Pléistocène moyen et inférieur apparaît donc nécessaire.

CHAPITRE 4

Diversité taxonomique des premiers Lemmings, étude morphométrique des restes de *Lemmini* du Pléistocène inférieur et moyen

Chapitre 4 : Diversité taxonomique des premiers Lemmings, étude morphométrique des restes de Lemmini du Pléistocène inférieur et moyen

4.1 Résumé de l'article

4.1.1 Contexte

Suite à l'identification de *Myopus* dans le registre fossile, il nous a paru important de ré-investiguer les spécimens les plus anciens de *Lemmini*. L'évolution des Lemmini a été étudiée de longue date (Hinton, 1926a, 1926b) et semble suivre une trajectoire bien connue (e.g. Abramson et Nadachowski, 2001 ; Fejfar et Repenning, 1998 ; Kowalski, 2001 ; Tesakov et Bondarev, 2022). Les premiers membres du genre *Lemmus* ont pour ancêtre *Pliotomys mimomiformis* (MN16) et apparaissent dans le registre fossile à la fin du Villanyien (MN17) en Europe, avec l'espèce *Lemmus kowalskii* (Fig. 1). S'en suit une séquence évolutive où l'on distingue différentes chronoespèces, avec la succession de *Lemmus kowalskii* – *Lemmus sheri* – *Lemmus* modernes (Abramson et Nadachowski, 2001 ; Carls et Rabeder, 1988). En Europe, aucun spécimen de *Lemmus sheri* n'a été identifié, si bien que Kowalski (2001) considère que l'ensemble des spécimens de *Lemmini* découverts entre le Pléistocène ancien et la fin du Pléistocène moyen doivent appartenir à l'espèce *Lemmus kowalskii*. Ce parti pris postule l'absence complète de *Myopus* dans le registre fossile européen. Dans le chapitre précédent, nous avons démontré la présence de *Myopus* en Europe durant Pléistocène supérieur, invalidant le postulat de Kowalski (2001), et donc la séquence évolutive couramment admise pour les Lemmini.

Dans ce chapitre, nous présentons la ré-étude de Lemmini fossiles découverts sur des sites européens et datés du Pléistocène moyen et du Pléistocène inférieur, comprenant les spécimens du site de Schernfeld, sur lesquels *Lemmus kowalskii* a été défini. Tous les autres spécimens compris dans cette étude ont été identifiés comme des *Lemmus*, et assignés ensuite à *Lemmus kowalskii* (Kowalski, 2001). Notre objectif est de réévaluer le statut taxonomique de ces spécimens, afin d'estimer la pertinence de la définition de l'espèce *L. kowalskii* au sens entendu par Carls et Rabeder (1988) et Kowalski (2001), que ce soit au niveau taxonomique ou chronologique.

4.1.2 Matériel et Méthode

Les spécimens actuels utilisés pour la construction du modèle discriminant sont les mêmes que ceux présentés dans le chapitre 3. Le corpus fossile est quant à lui composé de huit sites fossiles (cf. tableau 1 en section 4.2), dont trois présentent un nombre suffisant de spécimens pour permettre une analyse morphométrique fiable : les sites de Schernfeld (Villanyien), de Koněprusy et de Sackdillinger (Biharien) (Fig. 4.1). Les sites présentant moins de spécimens ne seront inclus que lors de l'analyse discriminante visant à différencier les genres *Lemmus* et *Myopus*. Comme dans le chapitre précédent, cette étude se base sur la m1 et la M3.

Le modèle linéaire utilisé pour différencier *Lemmus* et *Myopus* est présenté dans le chapitre 3. Le détail des autres analyses utilisées pour caractériser le signal morphologique de *Lemmus kowalskii* est présenté dans le chapitre 2, nous utiliserons des analyses descriptives (ACP, calcul de variance), ainsi qu'une Anova procruste.

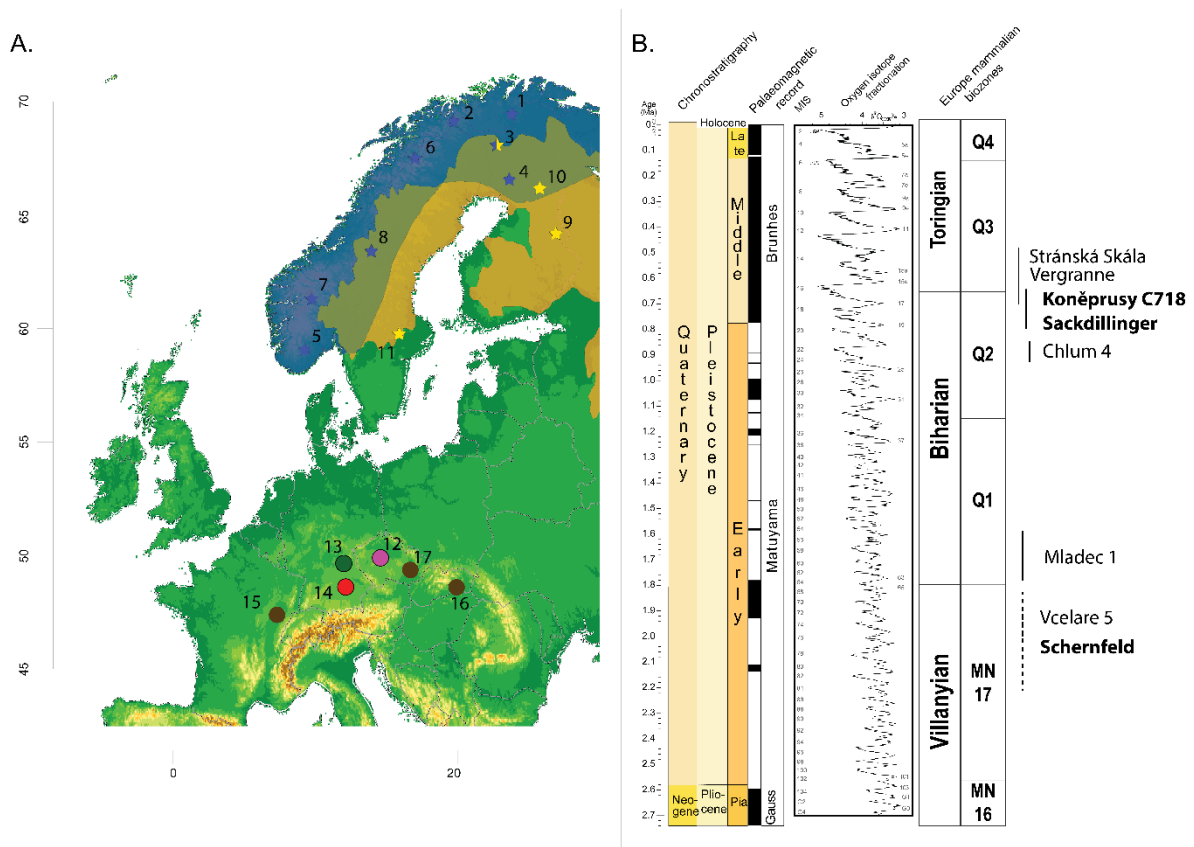


Figure 4.1 : Cadre temporel et géographique de l'étude. A) Carte de distribution des spécimens en Europe. Etoiles pour les sites d'échantillonnage modernes, bleu pour *Lemmus*, jaune pour *Myopus*. Ronds pour les sites fossiles, les sites principaux sont en couleur (rouge = Schernfeld, vert = Sackdillinger, rose = Koněprusy), les numéros correspondent au tableau 1 en 4.2. B) Contexte stratigraphique et charte du Pléistocène en Europe. L'échelle est exprimée en unités biostratigraphiques standards (Fejfar and Heinrich, 1983; Bernor et al., 1996) et en terme de biozones mammaliennes du Néogène et du Quaternaire (Horáček and Ložek 1988; Agustí et al., 2001).

4.1.3 Résultats

L'ensemble de nos analyses montre d'importantes différences morphologiques entre les populations fossiles. Les spécimens de Schernfeld (Pléistocène inférieur) ont une morphologie particulière qui les distingue clairement des autres groupes. À l'inverse, on constate une certaine proximité morphologique entre les populations de Sackdillinger et de Koněprusy, toutes deux datées du Pléistocène moyen. Elles semblent occuper une position intermédiaire entre les populations modernes et les spécimens de Schernfeld, plus anciens. Les spécimens du Pléistocène moyen n'ont pas de différence significative avec les populations de *Myopus* modernes sur leur M3, alors qu'elles diffèrent significativement des populations du genre *Lemmus*. Enfin, les scores de variation des populations fossiles sont aussi (voir plus) importants que ceux des espèces actuelles, et ce malgré un nombre inférieur de spécimens.

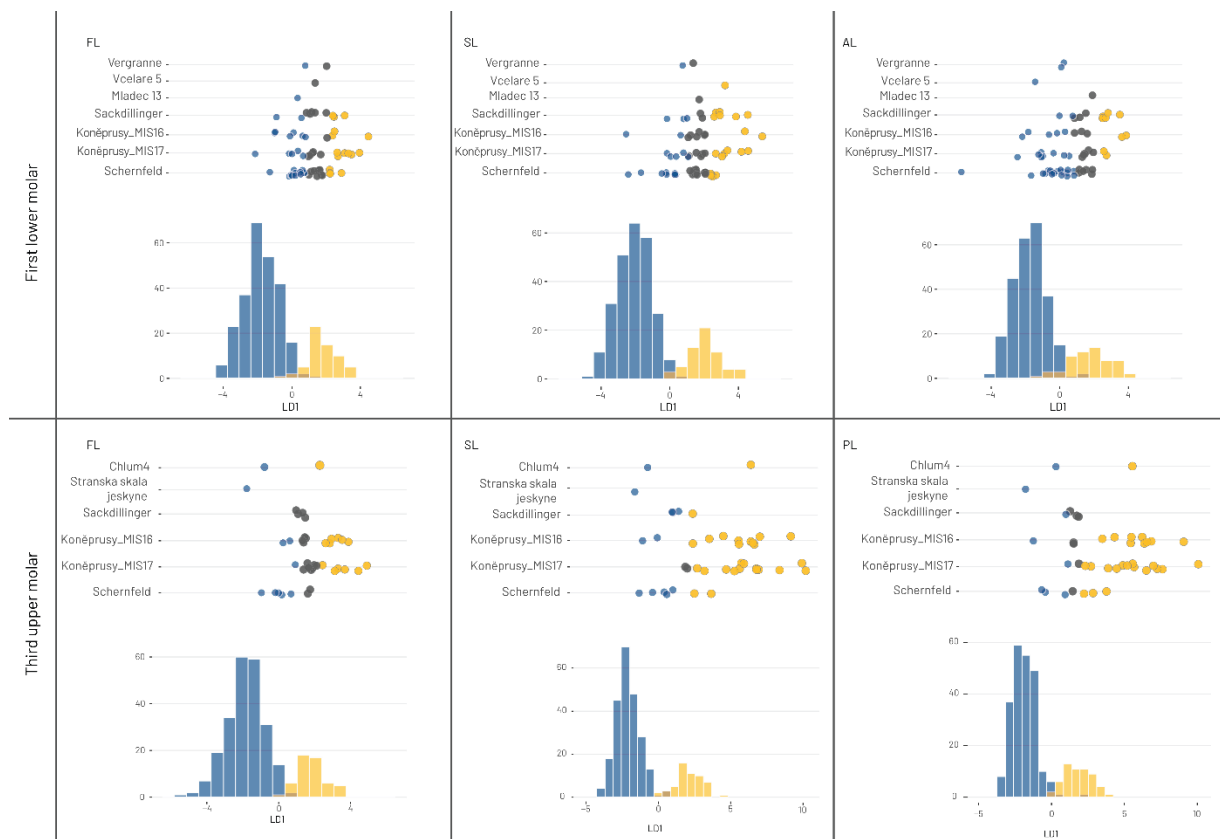


Figure 4.2 : Histogrammes de distribution des spécimens modernes sur le premier axe discriminant. Lemmus en bleu, Myopus en jaune. Les scores des sites fossiles sont illustrés par des nuages de point pour chaque site. La couleur des spécimens fossile correspond à leur identification par chaque modèle discriminant. Spécimens identifiés comme Lemmus en bleu, comme Myopus en jaune, et les indéterminés (probabilités postérieures inférieures à 0.9) en gris.

La classification linéaire a permis l'identification de *Myopus* sur les sites de Chlum 4X et Koněprusy (République Tchèque, Biharien), de Sackdillinger (Allemagne, Biharien) et de Schernfeld (Allemagne, Villanyien) (Fig. 4.2). Le nombre de spécimens de lemming des bois est remarquablement important comparé aux résultats obtenus pour le Pléistocène récent, avec 32 spécimens pour Koněprusy (m1 : 9 ; M3 : 23), 9 pour Sackdillinger (m1 : 8 ; M3 : 1) et 5 pour Schernfeld (m1 : 3 ; M3 : 2), parmi lesquels le spécimen Sf39/37, l'holotype de *Lemmus kowalskii*, identifié comme un *Myopus* par l'ensemble des modèles. Il faut également noter la présence de nombreux *fence riders* (Boedeker et Kearns, 2019 ; Huberty et Olejnik, 2006) identifiés sur le site de Schernfeld. On appelle *fence rider* des spécimens n'étant classés par aucun modèle, ce qui est relativement exceptionnel ; dans l'ensemble des spécimens pris en compte dans ce chapitre et le chapitre précédent, les seuls *fence riders* présents proviennent de Schernfeld.

4.1.4 Discussion

4.1.4.1 Antériorité de *Myopus* dans le registre fossile

Notre étude permet l'identification des plus vieux spécimens de *Myopus* actuellement connus dans le registre fossile, attestant de sa présence durant le Pléistocène ancien et moyen en Europe occidentale. Ce résultat implique une séparation de *Lemmus* et de *Myopus* antérieure à la fin du Villanyien, en accord avec l'âge estimé par horloge moléculaire (Abramson et al., 2021 ; Steppan et Schenk, 2017), et contredit les scénarios établis sur les seules données fossiles datant la spéciation au Pléistocène ancien (Tesakov et Bondarev, 2021) ou au Pléistocène moyen (Chaline et al., 1989). N'oublions pas que ces scénarios étaient largement spéculatifs car établis en l'absence de spécimens fossiles du genre *Myopus*. Il convient de s'attarder davantage sur les raisons de la non-identification de *Myopus* dans le registre fossile. En effet, l'ensemble des taxonomistes sont conscients de leur incapacité à différencier les molaires isolées de *Lemmus* et de *Myopus*. Pourtant, l'absence de *Myopus* était attestée et admise par tous. Pour comprendre les raisons ayant poussé à l'établissement de ce paradigme, il est nécessaire de faire un petit peu d'historiographie.

Lorsque les premiers restes de *Lemmini* ont été retrouvés dans des sites fossiles européens au XIXe siècle, la découverte de taxons arctiques a été vue comme une démonstration de l'existence des âges glaciaires (e.g. Hensel, 1855 ; Woldrich, 1881). Ces restes ont été identifiés comme des *Lemmus*, si bien que ce genre est devenu une des espèces emblématiques de la préhistoire européenne, et plus particulièrement des âges glaciaires. À l'époque, le genre *Myopus* n'existait pas, et les lemmings des bois actuels étaient identifiés comme *Lemmus schisticolor*. De ce fait, lorsque le genre *Myopus* a été reconnu en 1912, personne n'a envisagé sa présence dans le registre

fossile européen, et aucune ré-étude du matériel précédemment découvert n'a été faite depuis, si bien qu'ils étaient tous identifiés comme appartenant au genre *Lemmus*. Ce paradigme, vieux de plus d'un siècle, a perduré jusqu'à aujourd'hui poussant plusieurs éminents spécialistes à exclure définitivement la possibilité de la présence de *Myopus* dans le registre fossile européen.

Notre travail permet de remettre en question ces conclusions, démontrant la présence de nombreux *Myopus* durant le Pléistocène moyen et ancien en Europe. En remettant en cause les assignations taxonomiques des *Lemmini* anciens, nous questionnons également les scénarios évolutifs précédemment établis pour cette tribu.


4.1.4.2 Statut de *Lemmus kowalskii*

L'ensemble de nos résultats invalident la définition de *Lemmus kowalskii* au sens de Carls et Rabeder (1988) et de Kowalski (2001) pour deux raisons principales :

- La part de lemming des bois est particulièrement importante dans les populations précédemment identifiées comme *Lemmus kowalskii*
- Les populations de *Lemmini* ont une morphologie différente entre le Pléistocène ancien et le Pléistocène moyen, et ne constituent donc pas un groupe homogène

Ce second élément nous invite à revoir le statut de *Lemmus kowalskii* différemment en fonction de la période chronologique considérée. Il apparaît désormais difficile de classer les populations de *Lemmini* du Pléistocène moyen dans la même catégorie taxonomique que les spécimens du Pléistocène ancien (donc comme *L. kowalskii*) au regard de leurs importantes différences morphologiques. De plus, le nombre de *Myopus* identifiés indique qu'une grande part des accumulations de *Lemmini* de cette période pourraient être des assemblages mixtes, car des *Lemmus* et des *Myopus* sont identifiés dans les mêmes couches stratigraphiques. Cela pourrait expliquer pourquoi les *Lemmini* de cette période sont régulièrement associés à des taxons plus tempérés, non caractéristiques d'habitats arctiques. Sans étude extensive de spécimens de *Lemmini* provenant d'autres sites du Pléistocène moyen, il semble délicat d'attribuer un statut taxonomique à ces spécimens, si ce n'est *Lemmus* sp. ou *Myopus* sp.. Il existe bien une autre catégorie taxonomique pour les *Lemmus* de cette période : *Lemmus sheri*, mais ce taxon n'a jamais été identifié en Europe. De plus, nous sommes en ce moment même en train de déconstruire une catégorie taxonomique pourtant bien reconnue (*Lemmus kowalskii*), et ce travail pourrait également être envisageable pour *Lemmus sheri*.

Concernant les spécimens de Schernfeld, nos résultats indiquent la présence de *Lemmus*, *Myopus*, ainsi qu'un potentiel troisième groupe suggéré par la haute proportion de *fence riders* dans les résultats du modèle linéaire (Boedeker et Kearns, 2019 ; Huberty et Olejnik, 2006). Puisque la présence de *Lemmus* est bien démontrée sur ce site, l'appellation *Lemmus kowalskii* semble toujours pertinente, car elle permet de les distinguer des autres chronoespèces du genre. Toutefois, cette unité taxonomique ne doit plus être entendue au sens donné par Carls et Rabeder (1988), car l'holotype actuel est sans conteste plus proche de *Myopus* que de *Lemmus*. Concernant les spécimens de *Myopus*, ils sont présents en trop faible nombre pour permettre une étude morphologique approfondie. La ré-investigation d'autres spécimens du même âge permettrait de mieux comprendre le statut de ces spécimens et leur relation avec les populations plus récentes. Il en va de même pour le potentiel troisième groupe qui ne recouvre que quatre spécimens. Cela pourrait correspondre à une autre lignée de *Lemmini* sans équivalent actuel.



4.2. Land of confusion: re-investigation of Early Pleistocene lemmings from Europe

Land of confusion: re-investigation of Early Pleistocene lemmings from Europe

Arbez Louis^{1,2*}, Hadravová Tereza³, Royer Aurélien¹, Montuire Sophie^{1,2}, Fejfar Oldrich⁴, Horáček Ivan³,

1 Biogéosciences, UMR 6282, CNRS, EPHE, Université de Bourgogne, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

2 EPHE, PSL University, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

3 Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University, Viničná 7, 128 43 Praha 2, Czech Republic

4 Běleč, 267 27 Liteň, Czech Republic

* Corresponding author

Abstract

Reliable taxonomic identification is the cornerstone of all investigations on past faunal communities or ecosystems, and, more generally, fossil biodiversity. Systematics is mostly based on morphology and similarity between closely related species makes identification a difficult task.

The current study focuses on an emblematic species complex in the European Pleistocene fossil record, the tribe *Lemmini*, and more specifically, on the genera *Myopus* and *Lemmus*. The two taxa have distinct ecological niches and external appearance, but they are remarkably similar in their dental morphology, so that they are commonly thought of as unidentifiable in the fossil record. A paradigm states that *Myopus* never reached Europe during Pleistocene, all European *Lemmini* fossils have thus been assigned to the genus *Lemmus*. Regarding this statement, in the early Pleistocene, the only recognized *Lemmini* species was defined in Schernfeld (Germany) and named *Lemmus kowalskii*. This species' designation encompasses all *Lemmini* from Early to late Middle Pleistocene.

Using geometric morphometrics and a linear discriminant model based on an extensive modern referential of both *Lemmus* and *Myopus*, the current study proposes to re-evaluate the taxonomic

status of the Middle and Early Pleistocene *Lemmini* remains from three different sites, Sackdillinger, Koneprusy and Schernfeld, all assigned to *Lemmus kowalskii*.

Our results highlight the very high variation of fossil populations, as well as the statistical differences between the Early and Middle Pleistocene localities. Furthermore, a large part of the fossil specimens is confidently identified as *Myopus schisticolor*, including the *L. kowalskii* holotype. This new identification demonstrates that in most Early and Middle Pleistocene sites, both genera (*Lemmus* and *Myopus*) are present. Possible interpretations and consequences for current view of lemming history are discussed.

Introduction

Rodents constitute one of the richest mammalian orders and are widespread on almost all the continents, including some of the most extreme terrestrial habitats (Wilson *et al.*, 2017). The *Lemmini* tribe constitutes thus an emblematic group of the arctic and boreal environments. In extant Palearctic fauna, this tribe is composed of two genera, genetically well separated, with divergence time estimated around the Late Pliocene / Early Pleistocene (Steppan and Schenk, 2017; Abramson *et al.*, 2021). They have distinct environmental preferences, with the true lemming (*Lemmus*) living in arctic tundra and open environments, while the wood lemming (*Myopus*) is exclusively present in the Eurasian taïga. The first *Lemmini* fossil remains were discovered in the mid-XIXs century in Western Europe, much further South than their modern repartition area (e.g. Hensel, 1855; Woldřich, 1881; Nehring, 1890). Historically, the identification of this Arctic taxon in temperate biozone was a core element in the development and promotion of the concept of glacial age (Hensel, 1855; Hinton, 1926a). Since then, the presence of lemmings southern of their extant range has been kept as a typical indicator of glacial conditions.

Even if they represent a small part of the faunal community, *Lemmini* fossil remains have been intensively studied (e.g., Chaline *et al.*, 1989; Fejfar and Repenning, 1998; Abramson and Nadachowski, 2001) and their evolution from early Pleistocene to present seems well established (Abramson, 1992; 1993; Kowalski, 2001). Despite several assumptions of *Myopus* occurrence in the European Pleistocene fossil record, all *Lemmini* remains are assigned to *Lemmus*. This also concerns the earliest member of that genus described as *Lemmus kowalskii* from the Villanyian (MN17) Schernfeld site by Carls and Rabeder (1988), the taxon considered as the stem clade of extant *Lemmus* species. Kowalski (2001) generalized this assignment to all the European records of *Lemmini* from late Pliocene to early Middle Pleistocene, rejecting all assumptions about the *Myopus* presence in the

European fossil record. Thus, until recently, occurrence of *Myopus* in the European fossil record was never demonstrated for sure.

The absence of morphological differences between *Lemmus* and *Myopus* represents a major issue in studying fossil lemmings as stressed by all authors discussing that topic (Hinton, 1926b; Kowalski, 1977, 1995, 2001; von Koenigswald and Martin, 1984; Carls and Rabeder, 1988; Harrison, 1989; Abramson, 1993; Fejfar and Repenning, 1998; Abramson and Nadachowski, 2001; Beijersbergen, 2006). Even the large-scale recent comparisons (Ponomarev et al., 2013; Markova, 2018) found considerable overlap in all dental variables and failed to establish any criteria by which the representatives of both genera can be unambiguously separated. Nevertheless, the recent development of a robust procedure based on multivariate analyses of teeth using geometric morphometrics has successfully identified these two genera (Arbez et al., 2021). Its relevance was tested on a large sample of extant species and on fossil specimens from diverse Late Pleistocene localities from Central and Western Europe, demonstrating the simultaneous occurrence of both *Lemmus* and *Myopus* (Arbez et al., 2021, 2023). This association suggests a mosaic of open ground and taiga habitats regularly during the late Pleistocene.

The current study proposes to investigate the taxonomic status of Early and Middle Pleistocene specimens from Europe, including the specimens from Schernfeld, from which the *L. kowalskii* species was defined. Using geometric morphometrics and a linear discriminant model built on an extensive modern referential of both *Lemmus* and *Myopus*, as well as fossil specimens from eight fossil localities, the aims of this work are 1) to characterize the tooth morphology of Early - Middle Pleistocene *Lemmini* populations; 2) to compare the fossil morphological structure with the present-day species variation; 3) to investigate the taxonomic assignment of fossil specimens. Accurate re-classification has important outcomes, both in paleoenvironmental reconstructions and *Lemmini* evolutionary history.

Material

Modern referential

The modern referential includes 62 specimens of the *Myopus schisticolor*, as well as members of the three different species of the *Lemmus* genus (*L. lemmus*, *L. sibiricus* and *L. trimunocratus*) for a total of 263 *Lemmus* specimens coming from a large part of genus repartition area. All specimens come from museum collections (Lund University, Bergen University, Natural History Museum of Oslo, Swedish Museum of Natural History, Biogéosciences Laboratory in Dijon). In total, the modern referential is composed of 324 first lower molars (now referred as m1) and 295 third upper molars (now referred as M3)(table 1, figure 1).

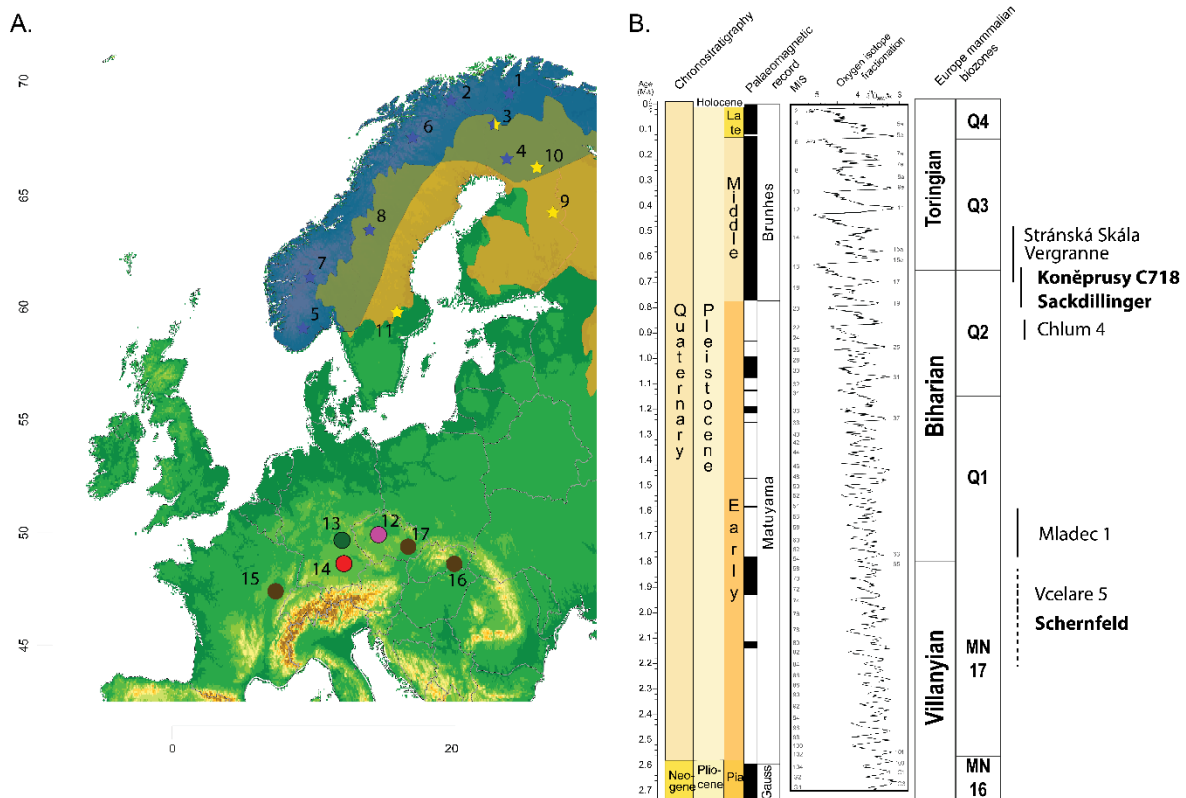


Figure 3 : Geographical and temporal setting of the study. A) Map of distribution of the specimens and species in Europe. Blue stars for *Lemmus*, yellow stars for *Myopus*, brown stars for fossil sites. Number on the figure 12: Koněprusy; Chlum 4; 13: Sackdillinger; 14: Schernfeld; 15: Vergranne; 16: Vcelare; 17: Mladec, Stranska Skála Cave. B) Stratigraphic context of the Pleistocene sites of the study. Chronological scale expressed in terms of standard European biostratigraphic scale (Fejfar and Heinrich, 1983; Bernor et al., 1996) and in terms of Neogene and Quaternary mammalian biozones (Horáček and Ložek 1988; Agustí et al., 2001).

Fossil specimens

Fossil samples originate from eight different sites from Czech Republic, France and Germany, ranging from Villyian to Late Biharian (table 1, figure 1). Numerous sites have a very low number of specimens, most analyses will be thus performed on the largest fossil populations, namely Koněprusy, Sackdillinger and Schernfeld. Only well preserved specimens were included in the analysis, fragmentary items from several other sites (Včeláre 3, Včeláre 4, Chlum 6 etc.) were not included. The small sample populations are only included during the Linear Discriminant Analysis (LDA) investigation, which is effective on isolated specimens, thus not being impacted by sample size (see below). All specimen assignments prior to Kowalski synthesis are indicated in table 1 (Kowalski, 2001). The description of each site is detailed in supplementary material 1.

Genera	Species / Site	m1	M3
<i>Lemmus</i>	<i>lemmus</i>	217	191
	<i>sibiricus</i>	34	34
	<i>trimucronatus</i>	12	8
<i>Myopus</i>	<i>schisticolor</i>	61	62
Main fossil sites	Koněprusy	26	27
	Sackdillinger	11	4
	Schernfeld	24	7
Minor fossil sites	Vergranne	2	-
	Vcelare 5	1	-
	Mladec 13	1	-
	Chlum4	-	2
	Stranska Skála Jeskyne	-	1

Tableau 1 : List of the fossil and modern specimens used in the current study, with their count per teeth. See figure 1 for localities

Method

Data acquisition

Each tooth is pictured using a macro objective (Canon EOS6D mark II, macroscopic objective MP-E 65mmf/2.8) and saved in .jpg format (72-dpi resolution). Outline is then extracted from pictures using ImageJ v.1.52a (Schneider et al., 2012), and orientated with manually placed landmarks (landmark n°1 and n°11 for m1; n°2 for M3) so that all teeth have the same orientation. This enables the automatic detection of landmarks at the extreme tips of both salient and reentrant angles, as well as on the extreme tips of both posterior and anterior loops, following the protocol of Navarro et al. (2018) (figure 2) adapted for Lemmini by Arbez et al. (2021).

In total, the m1 is described by 11 fixed landmarks (lm) and 20 sliding semi-landmark (slm) on the anterior loop, defined between the lm7 and lm11. The M3 is described by 9 lm and 50 slm on the posterior loop, sliding between the lm4 and lm7. Both lm and slm are combined in three different datasets for each tooth. The FL datasets only include the fixed landmark. The AL/PL datasets consider the semi-landmarks on the anterior/posterior loops plus the boundaries fixed landmarks (lm n°7 and n°11 on m1; lm n°4 and n°7 on M3). Finally, the SL datasets describe the overall shape of the teeth combining both fixed and semi-landmarks (without the fixed landmarks on posterior / anterior loops to avoid redundancy information, namely lm 8-9-10 on m1; lm 5-6 on M3). Most analysis will be performed on the **SL** datasets, and the other landmark schemes will only be considered for the linear discriminant model and tooth classification (see below).

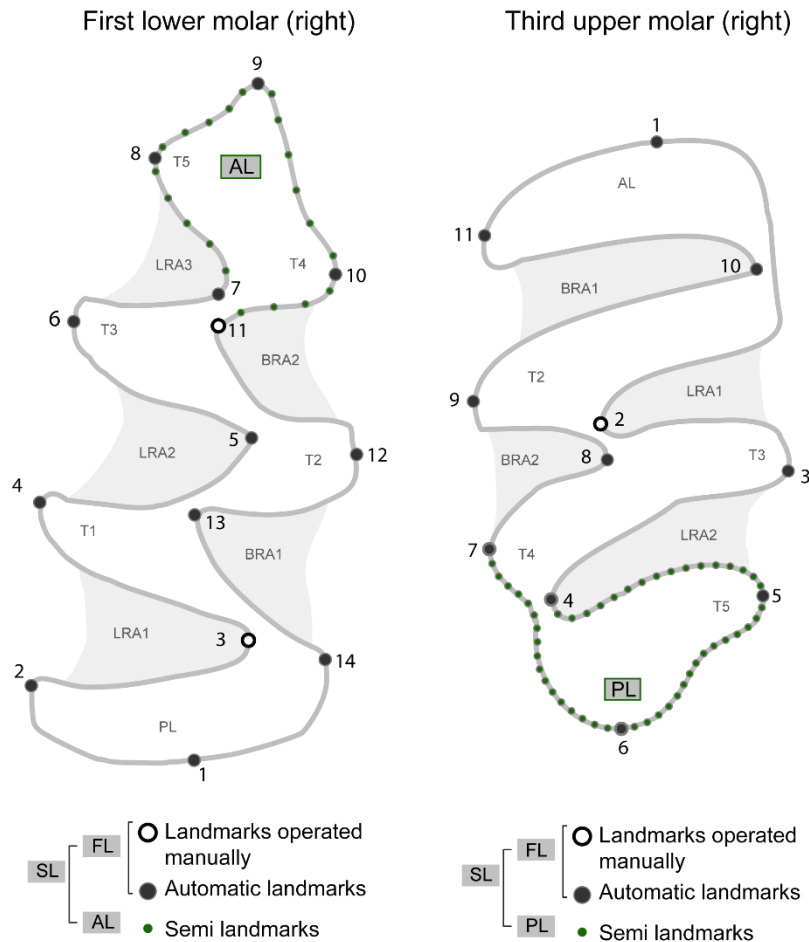


Figure 4 : Landmark schemes used in the current study. Fixed landmarks are in black, sliding semi landmarks are in green, landmarks operated manually are in white. First lower molar on the left, third upper molar on the right. Abbreviations: T = triangles, LRA = lingual re-entrant angles, BRA = buccal re-entrant angles, AL = anterior loop, PL = posterior loop. Modified after van der Meulen (1973).

Geometric morphometrics

The teeth from the modern populations and the main fossil sites are superimposed using partial Generalized Procrustes Analysis (GPA), which isolates shape components from position, size and orientation (Rohlf and Slice, 1990; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch et al., 2012). Sliding semi-landmarks are allowed to slide for minimizing the bending energy between each specimen and the mean shape configuration (Bookstein, 1997). GPA is performed on R software (R Core team, 2022) using the 'gpagen' function of the geomorph package v.3.2.0 (Adams et al., 2021).

Morphospace description

All different alignments are summarized using Principal Component Analysis (PCA) using the 'prcomp' function, and then projected on the first three PCs (i.e. the only PCs that bear more than 10% of shape variation) to visualize the structure of the morphospace, and to explore the morphological variability among populations. The morphological changes associated with each PC axis are described with a lollipop graph, displaying the shifting of each landmark or semi-landmark along the positive side of the PC axis. Differences in size are observed using the specimen's centroid size (Csize) extracted from the **m1SL / M3SL** alignments.

Measuring variation

In order to describe the different variation aspects for each extant species and fossil populations, we combine the three following metrics:

- 1) The convex-hull volume measures the space occupied by each group in the morphospace (Drake and Klingenberg, 2010; Cardini et al., 2015). It is calculated with the 'convhulln' function from the geometry package v.0.4.5 (Roussel et al., 2019). Since convex-hull volume calculation is impacted by highly multivariate data and imbalanced population size, k specimens are selected 1000 times from each population (k being the number of specimens in the smallest population) and re-aligned with a new GPA. Shape data is summarized with PCA and the convex hull was calculated on the first three PCs, which bears most of the morphospace information.
- 2) The mean squared procrustes distance of each specimen from the mean shape of its group ($PWdist^2$) measures the density of space occupation (Zelditch et al., 2003; Drake and Klingenberg, 2010). It was obtained using the 'pairwise.dist' function from the 'dispRity' package v.1.7.0 (Guillerme, 2018).
- 3) The partial disparity score (Foote, 1993) measures the contribution of each group to the overall disparity. This metric is estimated with the '*morphol.disparity*' function from the *geomorph* package, with the overall mean used as a covariable (e.g. coords ~ 1). It differs from Footes's calculation by dividing the squared residual lengths by n (n being the subgroup size) instead of $N-1$ (N being the overall sample size).

Attesting group differences

A Procrustes ANOVA is carried out on the entire dataset using the 'procD.lm' function from the geomorph package. Procrustes ANOVA differs from the multivariate ANOVA as it expresses variance as the sum of squared Procrustes distances, thus not being based on the variance-covariance matrix of the shape variables. It is then less restrictive than classic multivariate ANOVA and can thus be used on smaller datasets (Goodall, 1991; Anderson, 2001; Zelditch, 2012). Furthermore, it has the advantage of being able to produce reliable results even when comparing small datasets with high dimensional data, as it is the case here (Anderson, 2001; Zelditch, 2012; Collyer et al., 2015). As the meanshape estimation is still uncertain for the small datasets, a projection of each group's estimated meanshape was made with a 95% ellipse confidence using the 'predict.lm.rpp' function from the RRPP package v.1.0.0 (Collyer and Adams, 2021). The produced plot illustrates potential overlap between the estimated mean shapes that would not be highlighted by the test alone.

Linear discriminant model

Modern specimens are used as a referential to build a discriminant model able to classify fossil specimens following the method of Navarro et al. (2018). Because building the model with extreme morphologies on the modern referential could result in a less performative model, few modern specimens were excluded from the study. These outliers are identified for each landmark scheme as the individuals with high Procrustes distance compared to their group meanshape (i.e., lying beyond the third quartile increased by 1.5 times the interquartile range) using the 'plotOutliers' function from the geomorph package. A total of 9 to 13 individuals were removed depending on the dataset. The quality of the model is attested with Leave-One-Out-Cross-Validation (LOOCV).

A new GPA is performed on the modern specimens, and the obtained Procrustes coordinates are simplified with a PCA for data dimensionality reduction. The obtained PC scores are used to build a predictive model based on linear discriminant analysis (LDA) quantifying the shape differences between present-day *Lemmus* and *Myopus*. The LDA is very sensitive to the relation between k number of predictive variables (e.g., PCs) and p , the number of specimens per group. It is necessary that k is smaller than the smallest p (i.e., the number of specimens in the smallest predictive group, *Myopus* sp. in this case) to avoid overfitting issues and prediction biases (Kovarovic et al., 2011). The number of PCs to include in the analysis is determined by iteratively building the LDA model and its LOOCV, with k varying from 1 to p . The optimal k is selected as the

one building the model with the smallest prediction error. All this procedure is repeated for all landmark schemes.

Statistical classification

Once discriminant models are built, fossil specimens are aligned on the present-day meanshape, allowing them to be projected on the same euclidean tangent space. For each landmark scheme, each specimen classification is attested with its associated posterior probabilities. A classification by a landmark scheme is considered relevant if the posterior probabilities are above 0.9 (variation ranges between 0.5 and 1). The classification of each landmark scheme is taken into account to decide the final classification of a specimen, meaning that the final assignment is decided by a majority vote among the classifications (Arbez et al., 2023). A specimen can therefore be a Lemmus, a Myopus, or unidentifiable. In this latter case, there are two possibilities: some models were successful in identifying the specimen but with divergent identifications (e.g., one Lemmus, one Myopus and one unsuccessful), preventing its assignment into the Lemmus or Myopus categories. In that case, the specimen is cautiously considered as unidentifiable, but must belong to one or the other group. The second possibility is that no landmark schemes model succeeded in identifying the specimen (all identifications have associated posterior probabilities below 0.9). Such a specimen is considered a fence rider (Huberty and Olejnik, 2006; Boedeker and Kearns, 2019) and should be treated as an outlier. Nonetheless, the presence of a large number of fence riders in a population can also indicate the existence of another group, different from those of the training dataset (Huberty and Olejnik, 2006).

Results

Describing the morphospace

For both teeth, the 3 first PCs are the only ones bearing more than 10% shape variation, together describing nearly 50% of total shape variation (m1 = 49%; M3 = 55%).

First lower molar

Starting with the m1 morphospace description, all populations have very similar scores on the first PC, with comparable means and variation range (figure 3a). A strong separation is visible along the PC2 axis, with Lemmus being alone on the negative side while all fossil populations are on the positive side with Myopus. The main morphological changes along this axis is that the lateral triangles (T2, lateral edge of the posterior loop, Im 12 -14) tend to narrow and shift towards the posterior side of the tooth, as well as a reduction of the buccal re-entrant angle for the anterior loop, visible on all populations except for the modern Lemmus (figure 3c). Groups also differ along the PC3 axis, which is especially clear on the PC2-PC3 projection (figure 3b). Myopus is alone on the negative side of the PC3 axis and all the fossil populations are gradually spread on the positive side together with Lemmus. The Schernfeld population is clearly separated from modern and fossil populations, occupying the most upward position along the PC3 axis. The main morphological feature of PC3 focuses on the anterior and posterior loop, with a great reduction of the T4 - T5 and a more flattened posterior loop.

Third upper molar

For the M3 morphospace, there is a clear group distinction on the first PC, with Lemmus and Schernfeld occupying the negative side of the axis, while Myopus is on the positive side together with Sackdillinger and Koněprusy. The morphological changes are a tendency to have a more flattened posterior loop, and more compact teeth on the positive side of the axis (figure 3e). Means and variations look very similar for all populations on the PC2 axis, Lemmus appearing as the more variable (figure 3e, 3g). As for the m1, it appears that PC3 clearly differentiates the Schernfeld population from the others, with almost no overlap with any other group. It is also interesting to note that the holotype position of *L. kowalskii* is very close to Myopus's occupied space on the PC1, but

always on the edge of the Schernfeld's shape space (figure 3f). The main morphological change on this axis focuses on the posterior loop, with a complete absence of supplementary re-entrant angles, and a shift of the buccal triangles toward the anterior side of the teeth (T2, buccal side of the anterior loop, Im 9-11).

Centroid Size

Lemmus specimens have the bigger teeth, with the highest centroid size for both m1 and M3. Myopus specimens tend to be smaller, but always fall in the size variation range of Lemmus. Fossil populations have similar centroid size means to Myopus, reaching slightly higher values, still being smaller than Lemmus (figure 3d, 3h).

Measuring variation

Regarding the modern species, *Lemmus* has higher convex hull volume and greater $PWdist^2$ compared to *Myopus*. The comparable partial disparity scores between the two genera indicate that despite an unequal lower number of specimens, both groups contribute to the same amount of shape variation in the overall morphospace. Nonetheless, modern genera always display lower variation scores compared to fossil populations.

For the convex hull volume which measures the space occupied by each group in the morphospace, Koněprusy appears to be the most variable population with the highest mean for both m1 and M3 (figure 4a, b). For the m1, the second most variable group appears to be Lemmus, followed by Sackdillinger, Schernfeld and Myopus, despite the Schernfeld population reaching significantly higher values than Myopus when considering the upper quartile and outliers. The results for the M3 should be interpreted cautiously due to the small number of specimens for Sackdillinger and Schernfeld. However, even with only 6 specimens, the Schernfeld population reaches higher values in mean and upper quartile convex hull volume than Myopus specimens.

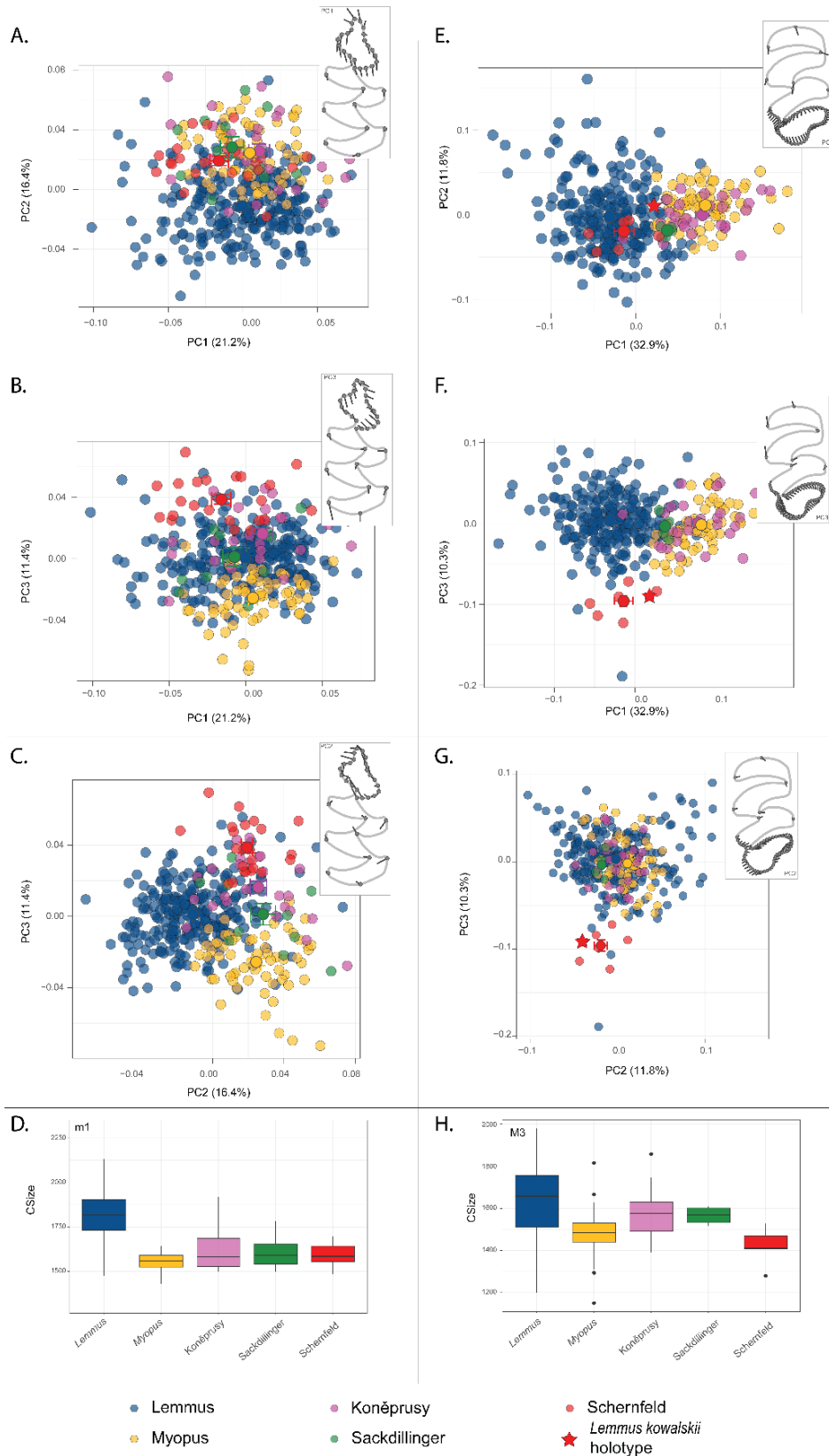


Figure 5: PC projection of all axis explaining more than 10% shape variation for both teeth with the lollipop graph displaying the morphological changes along the positive side of the axis. First lower molar: A (PC1 - PC2), B (PC1 - PC3), C (PC2 - PC3), D (centroid size); third upper molar: E (PC1 - PC2), F (PC1 - PC3), G (PC2 - PC3), H (centroid size). The red star indicates the position of *Lemmus kowalskii* holotype.

Considering the density of the occupation, the $PWdist^2$ are higher for the m1 fossil populations compared to modern genera. The highest value is Koněprusy, with 0.0089, followed by Schernfeld at 0.0078 and Sackdillinger at 0.0076 (table 2). Modern groups have smaller values, especially for Myopus with 0.0056 $PWdist^2$ between the specimens. For the M3, the most spread group is Lemmus with slightly higher values than Koněprusy. Surprisingly, Schernfeld is once again reaching higher values than Myopus despite a lower number of specimens.

Populations		<i>Lemmus</i>	<i>Myopus</i>	Koněprusy	Sackdillinger	Schernfeld
% Partial Disparity	M3	16,865	20,787	24,013	10,023	28,312
	m1	15,864	16,373	22,420	18,187	27,157
$PWdist^2$	M3	0,0199	0,0132	0,0181	0,0046	0,0111
	m1	0,0071	0,0056	0,0089	0,0076	0,0078

Tableau 2 : Variation measures: squared pairwise distance between specimens ($PWdist^2$) are shown in Procrustes distances. Partial Disparity scores are shown in percentage of overall disparity.

Partial disparity scores allow us to evaluate the contribution of each population to the overall disparity. Fossil populations have the highest score on m1, with Schernfeld bearing the most important contribution to the overall shape disparity (27.8%) while accounting for less than 6% of the specimens (table 2). The two other fossil sites contribute for $\approx 20\%$ each, whereas the modern specimens contribute for $\approx 15\%$ each. Results are even more imbalanced for the M3, with Schernfeld having the most important contribution to the overall disparity (30%). Once again Koněprusy comes in second position with 25.7%, followed by the two modern groups. The low score of Sackdillinger reflects its morphological homogeneity and its small sample size.

To summarize, the fossil populations, despite having fewer specimens, exhibit comparable or larger variation scores in comparison with modern genera. Partial disparity scores indicate that fossil populations have a larger contribution in overall

variation than modern species. This is especially true for the Schernfeld population, which is different from both modern and middle Pleistocene groups.

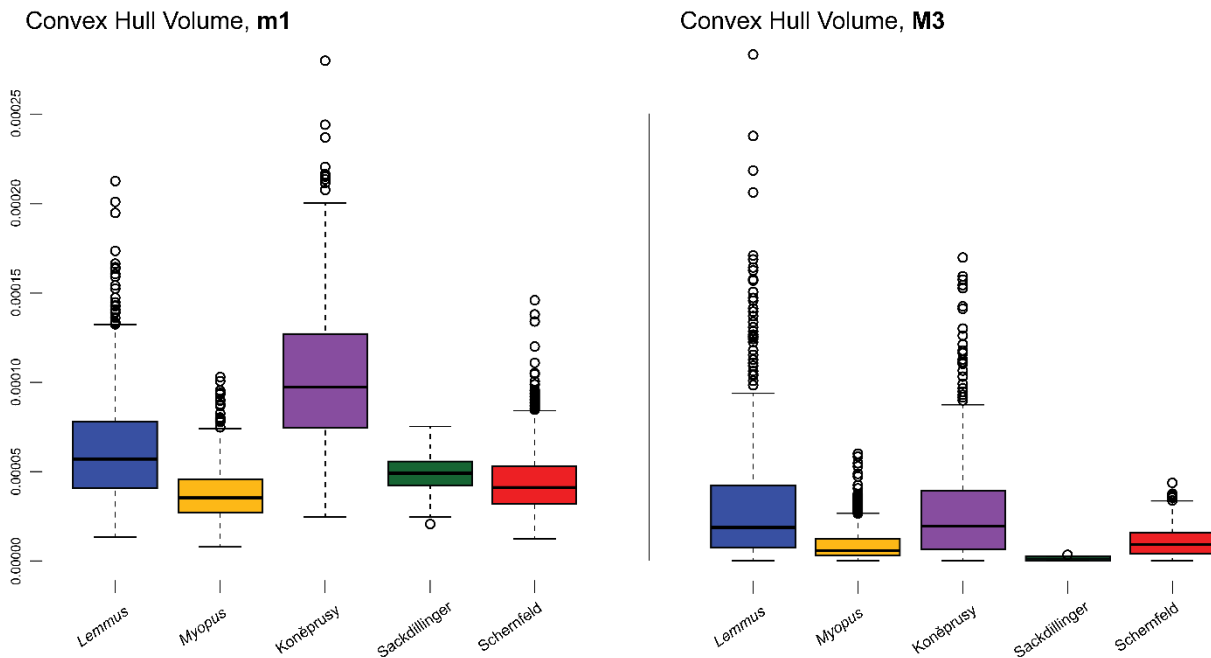


Figure 6 : Boxplot of the Convex hull volume for each site and for both teeth.

Attesting group differences

The results of the procrustes Anova are significant for both m1 and M3, with a high effect size (Z score = 11.38 for m1, 10.74 for M3), indicating significant between-population differences. Table 3 presents the Pairwise comparison, which shows statistically significant differences between all groups for m1. The largest differences are between the following pairs: Lemmus - Myopus (Z = 8.7); Myopus - Schernfeld (Z = 7.5); Lemmus - Schernfeld (Z = 6.4). Pairwise comparisons including Sackdillinger must be interpreted together with their prediction confidence limits due to the limited number of specimens (figure 5). There is no overlap in the prediction confidence ellipse of Sackdillinger, and seems to be close to Koněprusy.

Pariwise comparison m1	d	UCL (95%)	Z	Pr > d
Koněprusy:Lemmus	0.04687275	0.01937052	4.444442	0.001
Koněprusy:Myopus	0.04860908	0.02104722	4.888248	0.001
Koněprusy:Sackdillinger	0.03484629	0.03297192	1.921779	0.026
Koněprusy:Schernfeld	0.04605885	0.02645934	3.768346	0.001
Lemmus:Myopus	0.04730521	0.01253776	8.639317	0.001
Lemmus:Sackdillinger	0.04533078	0.02802627	3.764539	0.001
Lemmus:Schernfeld	0.06242645	0.02003253	6.439905	0.001
Myopus:Sackdillinger	0.03295995	0.02965669	2.043963	0.017
Myopus:Schernfeld	0.07512095	0.02228851	7.502409	0.001
Sackdillinger:Schernfeld	0.05381542	0.03331202	3.805590	0.001

Tableau 3 : Pairwise comparison results for m1. Non-significant values are in bold.

Pariwise comparison M3	d	UCL (95%)	Z	Pr > d
Koněprusy:Lemmus	0,1133	0,0314	5,6616	0,001
Koněprusy:Myopus	0,0313	0,0369	1,0916	0,136
Koněprusy:Sackdillinger	0,0847	0,0831	1,7331	0,046
Koněprusy:Schernfeld	0,1449	0,0664	4,2538	0,001
Lemmus:Myopus	0,1145	0,0216	7,3783	0,001
Lemmus:Sackdillinger	0,0888	0,0806	2,0547	0,019
Lemmus:Schernfeld	0,1206	0,0621	3,6529	0,001
Myopus:Sackdillinger	0,0786	0,0815	1,5429	0,058
Myopus:Schernfeld	0,1526	0,0647	4,2518	0,001
Sackdillinger:Schernfeld	0,1355	0,1031	2,5052	0,003

Tableau 4 : Pairwise comparison results for M3. Non-significant values are in bold.

The exact same pattern is visible on M3 (Table 4) despite the very low number of specimens for Sackdillinger and Schernfeld. The p-values of pairwise comparisons are significant for all pairs, with the exception of *Myopus* - Sackdillinger and *Myopus* - Koněprusy. The largest Z scores are between the following pairs: *Lemmus* - *Myopus* (Z = 7.3); *Koněprusy* - *Lemmus* (Z = 5.6) and *Myopus* - Schernfeld (Z = 4.2) and *Koněprusy* - Schernfeld (Z = 4.2). Despite a very low number of specimens, the Schernfeld group is still identified as being statistically different from both modern species and fossil populations.

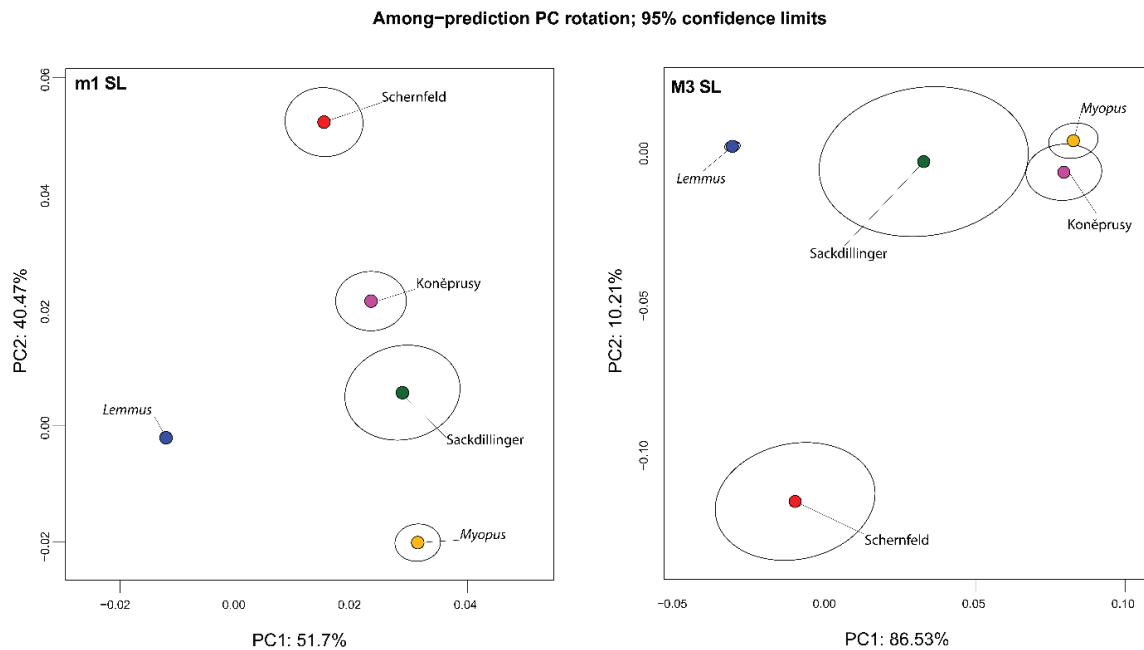


Figure 7: Meanshape prediction projection from Procrustes Anova. 95% confidence ellipse corresponds to the p -value threshold.

Fossil identification

The combination of the different linear discriminant models provides very satisfying results for both teeth. Looking at the individual posterior probabilities for each m1 model, it seems that the m1SL is underperforming (58.5% well-classified specimens) compared to m1FL and m1AL (respectively, 66.2% and 70.8% success rate). When looking at the agreement between the models, it appears that 88% of the specimens are correctly identified based on their m1, with 58.9% of the specimens having similar identifications on at least 2 models (figure 6). Model success is even better for the M3, with specimens being classified with high posterior probabilities for most landmark schemes (M3FL: 56.1%, M3SL: 95.1%, M3PL: 82.9%). The landmark scheme combination allows the confident identification of all specimens; among which 85.4% are identified with at least 2 congruent models. For all models, an important part of the Lemmini remains were classified as *Myopus* sp. with high confidence (figure 7).

There are no unidentified specimens for the M3, while nine m1 are unidentified, with one specimen from Vcelare 5, two specimens from Koněprusy and six specimens for Schernfeld among which four are unclassified by all models (figure 6). Considering the number of congruent models for each identification by time-period, it clearly appears

that the number of unidentified specimens increases from Early to Late Pleistocene. The large number of specimens identified with three congruent models in Late Pleistocene populations illustrates the morphological proximity between these specimens and present-day specimens. In that regard, the lower number of specimens with three congruent identifications for Early / Middle Pleistocene populations is due to their high morphological distance with the modern genera. The number of unidentified specimens is similar between Middle and Late Pleistocene, but clearly increases for Early Pleistocene specimens, especially for Schernfeld, with an important proportion of fence riders, the only one in the entire dataset, even when considering the Late Pleistocene specimens.

All specimens from Vergranne, Mladec1/3 and Stranska Skala Cave are classified as Lemmus, while in Chlum 4X, both Lemmus and Myopus are identified for the M3. Looking at the main fossil sites, Myopus specimens are identified for both teeth, sometimes in large numbers, as in Koněprusy for which 23 M3 are classified as Myopus, with only 4 Lemmus. Both taxa are identified in the MIS16 and MIS17 levels, with the MIS17 layer being clearly dominated by Myopus, while the same number of the two genus are identified in the MIS16 layer. Results are similar for Sackdillinger's m1, with 8 specimens being identified as Myopus with only 3 Lemmus. For Schernfeld, 75% of the m1 are identified, with 3 Myopus and 15 Lemmus. For the M3, the results are similar, with 5 Lemmus and 2 Myopus being identified, among which Sf39/37, the holotype of Lemmus kowalskii.

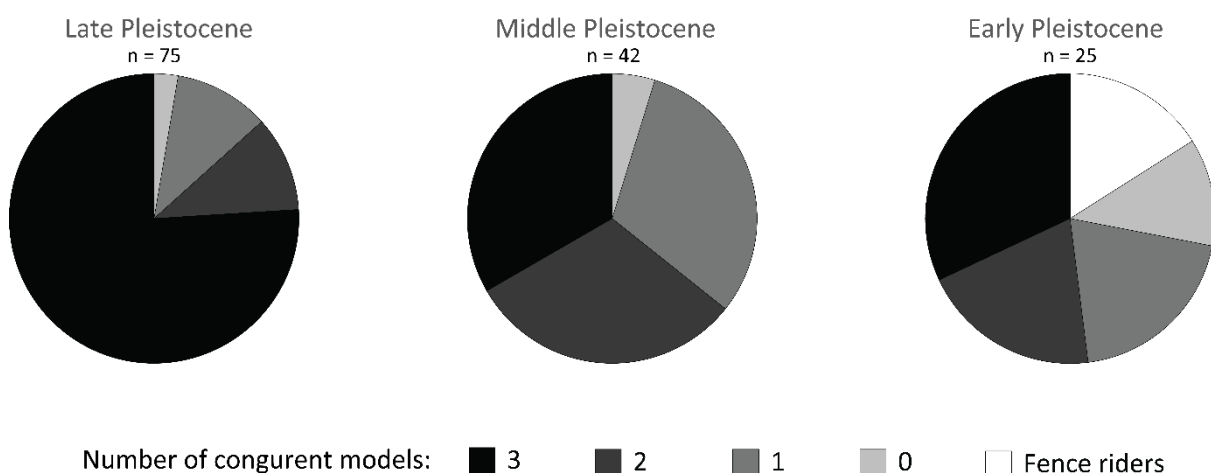


Figure 6 : Number of congruent models for fossil identification for the m1. Late Pleistocene specimens are from Arbez et al., 2021 and Arbez et al., 2023. Late Pleistocene sites: Amange, Bišilu, Gully Cave, Srbsko Cave, Tetin Kubrychtova Cave. Middle Pleistocene sites: Chlum 4; Koněprusy; Mladec 13; Sackdillinger; Vergranne. Early Pleistocene sites: Schernfeld; Vcelare 5.

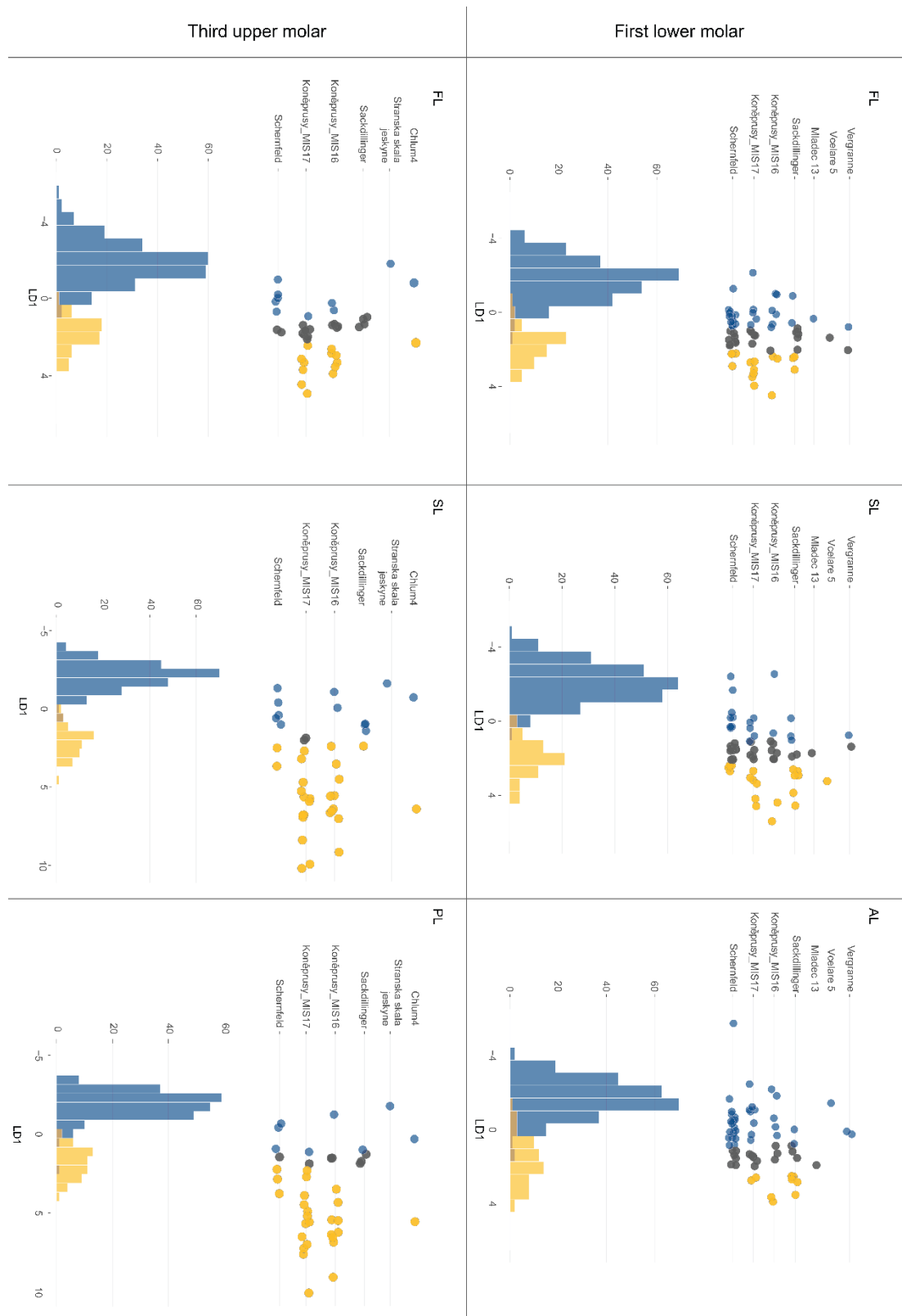


Figure 7: Distribution histograms of the modern samples along the linear discriminant axis. Lemmus are in blue and Myopus are in yellow. Fossil samples are reported by archaeological/palaeontological levels (scatter plot).

Discussion

This study is in the scope of improving the fossil identifications using geometric morphometrics (e.g. Baylac and Friess, 2005; Evin et al., 2013), and especially for small mammal investigations (McGuire, 2011; Navarro et al., 2018; Montuire et al., 2019; Kolendrianou et al., 2020; Pelletier, 2021). By combining geometric morphometrics with linear discriminant analysis, both *Lemmus* and *Myopus* specimens were identified in the Early and Middle European Pleistocene and their occurrence questions the taxonomic status of *Lemmus kowalskii*, and so the evolutionary history of the Lemmini tribe.

History of the Lemmini tribe

Earliest History

The earliest history of Lemmini has been comprehensively surveyed by Fejfar and Repenning (1998) and more recently by Tesakov and Bondarev (2022). The fossil record illustrates a deep root of the tribe with *Tobienia kretzoi*, Fejfar and Repenning, 1998, discovered in the MN15b site of Wölfersheim (Germany). This age is in agreement with the age proposed by the molecular clock, estimating the divergence of Lemmini from the other avicolines at 4.16 Ma (3.33 – 5.15 Ma, calibrated) (Abramson et al., 2021). *Tobienia kretzoi* has brachyodont molars with rhizodont form, lacking cement. Yet its occlusal pattern clearly fits with the characteristics of the tribe crown morphology. Tesakov and Bondarev (2022) complement the stem line of the tribe with a new species, *Tobienia fejfari* from the Early villanian (Csarnotan, MN16a) site of Nizhny Rozovsky (Omsk Region, Russia). The species shows an advanced hypsodonty and rich cement infill in the crown synclines, which corresponds to the state close to the arhizodont pattern. From MN16b, further levels of the tribe history are characterized by arhizodont forms, such as *Pliotomys mimomiformis*, Sukhov, 1976 (including *Synaptomys* (*Praesynaptomys*) *europaeus* Kowalski, 1977 from MN16 Remblice Krolewskie 1 - comp. Kowalski 2001), representing the earliest case of arhizodonty in arvicoline rodents, supposedly driven from early specialization of the clade for consuming extremely low nutritional food such as sedges, horsetails and green mosses in wet swampy habitats (Tesakov and Bondarev, 2022). Further European records come from sites of the Late Villanyian (MN17) and Biharian (Q1, Q2) ages, and were mostly assigned to *Lemmus* sp. (e.g. Fejfar and Horáček,

1983), or to *Lemmus kowalskii*, which represents the first known species of the genus *Lemmus*. In later stages of the Biharian (Q1, Q2), another taxon has been defined, *Lemmus sheri*, Abramson, 1992, described as an intermediate form between *Lemmus kowalskii* and present day *Lemmus* (Abramson and Nadachowski, 2001; Tesakov and Bondarev, 2022). It must be noted that despite some discussions (Heller 1958, Koenigswald 1970, Storch et al. 1973, Fejfar and Horáček 1983), no *Myopus* have been explicitly identified in the Early Pleistocene fossil record.

Carls and Rabeder (1988) suggested that the sequence *mimomiformis* – *kowalskii* – *sheri* – *lemmus* is to be looked upon as a gradual transition of particular chronospecies composing a single clade. Abramson and Nadachowski (2001) support this scenario concept and stress that "The split of two recent genera of Lemmini, *Lemmus* and *Myopus*, cannot be traced in fossil record, because they are practically indistinguishable in all characteristics of the skull and dentition". In contrast to Carls and Rabeder (1988) who propose to include *schisticolor* into *Lemmus* and consider *Lemmus kowalskii* as a common ancestor of both *Myopus schisticolor* and *Lemmus lemmus*, Abramson and Nadachowski (2001) argue that the genetic and behavioural differences between these taxa are enough to exclude *Myopus* from this phylogenetic scenario.

Lemmus / Myopus divergence

For the Lemmini tribe divergence age, fossil and molecular data are congruent, with an age of 4.81 Ma non-calibrated (4.16 [3.33 – 5.15] Ma calibrated, Abramson et al., 2021). *Lemmus* and *Myopus* separated shortly after the tribe divergence, but the exact age is not well known. The uncalibrated age is estimated around 4.1 Ma non-calibrated (Abramson et al., 2021). An alternative estimation has been proposed by Tesakov and Bondarev (2022), based on the fossil record, aging the divergence of *Lemmus* and *Myopus* during Late Villanyian (MN17) / Early Biharian (Q1), approximately around 2 Ma, i.e. at the stage of *Lemmus kowalskii*.

It should be mentioned that discordances between divergence ages indicated by fossil record and those predicted by mtDNA molecular clock (Abramson et al., 2021) also

concern other branches of the Arvicolinae tree. The case of *Microtus s.l.*, which first appearance and immediate expansion in the fossil record delimit the Villanyian / Biharian (MN17/Q) boundary at 1.8 Ma (Fejfar and Heinrich 1983, Horáček and Ložek 1988), serves a pertinent example. While the *Microtus s.l.* phenotype divergences from the common arhizodont ancestor (*Allophaiomys pliocaenicus*) during Biharian is robustly demonstrated in fossil record (e.g. Fejfar and Horáček 1983, Rabeder 1986, Maul and Markova 2007), the molecular dates (2.44–5 Ma) suggest that the radiation of *Microtus s.l.* occurred prior to Villanyian. This implies that the derived arhizodont dental phenotype characterizing the clade arose from multiple convergences, which is very hard to imagine regarding the independent history of all particular groups. In short, timing of divergences predicted by Abramson et al. (2021) is to be looked upon, at least in some instances (Lemmus / *Myopus* divergence including), as doubtful.

Myopus identification in the European fossil record

Recently and for the first time, wood Lemming (*Myopus schisticolor*) specimens were identified in several Late Pleistocene sites in Western Europe (Arbez et al., 2021, 2023). The current work attests the presence of this rodent in older periods in the sites of Sackdillinger, Koněprusy, Chlum 4 and Schernfeld.

Its identification is in opposition with a paradigm suggesting that the wood Lemming has never reached Europe during the Pleistocene (e.g. Kowalski, 1977, 1995, 2001; von Koenigswald and Martin, 1984; Carls and Rabeder, 1988; Harrison, 1989; Abramson, 1993; Beijersbergen, 2006), whereas its presence was suspected by some authors (Fejfar and Horáček, 1983; Chaline et al., 1989; Robert and Parfitt, 1999). This paradigm is partially related to the tooth morphological similarity of both genera, but this assumption does not alone justify the presumed *Myopus* absence in the European fossil record. All authors acknowledged that Early and Middle Pleistocene Lemmini specimens tend to be smaller than present day Lemmus, with size ranges comparable to *Myopus* (Kowalski, 2001; Carls and Rabeder, 1988; Robert and Parfitt, 1999), but it did not lead to the recognition of *Myopus* specimens, some authors relating this size difference to the presence of juvenile

Lemmus (Kowalski, 1977). In the light of these elements, we can wonder why all Lemmini remains were all assigned to Lemmus instead of both Lemmus and Myopus genera?

One possible explanation might lie in the history of the genus Myopus identification. The schisticolor species has always been considered as a separate entity (Lilljeborg, 1866), while confusion has always been made at the genus level. When the first fossil specimens of Lemmini were discovered in Europe (Hensel, 1855), the Lemmini tribe was not yet established, and both Lemmus and Myopus were grouped together in the genus Myodes with other species of voles and lemmings as *Myodes lemmus* and *Myodes schisticolor*. The tribe Lemmini was recognized later (Miller, 1896), grouping together the genera *Dicrostonyx*, *Synaptomys*, and *Lemmus*, including the *Myopus schisticolor* as *Lemmus schisticolor*. It is only in 1912 that Miller identified the genus *Myopus* as a separate genus from *Lemmus*, with the monophyletic *M. schisticolor* (Miller, 1912). The author clearly stated that he had very little information about the species repartition area, for which the "exact limits of range [are] not known" East of Finland territory (Miller, 1912, p. 611). At the time of recognition of *Myopus* genus, Lemmini remains were already found in many fossil localities all across Europe, identified as *Lemmus lemmus*, often associated with typical cold-arctic taxa such as *Dicrostonyx* (e.g. Hensel, 1855; Woldrich, 1881; Nehring, 1890). The association of these two genera is typical of present-day high arctic habitats (Oksanen et al., 2008). In that regard, Lemmini remains played a huge role in the definition of ice ages for researchers of the mid-late XIXe century (Hensel, 1855). With the *Myopus* genus being recently identified, and due of the iconic image of the Norwegian Lemming (*Lemmus lemmus*), no mention of putative European Pleistocene wood Lemming was made for a long time (see Hinton, 1926a, who did not mention the *Myopus* genus in his synthesis of fossil British faunas, though he provides a detailed description of *Myopus* in his monograph of voles and lemmings - Hinton 1926b).

Investigating the Early Pleistocene Lemming remains from Poland, Kazimierz Kowalski (1977) mentioned *Myopus* and its morphological proximity with *Lemmus*. Nonetheless, Kowalski stated that it is more likely that the European fossil populations belong to the *Lemmus* genus, the presence of *Myopus* being "therefore hardly possible", especially because the presumed geographic origin of the genus was in Eastern Asia, very far from Europe (Kowalski, 1977, p. 307). Since then, the presence of *Myopus* in the Western

European fossil record has never really been reconsidered, with a few exceptions (see Chaline et al., 1989; Robert and Prafitt, 1999). All these specimens were later re-classified as *Lemmus* sp., rejecting all assumptions about *Myopus* presence (Kowalski, 2001).

Using geometric morphometrics, it is now possible to separate the two genera and to confidently identify fossil specimens from the Early to Late Pleistocene, such as in Gully Cave, Amange, Koněprusy, Chlum 4, Sackdillinger or Schernfeld. The identification of *Myopus* challenges our understanding of the Lemmini fossil specimens and impels us to reconsider the status of *Lemmus kowalskii*.

The *Lemmus kowalskii* status in the fossil record

When Carls and Rabeder (1988) first identified the *Lemmus kowalskii*, they stated this species could be the Early Pleistocene ancestor of the present day *Lemmus lemmus*. In 2001, Kowalski (2001) summarized the records from 37 European sites, reattributing all Lemmini specimens, from Early Villanyian to Late Biharian to *Lemmus kowalskii*. This form has been first identified in the type locality Schernfeld (Carls and Rabeder, 1988) and is represented by large samples in the MN17 site of Zamkowa Dolna from Poland (Kowalski, 1977; Abramson and Nadachowski, 2001). *L. kowalskii* is characterized by its small size, roughly corresponding to that of *Myopus schisticolor*, and by a series of ancestral molar characters, particularly on the M3: 1) The indistinct distal re-entrant fold, contrasting to the extant species of both *Lemmus* and *Myopus*, 2) a closed triangular shape of T2 field (in terms of Tesakov and Bondarev, 2022) not broadly opened to enamel-free lingual wall of the tooth. These features are also well marked on the specimens from other sites of MN17 age such as Sidstrand or Weybourne 2 (Harrison et al., 1989; Mayhew, 2015; Preece et al., 2020).

The results of our study highlight that *Lemmus kowalskii* in sense of Kowalski (2001), i.e. as the taxon covering all European Early Pleistocene (MN17-Q2) Lemmini, is not a homogeneous group in two different aspects. First, all fossil populations show very high variation scores, comparable (if not higher) to what we can observe among modern genera. Second, there are significant morphological differences between the Early /

Middle Pleistocene Transition (EMPT: late Q2 / early Q3). It seems therefore appropriate to treat the Middle and Early Pleistocene specimens as two distinct entities, especially because the *Myopus* presence might have different implications depending on the chronological context.

The Lemmini fossils from Middle Pleistocene Europe

Beijersbergen (2006) noticed that the Middle Pleistocene specimens from Schöningen and Boxgrove cave (layers 5b, 6 and 7) have an intermediate morphology between early Pleistocene *L. kowalskii* specimens and present day *L. lemmus*. Middle Pleistocene specimens have more complex molars than *L. kowalskii*, but still being very different from the modern *L. lemmus*. If our results corroborate this statement, we also highlight an important morphological proximity between Middle Pleistocene specimens and the modern *Myopus*, especially for the M3, for which there are no statistical differences between modern wood Lemmings and the specimens from Koněprusy and Sackdillinger. In addition, the linear discriminant model successfully identified almost all Middle Pleistocene specimens in our dataset, with a large majority of *Myopus* specimens. All Middle Pleistocene Lemmini assemblages are then composed of both *Lemmus* and *Myopus*, and not exclusively of *Lemmus* as previously considered.

The presence of such assemblages, including both *Lemmus* and *Myopus*, could explain why Lemmini fossils are partially associated with other mild climate and forested taxa during the Middle Pleistocene and not exclusively in typical cold-open environment associations.

There is then no reason to assign all Middle Pleistocene specimens to *L. kowalskii* anymore, and this taxonomic designation should be restricted to the earliest Pleistocene (i.e. MN17) specimens, even if the situation seems more confusing for this time-period. For the Middle Pleistocene clade of *Lemmus* showing morphological differences compared to the modern *Lemmus* genus, another fossil *Lemmus* species, *L. sheri* Abramson, 1992 has been identified in central Siberia but never in the European fossil record. In the current state of knowledge, more fossil specimens from this period have to be morphologically analysed in order to decide on accurate taxonomic attribution.

The Lemmini fossils from Early Pleistocene Europe

All our results clearly indicate that the Schernfeld specimens have a highly variable morphology, very distinct from both Middle Pleistocene and modern specimens. Following the approach of Huberty and Olejnik (2006), the high number of fence riders among a population could suggest the existence of another group, different from the ones used in the training dataset (i.e. *Myopus* and *Lemmus* genera - supplementary material 2). The presence of both *Lemmus*, and *Myopus* as well as a hypothetical third group can explain this high variability, but it also misleads our understanding of the Schernfeld population. More specifically, it invalidates the accepted status of *L. kowalskii* as the hypothetical ancestor of present day *Lemmus* (Carls and Rabeder, 1988), especially since the holotype of *L. kowalskii*, based on an upper third molar, is confidently classified as a *Myopus*. The definition of this holotype is now clearly challenging to properly attribute the remains to this taxon. It should be remembered, however, that Carls and Rabeder (1988) do not believe in deep divergence between *Lemmus* and *Myopus*, and include the schisticolor species as a member of *Lemmus*, thus thinking that *L. kowalskii* is a common ancestor of both species.

The hypothesis of the occurrence of both *Lemmus* and *Myopus* is congruent with their estimated divergence time. Even if it is not precisely known, it varies from 4.6 Ma (Abramson et al., 2021) to 2 Ma (Tesakov and Bondarev, 2022). This timing overlaps the MN16 / 17 zone, which includes the Schernfeld site. In addition to *Lemmus* and *Myopus*, the high proportion of fence riders suggested that the Schernfeld population could include also a third unidentified group, with a distinct morphology, representing eventually another lineage restricted to the Early Pleistocene.

The taxonomic assignment of Early Pleistocene Lemmini specimens as *L. kowalskii* is then debatable, especially since some Schernfeld specimens are attributed to wood Lemmings. We do argue that the peculiar morphology of Early Pleistocene specimens compared to Middle Pleistocene and modern genera justifies a different taxonomic assignment. The small number of specimens in each group (*Lemmus*, *Myopus* or unknown taxa) prevents the possibility of further investigations on Schernfeld specimens. Whether it is a *Lemmus*, a *Myopus* or an unknown taxon, the question is still open. Last but not least, a possibility that *Lemmus kowalskii* represents the stem clade

close to a common ancestor of both *Myopus* and *Lemmus* cannot be completely ruled out without a precise aging of their divergence age. The broad phenotype variation demonstrated in the present paper could correspond to that hypothesis quite a well. In any case, the morphological differences between Early and Middle Pleistocene give the Lemmini specimens a powerful biochronological potential.

Conclusion

The re-investigation of previous identifications using geometric morphometrics highlighted important chronological and taxonomical features structuring Lemmini fossil diversity. There are important morphological differences between Early and Middle Pleistocene Lemmini populations, justifying treating them as two distinct entities rather than as one homogeneous group, giving Lemmini fossil records an important biochronological potential.

For the first time, *Myopus* specimens have been confidently identified in the Early and Middle Pleistocene European fossil record, always in association with *Lemmus*. The identification of *Myopus* among the Schernfeld specimens questions the accepted definition of *Lemmus kowalskii*, and if it is still impossible to define its taxonomic status, it cannot be considered as the ancestral form of *Lemmus*.

It is clear that the recurrent co-occurrence of two morphologically similar taxa tremendously complexifies our understanding of fossil Lemmini. Careful investigation on such specimens could help in discriminating between the two genera, thus having a better understanding of the two taxa. It clearly appears that without an extensive study of Early Pleistocene Lemmini, our view of ancient lemmings will keep being a vast land of confusion.

Acknowledgements

The authors are very grateful to Nicolas Navarro and Rémi Laffont for their help in the methodology development and the statistical analyses. The authors are also grateful to the different persons and institutions that gave access to their collection for modern referential: Jérôme Thomas (ReColNat, Paleontology collection, Biogéosciences), Hanneke Johanna Maria Meijer (Department of Natural history, University Museum of Bergen), Daniela C. Kalthoff and Anna Perrson (Department of Zoology, Swedish Museum of Natural History), Maria Mostadius (Biological Museum, Lund University), Lars Erik Johannessen (Bird and mammal Collections,

Natural History Museum, University of Oslo) and especially Gertrud Rossner for her access to the Schernfeld specimens (Department of Palaeontology and Geology, Bavarian state, Munich). Particular thanks goes to Jan Wagner for enabling us to investigate the samples from Koneprusy C178 and other material deposited in the collection of National Museum Prague. This study was partially supported by the project HARCLOB (AAP 2020 Région Bourgogne Franche-Comté).

Figure caption

Figure 1: Geographical and temporal setting of the study. A) Map of distribution of the specimens and species in Europe. Blue stars for *Lemmus*, yellow stars for *Myopus*, brown stars for fossil sites. Number on the figure 12: Koněprusy; Chlum 4; 13: Sackdillinger; 14: Schernfeld; 15: Vergranne; 16: Vcelare; 17: Mladec, Stranska Skala Cave. B) Stratigraphic context of the Pleistocene sites of the study. Chronological scale expressed in terms of standard European biostratigraphic scale (Fejfar and Heinrich, 1983; Bernor et al., 1996) and in terms of Neogene and Quaternary mammalian biozones (Horáček and Ložek 1988; Agustí et al., 2001).

Figure 2: Landmark schemes used in the current study. Fixed landmarks are in black, sliding semi landmarks are in green, landmarks operated manually are in white. First lower molar on the left, third upper molar on the right. Abbreviations: T = triangles, LRA = lingual re-entrant angles, BRA = buccal re-entrant angles, AL = anterior loop, PL = posterior loop. Modified after van der Meulen (1973).

Figure 3: PC projection of all axis explaining more than 10% shape variation for both teeth with the lollipop graph displaying the morphological changes along the positive side of the axis. First lower molar: A (PC1 - PC2), B (PC1 - PC3), C (PC2 - PC3), D (centroid size); third upper molar: E (PC1 - PC2), F (PC1 - PC3), G (PC2 - PC3), H (centroid size). The red star indicates the position of *Lemmus kowalskii* holotype.

Figure 4: Boxplot of the Convex hull volume for each site and for both teeth.

Figure 5: Meanshape prediction projection from Procrustes Anova. 95% confidence ellipse corresponds to the p-value threshold.

Figure 6: Number of congruent models for fossil identification for the m1. Late Pleistocene specimens are from Arbez et al., 2021 and Arbez et al., 2023. Late

Pleistocene sites: Amange, Bišilu, Gully Cave, Srbsko Cave, Tetin Kubrychtova Cave.
Middle Pleistocene sites: Chlum 4; Koněprusy; Mladec 13; Sackdillinger; Vergranne. Early
Pleistocene sites: Schernfeld; Vcelare 5.

Figure 7: Distribution histograms of the modern samples along the linear discriminant axis.
Lemmus are in blue and *Myopus* are in yellow. Fossil samples are reported by
archaeological/palaeontological levels (scatter plot).

Table 1: List of the fossil and modern specimens used in the current study, with their count per
teeth. See figure 1 for localities

Table 2: Variation measures: squared pairwise distance between specimens (Pw_{dist}^2) are
shown in Procrustes distances. Partial Disparity scores are shown in percentage of overall
disparity.

Table 3: Pairwise comparison results for m1. Non-significant values are in bold.

Table 4: Pairwise comparison results for M3. Non-significant values are in bold.

References

- Abramson, N.I., 1992. A new species of lemming from the Eo-pleistocene of North East
Siberia (*Mammalia: Cricetidae*). *Zoosystematica Rossica* 1, 156–160.
- Abramson, N.I., 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (*Lemmini,*
Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis. *Journal of Zoology* 230, 687–699.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02717.x>
- Abramson, N.I., Nadachowski, A., 2001. Revision of fossil lemmings (*Lemminae*) from
Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia. *Acta*
zoologica cracoviensia 44(1), 65–77.
- Abramson, N.I., Bodrov, S.Y., Bondareva, O.V., Genelt-Yanovskiy, E.A., Petrova, T.V., 2021. A
mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (*Rodentia: Arvicolinae*):
Evolutionary and taxonomic implications. *PLoS ONE* 16, e0248198.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248198>

- Adams, D., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., Baken, E., 2022. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.4.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garces, M., Krijgsman, W., Oms, O., 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe: State of the art. *Earth-Science Reviews* 52, 247–260. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00025-8](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00025-8)
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance: non-parametric Manova for ecology. *Austral Ecology* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Arbez, L., Royer, A., Schreve, D., Laffont, R., David, S., Montuire, S., 2021. The missing *Myopus* : plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics. *Journal of Quaternary Sciences* 36, 224–238. <https://doi.org/10.1002/jqs.3269>
- Arbez, L., Tereza, H., Royer, A., Sophie, M., Ivan, H., 2023. The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe. *Quaternary Science Reviews* 303, 107974. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107974>
- Baylac, M., Frieß, M., 2005. Fourier Descriptors, Procrustes Superimposition, and Data Dimensionality: An Example of Cranial Shape Analysis in Modern Human Populations, in: Slice, D.E. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers, New York, pp. 145–165. https://doi.org/10.1007/0-387-27614-9_6
- Beijersbergen, L.M.T., 2006. The Middle Pleistocene *Lemmus* (*Arvicolidae*, *Rodentia*, *Mammalia*) in North-Western Europe. *Courier Forschungsinstitute Senckenberg*, 256, 173–192.
- Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Andrews, P., de Bruijn, H., Fortelius, M., 1996. The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas: A chronologic, systematic, biogeographic and paleoenvironmental synthesis. In: Bernor, R. L., Fahlbusch, V., Mittmann, H. W., (eds), *The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York, pp. 449–471.

- Boedeker, P., Kearns, N.T., 2019. Linear Discriminant Analysis for Prediction of Group Membership: A User-Friendly Primer. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science* 2, 250–263. <https://doi.org/10.1177/2515245919849378>
- Bookstein, F.L., 1997. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press.
- Cardini, A., Seetah, K., Barker, G., 2015. How many specimens do I need? Sampling error in geometric morphometrics: testing the sensitivity of means and variances in simple randomized selection experiments. *Zoomorphology* 134, 149–163. <https://doi.org/10.1007/s00435-015-0253-z>
- Carls, N., Rabeder, G., 1988. Die Arvicoliden (*Rodentia*, *Mammalia*) aus dem Ältpleistozän von Schernfeld (Bayern). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich*. 14, 123–237.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Brochet, G., Martin, F., 1989. Les lemmings fossiles du genre *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le pléistocène de France. *Geobios* 22, 613–623. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80115-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80115-9)
- Collyer, M.L., Sekora, D.J., Adams, D.C., 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity* 115, 357–365. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.75>
- Collyer, M.L., Adams, D.C., 2021. RRPP: Linear Model Evaluation with Randomized Residuals in a Permutation Procedure, R package version 1.1.2. <https://cran.r-project.org/package=RRPP>
- Drake, A.G., Klingenberg, C.P., 2010. Large-Scale Diversification of Skull Shape in Domestic Dogs: Disparity and Modularity. *The American Naturalist* 175, 289–301. <https://doi.org/10.1086/650372>
- Dryden, I.L., Mardia, K.V., 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley and Sons: Chichester.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., Dobney, K., 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* 40, 735–743. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.08.005>

- Fejfar, O., Heinrich, W.D., 1983. Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa. Schriftenreihe für Geologische Wissenschaften 19/20, 61–109.
- Fejfar, O., Horáček, I., 1983. Zur Entwicklung der Kleinsäugerfaunen im Villányium und Alt-Biharium auf dem Gebiet der ČSSR. Schriftenr. geol. Wiss., Berlin, 19–20, 111–208.
- Fejfar, O., Repenning, C.A., 1998. The ancestors of the lemmings (*Lemmini*, *Arvicolinae*, *Cricetidae*, *Rodentia*) in the early Pliocene of Wiilfersheim near Frankfurt am Main; Germany. *Senckenbergiana lethaea* 77(1), 161–193.
- Foote, M., 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19, 403–419. <https://doi.org/10.1017/S0094837300014056>
- Goodall, C., 1991. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 53, 285–321. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1991.tb01825.x>
- Guillerme, T., 2018. dispRity: A modular R package for measuring disparity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1755–1763. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13022>
- Harrison, D.L., Bates, P.J.J., Clayden, J.D., 1989. Occurrence of *Lemmus kowalskii* Carls and Rabeder, 1988 (*Rodentia*, *Microtinae*, *Lemmus*) in the Lower Pleistocene of East Anglia. *Acta Theriologica*, 34, 55–65. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.89-3>
- Heller, F., 1958. Eine neue altquartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwabische Alb). *Neus Jahrbuch für Geologie und paläontologie*, 107, 1–102.
- Hensel, R., 1855. Beiträge zur Kenntniss fossiler Säugetiere; Insectenfresser und Nagethiere der Diluvialformation. Deutschen Geologischen Gesellschaft.
- Hinton, M.A.C., 1926a. The Pleistocene Mammalia of the British isles and their bearing upon the date of the glacial period. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society* 20(3), 325–348.
- Hinton, M.A.C., 1926b. Monograph of the voles and lemmings (*Microtinae*) living and extinct (Vol.1). order of the Trustees of the British Museum.
- Horáček, I., Ložek, V., 1988. Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozpravy ČSAV, řada MPV* 98, 1–102.

- Huberty, C.J., Olejnik, S., 2006. Applied MANOVA and discriminant analysis. John Wiley & Sons.
- Koenigswald, W. von Martin, L.D., 1970. Mittelpleistozäne Kleinsäugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 10, 407-432.
- Koenigswald, W, von Martin, L.D., 1984. Revision of the fossil and recent *Lemminae* (*Rodentia*, *Mammalia*). Papers in Vertebrate Paleontology honoring Robert Warren Wilson. Carnegie Museum of Natural History Special Publication 9, 122-137.
- Kolendrianou, M., Ligkovanlis, S., Maniakas, I., Tzortzi, M., Iliopoulos, G., 2020. The Palaeolithic cave of Kalamakia (Mani Peninsula), Greece: new insights on the palaeoenvironment using microvertebrates and mesowear analysis of ruminant teeth. *Heliyon* 6, e03958. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03958>
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A., Lockwood, C.A., 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38, 3006-3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>
- Kowalski, K., 1977. Fossil lemmings (*Mammalia*, *Rodentia*) from the Pliocene and early Pleistocene of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*. 22(7), 297-318.
- Kowalski, K., 1995. Lemmings (*Mammalia*, *Rodentia*) as indicators of temperature and humidity in the European Quaternary. *Acta Zoologica Cracoviensia*. 38(1), 85-94.
- Kowalski, K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia. Quaternaria* 72, 3-389.
- Lilljeborg, W., 1866. Systematisk öfversigt af de gnagande däggdjuren, glires: (Einladungsschrift zu einer Doctorpromotion.). Kongl. Akad. Bocktrykkereiet.
- Markova, E.A., Bobretsov, A.V., Starikov, V.P., Cheprakov, M.I., Borodin, A.V., 2018. Unification of Criteria for Distinguishing Morphotypes of Cheek Teeth in Lemmings (*Lemmini*, *Arvicolinae*, *Rodentia*). *Biology Bulletin* 45, 1083-1095. <https://doi.org/10.1134/S106235901809011X>
- Maul, L. C., Markova, A. K., 2007. Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe. *Quaternary international*, 160(1), 81-99.

- Mayhew, D.F., 2015. Revised biostratigraphic scheme for the Early Pleistocene of the UK based on arviculids (Mammalia, Rodentia). *Geological Journal* 50, 246–256.
<https://doi.org/10.1002/gj.2591>
- McGuire, J.L., 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy* 92, 1383–1394. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-280.1>
- Miller, G.S., 1896. *Genera and Subgenera of Voles and Lemmings*. U.S. Government Printing Office.
- Miller, G.S., 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe Exclusive of Russia) in the Collection of the British Museum*. Order of the Trustees.
- Montuire, S., Royer, A., Lemanik, A., Gilg, O., Sokolova, N., Sokolov, A., Desclaux, E., Nadachowski, A., Navarro, N., 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes. *Quaternary Science Reviews* 221, 105886.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105886>
- Navarro, N., Montuire, S., Laffont, R., Steimetz, E., Onofrei, C., Royer, A., 2018. Identifying Past Remains of Morphologically Similar Vole Species Using Molar Shapes. *Quaternary* 1, 20. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>
- Nehring, A., 1890. *Ueber Tundren und Steppen der jetzt-und vorzeit: mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna*. F. Dümmler.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., Olofsson, J., 2008. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: Integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research*, 10(3), 415–434.
- Pelletier, M., 2021. Morphological diversity, evolution and biogeography of early Pleistocene rabbits (Genus *Oryctolagus*). *Palaeontology* 64, 817–838.
<https://doi.org/10.1111/pala.12575>
- Ponomarev, D., Puzachenko, A., Isaychev, K., 2013. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia. *Acta Zoologica* 96, 14–29.
<https://doi.org/10.1111/azo.12047>

- Preece, R.C., Meijer, T., Penkman, K.E.H., Demarchi, B., Mayhew, D.F., Parfitt, S.A., 2020. The palaeontology and dating of the 'Weybourne Crag', an important marker horizon in the Early Pleistocene of the southern North Sea basin. *Quaternary Science Reviews* 236, 106177. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106177>
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rabeder, G., 1986. Herkunft und frühe Evolution der Gattung *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 51, 350-367.
- Roberts, M., Parfitt, S., 1999. Boxgrove: A Middle Pleistocene Hominid Site at Eartham Quarry, Boxgrove, West Sussex. English Heritage.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- Roussel, J.R., Barber, C.B., Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R.B., Mozharovskiy, P., Sterratt, D., 2019. Geometry: Mesh generation and surface tessellation. <https://CRAN.R-project.org/package=geometry>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9, 671-675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Steppan, S.J., Schenk, J.J., 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE* 12, e0183070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183070>
- Storch, G., Franzen J., Malec F., 1973. Die altpleistozäne Säugerfauna (Mammalia) von Hohensülzen bei Worms. *Senckenbergiana lethaea*, 54(2), 311-343.
- Sukhov, V.P., 1976. Remains of lemmings in the Pliocene deposits of Bashkiria. *Proc Zool Inst.* 66, 117-121.
- Tesakov, A., Bondarev, A., 2022. Down to the roots of lemmings: a new species of basal lemming from the upper Pliocene of West Siberia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 41, e2036173. <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.2036173>

- van der Meulen, A.J., 1973. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (*Arvicolidae*, *Rodentia*), *Quaternaria*. 17, 1-144.
- Wilson, D.E., Lacher, T.E., Mittermeier, R.A. (eds)., 2017. Handbook of the Mammals of the World, vol. 7. Lynx Edicions, Barcelona. 1008. Rodent II.
- Woldřich, J.N., 1881. Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde : 1. Teil. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Vol. 82
- Zelditch, M.L., Sheets, H.D., Fink, W.L., 2003. The ontogenetic dynamics of shape disparity. *Paleobiology* 29, 139-156. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2003\)029<0139:TODOSD>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0139:TODOSD>2.0.CO;2)
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., 2012. Introduction, in: *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier, pp. 1-20. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0>

4.3 Compléments de discussion

4.3.1 Identification spécifique et paradigmes scientifiques

Ce travail met clairement en évidence l'importance des idées préconçues et des paradigmes scientifiques dans l'identification et la définition des catégories taxonomiques. Sans revenir en détail sur ce point, il apparaît tout de même surprenant que la quasi-totalité des spécialistes puissent exclure une espèce du registre fossile, tout en étant conscients de leur incapacité à différencier deux espèces morphologiquement proches. Loin d'être la preuve d'une fermeture d'esprit ou d'un manque de compétence, cela est essentiellement dû au poids de l'historiographie, suffisamment lourd pour permettre d'effacer complètement une espèce de l'esprit de nombreux spécialistes. Le fait qu'ils aient pour la plupart identifiés les restes de *Lemmini* comme des *Lemmus* sp. est d'ailleurs la preuve des doutes qu'ils pouvaient nourrir quant à leurs identifications.

Il y a fort à parier que *Myopus* ne soit pas un cas isolé, et que d'autres taxons sont ainsi absents du registre fossile par simple usage scientifique. Pour ces raisons, il semble extrêmement important de coupler une étude taxonomique avec une étude historiographique, surtout quand cela concerne des groupes morphologiquement proches. Bien sûr cela paraît extrêmement simple pour les Lemmini au vu du très faible nombre d'espèces au sein de cette famille, et de leur isolement au sein des autres Arvicolinae. Il y a fort à parier que le travail historiographique à réaliser pour d'autres genres (e.g. *Microtus* ou *Sorex*) serait bien plus conséquent. Mais cela permet tout de même d'expliquer les raisons de la présence (ou de l'absence) d'une espèce dans le registre fossile.

4.3.2 Utilisation de modèle discriminant pour les périodes anciennes

Après avoir présenté cette méthode en congrès, certains collègues m'ont fait part de leurs réserves sur l'utilisation d'un modèle discriminant basé sur des spécimens actuels pour identifier des spécimens vieux de plus de 500 000 ans. En effet selon eux, les espèces considérées ont eu le temps d'évoluer, et il est tout à fait envisageable que nous ayons affaire à des espèces différentes, potentiellement éteintes, qui ne correspondent en rien aux espèces utilisées dans le référentiel actuel. Comment dès lors justifier l'utilisation d'un référentiel actuel ? Le travail présenté dans ce chapitre répond déjà à une partie des critiques pouvant être adressées à cette méthode, mais il semble important de développer ce point avec un peu plus de détail.

Tout d'abord, cette critique ne doit pas être restreinte aux modèles utilisant la morphométrie géométrique et / ou une analyse linéaire discriminante, car elle s'adresse à l'ensemble de la paléontologie, et ce depuis l'origine de la discipline. Que ce soit pour des spécimens récents ou particulièrement anciens, l'analogie avec les taxons actuels fait partie intégrante de l'identification taxonomique. C'est le principe d'actualisme. L'utilisation de caractères discrets, de mesures linéaires, de morphométrie traditionnelle ou géométrique pour comparer des spécimens actuels et fossiles est une des pierres angulaires de l'étude du vivant. Il ne s'agit pas de dire que les fossiles sont similaires aux organismes vivants, mais d'identifier desquels ils sont les plus proches. L'avantage des méthodes statistiques est justement qu'elles permettent de savoir avec précision le niveau de confiance à accorder à une telle démarche.

C'est exactement ce que permet l'utilisation de plusieurs schémas de landmarks, et donc de plusieurs modèles discriminants. Dans notre cas, le fait que l'ensemble des modèles produisent des identifications similaires sur les spécimens du Pléistocène récent, et que le nombre de modèles congruents soit moins important pour les périodes plus anciennes montre bien que les formes plus anciennes sont différentes des formes actuelles (Fig. 4.3). En combinant les modèles discriminants, il reste possible de classer un spécimen ancien s'il se rapproche de l'une des catégories comprises dans le corpus de référence. Si ce n'est pas le cas, aucun des modèles ne va le classer, comme c'est le cas pour les quatre *fence riders* de Schernfeld, et cela indique l'existence potentielle d'un autre groupe. Ainsi, la baisse du « taux de succès » de nos modèles pour les périodes anciennes ne doit pas être vu comme le reflet de leur incapacité à classer des spécimens anciens, mais indique au contraire que le spécimen identifié est différent des spécimens actuels.

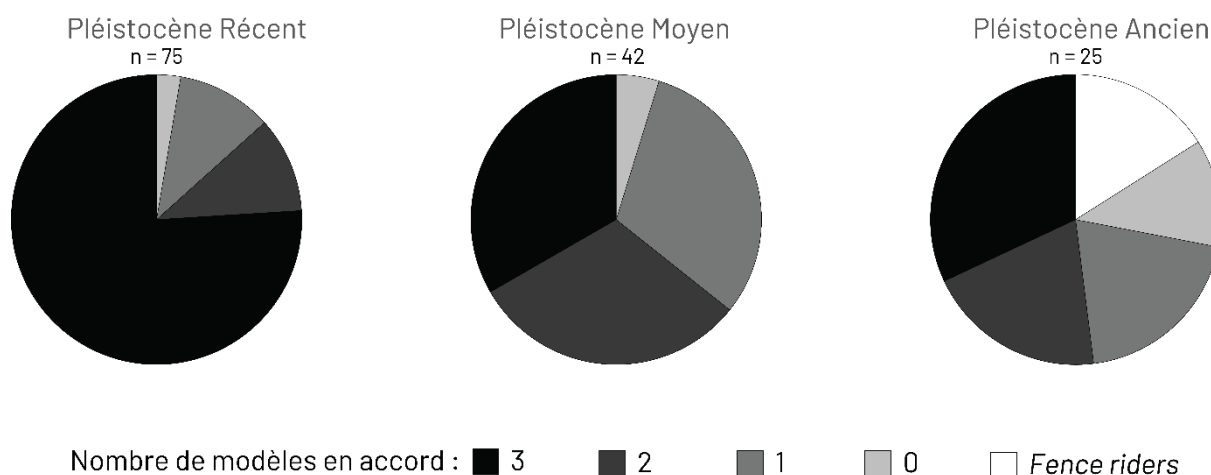


Figure 4.8 : Nombre de modèles congruents pour la classification des spécimens fossiles (m1) par période chronologique. Les spécimens du pléistocène récent comprennent ceux de Arbez et al., 2021 et Arbez et al., 2023.

Enfin, il faut également rappeler que si l'analogie entre formes actuelles et fossiles peut mener à des conclusions erronées, c'est également le cas pour d'autres méthodes, et le travail scientifique permet justement de remettre en question de vieux paradigmes.

Pour conclure, l'utilisation de spécimens actuels pour identifier les formes fossiles, lorsqu'elle est possible, est un réel avantage pour les taxonomistes, et ce même sans modèle linéaire discriminant. Si nous oublions un instant les résultats du modèle linéaire pour nous concentrer sur les résultats issus des observations morphométriques de notre travail, nous voyons clairement que la comparaison des scores de variation entre populations actuelles et populations fossiles peut suffire à indiquer la présence de deux espèces au sein de certains assemblages. De nombreux travaux ne font pas cet effort, et appliquent différentes méthodes sur du matériel fossile sans la moindre idée de la façon dont leur méthode fonctionne sur du matériel actuel. Cette critique est d'autant plus vraie aujourd'hui, où la facilité d'accès à des méthodes complexes de traitement statistique et de classification permet une généralisation de leur usage, sans avoir le recul nécessaire quant à la fiabilité des résultats obtenus (à part un critère purement statistique comme le BIC, la p.value ou le R^2). Tester ces méthodes sur des spécimens actuels permet de mettre en perspective les résultats que l'on peut obtenir pour des périodes passées. Dès lors que c'est possible, l'étude de spécimen actuel devrait être une étape indispensable au préalable à une interprétation du registre fossile.



CONCLUSION & PERSEPECTIVES

Conclusion

Synthèse et bilan

Durant l'ensemble de ce doctorat, nous avons eu pour objectif principal d'apporter de nouvelles connaissances sur un groupe emblématique des environnements arctiques, les lemmings. Nous avons cherché à intégrer données actuelles et fossiles à la fois au niveau analytique et interprétatif afin de proposer des pistes de réflexions sur l'ensemble des sujets traités. Ce travail a été réalisé avec une conviction : l'absolue nécessité d'adopter une posture critique par rapport au principe d'actualisme, tout en ayant conscience qu'il est impossible de ne pas se baser sur le monde actuel pour comprendre les évolutions des mondes passés. Ce parti pris implique une prise de recul tant réflexive que méthodologique, qui n'est possible qu'en étudiant de façon conjointe les populations actuelles et fossiles, et ce dès que cela est possible. L'étude des molaires est particulièrement appropriée pour remplir cet objectif, car elles sont présentes en grand nombre tant sur les sites fossiles que dans la période actuelle (pelotes de réjection, collections muséales), permettant de créer un important corpus de référence. Grâce à la morphométrie géométrique, nous avons pu dépasser les méthodes traditionnelles de l'étude de la morphologie, comme la description typologique ou la classification par morphotype, ce qui permet d'analyser une des composantes majeures de la biodiversité : la variabilité. Ce faisant, l'étude de la morphologie dentaire des populations de lemming nous a permis d'effectuer un travail diachronique, permettant d'appréhender le monde du vivant pour ce qu'il est : un *continuum* intrinsèquement variable et toujours en mouvement. L'étude parallèle des registres actuels et fossiles permet également de réaliser des allers-retours entre des époques différentes, donnant de la profondeur à notre vision du présent, et permettant un recul dans notre interprétation du registre fossile. Pour le dire plus simplement, l'étude de populations actuelles nous permet d'avoir une bien meilleure compréhension de la diversité fossile, ce qui apporte de nouveaux éléments pour notre appréhension du monde actuel.

Dans notre cas, cela a permis de :

- Proposer des hypothèses biogéographiques pouvant expliquer la structuration et la variation des populations de *Dicrostonyx* en Amérique du nord, en lien avec des zones refuges ;
- Reconsidérer la division taxonomique des spécimens de lemming à collier nord-américains, notamment par l'identification de signaux morphologiques particuliers chez certaines populations, comme au Groenland ou pour les populations des îles Victoria et adjacentes ;

- Mieux caractériser la diversité du Québec-Labrador en mettant en évidence la remontée d'une espèce non-arctique le long de la péninsule d'Ungava, dans une zone où *Dicrostonyx hudsonius* est la seule espèce reconnue ;
- Caractériser et quantifier le signal morphologique des populations actuelles de *Lemmus* et *Myopus* à partir de molaires isolées, afin d'identifier des différences morphologiques entre ces deux genres ;
- Réaliser la première identification de *Myopus* dans le registre fossile européen, alors même qu'un paradigme scientifique stipulait son absence totale des faunes pléistocènes européennes. Nous avons également cherché à comprendre les implications biogéographiques, évolutives et paléoenvironnementales de cette découverte ;
- Ré-investiguer le statut d'une espèce ancienne, *Lemmus kowalskii* (Carls et Rabeder, 1988), remettant en cause son homogénéité à la fois chronologique et taxonomique. La comparaison des spécimens fossiles et actuels montre qu'elle inclut des spécimens morphologiquement plus proches de *Myopus* que de *Lemmus*, et également des spécimens pouvant appartenir à un potentiel troisième groupe taxonomique jusque-là inconnu.

Au vu de tous ces résultats, nous nous permettrons d'insister une fois de plus sur la nécessité de généraliser de telles approches, couplant spécimens fossiles et spécimens actuels. Il est également nécessaire de rappeler l'importance cruciale d'une approche pluridisciplinaire, ne serait-ce qu'au niveau interprétatif, en couplant les résultats de morphométrie géométrie avec ceux d'autres disciplines (génétique, modélisations, observation de terrain). En effet, aucune donnée n'est exempte de biais, et il est possible d'obtenir des résultats et de formuler des interprétations erronées dans toutes les disciplines. Par exemple, dans le cas des *Dicrostonyx* Nord-Américains nous avons démontré que les populations de l'île Victoria et des îles adjacentes se distinguaient des autres populations par leur morphologie dentaire, leur taille, la couleur de leur pelage et leur nombre de chromosomes, alors même qu'aucune différence n'est visible au niveau de leur Adn mitochondrial. Cette absence de différences est probablement dû à une introgression, que nous ne pourrions remarquer sans croiser les résultats de différentes disciplines. Cet exemple illustre qu'une approche multidisciplinaire permet de proposer d'autres interprétations de nos résultats qui, sans être forcément vraies, seront surement moins fausses que des hypothèses construites sur un seul marqueur.

Perspectives

Le travail que nous avons réalisé laisse toutefois de nombreuses questions en suspens et appelle à être poursuivi sur différents axes :

Fossile ancien

Le succès du modèle discriminant sur les spécimens du Pléistocène ancien laisse à penser que cette méthodologie gagnerait également à être développée et appliquée sur d'autres taxons. Cela permettrait de réaliser une révision plus large de plusieurs complexes d'espèces fossiles. Comme nous l'avons vu pour le cas du *L. kowalskii*, certains complexes d'espèces doivent être redéfinis. Cette approche est applicable même en l'absence d'équivalents actuels d'un taxon fossile, les mesures de variation et de différenciation pouvant être suffisamment informatives.

Plus largement, ce travail semble indispensable pour pouvoir mieux caractériser la diversité des périodes anciennes, ce qui pourrait avoir des implications massives sur notre vision des environnements pour ces périodes anciennes. C'est particulièrement vrai pour le Pléistocène inférieur durant lequel les communautés de faunes étaient bien distinctes des faunes actuelles. Les communautés biotiques étant différentes, il serait également intéressant de coupler ces résultats avec des approches de reconstructions de niche écologiques afin de reconstruire la niche écologique des *Lemmini* fossiles durant le Pléistocène et son évolution jusqu'à aujourd'hui. Cela permettrait de discuter du conservatisme de niche sur le temps long. Les *Lemmini* sont un des taxons les plus adéquats pour ce travail, car ils sont particulièrement anciens et vivent aujourd'hui dans des environnements très particuliers.

Lemmini fossiles

Les suites à donner à ce travail sont multiples, car nous pouvons désormais établir un corpus de *Lemmus* et de *Myopus* de façon fiable dans le registre fossile, ouvrant la porte à une étude biogéographique et paléontologique large pour ces deux genres. Il est maintenant nécessaire de revoir l'ensemble des attributions fossiles de *Lemmini*, ce qui pourrait être d'une grande importance dans d'autres zones géographiques, particulièrement l'Oural et la Sibérie Orientale, où plusieurs espèces distinctes de *Lemmus* coexistent avec *Myopus*. Pour cette zone géographique, il serait également intéressant de développer une méthode capable de différencier les différentes espèces au sein du genre *Lemmus*, de façon à pouvoir reconstituer les aires de répartition fossile de *L. amurensis*, des différents clades de *L. sibiricus* et de *L.*

trimunocratus. En se recentrant sur *Lemmus*, il serait possible de comprendre l'évolution de ce genre à l'échelle holarctique, et donc de mieux appréhender l'histoire des environnements arctiques.

Dicrostonyx nord-américains

L'étude des populations actuelles de lemming à collier nord-américaines a produit des résultats intéressants, mais qui demeurent incomplets faute d'avoir eu accès aux populations continentales du Canada et d'Alaska. Cette région est d'un intérêt tout particulier car les questions de distinction taxonomique sont loin d'être résolues dans cette région. L'inclusion de ce matériel dans notre corpus serait également l'occasion d'inclure une grande absente de nos résultats : la Béringie et son rôle dans l'histoire des populations arctiques, et donc dans la biogéographie actuelle des lemmings à collier. La comparaison entre structuration morphologique des populations actuelles et des populations fossiles serait un grand pas en avant pour la compréhension de l'histoire de ces espèces en Amérique du Nord.

Communautés arctiques

Plus largement, ce travail est une pierre supplémentaire ajoutée à l'édifice de nos connaissances des environnements arctiques, de leur histoire, et plus particulièrement de l'histoire de leurs communautés de faune. L'étude de la biodiversité actuelle et fossile des espèces de lemmings en terme de taxonomie et de disparité morphologique doit ainsi être complétée si possible par d'autres domaines (phylogénétique, diversité génétique principalement). Mais surtout, la réalisation de telles études sur d'autres taxons typiquement arctiques comme le lièvre arctique (*Lepus arcticus*), le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) ou le renard polaire (*Vulpes lagopus*) permettrait de reconstituer l'histoire de ces environnements particuliers et de mieux comprendre leur fonctionnement dans les périodes anciennes. C'était d'ailleurs l'objectif initial de ce travail, censé être centré sur le genre *Dicrostonyx* en Eurasie, le tout afin de mieux appréhender les environnements arctiques et glaciaires sur ce continent.

Au-delà de la généralisation de notre approche sur d'autres taxons, il apparaîtrait pertinent d'effectuer une étude plus générale sur les communautés arctiques afin d'en comprendre leur évolution. Ce travail est déjà réalisé dans certaines zones géographiques, particulièrement en Europe et en Sibérie, mais a tendance à ne prendre en compte que les occurrences de certains taxons, sans prendre en compte la variation inter et intraspécifique, pourtant indissociable de la

notion de biodiversité. Cela apparaît pourtant crucial, d'autant plus que certains patterns sont déjà visibles par simple superposition de carte de répartition (*p.ex.* les clades de *Lemmus* et de *Dicrostonyx* ont les mêmes délimitations en Sibérie, ou encore le rôle du canal de Perry qui est important pour d'autres taxons que le lemming à collier). Comme nous l'avons vu, les écosystèmes arctiques actuels sont particuliers en comparaisons aux écosystèmes glaciaires Pléistocènes. En se replaçant au niveau communautaire, et en ayant une approche multidisciplinaire, il serait possible de retracer une histoire globale de ces écosystèmes, à l'échelle holarctique, ce qui serait d'un intérêt certain pour comprendre leur évolution passée, et ainsi éclairer leur futur dans le contexte du changement global.



ANNEXE 1

Fiches espèces

Fiches espèces

Genre *Lemmus*, avant-propos

Les différentes espèces du genre *Lemmus* sont aujourd'hui définies sur des critères morphologiques, biogéographiques, et génotypiques, ainsi que par plusieurs études d'hybridation entre espèces (Abramson *et al.*, 2008 ; Abramson et Petrova, 2018 ; Fedorov *et al.*, 1999 ; Fedorov et Stenseth, 2001 ; Rausch et Rausch, 1975).

Pourtant de récentes études génétiques réalisées à l'échelle du genre nous invitent à revoir la taxonomie actuellement reconnue. Plusieurs travaux (Abramson *et al.* 2018 ; 2022 ; Lagerholm *et al.*, 2014) montrent que les populations de Sibérie occidentales (*Lemmus sibiricus*) sont plus proches des populations scandinaves (*Lemmus lemmus*) que des populations de *Lemmus sibiricus* de Sibérie orientale. Sur le même registre, la ré-étude de spécimens issus de collections muséales par Abramson *et al.* 2018 ont démontré que certaines espèces cryptiques / sous espèces ont été mal identifiées. Parmi de nombreux exemples, nous pouvons mentionner les spécimens de lemming doré (*Lemmus obensis*) conservés à l'institut zoologique de Saint Petersbourg, qui sont en fait des lemmings canadiens (*Lemmus trimucronatus*), ou encore certains spécimens identifiés comme le lemming d'Amur (*Lemmus amurensis*) qui sont en fait des lemmings de Sibérie (*Lemmus sibiricus*). En plus des problèmes concernant les populations continentales, il y a également la question des populations insulaires. Ainsi, les spécimens actuels de l'île de Nouvelle-Zemble (Spitsyn *et al.*, 2021), au Nord de la Sibérie Orientale, ont été identifiés comme *Lemmus lemmus chernovi* sur la base de leur ADN mitochondrial, alors que l'île est à plus de 600 km de l'aire de répartition du reste de l'espèce, et a seulement 60 km des populations continentales, identifiées comme *Lemmus sibiricus*.

Ces inconsistances dans la définition des catégories taxonomiques au sein du genre ont même poussé Kryštufek et Shenbrot (2022) à considérer la quasi-totalité des *Lemmus* paléarctiques comme étant une seule espèce, *Lemmus lemmus*, avec pas moins de huit sous espèces. Cette nouvelle classification est vivement critiquée (Abramson *et al.*, 2022), principalement car elle se base quasi-exclusivement sur des études d'ADN mitochondrial (qui ne sont pas exemptes de biais). De plus, regrouper l'ensemble des taxons du genre *Lemmus* en une seule espèce, divisée elle-même en plusieurs « subspecies groups » crée une réelle confusion entre les échelles taxonomiques, tout en étant complètement incohérent en terme de nomenclature. Le lecteur est vivement invité à se référer à la discussion de Abramson *et al.*, 2022 pour plus de détail, car au-delà même des questions liées au Lemming, ce débat illustre parfaitement les problèmes

taxonomiques pouvant apparaître lorsque l'on privilégie un marqueur particulier, en l'occurrence l'ADN mitochondrial.

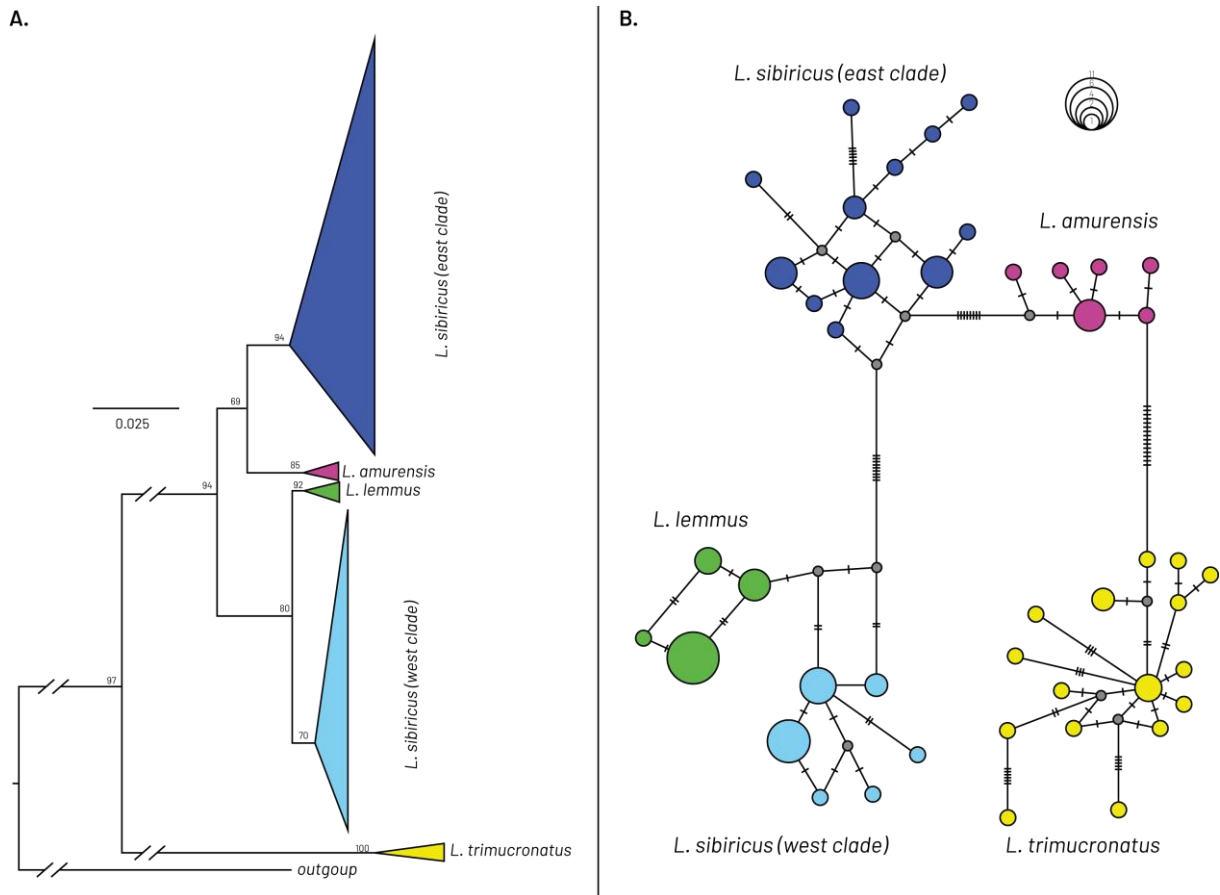


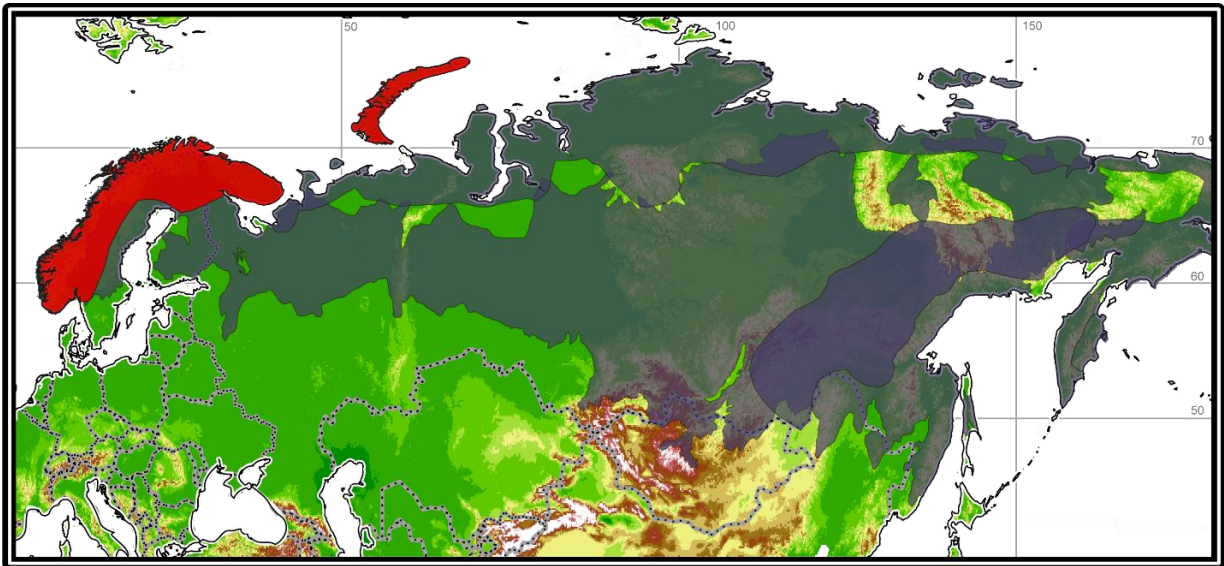
Figure 1 A. Arbre phylogénétique basé sur les distances génétiques du genre *Lemmus* (*cytb*). Les nœuds indiquent les scores > 50%. B. Réseau des liens phylogénétiques, la taille des cercles représente la fréquence de l'haplotype considéré, la longueur des branches est montrée via les hachures. Modifié d'après Abramson et al., 2022.

Quoi qu'il en soit, la taxonomie des *Lemmus* est un sujet complexe pour laquelle nous manquons encore grandement de données, et plusieurs propositions existent pour définir des espèces au sein de ce groupe. Pour ces raisons, les différentes espèces présentées dans cette partie correspondent aux espèces précédemment reconnues dans Wilson et al., 2017, en accord avec Abramson et al., 2022 (Fig. 1). Des précisions supplémentaires seront apportées lorsque cela est nécessaire. Il est important de garder en tête ces problèmes de classification, car les espèces considérées ici ne seront peut-être plus reconnues comme tel dans un futur, que l'on peut estimer relativement proche au vu du regain d'intérêt de la communauté scientifique pour la classification des lemmings.

Lemming de Norvège, *Lemmus lemmus*

Taxinomie : *Mus lemmus*, Linnaeus, 1758

Synonymes et sous-espèces : *Mus Lemmus, norvagicus* Pallas, 1779 ; *Lemmus borealis* Nilsson, 1820 ; *Lemmus norvegicus* Desmarest, 1822 ; *Cuniculus iterator* Gistel, 1850 ; *Myodes lemmus* var. *crassidens* Nehring, 1899.



Caractéristiques physiques et écologiques : *Lemmus lemmus* est probablement l'espèce de lemming la plus emblématique de l'ensemble du groupe. Il est particulièrement reconnaissable à sa fourrure colorée, jaune, noire et brune, qui pourrait être soit un signal aposématique (*i.e.* une couleur particulièrement voyante permettant de prévenir les prédateur d'une toxicité potentielle) (Andersson, 2015), soit une spéciation cryptique, ou un mélange de ces deux facteurs.

C'est un grand marcheur (15 km par jour en moyenne pour un mâle) doublé d'un redoutable nageur (3 km de nage par jour maximum), ce qui en fait l'espèce de lemming la plus mobile. C'est également le lemming le plus caractéristique par ses cycles de population, durant lesquels les individus peuvent parcourir de très longues distances comparé aux autres espèces de lemming (Lagerholm *et al.*, 2017). Ces mouvements ne sont toutefois pas des migrations, mais plus des phénomènes de dispersion aléatoires depuis une zone source. Tout comme les autres espèces de lemming, il creuse ses terriers dans le subnivum et est principalement nocturne durant l'été. Il est actif toute l'année.

Taille : 112 - 150 mm de long

Poids : 40 - 130g

Reproduction : Les lemmings de Norvège ont deux périodes de reproduction, l'une en été allant de Mai à la fin de l'automne, et une autre durant l'hiver. Lors d'une phase de pic de population, seule une courte période de reproduction estivale aura lieu. Si en laboratoire une femelle peut avoir jusqu'à 16 petits par portée, la moyenne est de 3 à 5 petits dans la nature. Le temps de gestation est de 21 jours, et le ratio sexuel est biaisé en faveur des femelles (60% femelles, 40% mâles). Un individu sera sexuellement mature au bout de 5 semaines en moyenne, légèrement plus tôt pour les femelles (Wilson *et al.*, 2017).



Alimentation : Le lemming de Norvège a un large spectre alimentaire, pouvant adapter sa diète à son environnement. Ainsi dans les milieux de toundra humide, il consommera principalement des monocotylédones, tandis qu'il se nourrira principalement de mousse dans les zones plus arborées. Sa diète inclut notamment les mousses des genres *Dicranum*, *Polytrichum*, *Pleurozium* et *Hylocomium*, les monocotylédones (genres *Deschampsia*, *Nardus*, *Festuca*, *Carex* et *Eriophorum*) (Wilson *et al.*, 2017). Grégaire et gourmand, une population de lemming de Norvège en période de pic peut consommer jusqu'à 100% de ses plantes préférées dans son habitat, si bien que la végétation d'une zone occupée en période de pic peut mettre 2 à 3 ans avant de retrouver sa composition initiale (Wilson *et al.*, 2017)

Milieus de vie : Les zones de toundra arctiques sont préférées, mais *Lemmus lemmus* peut occuper une large variété de milieux comparé à d'autres espèces de lemming. Durant la période de pic de population, on peut le trouver en haute altitude dans des environnements de toundra alpine, dans les zones marécageuses froides, mais également dans des environnements de toundra arborée, voire en taïga clairsemée. Durant les périodes de faible abondance et donc de compétition intraspécifique moindre, il va occuper quasi-exclusivement des milieux ouverts avec du relief de façon à éviter les inondations (Le Vaillant *et al.*, 2018). Il faut également noter

une distribution saisonnière de l'habitat, avec l'occupation de zones sèches en hiver, favorisant la préservation d'une épaisse couche de neige, alors que les zones plus humides de plus basse altitude sont favorisées pour la période estivale (Wilson *et al.*, 2017).

Données génétiques : Parmi les individus du genre *Lemmus*, le lemming de Norvège est probablement celui qui a fait le plus l'objet d'études génétiques, tant pour comprendre sa phylogénie que la structure de sa population. Les résultats des études phylogénétiques indiquent une grande proximité avec le clade occidental de *Lemmus sibiricus* (Abramson *et al.*, 2022 ; Lagerholm *et al.*, 2014), ce qui pousse certains auteurs à les considérer comme une seule espèce (Kryštufek et Shenbrot, 2022). La date exacte de divergence entre *Lemmus lemmus* et le clade occidental de *Lemmus sibiricus* est estimée à 34 / 37 ka calBP, ce qui fait de *Lemmus lemmus* la deuxième espèce de mammifère la plus récente, après l'ours blanc (*Ursus arctos*). Cette estimation indique que le lemming de Norvège était déjà isolé durant la dernière période glaciaire, à laquelle il aurait survécu dans une zone refuge nordique et en Europe occidentale. L'étude de l'ADN ancien de spécimens fossiles européens permet de rapprocher les *Lemmus* britanniques de la toute fin du Pléistocène supérieur (sites de Bridget Pot et de Merlin's Cave) aux populations de *Lemmus lemmus* actuelles (Lagerholm *et al.*, 2014).

La structure génétique des populations actuelle est organisée autour d'un gradient Nord-Sud sur l'ensemble de son aire de répartition, les populations du sud montrant une diversité génétique moindre (Lagerholm *et al.*, 2017). Ces résultats sont cohérents avec une dynamique de peuplement source-puits, la population initiale se trouvant au Nord de la Scandinavie.

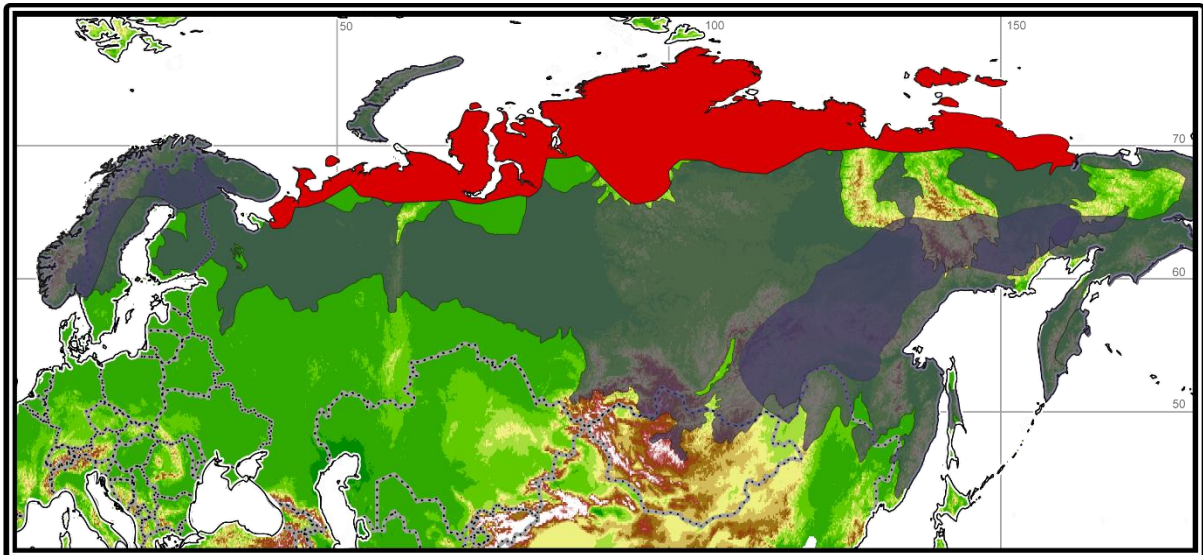
Précédents travaux morphologiques : Aucun travail n'a été réalisé sur la morphologie de *Lemmus lemmus*, si ce n'est ceux visant à séparer le genre *Lemmus* du genre *Myopus* (Chaline *et al.*, 1988 ; Smirnov *et al.*, 1997 ; Ponomarev *et al.*, 2015 ; Markova *et al.*, 2018).

Fun fact : *Lemmus lemmus* est particulièrement agressif comparé aux autres espèces du genre. Il ne va pas hésiter à attaquer un humain ou un chien si celui-ci est sur son territoire (Anderson, 2015). Lors d'une telle rencontre, les lemmings vont faire une série de cris aigus ainsi que des bonds rapides d'avant en arrière. Les mâles sont plus agressifs que les femelles et les rencontres hostiles entre deux individus ne sont pas rares. Toutefois, leur agressivité débordante est généralement réduite à une série de petits cris, de postures menaçantes, et, dans les situations extrêmes, à un combat de boxe avec leurs coussinets antérieurs (Wilson *et al.*, 2017). La femelle peut toutefois être particulièrement agressive, notamment lorsqu'elle est non réceptive à un mâle qu'elle souhaite chasser de son territoire.

Lemming brun ou lemming de Sibérie, *Lemmus sibiricus*

Taxinomie : *Mus lemmus sibiricus* Kerr, 1792

Synonymes et sous-espèces : Plusieurs sous espèces sont identifiées, avec des zones de répartition distinctes. *L.s. sibiricus* (Kerr, 1762), plaine Russes occidentales, jusqu'en Sibérie Occidentale et jusqu'à la Lena ; *L.s bungei* (Vinogradov, 1925), Sibérie Orientale, de la Lena à la Kolyma, *L.s novosibirscus* (Vinogradov, 1925), Iles de Sibérie, *L.s portenkoi* (Tschernyavsky, 1967), ile de Wrangel. L'espèce était autrefois comprise dans *Lemmus obensis* (Brants, 1825), avec plusieurs sous espèces : *L. o. obensis* (Brants, 1825); *L. o. bungei* (Vinogradov, 1925), *L. o. novosibirscus* (Vinogradov, 1925), *L. o. chryogaster* (Allen, 1903). Certaines populations précédemment identifiées comme *Lemmus amurensis* peuvent également être comprises dans *L. sibiricus* (voir fiche *Lemmus amurensis*).



Caractéristiques physiques et écologiques : Etant présent sur une large aire géographique, *Lemmus sibiricus* est divisible en plusieurs sous populations, assez variées dans son apparence externe. Toutefois il ne présente jamais la coloration aposématique de *Lemmus lemmus*. Le pelage est monochromatique, de divers tintes de brun. La taille est variable en fonction des populations, mais on constate une application de la règle de Bergman, avec les populations de taïga étant plus petites que les populations de toundra.

Le lemming de Sibérie est moins intensivement étudié que son cousin scandinave, mais ses préférences écologiques sont similaires (nocturne, actif toute l'année, préférant les zones humides). Il est toutefois moins mobile que le Lemming de Norvège, se déplaçant de 1km par jour pour un mâle (les femelles sont sédentaires), et il est également beaucoup moins agressif. Même en période de pic de population, très peu d'affrontement entre lemming de Sibérie sont observés.

Taille : 99 – 160 mm de long

Poids : 49 – 120 g

Reproduction : La période de reproduction démarre en Avril pour les populations méridionales, et légèrement plus tard pour les populations septentrionales. Chaque femelle peut avoir entre 2 et 4 portées par année, allant de 5 à 8 embryons. Une femelle est mature en 2 mois environ. La population varie par cycles de 2 à 5 ans.



Alimentation : Il se nourrit principalement de mousse (*Philonotis*, *Tomentypnum*), de prêles (*Equisetum*), de monocotylédones (*Carex*) et de Poaceae. Sa diète est assez variée et change en fonction des saisons.

Milieux de vie : Ses caractéristiques écologiques sont similaires à *Lemmus lemmus*. Il occupe principalement les zones de toundra arctique, mais peut également être présent dans les zones de toundra clairsemées. Il occupe le *subnivum* en hivers, et va donc préférer les zones sèches, alors qu'il vit dans des zones de marais, de toundra aride ou de bord de cours d'eau (Ognev, 1948 ; Wilson *et al.*, 2017).

Données génétiques : Les études phylogénétiques montrent que les populations de *Lemmus sibiricus* sont très différentes entre l'Est et l'Ouest (Abramson *et al.* 2018 ; 2022 ; Fedorov *et al.*, 2003 ; Lagerholm *et al.*, 2014), suggérant une séparation de l'espèce en deux groupes de part et d'autre du fleuve Lena. A l'intérieur de ces groupes, les populations sont génétiquement variables, mais remarquablement homogènes sur une large aire géographique (Ehrich *et*

Stenseth, 2001). La différenciation inter-population est donc faible, à l'exception de la distinction en deux clades autour de la Lena.

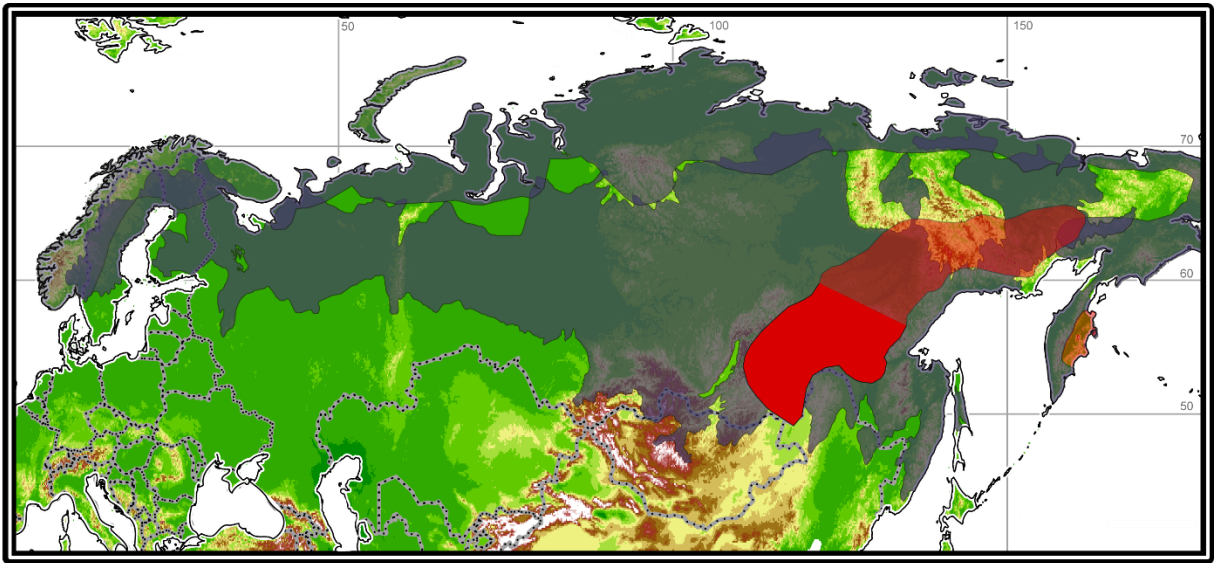
Précédents travaux morphologiques : Il n'y a que très peu de travaux sur la morphologie de *Lemmus sibiricus* autrement qu'en russe. Les articles traduits concernent essentiellement la distinction entre les genre *Lemmus* du genre *Myopus* (Smirnov *et al.*, 1997 ; Ponomarev *et al.*, 2015 ; Markova *et al.*, 2018). En règle générale, il faut noter que cette espèce est assez mal connue sur une large part de son aire de répartition, en Sibérie orientale.

Fun fact : De loin mon fun fact préféré ! Le terme « lemming » apparaît pour la première fois au dans un récit islandais du XIIIe / XIVe siècle, *Gísla saga Súrssonar* (*La Saga de Gísli Súrsson*), mais on ne sait pas exactement s'il désignait l'animal actuellement connu ou autre chose. La première mention connue du terme désignant l'animal est datée du XIVe siècle et se trouve dans... la bible ! Enfin une version de la bible adaptée pour évangéliser les populations du Nord. En effet pour ces cultures, il était difficile d'imaginer les dix plaies d'Égypte, étant donné que leur monde était radicalement différent de la terre des Pharaons. Cela ne posait pas spécialement problème pour le fleuve de sang ou la mort du bétail, mais comment faire comprendre à des populations nordiques ce que représente une invasion de sauterelles ? Pour pallier à ce problème, il a été décidé de changer les sauterelles en lemmings. Cela peut sembler surprenant, mais on comprend à la lecture du passage concerné qu'une période d'abondance de lemming, où le sol pullule de rongeurs (dont une partie est morte, n'oublions pas), peut faire penser à un cataclysme au moins aussi important qu'une invasion de sauterelles. Voici le passage en question (avec les sauterelles, je n'ai pas trouvé la version lemming) : « Si tu refuses de laisser aller mon peuple, voici, je ferai venir demain des sauterelles dans toute l'étendue de ton pays. Elles couvriront la surface de la terre, et l'on ne pourra plus voir la terre ; elles dévoreront le reste de ce qui est échappé, ce que vous a laissé la grêle, elles dévoreront tous les arbres qui croissent dans vos champs ; elles rempliront tes maisons, les maisons de tous tes serviteurs et les maisons de tous les Égyptiens. » (Exode 10 :13 - 14, 19). Suite à cette traduction, les lemmings ont joui d'une bien mauvaise réputation, et ce pour plusieurs siècles (Stenseth et Ims, 1993). Je vous invite à lire le fun fact de *Lemmus amurensis* pour en savoir plus !

Lemming de l'Amour, *Lemmus amurensis*

Taxinomie : *Lemmus amurensis*, Vinogradov, 1924

Synonymes et sous-espèces : *L. a. amurensis*, Vinogradov, 1924, sur l'ensemble de son aire de répartition, à l'exception du Kamchatka, où l'on retrouve la sous espèce *L. a. flavescens*, Vinogradov, 1925. Ces désignations sont toutefois remises en question par Abramson *et al.*, 2018, car les spécimens de *L. a. flavescens* sont identifiés comme des *Lemmus sibiricus* (clade Est) et des *Lemmus trimucronatus* sur la base de leur ADN mitochondrial. Ce travail réduit considérablement l'aire de répartition du Lemming de l'Amour.



Caractéristiques physiques et écologiques : Le Lemming de l'Amour est de loin l'espèce la moins bien connue du genre *Lemmus* pour plusieurs raisons. Premièrement, il est présent en très faible densité sur une large partie de son aire de répartition. De plus, plusieurs spécimens précédemment identifiés comme *Lemmus amurensis* appartiennent en fait à d'autres espèces, si bien que nous disposons de très peu de spécimens de « vrai » *Lemmus amurensis*. Enfin, la construction du barrage de Zeya en 1974 a complètement inondé la localité type de *Lemmus amurensis*, si bien que nous ne pouvons pas disposer de nouveaux spécimens pour comprendre cette espèce. Pour toutes ces raisons, les rares informations dont nous disposons pour ce taxon sont à prendre avec énormément de recul.

En apparence, le lemming de l'Amour est en tout point au lemming de Sibérie, si ce n'est qu'il est considérablement plus petit. Il est actif toute l'année, mais on ne sait pas s'il est nocturne ou diurne.

Taille : 86 – 119 mm de long

Poids : 16.2 – 51g

Reproduction : La période de reproduction est limitée à l'été, de Avril à Aout, et il n'y a pas de portée en hivers. Chaque femelle peut avoir entre 2 et 3 portées par an, allant de 3 à 9 petits. C'est la seule espèce du genre *Lemmus* pour laquelle on ne connaît pas de cycle de population. La densité de population est faible de façon continue.

Alimentation : Le lemming de l'Amour se nourrit principalement de mousses (*Dicranum*, *Drepanocladus*, *Brachythecium*), pouvant représenter jusqu'à 80% de son alimentation. Il consomme également des monocotylédones et des insectes.



Milieus de vie : On le retrouve préférentiellement dans les marais, les plaines humides, les zones de taïga et les contreforts montagneux. Il occupe préférentiellement les zones riches en mousse. Il évite toutefois les zones de taïga dense, ce qui laisse supposer qu'il n'est pas plus adapté aux environnements de forêt que les autres membres du genre *Lemmus*. Sa répartition et son milieu de vie résulte probablement plus d'une recolonisation post-glaciaire limitée, et non de préférences écologiques spécifiques. Le fait qu'il est une absence de cycle de population laisse supposer que l'espèce est actuellement en déclin, mais sa classification IUCN est mineure, faute de données suffisantes.

Données génétiques : Comme nous l'avons déjà dit, l'espèce est très mal connue à ce jour. De récentes analyses d'ADN mitochondrial montrent qu'une large partie des spécimens précédemment identifiés comme *Lemmus amurensis* appartiennent à d'autres taxons. Il n'y a pas de clade connu à l'intérieur de l'espèce. Elle se rapproche le plus de *Lemmus sibiricus* (clade Est) (Abramson et al., 2022)

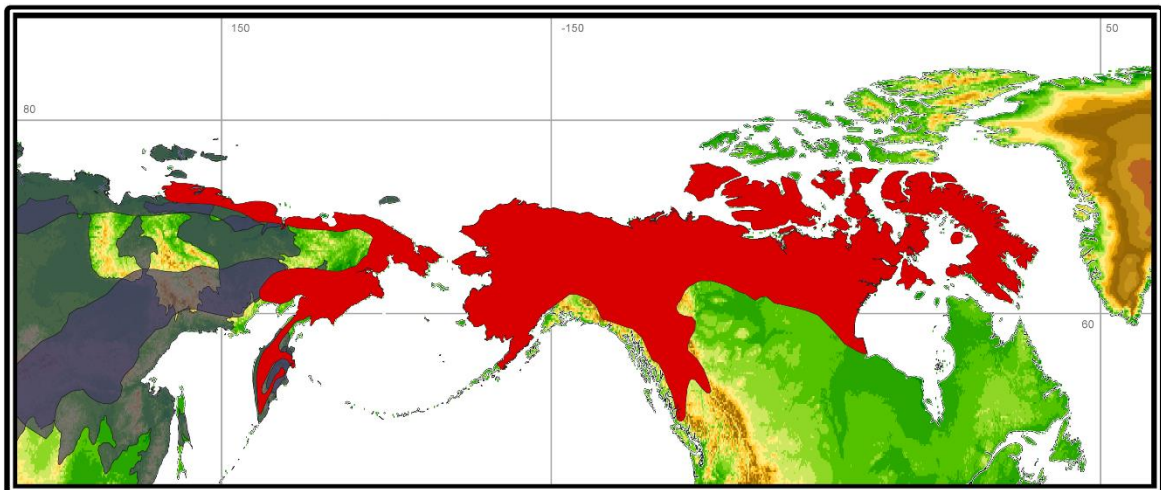
Précédents travaux morphologiques : Aucun travail morphométrique n'existe à ce jour autre qu'en Russe, si ce n'est des mesures de taille.

Fun fact : La mauvaise réputation des lemmings a perduré durant le moyen Age et la Renaissance. Après leur mention biblique (cf. fiche *Lemmus sibiricus*), les lemmings furent une fois de plus mentionnés par Ziegler en 1532, dans des termes peu élogieux. En effet, pour expliquer les cycles de populations du lemming de Norvège, cet auteur déclare que les lemmings tombent du ciel dans de fortes pluies, et que les lemmings ainsi tombés du ciel sont empoisonnés et transmettent la peste. Les cycles de population du Lemming sont de loin le sujet qui a fait couler le plus d'encre à leur sujet, souvent en mal. Il faut attendre Gemelius en 1759 pour avoir enfin une mention positive des lemmings, dans une vision toute mercantile typique de l'époque. L'auteur, après avoir constaté l'existence ce cycles de lemmings (toujours imputés à des pluies de lemming), mentionne que les années où la fourrure des hermines et des renards est de meilleure qualité sont généralement celles suivant les années de pics de population. Les lemmings ont donc un intérêt particulier pour les commerçant de fourrure et autres trappeurs du grand Nord (Stenseth et Ims, 1993).

Lemming brun, *Lemmus trimucronatus*

Taxinomie : *Arvicola trimucronatus* Richardson, 1825.

Synonymes et sous-espèces : *L. trimucronatus* a longtemps été confondu avec *L. sibiricus*. Dans le néarctique, on reconnaît les sous espèces suivantes : *L. t. alascensis* Merriam, 1900 (côte nord Alaska), *L. t. harroldi* Swarth, 1931 (île de Nunavik), *L. t. helvolus* Richardson, 1828 (Canada continental), *L. t. minusculus* Osgood, 1904 (Sud Alaska), *L. t. nigripes* True, 1894 (île de Pribilof), *L. t. phaiocephalus* Manning et Macpherson, 1958 (îles de Banks et de Victoria), *L. t. subarcticus* Bee et Hall, 1956 (Nord Alaska), *L. t. yukonensis* Merriam, 1900 (Alaska centrale). Si de nombreuses sous-espèces ont été identifiées au sein de *L. trimucronatus*, les travaux de Abramson et collègues (2018 ; 2022) sur les espèces et sous espèces de *Lemmus* paléarctique nous invitent à prendre du recul sur les divisions au sein de *L. trimucronatus*, car aucune n'est basée sur des données génétiques.



Caractéristiques physiques et écologiques : Le lemming brun est légèrement plus petit que les autres espèces de lemmings paléarctiques (à l'exception de *L. amurensis*) mais ressemble en tout point à *Lemmus sibiricus*. L'espèce est étudiée de façon particulièrement inégale : les populations d'Amérique du Nord sont particulièrement étudiées (e.g. Bergman et Krebs, 1993 ; Peterson *et al.*, 1976 ; Rodger et Lewis, 1985) alors que les populations sibériennes restent très méconnues.

Taille : 115 – 133 mm

Poids : 51 – 90g

Reproduction : Préférentiellement en été, même si le lemming brun peut avoir des portées sous le couvert neigeux (Wilson *et al.*, 2017). La gestation dure entre 20 et 21 jours, et il en faudra autant

pour qu'une femelle puisse être fécondée à nouveau. Le nombre de petits varie entre 4 et 8, et sont sevrés au bout de 20 jours.

Alimentation : Le lemming brun se nourrit principalement de dicotylédones et de mousses, avec une part réduite de monocotylédones. Ils peuvent se nourrir de racines, principalement en hiver. Tout comme les autres espèces de lemming, ils ont un impact énorme sur les zones de toundra, surtout en pic de population pendant lesquels plus de 99% de la végétation locale peut être consommée.



Milieus de vie : En Alaska, ils occupent préférentiellement les zones hautes et bien drainées, évitant les zones de prairie humides. Ils sont toutefois moins sélectifs sur leur lieu d'habitation en période d'abondance, et on les retrouve dans différents habitats. Leur répartition hivernale est moins étendue que leur répartition estivale, mais cette donnée pourrait être due à un biais d'observation.

Données génétiques : Il n'existe que très peu de travaux génétiques concernant le lemming brun, et tous concernent son lien avec d'autres espèces du genre, sans s'intéresser à sa structuration intra-spécifique. Le seul travail à ce sujet est celui de Fedorov et collègues (2003), qui montre l'importance de la Béringie dans la structuration génétique intraspécifique de *Lemmus trimucronatus*, les populations situées de part et d'autre du détroit de Béring étant génétiquement proches. Tout comme pour *D. groenlandicus*, il semble y avoir une différence

génétique entre les populations de l'arctique canadien et celles de l'Alaska, de part et d'autre de la rivière Mackenzie.

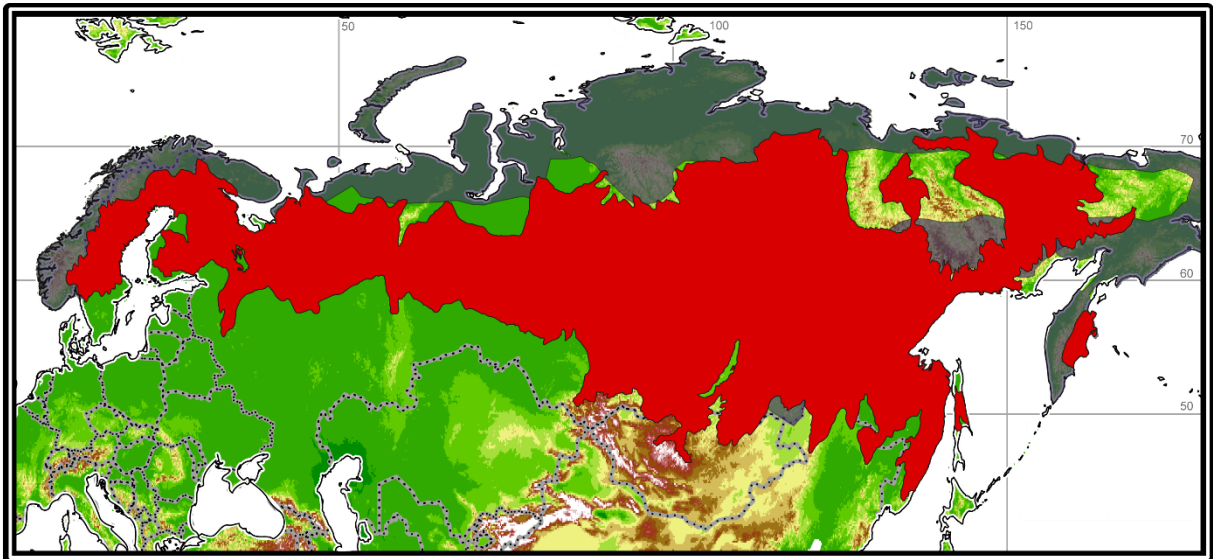
Précédents travaux morphologiques : Il n'existe à ce jour aucun travail extensif de morphométrie sur *Lemmus trimunocratus* au niveau cranio-dentaire. La morphologie extérieure de ce taxon a été étudiée extensivement par les naturalistes nord-américains.

Fun fact : Le milieu de vie arctique des lemmings les rend difficilement observables une majeure partie de l'année, car il est difficile d'organiser une mission arctique en plein hivers. Ce fun fact ne se repose donc pas sur une publication scientifique, mais mérite d'être cité. En hiver pendant les périodes de gel, des lemmings ont pu être observés à plusieurs dizaines de kilomètres du rivage, sur la mer gelée. Ces occurrences sont plus courantes dans les bras de mer entourés de continents, si bien qu'il a été envisagé que les lemmings, une fois sortis de la neige, se dirigeraient vers les zones sombres, potentiellement déglacées et donc avec de la nourriture facilement accessible. La photosensibilité des lemmings pourrait donc les pousser à se diriger vers ces zones sombres, même si celles-ci sont lointaines (Gilg, communication personnelle).

Lemming des bois, *Myopus schisticolor*

Taxinomie : *Myodes schisticolor* Lilljeborg, 1844.

Synonymes et sous-espèces : *Myopus morulus* Hollister, 1912; *Myopus saianicus* Hinton, 1914; *Myopus thayeri* G. M. Allen, 1914; *Myopus middendorfi* Vinogradov, 1922 ; *Myopus schisticolor vinogradovi* Skalon & Raevskiy, 1940.



Caractéristiques physiques et écologiques : *Myopus schisticolor* est physiquement décrit comme un mélange entre un *Lemmus*, dont il partage des caractéristiques cranio-dentaires, et un *Microtus* dans la forme du reste de son corps (Miller, 1912). Principalement nocturne, il est actif toute l'année et creuse ses terriers dans le subnivum, dans d'épais niveaux de mousses ou dans des troncs d'arbre pourris (Bobrestov et Lukyanova , 2017).

Taille : 90mm - 115 mm de long

Poids : 20 - 40g

Structure population : Comme les lemmings, les populations de *Myopus* connaissent des cycles d'abondance et de déclin, plus ou moins intenses en fonction de la zone géographique (Ognev, 1948 ; Bobretsov et Lukyanova, 2017). Comme la majorité des Lemmings, les populations de *Myopus* sont majoritairement composées de femelles, territoriales, avec une minorité de males plus nomades.

Reproduction : La période de reproduction est entre Mai et Septembre. La gestation est de 20 / 22 jours pour une portée de 3 à 7 petits par femelle, qui est de nouveau fertile 3 à 4 jours après l'accouchement. Dans des conditions idéales, chaque femelle peut donc donner naissance à une

nouvelle portée tous les 28 jours. Chaque femelle est mature sexuellement entre 22 et 40 jours, alors qu'il faut au moins 44 jours pour les males (Wilson et al., 2017).

Alimentation : Le lemming des bois est un bryophage, ultraspécialisé dans la consommation de mousses vertes qui composent entre 75% et 90% de sa diète (Ekselinen, 2002). Même s'il peut consommer d'autres sources de nourriture (monocotylédones, dicotylédones, baies), particulièrement pendant sa croissance (Andreassen et Bondrup-Nielsen, 1991), il favorise majoritairement des mousses des genres *Dicranum*, *Polytrichum*, *Pitilium* et *Pleurozium* (Ekselinen, 2002 ; Bobretsov et Lukyanova, 2017) qui sont particulièrement riches en azote, mais également en phosphore, en calcium et en magnésium. Ces sources de nourriture sont consommées prioritairement comparé à d'autres espèces pourtant plus abondantes dans son environnement, (Prins, 1981 ; Ekselinen, 2002) et peuvent même être stockées dans des caches pour l'hivers (Ekselinen, 2002). L'appétit gargantuesque de ce petit rongeur peut se résumer en deux chiffres : un adulte consomme 5 à 6 grammes de mousse par jour (Wilson et al., 2017) et dans les zones à forte densité de population, 30% du couvert moussieux total est consommé par les lemmings des bois (Bobretsov et Lukyanova, 2017). L'élevage de lemmings des bois en laboratoire a également mis en évidence ses besoins en eau, particulièrement élevés comparés à d'autres espèces de campagnols ou de lemmings (Ilmén et Lahti, 1968).



Milieux de vie : Les besoins alimentaires très spécifiques de *Myopus* en font un taxon particulièrement adapté aux taïgas Eurasiatiques. Il occupe prioritairement les vieilles forêts d'épineux, de préférence avec un fort relief. En mesurant l'ampleur des cycles de populations de *Myopus* sur les contreforts de l'Oural, Bobretsov et Lukyanova (2017) ont démontré que les cycles étaient réguliers et importants dans ces environnements de taïga dense, signe d'une population

en bonne santé. A l'inverse, les populations vivant en lisière de forêt ou dans des environnements de forêt ouverte ou marécageuses ont des cycles bien plus chaotiques. Est également à noter une différence saisonnière dans l'occupation de l'habitat, *Myopus* occupe des zones plus sèches en hivers et plus humides en été. Le lemming des bois occupe des zones de faible altitude au Nord de son aire de répartition, mais peut être trouvé dans des zones d'altitude au sud, allant jusqu'à 2.560m (Kryštufek et Shenbrot, 2021).

Carte répartition :

Données génétiques : *Myopus schisticolor* a été très peu étudié au niveau génétique. Les deux seules études concernant le genre sont celles de Fedorov et collègues (Fedorov et al., 1996 ; 2008). Les données génétiques indiquent une très faible structuration géographique des populations de *Myopus*, avec l'existence d'une seule lignée distincte du reste de la population, en marge sud-est de répartition de l'espèce. Cette faible différenciation indiquerait que la quasi-totalité des lemmings des bois actuels descendrait d'une seule population qui se serait dispersée dans l'ensemble de l'Eurasie depuis un seul refuge glaciaire.

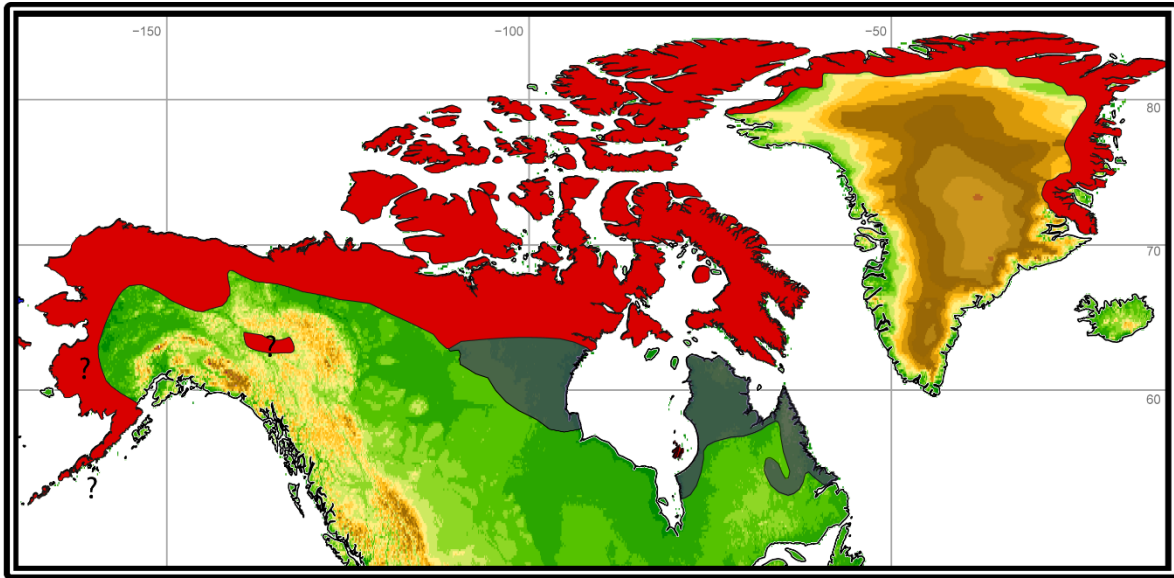
Précédents travaux morphologiques : Il n'existe à ce jour aucune étude extensive sur la morphologie de *Myopus schisticolor*, que ce soit en morphométrie traditionnelle ou en morphométrie géométrique. La morphologie dentaire de *Myopus schisticolor* n'a presque jamais été étudiée. Les seuls travaux existants sont ceux visant à séparer *Lemmus* de *Myopus* (Chaline et al., 1988 ; Smirnov et al., 1997 ; Ponomarev et al., 2015 ; Markova et al., 2018), et *Myopus* n'a jamais été étudié en tant que tel.

Fun fact : Même s'ils sont particulièrement mignons, et malgré son goût prononcé pour les mousses en tout genre, des cas de cannibalisme ont déjà été reportés chez le lemming des bois, certains adultes pouvant consommer leurs petits (Ognev, 1948). Ceci n'a cependant rien de surprenant et est assez commun chez les rongeurs.

Lemming du Groenland, *Dicrostonyx groenlandicus*

Taxinomie : *Mus groenlandicus*, Trail, 1823

Synonymes et sous-espèces : *D. torquatus* (anciennement reconnu comme une sous espèce de *D. torquatus*), et de nombreuses sous espèces : *D. g. groenlandicus* (Trail, 1823); *D. g. clarus* (Handley, 1953); *D. g. kilangmiutak* (Anderson et Rand, 1945); *D. g. lentus* (Handley, 1953); *D. g. rubricatus* (Richardson, 1836); *D. g. vinogradovi* (Ognev, 1948).



Caractéristiques physiques et écologiques : *D. groenlandicus* est assez trapu, avec une queue réduite, une tête large et de petites oreilles couvertes de fourrure à l'intérieur comme à l'extérieur. Son pelage est gris clair ou brun en été, avec une parfois une bande brune / noire / rougeâtre le long de l'épine dorsale, et complètement blanc et plus dense en hiver. Ses griffes des doigts 3 et 4 poussent durant l'hiver, atteignant jusqu'à 1cm de long (Wilson et al., 2017) avec une forme élargie et concave et une extrémité ronde. Elles servent alors de pelle pour creuser son terrier sous la couverture de neige. Il est actif toute la journée et toute l'année et passe la majeure partie de son temps à chercher de la nourriture et à entretenir / creuser son terrier.

Tout ceci en fait un rongeur sur-adapté aux environnements de toundra arctique, où on peut le trouver en très haute densité. Il creuse ses terriers sous le subnivum avec une efficacité inégalée, ce qui lui permet d'avoir accès à la végétation protégée par la couche de neige. Ses adaptations aux environnements arctiques sont toutefois faites au détriment d'autres facteurs, particulièrement sa mobilité (s'il n'y a pas de neige) (Eger, 1995), ce qui le rend non-compétitif face aux autres espèces de rongeurs dans n'importe quel environnement autre que la toundra arctique. Ce problème est particulièrement d'actualité dans le cadre du changement global

actuel, qui favorise la venue d'espèces colonisatrices plus adaptables. Comme les autres espèces de lemming, il connaît des cycles de population réguliers (3/4 ans).

Taille : 113 – 151 mm de long

Poids : 52 – 114 g

Reproduction : Bien qu'ayant une période de reproduction estivale (1 ou 2 portées), il préfère se reproduire sous la neige, pouvant avoir entre 5 et 6 portées par hiver. La période de gestation est de 19 à 21 jours, et les femelles sont mature sexuellement en 40 jours, et les mâles en 85 jours (Wilson *et al.*, 2017). Chaque portée donne autant de mâles que de femelles.

Alimentation : Le lemming du Groenland peut se nourrir de dicotylédones (*Salix* principalement, mais également *Dryas* sp.) (Batzli et Pitelka, 1983) et de monocotylédones (*Poaceae* et *Graminae*). Il fait de nombreuses caches de nourriture tout au long de l'année, avec des volumes considérables si l'on considère sa taille (de 5 à 10 kg !). Il faut noter qu'il est extrêmement dur de savoir ce que mangent des animaux arctiques la majeure partie de l'année, car il n'y a pas de mission de terrain en hiver, si bien que leur diète exacte reste inconnue.



Milieus de vie : En été, il occupe des hauteurs rocheuses et bien drainées, densément couvertes de saules arctiques (*Salix*), d'herbe à coton (*Eriophorum*) et de dryade (*Dryas*). S'il peut habiter dans

une zone de très faible végétation, celles-ci ne sont généralement pas occupées. Il cherche également la proximité des zones humides, mais ne s'y installe que rarement. Lorsqu'il est en sympatrie avec le genre *Lemmus*, il va occuper uniquement les zones sèches, délaissées par *Lemmus* (Batzli et Pitelka, 1983).

Données génétiques : Les études interspécifiques montrent une certaine proximité entre *D. groenlandicus* et *D. richardsoni*, et une distinction claire avec *D. hudsonius*. Ses relations avec les autres taons néarctiques ne sont pas bien connues faute d'études. Au niveau intra-spécifique, l'espèce semble être divisé en au moins quatre clades distincts correspondant à autant de zones géographiques : l'Alaska, le Nord du Canada continental, le Sud de l'archipel arctique et le Nord de l'archipel arctique, Groenland inclus. Cependant seul l'ADN mitochondrial a été étudié et ces relations sont à prendre avec précaution faute d'étude du génome complet. Il faut noter qu'il existe une certaine contradiction entre les clades identifiés et les sous espèces décrites précédemment.

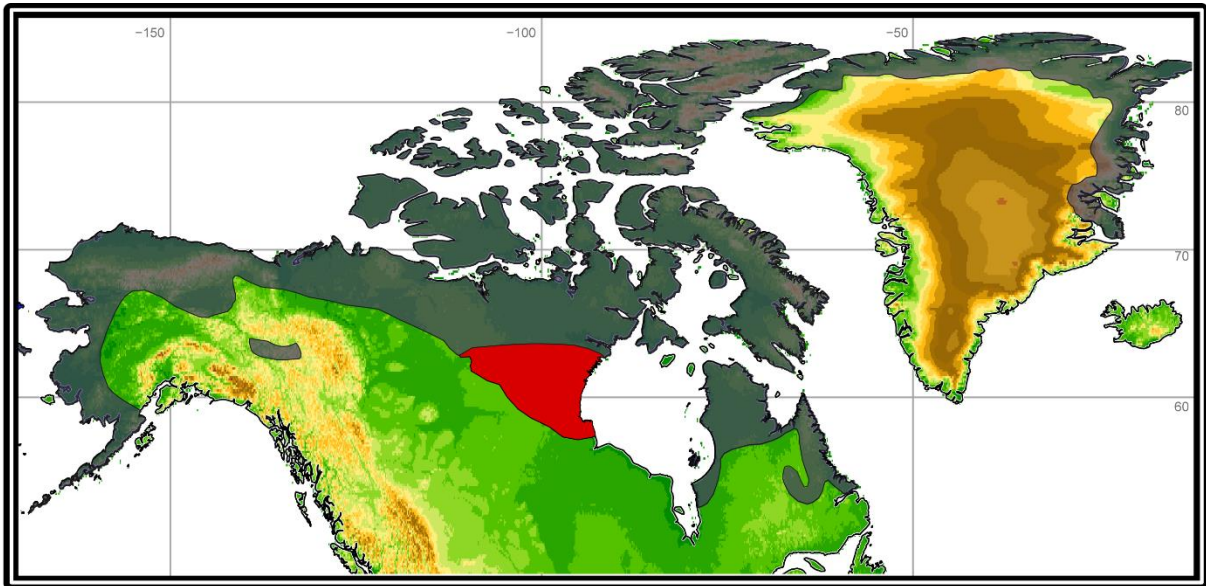
Précédents travaux morphologiques : Deux études de morphométrie existent à ce jour : l'une au niveau intraspécifiques se concentrant sur la structuration de la morphologie cranio-dentaire de l'ensemble des populations canadiennes (Eger, 1995), et une autre cherchant à séparer *D. richardsoni* et *D. groenlandicus*, également sur la morphologie cranio-dentaire (Khidias *et al.*, 2020). Ces deux études ont montré une certaine relation de proximité morphologique entre des populations géographiquement proches, même si cela n'a pas été vérifiable pour toutes les populations étudiées. Au niveau inter-spécifique, bien que les deux espèces aient des différences statistiquement significatives dans leur morphologie, il est impossible de les séparer sur cette seule base.

Lemming fact : Dans le langage traditionnel du peuple inuit vivant sur le territoire de Nunavut, les lemmings sont appelés *Kilangmiutak*, qui signifie « celui qui tombe du ciel ». Cette appellation est directement liée au mode de vie et aux cycles de population du lemming à collier : vivant sous la neige la majeure partie de l'année, il est complètement invisible pour les populations humaines. Mais tous les trois ou quatre ans, leur nombre augmente de façon considérable, et lors du dégel, ce sont des milliers de lemmings qui apparaissent d'un coup, sans crier gare, sur l'ensemble de la toundra arctique. Une explication a donc été donnée, ils tombent du ciel d'un coup, et en grand nombre.

Lemming de Richardson, *Dicrostonyx richardsoni*

Taxinomie : *Dicrostonyx richardsoni*, Merriam, 1900

Synonymes et sous-espèces : *Dicrostonyx groenlandicus richardsoni*. Il a longtemps été considéré comme une sous-espèce, mais des expériences d'hybridation entre *D. groenlandicus* et *D. richardsoni* ont donné une descendance stérile (Scott et Fisher, 1983). Le séquençage de son génome a démontré son statut spécifique (Engstrom *et al.*, 1993 ; Fulton *et al.*, 2013).



Caractéristiques physiques et écologiques : Le lemming de Richardson ressemble aux autres espèces du genre *Dicrostonyx*. Légèrement plus petit que *D. groenlandicus*, il possède le même pelage gris-brun en été, et blanc en hiver. Ses griffes des doigts 3 et 4 poussent également de manière saisonnière afin de pouvoir creuser efficacement la couverture neigeuse. Il est actif toute l'année. Ces caractéristiques en font un rongeur particulièrement adapté aux environnements arctiques. Certains auteurs (Fulton *et al.*, 2013) voient dans le lemming de Richardson une espèce de *Dicrostonyx* au cachet moins arctique que les autres espèces du genre, plus adapté aux environnements de toundra tempérée / toundra arborée. La présence de *D. richardsoni* dans le registre fossile est donc vu comme indicateur de ces environnements. Cette affirmation doit réellement être reconsidérée pour plusieurs raisons. Tout d'abord c'est un taxon très peu étudié, particulièrement au niveau de son écologie. Il vit en sympatrie avec *D. groenlandicus* au nord de son aire de répartition, et il est impossible de les distinguer sans étude ADN. De ce fait, une large partie des observations réalisées sur cette espèce sont en fait réalisées sur des spécimens de *D. groenlandicus* (Khidas *et al.*, 2020). Et surtout, toute porte à croire que *D. richardsoni* a eu une extension postglaciaire limitée, les zones plus au Nord étant déjà occupées par *D. groenlandicus*. Sa répartition actuelle ne serait donc pas le reflet de ses

préférences écologiques. Certaines espèces de *Dicrostonyx* ont d'ailleurs une limite de répartition plus méridionale, comme *D. hudsonius* ou *D. torquatus*, sans qu'on leur associe un cachet de toundra tempérée.

Taille : 106 – 135 mm de long

Poids : 35 – 90 g

Reproduction : La période de reproduction principale est en été, mais peut s'étendre à l'automne ou à m'hiver durant les phases de faible densité. Il peut avoir entre 1 et 8 petits par portée. Comme les autres espèces du genre, la population fluctue tous les 3 à 4 ans.

Alimentation : Sa diète est al connue, mais elle semble similaire aux autres espèces du genre. *D. richardsoni* consomme principalement des herbes (*Salix*), des baies, des racines et des fleurs.



Milieux de vie : Il occupe principalement les zones de toundra aride, mais également de toundra arborée. Il n'est cependant pas présent dans les milieux de taïga. Il évite les environnements humides.

Données génétiques : La monophylie de ce taxon est attestée (Fulton et al., 2013). Il est relativement proche de *D. groenlandicus*, et assez distant de *D. hudsonius*. L'ADN de spécimens fossiles datés du dernier maximum glaciaire a permis de rattacher une partie des populations de *Dicrostonyx* découvertes au sud des inlandsis américains à *D. richardsoni*. La diversité génétique des populations fossiles étant plus importante que la diversité des populations actuelles, il est possible que cette espèce ait subi un goulot d'étranglement lors de la transition Pléistocène Holocène.

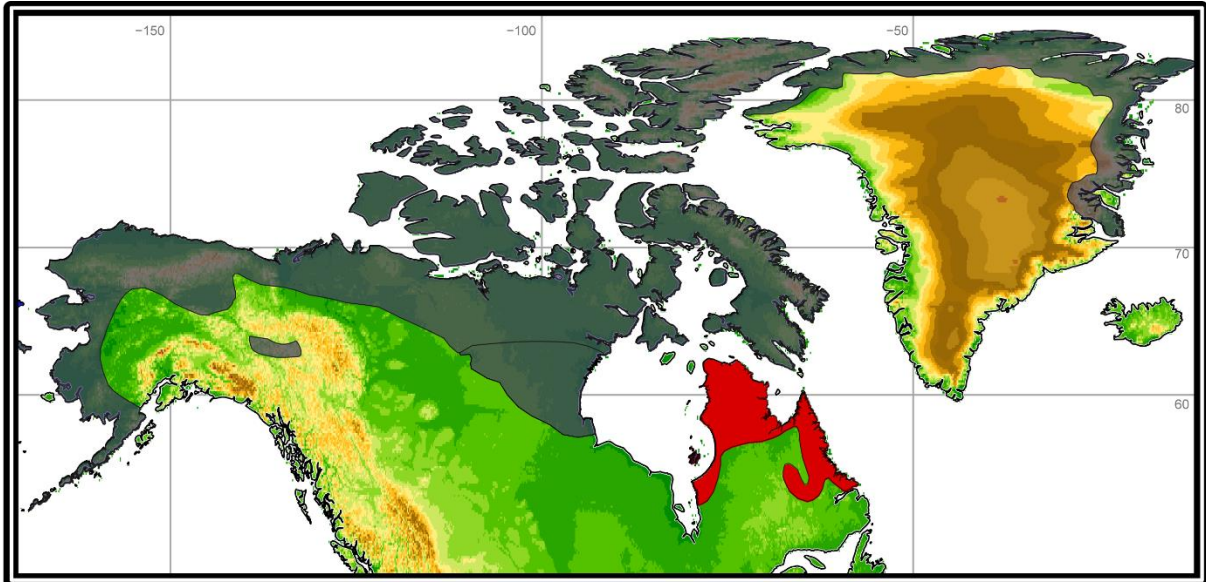
Précédents travaux morphologiques: les précédents travaux morphologiques se sont concentrés sur ses molaires supérieures (Khidas *et al.*, 2020) et sur son crane (Eger, 1993 ; Khidas *et al.*, 2020). Toutes deux montrent que cette espèce a une morphologie similaire à celle de *D. groenlandicus*, et il est impossible de les distinguer sur leurs éléments cranio-dentaires.

Fun fact: Tout le monde connaît les légendaires suicides de lemmings, élément pour lequel ils sont les plus connus. Par précaution, nous n'allons pas trancher ici la part de réalité ou de mythe, mais la souris la plus célèbre du monde a déjà choisi pour nous, au grand dam des *Dicrostonyx* d'Amérique du Nord. En 1958, Disney sort le désormais célèbre « White Wilderness », un documentaire sur la faune arctique qui a remporté l'Oscar du meilleur film documentaire. Une des scènes les plus importantes du film est un suicide de masse de lemming. On y voit plusieurs centaines de lemming se jeter dans la mer du haut d'une falaise, le tout accompagné d'une voix *off* grave et solennelle, et d'une musique triste, pour une scène aussi épique que désespérée... et complètement fautive ! Un journaliste a révélé des années plus tard que les lemmings avaient été achetés près de Manitoba, puis amenés en camion, et jetés du haut d'une falaise dans la rivière Bow, en Alberta. Plusieurs centaines d'animaux ont été ainsi exécutés pour une scène imaginaire. Autant dire que le tollé a été monumental lors des révélations, et que Disney a dû présenter des excuses publiques. L'ironie est d'autant plus piquante quand on pense que l'un des objectifs du film était de sensibiliser les spectateurs à la beauté et à la fragilité de l'arctique... Quoi qu'il en soit, les lemmings ne sont pas des moutons de panurge.

Lemming d'Ungava, *Dicrostonyx hudsonius*

Taxinomie : *Mus hudsonius*, Pallas, 1778

Synonymes et sous-espèces : Aucun synonyme n'a été reconnu, ni aucune sous-espèce.



Caractéristiques physiques et écologiques : Le lemming d'Ungava ressemble fortement au lemming du Groenland, et aux autres espèces du genre. Il possède une fourrure épaisse, changeant de couleur en fonction des saisons. Il est blanc en hiver, et gris – brun en été, avec une bande noire / gris foncé le long de son épine dorsale. Les flancs sont d'un brun – rouille caractéristique ainsi que son collier, même si celui-ci n'est pas toujours présent. Comme les autres espèces du genre, il possède des griffes développées sur les doigts 3 et 4 afin de pouvoir plus facilement creuser ses terriers dans le subnivum. Il est actif à toute heure, et toute l'année. Pour toutes ces raisons, c'est une espèce particulièrement adaptée à la toundra aride arctique.

Il vit exclusivement dans les zones de toundra aride de la péninsule du Québec – Labrador et sur les petites îles adjacentes, parfois bien éloignées du littoral, comme les îles Flaherty ou Kugong. C'est d'ailleurs un excellent nageur (Desrosiers *et al.*, 2002). Dans le contexte actuel de changement global, la survie du lemming d'Ungava est particulièrement menacée. Etant cantonné à la péninsule, il ne peut aller plus au Nord, et la disparition progressive du couvert neigeux favorise d'autres espèces, comme le campagnol de Pennsylvanie (*Microtus pennsylvanicus*) qui remonte la péninsule petit à petit. Le lemming d'Ungava n'est donc plus seul sur une large partie de son aire de répartition (Arbez *et al.*, 2021). Comme les autres espèces du genre, le lemming d'Ungava connaît des cycles de populations réguliers

Taille : 112 – 167 mm de long.

Poids : 25 – 90 g

Reproduction : La période de reproduction s'étant de Mars à Septembre, mais peut également avoir lieu en hiver. La période de gestation est de 22 à 26 jours, et chaque portée peut donner entre 3 et 5 petits, mais pouvant donner jusqu'à 11 individus. Chaque femelle peut avoir 2 ou 3 portées par années (Desrosiers et al., 2002).

Alimentation : Très similaire aux autres espèces du genre (une fois de plus). Il se nourrit principalement d'herbes (*Carex*, *Salix*), de fleurs, de mousses, mais également de baies, de bourgeons, de racines, et parfois d'insectes (Desrosiers et al., 2002).



Milieu de vie : Il évite les zones de forêt ou les zones trop humides, auxquelles il va préférer les environnements de toundra rocailleuses.

Données génétiques : *D. hudsonius* est clairement distinct des autres espèces du genre *Dicrostonyx*, qu'elles soient néarctiques ou paléarctiques (Borowik et Engstrom, 1993 ; Engstrom et al., 1993 ; Fedorov et Goropashnaya, 1999 ; 2016). De récents travaux génétiques ont démontré un signal phylogénétique contradictoire entre l'ADN mitochondrial et l'ADN nucléaire. Sur la base de l'ADN mitochondrial, *D. hudsonius* est rattaché aux autres espèces néarctiques, mais il est monophylétique sur l'ADN nucléaire, les autres espèces d'Amérique du Nord étant rattachées à *D. torquatus* (Fedorov et al., 2022). Cette contradiction serait la preuve d'une introgression ancienne entre *D. groenlandicus* et *D. hudsonius* pendant laquelle l'ADN mitochondrial de *D. hudsonius* aurait été remplacé par celui de l'espèce invasive, *D. groenlandicus*. Ceci indique que

D. hudsonius descend des premiers lemmings du genre *Dicrostonyx* à être arrivés en Amérique du Nord durant le Pléistocène Moyen.

Il n'existe à ce jour aucune étude sur la diversité intraspécifique de *D. hudsonius*.

Précédents travaux morphologiques : Il existe peu de travaux sur la morphologie de *D. hudsonius*. On le dit facilement identifiable sur ses restes dentaires avec une morphologie plus « primitive », c'est-à-dire avec une boucle antérieure peu développée (Fulton *et al.*, 2013 ; Guilday, 1963). Pour le reste, il se distingue des autres espèces du genre dans sa morphologie cranio-dentaire (Khidas *et al.*, 2020).

Lemming fact : Comme bien d'autres espèces de campagnols et de lemming, *D. hudsonius* déteste être dérangé lorsqu'il fait ses besoins. Ce n'est pas seulement par coquetterie ou par décence (en tout cas pas seulement), mais car les déjections et l'urine des microtinés sont visibles à l'ultra-violet. Et il se trouve que les rapaces diurnes comme les buses ou les faucons peuvent voir l'ultraviolet, et donc repérer les lieux d'aisance du lemming d'Ungava, qui aura une bien mauvaise surprise la prochaine fois qu'il viendra se délester dans ses toilettes préférées. Pour pallier à cet épineux problème, le lemming d'Ungava creuse une pièce supplémentaire dans son terrier en été, qui lui servira de toilettes discrètes, lui permettant de se détendre en toute tranquillité, sans crainte d'être dérangé par ses prédateurs qui seraient ravis de profiter d'un tel moment d'inattention (Boonstra *et al.*, 1996).

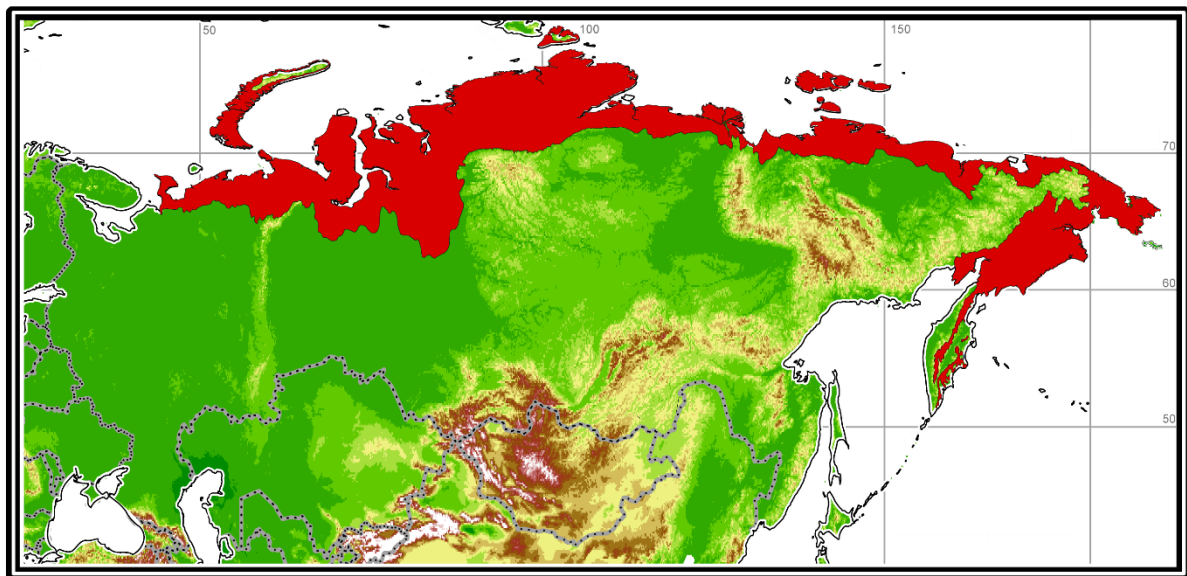
Lemming à collier, *Dicrostonyx torquatus*

Taxinomie : *Mus torquatus*, Pallas, 1779.

Synonymes et sous-espèces : *D. t. torquatus*, Pallas, 1779 (Russie Occidentale, à l'Ouest de la rivière Yeniseï), *D. t. chinopaes*, Allen, 1914 (Sibérie Orientale, à l'Est de la rivière Yeniseï), *D. t. ungulatus*, Baer, 1841 (île de Novaya Zemlya). Il faut rappeler ici que l'ensemble des lemmings du genre *Dicrostonyx* étaient assignés à *D. torquatus*, y compris pour le néarctique, ce qui peut mener à des cas de confusion taxonomique dans des vieux articles.

Caractéristiques physiques et écologiques : Il est très ressemblant à *D. groenlandicus* dans la couleur de son pelage, sa taille et toutes ses caractéristiques morphologiques. Sa seule différence notable est une teinte un peu plus rougeâtre sur sa bande dorsale comparé aux autres espèces du genre, particulièrement à l'Ouest de son aire de répartition. Il est actif toute l'année et occupe le *subnivum*.

Le lemming à collier est la seule espèce du genre *Dicrostonyx* actuellement présente en Europe.



Taille : 70 – 156 mm de long

Poids : 63 – 158 g

Reproduction : La saison de reproduction commence généralement en Avril, mais peut démarrer plus tôt certaines années (Février) (Wilson et al., 2017). La période de gestation dure entre 17 et 21 jours pour un total de 4 à 8 petits par portée. Les portées de printemps sont généralement plus importantes, et chaque femelle peut avoir entre deux et trois portées par ans. Des nouveaux nés retrouvés dans les estomacs de prédateurs attestent de portées d'hivers (Ognev, 1948)

Alimentation : Le lemming a collier a une diète variée, incluant monocotylédones (herbes, carex) principalement consommés en hivers, et dicotylédones (*Saxifraga*, saule, baies) principalement consommés en été. Il ne mange pas de lichen.

Milieu de vie : Il préfère les zones sèches avec un faible relief et évite les zones de marais. Il est complètement absent des zones déneigées pendant l'hiver. Il peut occuper des zones de haute altitude, si bien qu'on les retrouve à 1400 m d'altitude dans l'Oural.

Données génétiques : Cette espèce a été relativement peu étudiée au niveau génétique. Fedorov et Goropashnaya (1999) font état de plusieurs clades au sein du genre, l'un au niveau de la péninsule de Yamal, l'autre en Sibérie centrale, et un dernier en Sibérie Orientale. Les spécimens fossiles européens sont directement rattachés à *D. torquatus*, mais appartiennent à des clades aujourd'hui éteints (Palkopoulou *et al.*, 2016, Prost *et al.*, 2013). L'existence d'un goulot d'étranglement pour cette espèce durant la transition Pléistocène / Holocène est d'ailleurs attestée par ces deux travaux. Actuellement, l'espèce montre une grande diversité génétique sur l'ensemble de son aire de répartition (Gileva, 1983).



Précédents travaux morphologiques : Cette espèce n'a jamais fait l'objet d'un travail morphologique pour les structures crano-dentaires, si ce n'est pour l'établissement des classifications typologiques des Arvicolinés réalisées par Markova *et al.* (2018).

Fun fact : Lemming est un célèbre jeu vidéo sorti en 1991 dans lequel le joueur dirige une petite troupe de personnage, et doit les aider à passer des obstacles variés. Enfin variés, la majorité de ces obstacles sont... du vide, des trous, des falaises, des creux, des failles... Les légendes ont définitivement la peau dure.



ANNEXE 2

Morphometric toolkit

Boite à outil d'acquisition et de traitement de données pour une étude de morphométrie géométrique 2D

Avant-propos

Ce manuscrit étant essentiellement une compilation d'articles, il ne m'a pas semblé pertinent d'écrire une partie de méthodologie "classique", car celle-ci aurait été une simple redite de la section "matériel et méthode" déjà détaillée dans les publications. Cependant, ayant commencé ce doctorat sans réelle formation en statistique et en morphométrie géométrique, il m'a fallu apprendre ces principes au fur et à mesure. A force de lectures, de discussions et de pratique, j'ai finalement réussi à assimiler (non sans difficulté) certains principes de base pour réaliser une étude morphométrique. L'une des difficultés principales que j'ai rencontrée était l'absence de présentation simple de chacune des méthodes. Pour chaque analyse, il fallait alterner entre ouvrage théorique (aussi indispensable qu'hermétique pour le non initié), aide de package R (souvent avare d'explication pour des concepts simples) et blogs, google groups et autres ouvrages de vulgarisation. La synthèse entre ces différentes sources est souvent difficile à réaliser, et cela peut rendre les statistiques et la morphométrie géométrique particulièrement rebutantes pour un.e doctorant.e débutant.e.

Cette partie est donc conçue comme une aide de base pour toute personne souhaitant réaliser une étude morphométrique sans avoir le bagage nécessaire. Ce n'est pas une partie méthode à proprement parler, et les principes seront (sur)simplifiés de façon à être compréhensibles et accessibles au non initié. Chaque méthode utilisée sera présentée de façon théorique, en lien avec les packages R nécessaires pour permettre de la réaliser. Elle est basée sur les ouvrages suivants :

- Statistiques pour statophobes (Poinsot et al., 2004)
- Numerical Ecology (Legendre et Legendre, 2012)
- Geometric morphometrics for biologists (Zelditch et al., 2012)
- Morphometrics with R (Claude, 2008)

Acquisition de données

Protocole d'acquisition de données morphométriques

Le protocole présenté ici a été développé pour l'acquisition de données morphométriques sur des molaires d'arvicolinés. Il est donc adapté à des caractéristiques particulières et n'est pas forcément applicable pour d'autres structures anatomiques (e.g. Crane, mandibule) ou d'autres groupes taxonomiques (e.g. Bovinés, insectivores, carnivores). Cependant les principes sur lesquels il est bâti sont universels.

Principes généraux

Etant donné que les surfaces occlusales de molaires d'arvicolinés sont planes, il est possible d'étudier la forme de leur contour via la morphométrie géométrique en 2 dimensions (2D). Afin de pouvoir extraire les contours de façon efficace, un protocole a été défini de façon à minimiser les facteurs les plus communément source d'erreur en morphométrie géométrique comme identifiés par Fox et al., (2020) :

Source d'erreur	Solution
Inter-opérateur : plusieurs personnes dessinent et / ou placent les landmarks, pouvant créer des différences artificielles entre groupes, masquant le signal biologique.	<u>Un seul opérateur</u> réalise l'ensemble des opérations.
Intra-observateur : le même observateur acquiert ses données de façon inconsistante, tant dans le placement des landmarks que dans l'acquisition des contours.	Le <u>placement des landmarks est automatisé</u> , réduisant considérablement l'erreur humaine. L'extraction des contours est réalisée sur des photos standardisées (voir en dessous).
Inter-appareil : les données sont collectées avec différentes méthodes, par exemple en mélangeant dessin et photo, ou encore en utilisant différents appareils photos.	Toutes les photos sont prises avec le <u>même appareil et objectif</u> .

<p>Intra-appareil : l'appareil utilisé n'a pas une bonne résolution, les images sont floues et l'extraction du contour devient complexe.</p>	<p>L'objectif utilisé dispose d'une résolution excellente et d'une très faible déformation d'image. Les dents sont placées au centre de l'image, minimisant d'autant plus la distorsion.</p>
<p><u>Placement des spécimens</u> : lors de l'acquisition des données n'est pas homogène (que ce soit dans l'orientation du spécimen, son inclinaison...), la déformation est globale.</p> <p>Le mauvais placement des spécimens est la première source d'erreur en morphométrie géométrique.</p>	<p>Le placement des spécimens est la seule étape du protocole où les sources d'erreur sont possibles. Malgré de nombreuses tentatives, aucun moyen simple d'automatiser ou de simplifier le placement n'a été trouvé. Une attention particulière a donc été portée au placement de chaque spécimen, ce qui a été facilité par l'usage d'un objectif sans auto-focus (voir en dessous).</p>

La majeure partie de ces sources d'erreur peut être atténuée par l'usage d'un bon matériel, comme nous allons le présenter.

Matériel d'acquisition

Appareil photographique et objectif

Toutes les photos ont été réalisées avec un boîtier Canon (Canon EOS6D mark II) et un objectif macro (MP-E 65mmf/2.8). L'intérêt d'utiliser un tel objectif est double : il est d'excellente qualité et est reconnu pour sa très faible déformation d'image, et surtout, la mise au point est manuelle. Il ne dispose pas d'autofocus et a une zone de netteté très restreinte. De ce fait, on ne peut avoir une image nette que si les spécimens sont placés à une distance très précise de l'objectif. De plus, la surface occlusale d'une molaire ne sera complètement nette que si elle est parfaitement horizontale par rapport à l'objectif. Cette contrainte assure un haut degré de précision dans le placement des spécimens, et donc une homogénéité robuste dans l'acquisition des données. De plus, cela permet un contrôle *a posteriori* de la qualité des données acquises : si un spécimen est flou, cela signifie qu'il a été mal placé et qu'il doit donc être repris en photo ou exclu du corpus d'étude.

Il est très important d'insister sur ce point. L'ensemble du protocole qui va suivre repose quasi-exclusivement sur les propriétés et qualités de l'objectif macro que nous avons utilisé,

particulièrement sur la qualité des images produites et sur l'absence d'autofocus, qui assure de fait une standardisation du placement des spécimens de petite taille.

Banc photo et lumières

L'appareil est placé sur un banc photo statif, qui permet de contrôler précisément la distance entre le spécimen et l'objectif. Le statif est placé à l'intérieur d'une tente de shooting afin de contrôler la luminosité. Les lumières sont placées à l'horizontal des spécimens, de façon à éclairer que la surface occlusale ce qui facilite le détournage. Par expérience, il est plus facile de détourner une dent qui a été photographiée avec un seul éclairage placé à l'avant de la boucle antérieure (m1) car cela minimise les ombres entre les triangles (Fig. 1).

Socle de placement

Le même socle a été utilisé tout au long de ce travail. Il a été conçu avec des pièces de Lego qui ont l'avantage d'être de dimensions hyper standardisées ($\pm 10\mu\text{m}$) ce qui permet d'utiliser une brique comme échelle. De plus, le socle est démontable et peut donc être adapté à d'autres objets si nécessaire. C'est particulièrement utile lorsque l'on alterne entre des photos de dents isolées et de dents encore en place sur une mandibule ou un crane. Chaque dent est placée sur une pate adhésive qui a l'avantage de ne pas laisser de trace sur les spécimens, même entre les triangles de molaires d'arvicolinés ! Cela permet de mieux conserver les spécimens, d'éviter les éléments parasites sur une image (pate adhésive sur la surface occlusale, entre les triangles...), et également de gagner un temps précieux en évitant le nettoyage des spécimens après photographie.

Logiciel de traitement et contrôle de la caméra

L'appareil photographique est connecté à un ordinateur et contrôlé depuis celui-ci avec le logiciel DigicamControl. Cela permet de voir les prises de vue sur grand écran, ce qui est essentiel pour s'assurer de la netteté des images. De plus le logiciel permet de nommer automatiquement les images, minimisant les erreurs d'inattention. Le logiciel rend également possible l'enregistrement des images dans de nombreux formats. Nous avons choisi d'enregistrer nos photos en format .jpg (résolution 72-dpi) qui est un bon compromis entre qualité du rendu et taille du fichier. Enfin, ce logiciel permet de contrôler tous les paramètres de prise de vue (balance des blancs, iso, durée d'ouverture de l'objectif...) et de les changer si besoin, permettant de s'adapter à l'objet photographié. C'est particulièrement utile lors de l'étude de spécimens fossiles qui peuvent avoir des patines très différentes, nécessitant parfois des réglages particuliers afin d'avoir un rendu lisible.

Prise de vue

La dent est placée au centre de l'image. Il faut placer la dent à hauteur de façon à avoir une vue nette de l'échelle et de la surface occlusale, puis corriger l'inclinaison du spécimen si besoin.

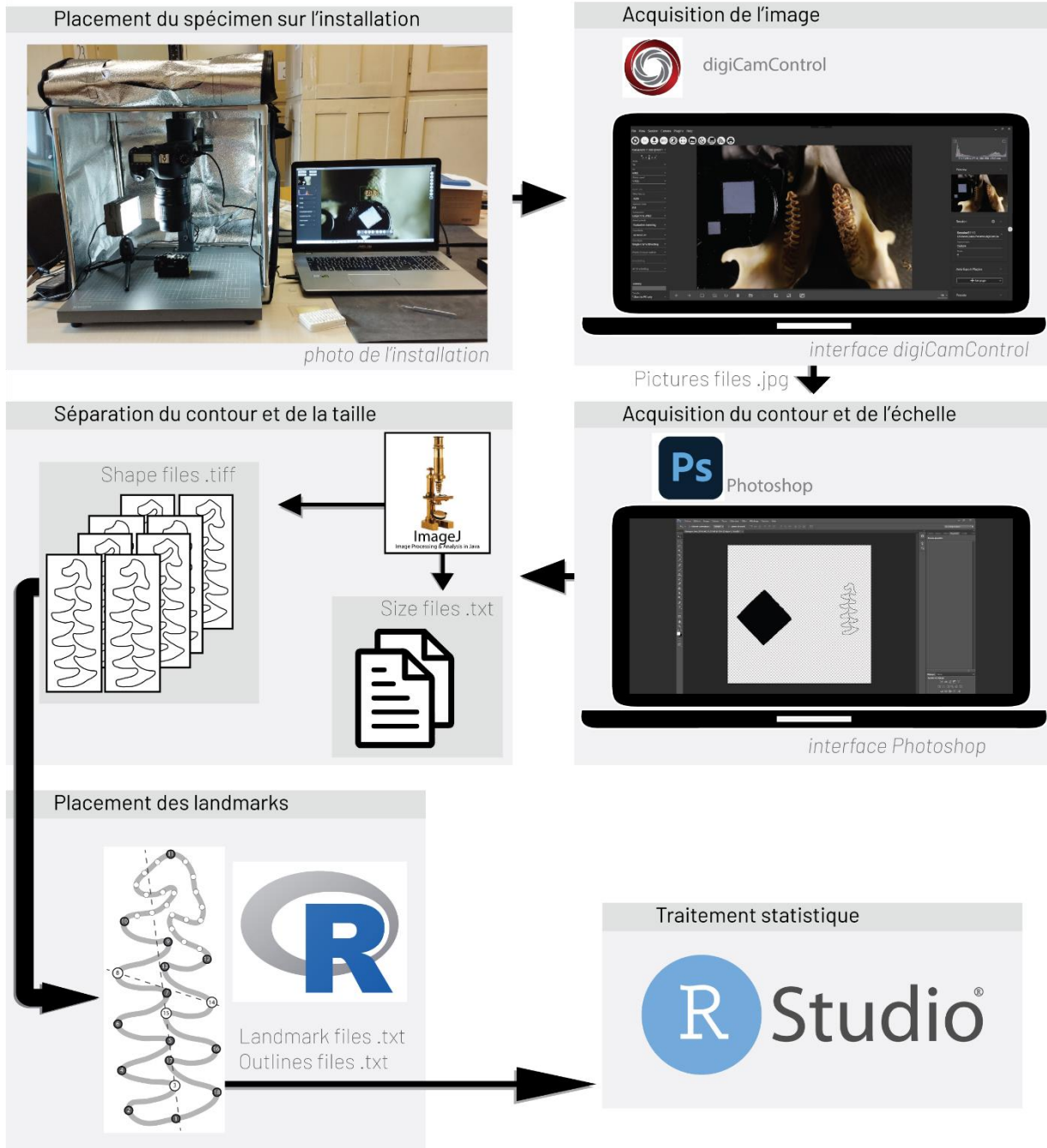


Figure 1 : Protocole utilisé dans cette étude.

Enregistrement

Les photos sont transférées directement dans un dossier correspondant à la population, à la collection d'origine ou au site archéologique. Chaque spécimen a été nommé de façon à contenir toutes les informations nécessaires dans son appellation. Un nom de photo doit contenir :

- Détermination taxonomique abrégée du spécimen d'origine (p. ex : *Lemmus lemmus* devient *Lemlemm*, *Dicrostonyx torquatus* devient *Dicrotorq*). Le nom du fichier ne change pas, même si la catégorie taxonomique du spécimen est réattribuée a posteriori.
- Localisation, site d'échantillonnage ou nom du gisement fossile.
- Année de découverte / de collecte.
- Nom de la collection (si existante) (p. ex : CMN pour Canadian Museum of Nature).
- Numéro d'inventaire complet (si existant) ou nouveau numéro.
- « A » si spécimen actuel, « F » si spécimen fossile
- « DD » si dent droite, « DG » si dent gauche

Voici deux exemples :

"Dicrogro_Hoc_2010_001_A_DD" : "*Dicrostonyx groenlandicus*", échantillonné à "Hochsteter" en "2010" (pas de collection d'origine), numéro "001", spécimen actuel "A", dent droite "DD".

"Dicrokil_Breakwater_1967_Cowan_1996_17036_A_DD" : "*Dicrostonyx kilangmiutak* échantillonné à "Breakwater" en "1967", originaire de Cowan Tetrapod Collections "Cowan" sous le numéro "1996_17036", spécimen actuel "A", dent droite "DD".

Extraction de contours

Une fois la photo prise, les contours et l'échelle sont extraits à la main sur Photoshop. Chaque dent est détournée en suivant le contour externe de la surface occlusale. L'échelle est extraite par contraste : il s'agit de la seule zone claire de la photo, et le logiciel permet de capturer précisément cette zone dont l'aire est connue (Fig. 1). La taille du spécimen est ensuite estimée en comparaison à l'échelle.

Placement des landmarks

Le placement des landmarks a été automatisé grâce à un programme développé par Navarro et collègues (2018) pour les premières molaires inférieures de *Microtus* et adapté pour les dents de *Lemmini* (cf. Chapitre 3). Pour la première molaire inférieure, cette méthode nécessite toujours le placement manuel de landmarks de contrôle afin de définir l'axe vertical de la dent. Les maximum et minimum de courbure sont ensuite déterminés par rapport à cet axe, ce qui permet de placer automatiquement les points à l'extrémité de chaque triangle, et à l'intérieur de chaque angle réentrant. Pour la troisième molaire supérieure, un point est placé manuellement au centre de la dent. Une ACP est ensuite réalisée sur les pixels du contour afin d'orienter la dent, et de définir un axe (PC1) vertical d'allongement de la dent. Le processus réalisé sur la m1 est ensuite reproduit.

Au-delà de présenter cette méthode, spécifique pour les dents d'arvicolinés, il convient d'insister ici sur les avantages du placement automatique de landmarks. Une grande partie des erreurs de morphométrie géométrique provient d'inconsistances dans le placement des points homologues. Le processus est particulièrement long lorsque cela est manuel. A titre d'exemple, les dents de *Dicrostonyx* sont décrites par 17 points homologues, et notre corpus d'étude dépasse les 600 spécimens, ce qui démultiplie le temps à passer sur le placement des points et donc le risque d'erreur. L'automatisation permet une standardisation du placement de la majorité des points, et nécessite d'être rigoureux pour seulement 1 à 4 points en fonction du type de dent. Cela permet donc d'être plus consistant dans le placement des points homologues, mais également de gagner un temps précieux, car rien n'est moins stimulant et plus répétitif que de placer des points sur des dents de rongeurs.

Traitement de données

Considérations générales

Avant de présenter en détail les différentes méthodes utilisées pendant ce travail, il convient d'insister sur un point : l'ABSOLUE NÉCESSITÉ de standardiser ses données. En effet, chaque fonction utilisée dans R nécessite une formulation particulière correspondant à un formatage de données particulier. Afin de gagner du temps, de la clarté et de l'efficacité, il est nécessaire de réfléchir à la façon dont les données sont organisées, et si possible de le faire de façon standardisée pour tous les scripts faits sur le même genre de données. Ce formatage est personnel et dépend des habitudes et objectifs de chacun, mais il faut s'assurer de sa cohérence et de son utilité au préalable.

Alignement Procruste (Generalized Procrustes Analysis, GPA)

Objectif et Principe : L'alignement Procruste (GPA) est la procédure qui va permettre d'homogénéiser les données morphologiques d'un jeu de données à analyser. Elle vise à isoler les variables de forme d'autres paramètres selon la définition de Kendall (1977) :

"Shape is all the geometrical information that remains when location, scale and rotational effects are filtered out from an object."

Cet alignement permet donc de comparer les morphologies des spécimens d'un même corpus en changeant les coordonnées brutes de *landmarks* en coordonnées Procrustes, sans paramètres de taille, d'orientation ou de localisation. C'est la procédure préalable à toute étude de morphométrie géométrique. Pour le dire directement, la GPA permet d'obtenir des coordonnées procrustes à partir de coordonnées brutes.

Rohlf et Slice (1990) ont fourni le détail mathématique de la GPA. On peut la résumer en trois étapes (Fig. 2):

- Translation : chaque spécimen va être replacé à l'origine en soustrayant les coordonnées de chaque point (x ou y) par les coordonnées du centroïde de la configuration. Cela a pour effet de "replacer tous les spécimens au même endroit" (à l'origine de l'espace euclidien)(Fig. 2 A).
- Mise à l'échelle : la taille de chaque spécimen est standardisée en divisant chaque coordonnée (x et y) par sa taille au centroïde. A cette étape, on isole la forme de la taille. La

taille au centroïde est isolée, et généralement conservée de façon à avoir une mesure de taille (Fig. 2 B).

- Rotation : chaque spécimen est "tourné" de façon à être le plus proche d'un spécimen de référence. Pour cela, on cherche à minimiser la somme des distances au carré entre chaque point homologue des différents spécimens. En minimisant les distances dues à l'orientation des spécimens, cette étape permet d'obtenir les distances "réelles" entre chaque spécimens, appelées distances Procruste. Elles servent de mesure de distance de base en morphométrie géométrique.

Cette opération est réalisée sur des données multivariées, car chaque spécimen est une configuration de landmarks, c'est à dire un ensemble de landmarks qui doivent être pris ensemble pour être considérés comme une forme, et donc comme un individu. Quel que soit le nombre de landmarks ou de dimensions (2D ou 3D), chaque analyse va considérer l'ensemble des points homologues pour un spécimen comme étant une variable de forme. Dis autrement, un *landmark* n'a d'importance que s'il est considéré au sein de sa configuration. Toutes ces opérations sont réalisées dans des espaces différents avec leurs propriétés propres, visant à faire passer de l'espace de configuration correspondant aux données initiales non alignées, à l'espace de superposition Procruste (ou espace des formes de Kendall), dans lequel l'ensemble des spécimens sont centrés, mis à l'échelle et alignés. Sans rentrer dans le détail (cf. Klingenberg 2020 pour une explication complète), cet espace est multidimensionnel et complexe, ce qui rend difficile l'utilisation de statistiques multivariées. C'est pour cette raison que le morphométricien ne va pas travailler directement sur les données issues de l'espace des formes, mais sur leur projection dans un espace tangent euclidien. Cela permet l'utilisation de statistique multivariées euclidiennes.

Ces notions ne sont pas particulièrement utiles pour une étude de morphométrie "classique", mais sont fondamentales à toute personne souhaitant comprendre et développer les outils de morphométrie géométrique.

Type de données : Coordonnées de landmarks en 2 ou 3 dimensions.

Fonction et package : *gpagen()* package geomorph ; *procSym()* package Morpho

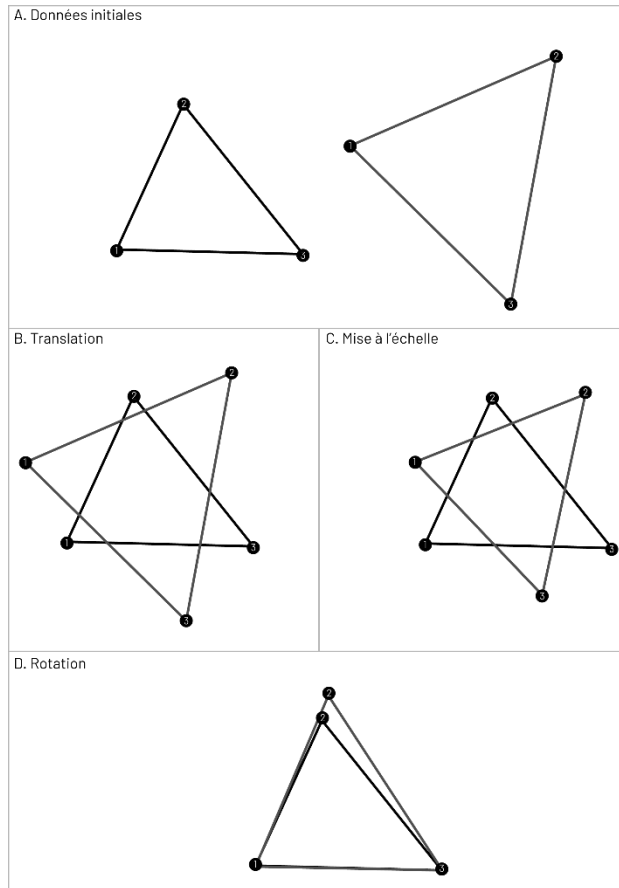


Figure 2 : Représentation schématique de l'alignement procruste avec deux triangles.

Analyse en Composantes Principales (PCA)

Objectifs et principes : L'analyse en composantes principales est la grande star des analyses multivariées. Elle a de nombreuses applications comme la visualisation de données, l'identification de variables importantes ou encore la réduction du nombre de dimensions d'un jeu de données. L'idée de l'analyse est simple : il s'agit de résumer les données initiales. Cela signifie que l'analyse va chercher à transformer des variables initiales (des coordonnées procrustes par exemple) en nouvelles variables décorréélées les unes des autres, que l'on va appeler des Composantes Principales (PCs).

Les composantes principales sont calculées sur la matrice de variance covariance d'un jeu de données. La PCA va d'abord chercher à identifier un axe expliquant un maximum de variance pour ce jeu de donnée, qui sera donc la première composante principale (PC1). Suite à cela, l'analyse va chercher à identifier le second axe expliquant le plus de variance, et ainsi de suite jusqu'à arriver à N, N étant le nombre de dimensions initial de nos données (en morphométrie, cela correspond au nombre de dimension par le nombre de *landmarks*. Dans le cas de nos triangles, cela correspond donc à 2 dimensions x 3 landmarks = 6 PCs).

L'ACP permet de produire des variables hiérarchisées et représentatives des données initiales, car le PC1 décrit plus de variation que le PC2, qui décrit plus de variation que le PC3 etc... Ainsi, il est possible et même recommandé de remplacer les variables de forme (coordonnées procrustes) par les scores de PCs pour certaines analyses. Ceux-ci ont l'avantage de pouvoir décrire précisément des données morphologiques en un nombre réduit de dimensions, ce qui est très utile dans le cas d'une analyse linéaire discriminante par exemple. Enfin, en résumant nos données en un nombre réduit de dimensions, l'ACP permet de produire des graphiques en deux ou trois dimensions facilement interprétables, car construit sur des axes décrivant la majorité de la variation d'un jeu de donnée. Les variables de l'ACP sont projetées dans un espace euclidien, ce qui est particulièrement appropriée pour des données morphométriques projetées dans l'espace tangent (cf GPA).

Type de données : coordonnées procrustes, mais également tout type de données multivariées (mesures linéaires, données climatiques...).

Fonction et package : *prcomp()* inclu dans R base, *plotTangentSpace()* package geomorph, *prcompfast()* package Morpho.

Analyse de Variance Procruste (Anova Procruste)

Objectif et principe : L'ANOVA procruste est une adaptation de l'analyse de variance classique (ANOVA) pour les données morphométriques. Cette analyse est un test statistique visant à analyser la relation entre une ou plusieurs variables (dans notre cas : taille, mesure linéaire, coordonnées procrustes, PCs) et un ou plusieurs facteurs (population, espèce, sexe). Elle va permettre de mesurer le degré d'interaction entre des variables et ces facteurs, mais peut également être utilisée pour observer le degré d'interaction entre ces facteurs sur les variables. Dans sa forme la plus simple, l'ANOVA procruste est utilisée pour tester l'existence de différences significatives entre différents groupes au sein d'un jeu de données. Le test va chercher à décomposer la variance totale en fonction de la variance expliquée par le ou les facteurs inclus dans l'analyse, la variance expliquée par l'interaction entre les facteurs et la variance résiduelle, qui n'est pas expliquée par le modèle. C'est un test à hypothèse, l'hypothèse nulle correspondant à une absence de différence entre les groupes formés par les facteurs.

L'ANOVA classique nécessite certaines conditions. Elle part du principe que les échantillons issus d'un même groupe suivent une loi normale dans leur distribution : hypothèse d'homoscédasticité (homogénéité des variances). La seconde condition est que les échantillons soient mutuellement indépendants. Les propriétés de l'ANOVA procruste permettent de s'affranchir en partie de la première condition, car l'ANOVA procruste ne se base pas sur la matrice de variance covariance, mais sur la somme des distances procrustes au carré. En cela elle se rapproche du Goodal F test, et peut donc être utilisée sur un nombre restreints de spécimens, contrairement à une ANOVA classique. Attention toutefois à associer les résultats d'une ANOVA réalisée sur des petits groupes avec un graphique de confiance (cf. [chapitre 2](#)). Enfin, l'ANOVA va seulement indiquer si au moins un des groupes est différent des autres au sein de nos échantillons, sans nous dire lequel. Pour cela, il faut procéder à une comparaison deux à deux, qui va détailler les liens entre chaque association.

Type de données : pas besoin de réduction de données ! Donc indépendamment coordonnées procrustes ou PCs.

Fonction et package : `procD.lm()` package `geomorph`, `lm.rpp()` package `lm.rpp`

Analyse Canonique de Variance (CVA) ou Analyse Linéaire Discriminante (LDA)

Objectifs et principes : Ces deux méthodes sont similaires dans leur principe et leur objectif. La seule différence est que la CVA est une généralisation de la LDA pouvant inclure plus de deux groupes, alors que la LDA ne peut s'appliquer que sur 2 groupes (Rao, 1973). La CVA est d'ailleurs parfois appelée *multi-class linear discriminant analysis*. Les deux analyses étant similaires, nous les regroupons ici sous le terme CVA.

La CVA a pour objectif de trouver des différences entre des groupes prédéfinis pour des données multivariées. C'est une des méthodes les plus utilisées en morphométrie géométrique (de très, très, très loin) pour attester des différences entre différents groupes (populations, espèces etc....), et cela n'est pas sans poser quelques problèmes (Cardini et Polly., 2020 ; Kovarovic et al., 2011 ; Rohlf, 2020), mais nous y reviendrons.

Tout comme l'ACP, la CVA va chercher à remplacer les scores des variables initiales par d'autres variables, sauf qu'il ne s'agit pas de PCs, mais de Variables Canoniques (CVs). L'analyse va calculer des fonctions discriminantes permettant de maximiser les variances inter-groupes tout en minimisant la variances intra-groupes, de façon à différencier au maximum les différents groupes souhaités. Il y a donc autant d'axes qu'il y a de groupes, et les scores de chaque configuration de landmark le long de ces axes va correspondre à leur score d'appartenance à chaque groupe. Cette méthode peut être associée à des techniques de validation croisée (CV, LOOCV) de façon à produire des résultats robustes, et les fonctions discriminantes obtenues dans l'analyse peuvent ensuite être utilisées pour prédire l'appartenance d'un autre spécimen à l'une des classes incluses dans l'analyse.

En morphométrie géométrique, cette méthode pose un problème de taille : la création de différences artificielles entre groupes. En effet, l'application d'analyse discriminante sur des jeux de données artificiels a montré que les analyses discriminantes allaient ainsi pouvoir créer des différences entre des groupes définis aléatoirement, alors même que ceux-ci ne présentent aucune différence morphologique statistiquement significatives. Cet épineux problème est en partie dû à la *curse of dimensionality*, qui stipule qu'un biais peut apparaître dans l'analyse si un trop grand nombre de variables sont incluses. Pour pallier à ce problème, Kovarovic et al. (2011) suggèrent d'utiliser un nombre réduit de variable, au moins un nombre de variables inférieur au nombre de spécimens présent dans le plus petit groupe. Cette méthode permet à l'analyse de ne pas créer des différences artificielles entre groupes.

Un autre problème vient du calcul même de la CVA. En cherchant à maximiser les différences inter-groupes et minimiser les différences intra-groupes, les analyses linéaires vont distordre l'espace des formes. Ainsi et contrairement à l'ACP, les graphiques issus des analyses linéaires ne doivent pas être interprétés de façon biologique, c'est à dire qu'une distance observée entre deux individus d'un nuage de point construit sur des scores discriminants ne correspond pas à la distance morphologique "réelle" de ces deux individus.

Afin de mieux appréhender ces problèmes, la lecture de ces articles est vivement conseillée : Cardini *et al.*, 2019; ; Kovarovic *et al.*, 2011; Rohlf, 2020.

Pour autant, les analyses linéaires sont des outils analytiques extrêmement puissants en morphométrie géométrique, particulièrement lorsque les différences entre groupes sont faibles (échelle intra-spécifique par exemple). Il faut simplement bien les calibrer, et avoir conscience de leur limite, particulièrement lors de l'interprétation des scores de reclassification.

Type de données : si on dispose de très nombreux spécimens avec très peu de landmarks et très peu de groupes : coordonnées procrustes. Dans le cas contraire : scores de PCs, avec un nombre de PCs inférieur au nombre de spécimens du plus petit groupe.

Fonction et package : CVA(), package Morpho

Critère Q de Pielou

Objectif et principe : cette méthode vise à produire un score reflétant le degré d'ordonnement d'un jeu de données : le critère Q de Pielou. Cela permet donc d'identifier un gradient au sein d'un jeu de données (chronologique, géographique, écologique, morphométrique...)(Pielou, 1979). L'avantage de cette méthode est qu'elle fonctionne sur une simple matrice de distance, et qu'elle peut donc être utilisée sur de nombreuses données, notamment morphométriques. Afin d'obtenir un score, il est nécessaire d'avoir une matrice de distance de nos spécimens, ou des formes moyenne de chaque groupe pour lesquels on souhaite identifier un gradient. La méthode va procéder en plusieurs étapes (Fig. 3):

- Organiser l'ordre des colonnes et les lignes de la matrice triangulaire de distance **D** selon le gradient que l'on souhaite évaluer, et en extraire chacune des diagonales, de la plus petite à la plus grande
- Classer chaque distance **i** au sein de chaque diagonale de la plus grande à la plus petite (*i.e.* par ordre croissant de similarité), et associer chaque diagonale dans un vecteur **W**
- Changer chaque valeur **i** au sein de **W** par le nombre élément de **W** situé à droite de **i** ayant une valeur plus élevée que **i**, puis faire la somme **Q** de toutes les nouvelles valeurs de **W**
- Diviser **Q** par **Q_{max}**, qui est la valeur théorique maximale de Q pour le jeu de donnée.

La valeur obtenue est située entre 0 et 1, et doit être comparée à un seuil théorique de **Q/Q_{max}** pour mesurer le degré d'ordonnement de la matrice **D**. Cette valeur dépend directement du nombre de variables de la matrice **D** (*i.e.* Le nombre de colonne ou de lignes).

Cette méthode a plusieurs avantages. Elle peut être facilement appliquée à tous types de données pouvant fournir une matrice de distance. Les résultats produits sont robustes car le seuil théorique de **Q/Q_{max}** permet d'estimer le niveau de fiabilité à accorder aux résultats. Le critère Q peut également être utilisé de manière exploratoire, car il suffit de changer l'ordre de la matrice **D** afin de donner un score à d'autres ordres. Enfin, cette technique peut être utilisée de manière itérative afin de chercher les meilleurs ordres d'une matrice **D** et d'identifier les associations récurrentes au sein de ces meilleurs ordres (cf. Chapitre 2).

Clustering

Avant-propos : Il existe une très large variété de méthodes de clustering qui ont chacune leurs conditions d'applications et leur utilité, nous n'allons donc pas réaliser un inventaire complet de ces techniques, mais présenter de façon succincte les méthodes les plus communément utilisées en morphométrie géométrique. Avant d'entrer dans le vif du sujet, je tiens à mettre le lecteur en garde : n'ayant pas utilisé ces méthodes de façon extensives, je n'en maîtrise que les grands principes, et je pense être encore un tout jeune padawan dans le domaine. Et lorsque j'ai utilisé ces méthodes, elles ont systématiquement été moins efficaces que des techniques plus classiques comme les analyses linéaires discriminantes. C'est probablement dû à l'échelle à laquelle mes travaux se sont situés (intraspécifique, ou interspécifique entre des espèces jumelles) dans laquelle les différences sont fines et subtiles, nécessitant une approche supervisée. Mon expérience avec des méthodes me poussent à mettre en garde les futurs utilisateurs de ces méthodes : elles ne sont applicables à tout type de donnée, et peuvent donner des résultats insuffisants. Ces méthodes ont le vent en poupe depuis une dizaine d'années, et leur utilisation s'est grandement simplifiée, et donc généralisée. Mais elles ne sont pas efficaces pour tout, bien au contraire. Sur ce, allons y !

Objectif et principe : Les méthodes de clustering partagent toutes le même objectif : identifier des sous-groupes à l'intérieur d'un jeu de données. On distingue grossièrement deux grandes familles de méthodes de clustering : les méthodes hiérarchiques

Type de données :

Fonction et package :

<https://www.statisticshowto.com/complete-linkage-clustering/>

Arbres de distance

Objectif :

Principe :

Type de données :

Fonction et package :



BIBLIOGRAPHIE

A

- Abramson, N.** 1992. A new species of lemming from the Eopleistocene of North East Siberia (Mammalia: Cricetidae). *Zoosystematica Rossica*, 1(1): 156–160
- Abramson, N.I.** 1993. Evolutionary trends in the dentition of true lemmings (Lemmini, Cricetidae, Rodentia): functional-adaptive analysis. *Journal of Zoology* 230, 687–699. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02717.x>
- Abramson, N., Nadachowski, A.** 2001. Revision of fossil lemmings (Lemminae) from Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia. *Acta Zoologica Cracoviensia* 44.
- Abramson, N.I., Kostygov, A.Yu., Rodchenkova, E.N.** 2008. The taxonomy and phylogeography of Palaearctic true lemmings (*Lemmus*, Cricetidae, Rodentia): New insights from cyt b data. *Russian Journal of Theriology* 7, 17–23. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.07.1.03>
- Abramson, N., Dokuchaev, N., Petrova, T.** 2018. Long-standing taxonomic and nomenclature issue of *Lemmus obensis chrysogaster* Allen, 1903 (Rodentia, Cricetidae) resolved. *Mammalia* 82, 167–172. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0081>
- Abramson, N.I., Petrova, T.V.** 2018. Genetic analysis of type material of the Amur lemming resolves nomenclature issues and creates challenges for the taxonomy of true lemmings (*Lemmus*, Rodentia: Cricetidae) in the eastern Palearctic. *Zoological Journal of the Linnean Society* 182, 465–477. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx044>
- Abramson, N.I., Bodrov, S.Yu., Bondareva, O.V., Genelt-Yanovskiy, E.A., Petrova, T.V.** 2021. A mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (Rodentia: Arvicolinae): Evolutionary and taxonomic implications. *PLoS ONE* 16, e0248198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248198>
- Abramson, N., Petrova, T., Dokuchaev, N.** 2022. Analysis of “historical” DNA of museum samples resolve taxonomic, nomenclature and biogeography issues: case study of true lemmings. *BioComm* 67. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2022.408>
- Adams, D., Otárola-Castillo, E.** 2012. Package ‘geomorph’: Geometric morphometric analysis of 2d/3d landmark data. R package version 1.

- Adams, D., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., Baken, E.** 2021. CRAN - Package geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.2.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O., Parés, J.M.** 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews* 52, 247–260. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00025-8](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00025-8)
- Anda, J.K.** 2015. Factors affecting presence and diet of red foxes and birds of prey. A large scale study in Finnmark (Master thesis). *UiT Norges arktiske universitet*.
- Andersen, K.K., Azuma, N., Barnola, J.-M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Flückiger, J., Fritzsche, D., Fujii, Y., Goto-Azuma, K., Grønvold, K., Gundestrup, N.S., Hansson, M., Huber, C., Hvidberg, C.S., Johnsen, S.J., Jonsell, U., Jouzel, J., Kipfstuhl, S., Landais, A., Leuenberger, M., Lorrain, R., Masson-Delmotte, V., Miller, H., Motoyama, H., Narita, H., Popp, T., Rasmussen, S.O., Raynaud, D., Rothlisberger, R., Ruth, U., Samyn, D., Schwander, J., Shoji, H., Siggard-Andersen, M.-L., Steffensen, J.P., Stocker, T., Sveinbjörnsdóttir, A.E., Svensson, A., Takata, M., Tison, J.-L., Thorsteinsson, Th., Watanabe, O., Wilhelms, F., White, J.W.C., North Greenland Ice Core Project members,** 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431, 147–151. <https://doi.org/10.1038/nature02805>
- Anderson, M.J.** 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance: non-parametric manova for ecology. *Austral Ecology* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson, R.M., Rand, A.L.** 1945. The Varying Lemming (Genus *Dicrostonyx*) in Canada. *Journal of Mammalogy* 26, 301–306. <https://doi.org/10.2307/1374824>
- Andersson, G.** 1896. Svenska växtvärldens historia. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar* 18, 171–172. <https://doi.org/10.1080/11035899609444326>
- Andersson, M.** 2015. Aposematism and crypsis in a rodent: antipredator defence of the Norwegian lemming. *Behavioral Ecological Sociobiology* 69, 571–581. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1868-7>
- Andreassen, H., Bondrup-Nielsen, S.** 1991. A comparison of the effects of a moss diet and a varied diet on the growth of juvenile wood lemmings. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56, 378–379.

- Andrews, P.** 1990. Owls, caves and fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. *Natural History Museum, British Museum, London.*
- Arbez, L., Royer, A., Schreve, D., Laffont, R., David, S., Montuire, S.** 2021a. The missing *Myopus* : plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics. *Journal of Quaternary Science* 36, 224–238. <https://doi.org/10.1002/jqs.3269>
- Arbez, L., Royer, A., Therrien, J.-F., Montuire, S.** 2021b. Another mention of Meadow Vole (*Microtus pennsylvanicus*) found in pellets of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*) in northern Ungava Peninsula, Canada. *Canadian Field Naturalist* 135, 329–336. <https://doi.org/10.22621/cfn.v135i4.2719>
- Arbez, L., Hadravova, T., Royer, A., Sophie, M., Horacek, I.** 2023. The wood lemming and the development of taiga in Late Pleistocene Central Europe. *Quaternary Science Reviews* 303, 107974. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107974>

B

- Ba, K., Granjon, L., Hutterer, R., Duplantier, J.-M.** 2000. Les micromammifères du Djoudj (Delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*. *Bonner Zoologische Beiträge* 49, 31–38.
- Baca, M., Nadachowski, A., Lipecki, G., Mackiewicz, P., Marciszak, A., Popović, D., Socha, P., Stefaniak, K., Wojtal, P.** 2016. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinctions of mammals in Europe: four case studies. *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1101/090878>
- Baca, M., Popović, D., Agadzhanian, A.K., Baca, K., Conard, N.J., Fewlass, H., Filek, T., Golubiński, M., Horáček, I., Knul, M.V., Krajcarz, M., Krokhalova, M., Lebreton, L., Lemanik, A., Maul, L.C., Nagel, D., Noiret, P., Primault, J., Rekovets, L., Rhodes, S.E., Royer, A., Serdyuk, N.V., Soressi, M., Stewart, J.R., Strukova, T., Talamo, S., Wilczyński, J., Nadachowski, A.** 2023. Ancient DNA of narrow-headed vole reveal common features of the Late Pleistocene population dynamics in cold-adapted small

mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 290, 20222238.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2238>

- Barker, S., Knorr, G., Conn, S., Lordsmith, S., Newman, D., Thornalley, D.** 2019. Early Interglacial Legacy of Deglacial Climate Instability. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 34, 1455–1475. <https://doi.org/10.1029/2019PA003661>
- Barnosky, A.D.** 1990. Evolution of Dental Traits Since Latest Pleistocene in Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*) from Virginia. *Paleobiology* 16, 370–383.
- Bartov, Y., Goldstein, S.L., Stein, M., Enzel, Y.** 2003. Catastrophic arid episodes in the Eastern Mediterranean linked with the North Atlantic Heinrich events. *Geology* 31, 439–442. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2003\)031<0439:CAEITE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2003)031<0439:CAEITE>2.0.CO;2)
- Batzli, G.O., Pitelka, F.A.** 1983. Nutritional Ecology of Microtine Rodents: Food Habits of Lemmings near Barrow, Alaska. *Journal of Mammalogy* 64, 648–655. <https://doi.org/10.2307/1380521>
- Baylac, M., Frieß, M.** 2005. Fourier Descriptors, Procrustes Superimposition, and Data Dimensionality: An Example of Cranial Shape Analysis in Modern Human Populations, in: Slice, D.E. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Kluwer Academic Publishers–Plenum Publishers, New York, pp. 145–165. https://doi.org/10.1007/0-387-27614-9_6
- Becker, A., Ammann, B., Anselmetti, F., Marie Hirt, A., Magny, M., Millet, L., Rachoud, A.-M., Sampietro, G., Wüthrich, C.** 2006. Paleoenvironmental studies on lake Bergsee, Black Forest, Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 240, 405–445.
- Bennett, K.D., Provan, J.** 2008. What do we mean by ‘refugia’? *Quaternary Science Reviews*, 27, 2449–2455. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.019>
- Bennike, O., Houmark-Nielsen, M., Böcher, J., Heiberg, E.O.** 1994. A multi-disciplinary macrofossil study of Middle Weichselian sediments at Kobbeltgård, Møn, Denmark. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 111, 1–15. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(94\)90344-1](https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)90344-1)
- Bergman, C.M., Krebs, C.J.** 1993. Diet overlap of collared lemmings and tundra voles at Pearce Point, Northwest Territories. *Canadian Journal of Zoology* 71, 1703–1709. <https://doi.org/10.1139/z93-241>
- Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittmann, H.-W.** 1996. The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas. *Columbia University Press*.

- Birks, H.H., Birks, H.J.B.** 2014. To what extent did changes in July temperature influence Lateglacial vegetation patterns in NW Europe? *Quaternary Science Reviews* 106, 262–277. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.06.024>
- Björck, S.** 2013. Paleoclimate reconstruction, Younger Dryas Oscillation, Global Evidence, in: Elias, S.A., Mock, C.J. (Eds.), *Encyclopedia of Quaternary Science (Second Edition)*. Elsevier, Amsterdam, pp. 222–228. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00016-9>
- Blinnikov, M.S., Gaglioti, B.V., Walker, D.A., Wooller, M.J., Zazula, G.D.** 2011. Pleistocene graminoid-dominated ecosystems in the Arctic. *Quaternary Science Reviews* 30, 2906–2929. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.002>
- Blondel, J.** 1986. Biogéographie évolutive. *Masson*, Paris.
- Bobretsov, A.V., Lukyanova, L.E.** 2017. Population dynamics of wood lemming (*Myopus schisticolor*) in different landscapes of the Northern Pre-Urals. *Russian Journal of Theriology* 16, 86–93. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.08>
- Boedeker, P., Kearns, N.T.** 2019. Linear Discriminant Analysis for Prediction of Group Membership: A User-Friendly Primer. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science* 2, 250–263. <https://doi.org/10.1177/2515245919849378>
- Bookstein, F.L.** 1997. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. *Cambridge University Press*.
- Boonstra, R., Krebs, C.J., Kenney, A.** 1996. Why lemmings have indoor plumbing in summer. *Canadian Journal of Zoology* 74, 1947–1949. <https://doi.org/10.1139/z96-220>
- Borowik, O.A., Engstrom, M.D.** 1993. Chromosomal evolution and biogeography of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the eastern and High Arctic of Canada. *Canadian Journal of Zoology*. 71, 1481–1493. <https://doi.org/10.1139/z93-209>
- Brace, S., Palkopoulou, E., Dalen, L., Lister, A.M., Miller, R., Otte, M., Germonpre, M., Blockley, S.P.E., Stewart, J.R., Barnes, I.** 2012. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 20532–20536. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213322109>
- Buizert, C., Adrian, B., Ahn, J., Albert, M., Alley, R.B., Baggenstos, D., Bauska, T.K., Bay, R.C., Bencivengo, B.B., Bentley, C.R., Brook, E.J., Chellman, N.J., Clow, G.D., Cole-Dai, J., Conway, H., Cravens, E., Cuffey, K.M., Dunbar, N.W., Edwards, J.S., Fegyveresi, J.M., Ferris, D.G., Fitzpatrick, J.J., Fudge, T.J., Gibson, C.J., Gkinis, V., Goetz, J.J.,**

Gregory, S., Hargreaves, G.M., Iverson, N., Johnson, J.A., Jones, T.R., Kalk, M.L., Kippenhan, M.J., Koffman, B.G., Kreutz, K., Kuhl, T.W., Lebar, D.A., Lee, J.E., Marcott, S.A., Markle, B.R., Maselli, O.J., McConnell, J.R., McGwire, K.C., Mitchell, L.E., Mortensen, N.B., Neff, P.D., Nishiizumi, K., Nunn, R.M., Orsi, A.J., Pasteris, D.R., Pedro, J.B., Pettit, E.C., Buford Price, P., Priscu, J.C., Rhodes, R.H., Rosen, J.L., Schauer, A.J., Schoenemann, S.W., Sendelbach, P.J., Severinghaus, J.P., Shturmakov, A.J., Sigl, M., Slawny, K.R., Souney, J.M., Sowers, T.A., Spencer, M.K., Steig, E.J., Taylor, K.C., Twickler, M.S., Vaughn, B.H., Voigt, D.E., Waddington, E.D., Welten, K.C., Wendricks, A.W., White, J.W.C., Winstrup, M., Wong, G.J., Woodruff, T.E., WAIS Divide Project Members. 2015. Precise interglacial phasing of abrupt climate change during the last ice age. *Nature* 520, 661–665. <https://doi.org/10.1038/nature14401>

Buzan, E.V., Krystufek, B., Hänfling, B., Hutchinson, W.F. 2008. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights. *Biological Journal of the Linnean Society* 94, 825–835. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01024.x>

C

Calandra, I., Labonne, G., Mathieu, O., Henttonen, H., Lévêque, J., Milloux, M.-J., Renvoisé, É., Montuire, S., Navarro, N. 2015. Isotopic partitioning by small mammals in the subnivium. *Ecology and Evolution* 5, 4132–4140. <https://doi.org/10.1002/ece3.1653>

Callaghan, T.V., Werkman, B.R., Crawford, Robert.M.M. 2002. The Tundra-Taiga Interface and Its Dynamics: Concepts and Applications. *Ambio* 6–14.

Campos, P.F., Willerslev, E., Sher, A., Orlando, L., Axelsson, E., Tikhonov, A., Aaris-Sørensen, K., Greenwood, A.D., Kahlke, R.-D., Kosintsev, P., Krakhmalnaya, T., Kuznetsova, T., Lemey, P., MacPhee, R., Norris, C.A., Shepherd, K., Suchard, M.A., Zazula, G.D., Shapiro, B., Gilbert, M.T.P. 2010. Ancient DNA analyses exclude humans as the driving force behind late Pleistocene musk ox (*Ovibos moschatus*) population dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 5675–5680. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907189107>

- Carbonell Ellgutter, J.A., Ehrich, D., Killengreen, S.T., Ims, R.A., Unnsteinsdóttir, E.R.** 2020. Dietary variation in Icelandic arctic fox (*Vulpes lagopus*) over a period of 30 years assessed through stable isotopes. *Oecologia* 192, 403–414.
<https://doi.org/10.1007/s00442-019-04580-0>
- Cardini, A., Seetah, K., Barker, G.** 2015. How many specimens do I need? Sampling error in geometric morphometrics: testing the sensitivity of means and variances in simple randomized selection experiments. *Zoomorphology* 134, 149–163.
<https://doi.org/10.1007/s00435-015-0253-z>
- Cardini, A., Polly, P.D.** 2020. Cross-validated Between Group PCA Scatterplots: A Solution to Spurious Group Separation? *Evolutionary Biology* 47, 85–95.
<https://doi.org/10.1007/s11692-020-09494-x>
- Carls, N., Rabeder, G.** 1988. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Ältest-Pleistozän von Schernfeld (Bayern). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 123–237.
- Caumul, R., Polly, P.D.** 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59, 2460–2472. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00955.x>
- Chaline J.** 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France.: *Cahiers de Paléontologie*. CNRS, Paris.
- Chaline J., Baudvin H., Jammot D. et Saint-Girons M.C.** 1974. Les proies des rapaces. Paris: *Doin*.
- Chaline J., Mein P.** 1979. Les rongeurs et l'évolution. *Doin*.
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Kaikusalo, A., Martin, F., Brochet, G.** 1988. Discrimination de la morphologie dentaire de *Lemmus lemmus* et *Myopus schisticolor* (Arvicolidae, Rodentia) par l'analyse multivariée. *Mammalia* 52, 259–274.
<https://doi.org/10.1515/mamm.1988.52.2.259>
- Chaline, J., Brunet-Lecomte, P., Brochet, G., Martin, F.** 1989. Les lemmings fossiles du genre *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le pléistocène de France. *Geobios* 22, 613–623. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80115-9](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80115-9)
- Chen, F., Yu, Z., Yang, M., Ito, E., Wang, S., Madsen, D.B., Huang, X., Zhao, Y., Sato, T., John B. Birks, H., Boomer, I., Chen, J., An, C., Wünnemann, B.** 2008. Holocene moisture evolution in arid central Asia and its out-of-phase relationship with Asian monsoon

history. *Quaternary Science Reviews* 27, 351–364.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.10.017>

Cheprakov, M. 2016. Frequency of cementum deposits in terminal synclines of Eurasian representatives of the tribe Lemmini (rodentia, arvicolinae). *Zoologicheskiĭ zhurnal* 95, 966–975. <https://doi.org/10.7868/S0044513416060076>

Chevret, P., Renaud, S., Helvacı, Z., Ulrich, R., Quéré, J., Michaux, J. 2020. Genetic structure, ecological versatility, and skull shape differentiation in *Arvicola* water voles (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 58, 1323. <https://doi.org/10.1111/jzs.12384>

Chornelia, A., Lu, J., Hughes, A. 2022. How to Accurately Delineate Morphologically Conserved Taxa and Diagnose Their Phenotypic Disparities: Species Delimitation in Cryptic Rhinolophidae (Chiroptera). *Frontiers in Ecology and Evolution* 10, 854509. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.854509>

Claude, J. 2008. Morphometrics with R. *Springer Science & Business Media*.

Clegg, S.M., Degnan, S.M., Moritz, C., Estoup, A., Kikkawa, J., Owens, I.P.F. 2002. Microevolution in Island Forms: The Roles of Drift and Directional Selection in Morphological Divergence of a Passerine Bird. *Evolution* 56, 2090–2099. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00134.x>

Collyer, M.L., Sekora, D.J., Adams, D.C. 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity* 115, 357–365. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.75>

Cook, J.A., Runck, A.M., Conroy, C.J. 2004. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30, 767–777. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00248-3](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00248-3)

Çoraman, E., Dundarova, H., Dietz, C., Mayer, F. 2020. Patterns of mtDNA introgression suggest population replacement in Palaeartic whiskered bat species. *Royal Society open science* 7, 191805. <https://doi.org/10.1098/rsos.191805>

Cornette, R., Herrel, A., Stoetzel, E., Moulin, S., Hutterer, R., Denys, C., Baylac, M. 2015. Specific information levels in relation to fragmentation patterns of shrew mandibles: do fragments tell the same story? *Journal of Archaeological Science* 53, 323–330. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.10.020>

Cox, P.G., Hautier, L. 2015. Evolution of the Rodents: Advances in Phylogeny, Functional Morphology and Development. *Cambridge University Press*.

Crawford, R.M.M. 2013. Tundra-Taiga Biology. *Oxford University Press*.

Crawford, R.M.M., Jeffery, C.E., Rees, W.G. 2003. Paludification and Forest Retreat in Northern Oceanic Environments. *Annals of Botany* 91, 213–226.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcf185>

Cucchi, T., Barnett, R., Martínková, N., Renaud, S., Renvoisé, E., Evin, A., Sheridan, A., Mainland, I., Wickham-Jones, C., Tougaard, C., Quéré, J.P., Pascal, Michel, Pascal, Marine, Heckel, G., O'Higgins, P., Searle, J.B., Dobney, K.M. 2014. The changing pace of insular life: 5000 years of microevolution in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*). *Evolution* 68, 2804–2820. <https://doi.org/10.1111/evo.12476>

Currant, A.P., Jacobi, R. 2011. The Mammal Faunas of the British Late Pleistocene, in: Developments in Quaternary Sciences. *Elsevier*, pp. 165–180.

<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53597-9.00010-8>

Currat, M., Ruedi, M., Petit, R.J., Excoffier, L., 2008. The hidden side of invasions: massive introgression by local genes. *Evolution* 62, 8 [https://doi.org/10.1111/j.1558-](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x)

[5646.2008.00413.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00413.x)

D

Dahl, E. 1987. The Nunatak Theory Reconsidered. *Ecological Bulletins* 77–94.

Dalton, A.S., Margold, M., Stokes, C.R., Tarasov, L., Dyke, A.S., Adams, R.S., Allard, S., Arends, H.E., Atkinson, N., Attig, J.W., Barnett, P.J., Barnett, R.L., Batterson, M., Bernatchez, P., Borns, H.W., Breckenridge, A., Briner, J.P., Brouard, E., Campbell, J.E., Carlson, A.E., Clague, J.J., Curry, B.B., Daigneault, R.-A., Dubé-Loubert, H., Easterbrook, D.J., Franzi, D.A., Friedrich, H.G., Funder, S., Gauthier, M.S., Gowan, A.S., Harris, K.L., Héту, B., Hooyer, T.S., Jennings, C.E., Johnson, M.D., Kehew, A.E., Kelley, S.E., Kerr, D., King, E.L., Kjeldsen, K.K., Knaeble, A.R., Lajeunesse, P., Lakeman, T.R., Lamothe, M., Larson, P., Lavoie, M., Loope, H.M., Lowell, T.V., Lusardi, B.A., Manz, L., McMartin, I., Nixon, F.C., Occhietti, S., Parkhill, M.A., Piper, D.J.W., Pronk, A.G., Richard, P.J.H., Ridge, J.C., Ross, M., Roy, M., Seaman, A., Shaw, J., Stea, R.R., Teller,

- J.T., Thompson, W.B., Thorleifson, L.H., Utting, D.J., Veillette, J.J., Ward, B.C., Weddle, T.K., Wright, H.E.** 2020. An updated radiocarbon-based ice margin chronology for the last deglaciation of the North American Ice Sheet Complex. *Quaternary Science Reviews* 234, 106223. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106223>
- Dansgaard, W., White, J.W.C., Johnsen, S.J.** 1989. The abrupt termination of the Younger Dryas climate event. *Nature* 339, 532–534. <https://doi.org/10.1038/339532a0>
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J., Bond, G.** 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364, 218–220. <https://doi.org/10.1038/364218a0>
- David, S., d’Errico, F., Pigeaud, R., Bereizat, G., Robert, E., Cailhol, D., Petrognani, S., Griggo, C., Jaillet, S., Jeannet, M., Paitiere, H.** 2014. La grotte des Gorges (Jura) : un site inédit à l’interface des territoires symboliques du Paléolithique supérieur ancien.
- David, S., Pigeaud, R., Battesti, D., Cailhol, D., Corbé, M., Ferrier, C., Paitier, H., Tirologos, G., Vuillermoz, D.** 2017. L’art mobilier de la grotte des Gorges (Amange, Jura, France). Approche méthodologique et premiers résultats.
- Day, T.** 2006. Taiga. *Infobase Publishing*.
- Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J.B., Fernandez-Jalvo, Y., Laroulandie, V.** 2018. Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. *Historical Biology* 30, 868–881. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1347647>
- Desrosiers, N., Morin, R., Jutras, J.** 2002. Atlas des micromammifères du Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, *Direction du développement de la faune : Fondation de la faune du Québec*, Québec.
- Di Giacomo, M., Fariña, R.A.** 2010. Balance or imbalance? Paleoecology of the Pleistocene of North and South America. *Presented at the X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010).
- Discamps, E., Royer, A.** 2017. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities. *Quaternary International* 433, 64–87. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.02.067>

- Discamps, E., Dancette, C.** 2022. Étude taphonomique et spatiale des associations de grands mammifères non analogues du Pléistocène supérieur de la Grotte XVI (Dordogne, France). *Comptes Rendus Palevol* 21, 551. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a27>
- Discamps, E., Thomas, M., Dancette, C., Gravina, B., Plutniak, S., Royer, A., Angelin, A., Bachellerie, F., Beauval, C., Bordes, J.-G., Deschamps, M., Ducasse, S., Langlais, M., Laroulandie, V., Mallye, J.-B., Michel, A., Thomas, P., Rendu, W.** 2022. Breaking free from field layers: the interest of Post-Excavation Stratigraphies (PES) for producing reliable archaeological interpretations and increasing chronological resolution. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2405909/v1>
- Djamali, M., Akhani, H., Khoshravesh, R., Andrieu-Ponel, V., Ponel, P., Brewer, S.** 2011. Application of the Global Bioclimatic Classification to Iran: implications for understanding the modern vegetation and biogeography. *Ecologia mediterranea* 37, 24.
- Dobrowski, S.Z.** 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17, 1022–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>
- Dokken, T.M., Nisancioglu, K.H., Li, C., Battisti, D.S., Kissel, C.** 2013. Dansgaard-Oeschger cycles: Interactions between ocean and sea ice intrinsic to the Nordic seas. *Paleoceanography* 28, 491–502. <https://doi.org/10.1002/palo.20042>
- Domine, F., Gauthier, G., Vionnet, V., Fauteux, D., Dumont, M., Barrere, M.** 2018. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science* 4, 813–826. <https://doi.org/10.1139/as-2018-0008>
- Drake, A.G., Klingenberg, C.P.** 2010. Large-Scale Diversification of Skull Shape in Domestic Dogs: Disparity and Modularity. *The American Naturalist* 175, 289–301. <https://doi.org/10.1086/650372>
- Dryden, I.L. and Mardia, K.V.** 1998. *Statistical shape analysis*, Chichester.
- Dryden, I.L., Mardia, K.V.** 2016. *Statistical Shape Analysis, with Applications in R, Wiley Series in Probability and Statistics*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. <https://doi.org/10.1002/9781119072492>
- Duprat-Oualid, F., Rius, D., Bégeot, C., Magny, M., Millet, L., Wulf, S., Appelt, O.** 2017. Vegetation response to abrupt climate changes in Western Europe from 45 to 14.7k cal a BP: the Bergsee lacustrine record (Black Forest, Germany). *Journal of Quaternary Science* 32, 1008–1021. <https://doi.org/10.1002/jqs.2972>

E

- Edwards, M.E., Anderson, P.M., Brubaker, L.B., Ager, T.A., Andreev, A.A., Bigelow, N.H., Cwynar, L.C., Eisner, W.R., Harrison, S.P., Hu, F.-S., Jolly, D., Lozhkin, A.V., MacDonald, G.M., Mock, C.J., Ritchie, J.C., Sher, A.V., Spear, R.W., Williams, J.W., Yu, G.** 2000. Pollen-based biomes for Beringia 18,000, 6000 and 0 14C yr bp +. *Journal of Biogeography* 27, 521–554. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00426.x>
- Eger, J.L.** 1995. Morphometric variation in the Nearctic collared lemming (*Dicrostonyx*). *Journal of Zoology* 235, 143–161. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb05134.x>
- Ehrich, D.** 2014. Introductions to Northern Ecology in a Time of Change: Book Review. *Conservation Biology* 28, 1740–1742. <https://doi.org/10.1111/cobi.12395>
- Ehrich, D., Fedorov, V.B., Stenseth, N.C., Krebs, C.J., Kenney, A.** 2000. Phylogeography and mitochondrial DNA (mtDNA) diversity in North American collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Molecular Ecology* 9, 329–337. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00853.x>
- Ehrich, D., Jorde, P.E., Krebs, C.J., Kenney, A.J., Stacy, J.E., Stenseth, N.C.** 2001. Spatial structure of lemming populations (*Dicrostonyx groenlandicus*) fluctuating in density. *Molecular Ecology* 10, 481–495. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01229.x>
- Ehrich, Dorothee, Krebs, C.J., Kenney, A.J., Stenseth, N.Chr.** 2001. Comparing the genetic population structure of two species of arctic lemmings: more local differentiation in *Lemmus trimucronatus* than in *Dicrostonyx groenlandicus*. *Oikos* 94, 143–150. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.10963.x>
- Ehrich, D., Stenseth, N.C.** 2001. Genetic structure of Siberian lemmings (*Lemmus sibiricus*) in a continuous habitat: large patches rather than isolation by distance. *Heredity* 86, 716–730. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00883.x>
- England, J.H., Furze, M.F.A., Doupé, J.P.** 2009. Revision of the NW Laurentide Ice Sheet: implications for paleoclimate, the northeast extremity of Beringia, and Arctic Ocean sedimentation. *Quaternary Science Reviews* 28, 1573–1596. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.006>

- Engstrom, M.D., Baker, A.J., Eger, J.L., Boonstra, R., Brooks, R.J.** 1993. Chromosomal and mitochondrial DNA variation in four laboratory populations of collared lemmings (*Dicrostonyx*). *Canadian Journal of Zoology* 71, 42–48. <https://doi.org/10.1139/z93-007>
- Escarguel, G., Fara, E., Brayard, A., Legendre, S.** 2011. Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses! *Comptes rendus biologies* 334, 351–9. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.02.006>
- Escarguel, G., Legendre, S.** 2006. New methods for analysing deep-time meta-community dynamics and their application to the Paleogene mammals from the Quercy and Limagne area (Massif Central, France). *Strata* 13, 245–273.
- Escudé, E., Montuire, S., Desclaux, E., Quéré, J.-P., Renvoisé, E., Jeannet, M.** 2008. Reappraisal of ‘chronospecies’ and the use of *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) for biochronology. *Journal of Archaeological Science* 35, 1867–1879. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.11.018>
- Eskelinen, O.** 2002. Diet of the wood lemming *Myopus schisticolor*. *Annales Zoologici Fennici* 39, 49–57.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., Dobney, K.** 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* 40, 735–743. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.08.005>

F

- Fang, Z., Fan, J., Chen, X., Chen, Y.** 2018. Beak identification of four dominant octopus species in the East China Sea based on traditional measurements and geometric morphometrics. *Fish Science* 84, 975–985. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1235-0>
- Fauteux, D., Lupien, G., Fabianek, F., Gagnon, J., Séguy, M., Imbeau, L.** 2014. An illustrated key to the mandibles of small mammals of eastern Canada. *The Canadian Field-Naturalist* 128, 25–37. <https://doi.org/10.22621/cfn.v128i1.1546>
- Fedorov, V.B.** 1999. Contrasting mitochondrial DNA diversity estimates in two sympatric genera of Arctic lemmings (*Dicrostonyx*: *Lemmus*) indicate different responses to Quaternary environmental fluctuations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266, 621 – 626

- Fedorov, V.B., Fredga, K., Jarrell, H.** 1999. Mitochondrial DNA variation and the evolutionary history of chromosome races of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic. *Journal of Evolutionary Biology* 12, 134–145. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00017.x>
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V.** 1999. The Importance of Ice Ages in Diversification of Arctic Collared Lemmings (*Dicrostonyx*): Evidence from the Mitochondrial Cytochrome B Region. *Hereditas* 130, 301–307. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00301.x>
- Fedorov, V.B., Stenseth, N.C.** 2001. Glacial survival of the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) in Scandinavia: inference from mitochondrial DNA variation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268, 809–814. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1584>
- Fedorov, V.B., Stenseth, N.C.** 2002. Multiple glacial refugia in the North American Arctic: inference from phylogeography of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269, 1505
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V., Jaarola, M., Cook, J.A.** 2003. Phylogeography of lemmings (*Lemmus*): no evidence for postglacial colonization of Arctic from the Beringian refugium. *Molecular Ecology* 12, 725–731. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01776.x>
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V., Boeskorov, G.G., Cook, J.A.** 2008. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia: phylogeography of the wood lemming. *Molecular Ecology* 17, 598–610. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03595.x>
- Fedorov, V.B., Goropashnaya, A.V.** 2016. Complete mitochondrial genomes of the North American collared lemmings *Dicrostonyx groenlandicus* Traill, 1823 and *Dicrostonyx hudsonius* Pallas, 1778 (Rodentia: arvicolinae). *Mitochondrial DNA Part B* 1, 878–879. <https://doi.org/10.1080/23802359.2016.1253041>
- Fedorov, V.B., Trucchi, E., Goropashnaya, A.V., Chr. Stenseth, N.** 2022. Conflicting nuclear and mitogenome phylogenies reveal ancient mitochondrial replacement between two North American species of collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*, *D. hudsonius*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 168, 107399. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107399>

- Fejfar, O., Heinrich, W.-D.** 1989. Muroid Rodent Biochronology of the Neogene and Quaternary in Europe, in: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series*. Springer US, Boston, MA, pp. 91–117. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2513-8_7
- Fejfar, O., Repenning, C.A.** 1998. The ancestors of the lemmings (*Lemmini*, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) in the early Pliocene of Wölfersheim near Frankfurt am Main; Germany. *Senckenbergiana lethaea* 77, 161–193. <https://doi.org/10.1007/BF03043739>
- Feldhamer, G.A., Thompson, B.C., Chapman, J.A.** 2003. *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. JHU Press.
- Fernández, M.H.** 2001. Bioclimatic BlackwellScience, Ltd discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology* 16.
- Fernández, M.H., Peláez-Campomanes, P.** 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography* 12, 507–517. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00057.x>
- Fernández, M.H., Peláez-Campomanes, P.** 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography* 14, 39–56. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00125.x>
- Filion, L., Begin, Y.** 1998. Recent paludification of kettle holes on the central islands of Lake Bienville, northern Quebec, Canada. *The Holocene* 8, 91–96. <https://doi.org/10.1191/095968398677286133>
- Fischer, W., Thomas, C.K., Zimov, N., Göckede, M.** 2022. Grazing enhances carbon cycling but reduces methane emission during peak growing season in the Siberian Pleistocene Park tundra site. *Biogeosciences* 19, 1611–1633. <https://doi.org/10.5194/bg-19-1611-2022>
- Fletcher, W.J., Sánchez Goñi, M.F., Allen, J.R.M., Cheddadi, R., Combourieu-Nebout, N., Huntley, B., Lawson, I., Londeix, L., Magri, D., Margari, V., Müller, U.C., Naughton, F., Novenko, E., Roucoux, K., Tzedakis, P.C.** 2010. Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews* 29, 2839–2864. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.015>
- Foote, M.** 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19, 403–419. <https://doi.org/10.1017/S0094837300014056>

- Fortin, C., Caron, B.** 2015. Aire de répartition du campagnol-lemming boréal au Québec : mentions les plus nordiques. *Le Naturaliste canadien* 139, (2), 42–47.
<https://doi.org/10.7202/1030820ar>
- Fortin, C., Martineau, C., Poirier, J.** 2016. Absence d'amphibiens dans la péninsule d'Ungava ? *Le Naturaliste canadien* 140, (1), 53–59.
- Fox, N.S., Veneracion, J.J., Blois, J.L.** 2020. Are geometric morphometric analyses replicable? Evaluating landmark measurement error and its impact on extant and fossil *Microtus* classification. *Ecology and Evolution* 10, 3260–3275.
<https://doi.org/10.1002/ece3.6063>
- Frentiu, F.D., Clegg, S.M., Blows, M.W., Owens, I.P.F.** 2007. Large body size in an island-dwelling bird: a microevolutionary analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 639–649.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01242.x>
- Fritz, S.A., Eronen, J.T., Schnitzler, J., Hof, C., Janis, C.M., Mulch, A., Böhning-Gaese, K., Graham, C.H.** 2016. Twenty-million-year relationship between mammalian diversity and primary productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 10908–10913.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1602145113>
- Furgal, C.M., Martin, D., Gosselin, P.** 2002. Climate Change and Health in Nunavik and Labrador: What we know from science and Inuit knowledge. In Krupnik, I., and Jolly, D. (Eds.) "The Earth is Faster Now: Indigenous Observations of Arctic Environmental Change". *Arctic Research Consortium of the United States, Arctic Studies Centre, Smithsonian Institution, Washington, D.C*
- Fuglei, E., Tarroux, A.** 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice. *Polar Research* 38. <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3512>
- Fulton, T.L., Norris, R.W., Graham, R.W., Semken, H.A., Shapiro, B.** 2013. Ancient DNA supports southern survival of Richardson's collared lemming (*Dicrostonyx richardsoni*) during the last glacial maximum. *Molecular Ecology* 22, 2540–2548.
<https://doi.org/10.1111/mec.12267>

G

- Galetti, M., Moleón, M., Jordano, P., Pires, M.M., Guimarães Jr., P.R., Pape, T., Nichols, E., Hansen, D., Olesen, J.M., Munk, M., de Mattos, J.S., Schweiger, A.H., Owen-Smith, N., Johnson, C.N., Marquis, R.J., Svenning, J.-C.** 2018. Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biological Reviews* 93, 845–862.
<https://doi.org/10.1111/brv.12374>
- Gavin, D.G., Fitzpatrick, M.C., Gugger, P.F., Heath, K.D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S.Z., Hampe, A., Hu, F.S., Ashcroft, M.B., Bartlein, P.J., Blois, J.L., Carstens, B.C., Davis, E.B., de Lafontaine, G., Edwards, M.E., Fernandez, M., Henne, P.D., Herring, E.M., Holden, Z.A., Kong, W., Liu, J., Magri, D., Matzke, N.J., McGlone, M.S., Saltré, F., Stigall, A.L., Tsai, Y.-H.E., Williams, J.W.** 2014. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist* 204, 37–54.
<https://doi.org/10.1111/nph.12929>
- Getz, L.L.** 1961. Factors influencing the local distribution of *Microtus* and *Synaptomys* in Southern Michigan. *Ecology* 42, 110–119. <https://doi.org/10.2307/1933273>
- Gileva, E.A.** 1983. A contrasted pattern of chromosome evolution in two genera of lemmings, *Lemmus* and *Dicrostonyx* (Mammalia, Rodentia). *Genetica* 60, 173–179.
<https://doi.org/10.1007/BF00122372>
- Gilg, O.** 2002. The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in high arctic Greenland. *Oikos* 99, 499–510. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11989.x>
- Gilg, O., Hanski, I., Sittler, B.** 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. *Science* 302, 866–868. <https://doi.org/10.1126/science.1087509>
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sané, R., Delattre, P., Hanski, I.** 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113, 193–216. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14125.x>
- Gilg, O., Kovacs, K.M., Aars, J., Fort, J., Gauthier, G., Grémillet, D., Ims, R.A., Møltøfte, H., Moreau, J., Post, E., Schmidt, N.M., Yannic, G., Bollache, L.** 2012. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates: Climate change impacts on Arctic

vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249, 166–190.

<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x>

Gobalet, K.W. 2001. A Critique of Faunal Analysis; Inconsistency among Experts in Blind Tests. *Journal of Archaeological Science* 28, 377–386.

<https://doi.org/10.1006/jasc.2000.0564>

Gómez, A., Lunt, D.H. 2007. Refugia within Refugia: Patterns of Phylogeographic Concordance in the Iberian Peninsula, in: Weiss, S., Ferrand, N. (Eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 155–188.

https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_5

Goodall, C. 1991. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 53, 285–321. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1991.tb01825.x>

Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H., Nevo, E. 2010. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry* 2, 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>

Griffiths, H.I., Kryštufek, B., Reed, J.M. 2004. Late Pleistocene Rodent Dispersal in The Balkans, in: Griffiths, H.I., Kryštufek, B., Reed, J.M. (Eds.), *Balkan Biodiversity*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 135–145. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2854-0_8

Gromov, I.M., Polyakov, I.Y. 1977. *Polevki [Voles] (Microtinae)*, English edition, 1992: Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation. ed, *Fauna SSSR, Mlekopitayushchie*. Washington.

Guilday, J.E. 1963. Pleistocene Zoogeography of the Lemming, *Dicrostonyx*. *Evolution* 17, 194.

<https://doi.org/10.2307/2406465>

Guilday, J.E. 1982. Dental variation in *Microtus xanthognathus*, *M. chrotorrhinus*, and *M. pennsylvanicus* (Rodentia, mammalia). *Annals of Carnegie Museum* 51.

Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P.E., McCarthy, M.A., Tingley, R., Wintle, B.A. 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications: Matching distribution models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24, 276–292.

<https://doi.org/10.1111/geb.12268>

Guillerme, T. 2018. dispRity: A modular R package for measuring disparity. *Methods of Ecology and Evolution* 9, 1755–1763. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13022>

Guisan, A., Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

Guthrie, R. D. 2001. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews* 20, 549–574. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(00\)00099-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00099-8)

Guthrie, R.D., Matthews, J.V. 1971. The Cape Deceit Fauna—Early Pleistocene Mammalian Assemblage from the Alaskan Arctic. *Quaternary Research*. 1, 474–510. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(71\)90060-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(71)90060-3)

H

Haenel, G.J. 2017. Introgression of mtDNA in *Urosaurus* lizards: historical and ecological processes. *Molecular Ecology* 26, 606–623. <https://doi.org/10.1111/mec.13930>

Hakala, A., Huhtala, K., Kaikusalo, A., Pulliainen, E., Sulkava, S. 2006. Diet of Finnish Snowy Owls *Nyctea scandiaca*. *Ornis Fennica* 83:59–65

Harington, C.R. 1990. Canada's missing dimension: science and history in the Canadian Arctic Islands. *Canadian Museum of Nature*, Ottawa. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.52115>

Harington, C.R. 2011. Pleistocene vertebrates of the Yukon Territory. *Quaternary Science Reviews* 30, 2341–2354. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.05.020>

Harlé, E. 1893. Sur les restes de divers Rongeurs quaternaires du SO de la France et sur le climat de cette région à la fin du Quaternaire. *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse* 9–14.

Harlé, E. 1906. Lemming à collier (*Myodes torquatus* P.) de Teyjat (Dordogne). *Bulletin de la Société géologique Française* 6.

Harrison, D.L., Bates, P.J.J., Clayden, J.D. 1989. Occurrence of *Lemmus kowalskii* Carls and Rabeder, 1988 (Rodentia: Microtinae: *Lemmus*) in the Lower Pleistocene of East Anglia. *Acta Theriologica*. 34, 55–65. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.89-3>

Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G. 2003. Energy,

water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117.
<https://doi.org/10.1890/03-8006>

Heikinheimo, H., Fortelius, M., Eronen, J., Mannila, H. 2007. Biogeography of European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters. *Journal of Biogeography* 34, 1053–1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01664.x>

Heinrich, H. 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research* 29, 142–152.
[https://doi.org/10.1016/0033-5894\(88\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0033-5894(88)90057-9)

Heisler, L.M., Somers, C.M., Poulin, R.G. 2016. Owl pellets: a more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities. *Methods in Ecology and Evolution* 7, 96–103. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12454>

Hensel, R. 1855. Beitrage zur Kenntniss fossiler Säugetiere; Insectenfresser und Nagethiere der Diluvialformation. *Deutschen Geologischen Gesellschaft*.

Hernández Fernández, M. 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research* 65, 308–323.
<https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.08.022>

Heusner, A.A. 1991. Size and power in mammals. *Journal of Experimental Biology* 160, 25–54.
<https://doi.org/10.1242/jeb.160.1.25>

Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68, 87–112. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x>

Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58, 247–276.
<https://doi.org/10.1006/bijl.1996.0035>

Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913.
<https://doi.org/10.1038/35016000>

Hill, T.C.B., Woodland, W.A., Spencer, C.D., Marriott, S.B., Case, D.J., Catt, J.A. 2008. Devensian Late-glacial environmental change in the Gordano Valley, North Somerset, England: a rare archive for southwest Britain. *Journal of Paleolimnology* 40, 431–444.
<https://doi.org/10.1007/s10933-007-9171-5>

Hinton, M.A.C. 1926a. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. *Natural History Museum (London) Publications*, London.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.8319>

- Hinton, M.A.C.** 1926b. The Pleistocene Mammalia of the British Isles and their bearing upon the date of the glacial period. *Geological Society Publications* 20, 325–348.
<https://doi.org/10.1144/pygs.20.3.325>
- Hoffecker, J.F., Elias, S.A.** 2003. Environment and archaeology in Beringia. *Evolutionary Anthropology* 12, 34–49. <https://doi.org/10.1002/evan.10103>
- Hofreiter, M., Stewart, J.** 2009. Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology* 19 (14), 584–594
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.030>
- Holder, K., Montgomerie, R., Friesen, V.L.** 1999. A test of the glacial refugium hypothesis using patterns of mitochondrial and nuclear dna sequence variation in rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Evolution* 53, 1936–1950. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04574.x>
- Honacki, J.H., Kinman, K.E., Koepl, J.W.** 1982. Mammals species of the world; a taxonomic and geographic reference. Lawrence, Kan. (USA) *Association of Systematics Collections*.
- Horáček, I., Sánchez Marco, A.** 1984. Comments on the Weichselian small mammal assemblages in Czechoslovakia and their stratigraphical interpretation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Monatshefte* Jg, 9, 560–576.
<https://doi.org/10.1127/njgpm/1984/1984/560>
- Horáček, I., Lozek, V.** 1988. Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past : Scope of the approach and selected results. *Rozpravy Československé akademie věd, Řada matematických přírodních věd* 98 (4).
- Huberty, C.J., Olejnik, S.** 2006. Applied MANOVA and Discriminant Analysis. *John Wiley & Sons*.
- Huntley, B., Birks, H.J.B., Harry J.B.** 1983. atlas of past and present pollen maps for Europe, 0–13,000 years ago. *Cambridge University Press*.
- Hutchinson, G.E.** 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantative Biology* 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

I-J

- Ilmén, M., Lahti, S.** 1968. Reproduction, growth and behaviour in the captive Wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.). *Annales Zoologici Fennici* 5, 207-219.
- Jackson, D.J., Cook, J.A.** 2020. A precarious future for distinctive peripheral populations of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 101, 36-51.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz196>
- Jäderholm, K.** 1987. Diets of the Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* and the Ural Owl *Strix uralensis* in Central Finland. *Ornis Fennica* 64, 149-153.
- Johnson, C.N.** 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B*. 276, 2509-2519.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1921>
- Jones, R.L., Keen, D.H.** 2012. Pleistocene Environments in the British Isles. *Springer Science & Business Media*.

K

- Kaagan, L.M.** 2000. The horse in late Pleistocene and Holocene Britain (Doctoral). *Doctoral thesis, University of London*. University of London.
- Kendall, D.G.** 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9, 428-430.
<https://doi.org/10.2307/1426091>
- Khidas, K., Schmidt, E.A., Fauteux, D.** 2020. Comparative 2D-shape analyses of collared lemmings in the zone of possible sympatry between *Dicrostonyx groenlandicus* and *Dicrostonyx richardsoni* (Rodentia, Arvicolinae). *Arctic Science* 6, 423-436.
<https://doi.org/10.1139/as-2019-0023>
- Killick, L.** 2012. Geometric Morphometric analysis of the *Microtus* M1 and its application to Early Middle Pleistocene in the UK. (Doctoral). *Durham University*.

- Klingenberg, C.P.** 2020. Walking on Kendall's Shape Space: Understanding Shape Spaces and Their Coordinate Systems. *Evolutionary Biology* 47, 334–352.
<https://doi.org/10.1007/s11692-020-09513-x>
- Klütsch, C.F.C., Manseau, M., Anderson, M., Sinkins, P., Wilson, P.J.** 2017. Evolutionary reconstruction supports the presence of a Pleistocene Arctic refugium for a large mammal species. *Journal of Biogeography* 44, 2729–2739.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13090>
- Koenigswald W, V., Martin L, D.** 1984. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia). *Vertebrate Paleontology honoring Robert Warren Wilson. Carnegie Museum of Natural History Special Publication* 9: 122–137.
- Kolendrianou, M., Ligkovanlis, S., Maniakas, I., Tzortzi, M., Iliopoulos, G.** 2020. The Palaeolithic cave of Kalamakia (Mani Peninsula), Greece: new insights on the palaeoenvironment using microvertebrates and mesowear analysis of ruminant teeth. *Heliyon* 6, e03958. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03958>
- Kolfschoten TV.** 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta zoologica cracoviensia*. 38 (1), 73–84.
- Korpimäki, E., Huhtala, K., Sulkava, S., Korpimäki, E.** 1990. Does the Year-to-Year Variation in the Diet of Eagle and Ural Owls Support the Alternative Prey Hypothesis? *Oikos* 58, 47.
<https://doi.org/10.2307/3565359>
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A., Lockwood, C.A.** 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38, 3006–3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>
- Kowalski, K.** 1977. Fossil lemmings (Mammalia, Rodentia) from the Pliocene and early Pleistocene of Poland. *Acta zoologica cracoviensia*. 22 (7), 297–318.
- Kowalski, K., 1995.** Lemmings [Mammalia, Rodentia] as indicators of temperature and humidity in the European Quaternary. *Acta zoologica cracoviensia*, 38 (1), 85–94.
- Kowalski, K.** 2001. Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria* 3–389.
- Kozhevnikov, Yu.P., Ukraintseva, V.V.** 1997. Arguments for and against a Pleistocene tundra-steppe. *Polar Geography* 21, 51–69. <https://doi.org/10.1080/10889379709377616>
- Krebs, C.J.** 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society. B.* 278, 481–489.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1992>

- Krebs, C.J., Danell, K., Angerbjörn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Bråthen, K.A., Danell, Ö., Erlinge, S., Fedorov, V., Fredga, K., Hjältén, J., Högstedt, G., Jónsdóttir, I.S., Kenney, A.J., Kjellén, N., Nordin, T., Roininen, H., Svensson, M., Tannerfeldt, M., Wiklund, C.** 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 827–843. <https://doi.org/10.1139/z03-061>
- Kryštufek, B., Shenbrot, G.** 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. *University of Maribor, University Press*. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>

L

- Lagerholm, V.K., Sandoval-Castellanos, E., Ehrich, D., Abramson, N.I., Nadachowski, A., Kalthoff, D.C., Germonpré, M., Angerbjörn, A., Stewart, J.R., Dalén, L.** 2014. On the origin of the Norwegian lemming. *Molecular Ecology* 23, 2060–2071. <https://doi.org/10.1111/mec.12698>
- Lagerholm, V.K., Norén, K., Ehrich, D., Ims, R.A., Killengreen, S.T., Abramson, N.I., Niemimaa, J., Angerbjörn, A., Henttonen, H., Dalén, L.** 2017. Run to the hills: gene flow among mountain areas leads to low genetic differentiation in the Norwegian lemming. *Biological Journal of the Linnean Society* 121, 1–14. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw020>
- Laroulandie, V., Mallye, J.-B., Denys, C.** 2011. Taphonomie des Petits Vertébrés : Référentiels et Transferts aux Fossiles. *Actes de la Table ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009*.
- Larsen, E., Mangerud, J.** 1989. Marine caves: On-off signals for glaciations. *Quaternary International* 3–4, 13–19. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(89\)90069-4](https://doi.org/10.1016/1040-6182(89)90069-4)
- Lartet, E.** 1861. Nouvelles recherches sur la coexistence de l'homme et des grands mammifères fossiles réputés caractéristiques de la dernière période géologique. *Annales des Sciences Naturelles II. Zoologie*, tome XV 117–253.
- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A.C.M., Levrard, B.** 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy & Astrophysics* 428, 261–285. <https://doi.org/10.1051/0004-6361:20041335>

- Le Vaillant, M., Erlandsson, R., Elmhagen, B., Hörnfeldt, B., Eide, N.E., Angerbjörn, A.** 2018. Spatial distribution in Norwegian lemming *Lemmus lemmus* in relation to the phase of the cycle. *Polar Biology* 41, 1391–1403. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2293-6>
- Ledevin, R., Chevret, P., Helvacı, Z., Michaux, J.R., Renaud, S.** 2018. Bank Voles in Southern Eurasia: Vicariance and Adaptation. *Journal of Mammalian Evolution* 25, 119–129. <https://doi.org/10.1007/s10914-016-9368-3>
- Legendre, P., Legendre, L.** 2012. Numerical Ecology. Elsevier.
- Leroy, S.A.G., López-Merino, L., Tudryn, A., Chalié, F., Gasse, F.** 2014. Late Pleistocene and Holocene palaeoenvironments in and around the middle Caspian basin as reconstructed from a deep-sea core. *Quaternary Science Reviews* 101, 91–110. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.07.011>
- Leuschner, D.C., Sirocko, F.** 2000. The low-latitude monsoon climate during Dansgaard-Oeschger cycles and Heinrich Events. *Quaternary Science Reviews* 19, 243–254. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(99\)00064-5](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00064-5)
- Li, C., Born, A.** 2019. Coupled atmosphere-ice-ocean dynamics in Dansgaard-Oeschger events. *Quaternary Science Reviews* 203, 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.10.031>
- Lilljeborg, W.** 1866. Systematisk öfversigt af de gnagande däggdjuren, glijres: (Einladungsschrift zu einer Doctorpromotion.). K. Akad. Boktryck.
- Linchamps, P., Stoetzel, E., Hanon, R., Denys, C.** 2021. Neotaphonomic study of two *Tyto alba* assemblages from Botswana: Palaeoecological implications. *Journal of Archaeological Science: Reports* 38, 103085. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.103085>
- Lindgren, A., Hugelius, G., Kuhry, P., Christensen, T.R., Vandenberghe, J.** 2016. GIS-based Maps and Area Estimates of Northern Hemisphere Permafrost Extent during the Last Glacial Maximum. *Permafrost and Periglacial Processes* 27, 6–16. <https://doi.org/10.1002/ppp.1851>
- Loehr, J., Worley, K., Grapputo, A., Carey, J., Veitch, A., Coltman, D.W.** 2006. Evidence for cryptic glacial refugia from North American mountain sheep mitochondrial DNA. *Journal of Evolutionary Biology* 19, 419–430. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.01027.x>
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Lozano-Fernández, I., Luzzi, E., Folie, A.** 2017. Environmental and climatic reconstruction of MIS 3 in northwestern Europe using the small-mammal assemblage from Caverne Marie-Jeanne (Hastièrre-Lavaux, Belgium).

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 485, 622–631.

<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.017>

Lord, E., Marangoni, A., Baca, M., Popovic, D., Goropashnaya, A., Stewart, J., Knul, M., Noiret, P., Germonpré, M., Jimenez, E.-L., Abramson, N., Vartanyan, S., Prost, S., Smirnov, N., Kuzmina, E., Olsen, R.-A., Fedorov, V., Dalén, L. 2022. Population dynamics and demographic history of Eurasian collared lemmings. *BMC Ecology and Evolution* 22. <https://doi.org/10.1186/s12862-022-02081-y>

Lupien, G. 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec. *Société de la faune et des parcs du Québec*, Vol 2.

Lyll, C. 1830. Principles of geology; being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation. *J. Murray*, London.

Lyman, R.L. 2002. Taxonomic identification of zooarchaeological remains. *The Review of Archaeology* 23, 13–20.

Lyman, R.L. 2019. Assumptions and Protocol of the Taxonomic Identification of Faunal Remains in Zooarchaeology: a North American Perspective. *Journal of Archaeological Method Theory* 26, 1376–1438. <https://doi.org/10.1007/s10816-019-09414-0>

M

McFarlane, K., Gunn, A., Strobeck, C. (eds) 2009. Proceedings from the caribou genetics and relationships workshop, Edmonton, Alberta, *Department of Natural Resources and Environment Government of the Northwest Territories*. 183

MacPherson, A.H. 1965. The Origin of Diversity in Mammals of the Canadian Arctic Tundra. *Systematic Biology* 14, 153–173. <https://doi.org/10.2307/2411546>

Maher, W.J. 1968. Muskox Bone of Possible Wisconsin Age from Banks Island, Northwest Territories. *Arctic* 21, 260–266. <https://doi.org/10.14430/arctic3269>

Markova, E.A., Bobretsov, A.V., Starikov, V.P., Cheprakov, M.I., Borodin, A.V. 2018. Unification of Criteria for Distinguishing Morphotypes of Cheek Teeth in Lemmings (*Lemmini*, Arvicolinae, Rodentia). *Biology Bulletin* 45, 1083–1095. <https://doi.org/10.1134/S106235901809011X>

- Markova, A.K., van Kolfschoten, T., Bohncke, S.J.P., Kosintsev, P.A., Mol, J., Puzachenko, A.Y., Simakova, A.N., Smirnov, N.G., Verpoorte, A., Golovachev, I.B.** 2019. Evolution of European Ecosystems during Pleistocene-Holocene transition (24-8 kyr BP). *Institute of geography of Russian academy of sciences*, 279.
- Marquet, J.-C., Lorblanchet, M., Oberlin, C., Thamo-Bozso, E., Aubry, T.** 2016. Nouvelle datation du « masque » de La Roche-Cotard (Langeais, Indre-et-Loire, France). *PALEO. Revue d'archéologie préhistorique* 253–263. <https://doi.org/10.4000/paleo.3144>
- Marr, M.M.** 2017. Faunal response to abrupt climate change: the history of the British mammal fauna from the Lateglacial to the Holocene. *Royal Holloway, University of London* (Doctoral).
- Mastrantonio, V., Porretta, D., Urbanelli, S., Crasta, G., Nascetti, G.** 2016. Dynamics of mtDNA introgression during species range expansion: insights from an experimental longitudinal study. *Scientific Reports*, 6, 30355. <https://doi.org/10.1038/srep30355>
- Mayhew, D. F.** 2015. Revised biostratigraphic scheme for the Early Pleistocene of the UK based on Arvicolids (Mammalia, Rodentia). *Geological Journal*, 50, 246–256. <https://doi.org/10.1002/gj.2591>
- McDonald, K., Burnett, S., Robinson, W.** 2014. Utility of owl pellets for monitoring threatened mammal communities: an Australian case study. *Wildlife Research*, 40, 685–697. <https://doi.org/10.1071/WR13041>
- McGuire, J.L.** 2010. Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: Shape change along geographic and climatic clines. *Quaternary International*, 212, 198–205. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.09.004>
- McGuire, J.L.** 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy*, 92, 1383–1394. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-280.1>
- Mead, E.M., Mead, J.I.** 1989. Quaternary zoogeography of the Nearctic *Dicrostonyx* lemmings. *Boreas* 18, 323–332. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1989.tb00407.x>
- Meek, W.R., Burman, P.J., Sparks, T.H., Nowakowski, M., Burman, N.J.** 2012. The use of Barn Owl *Tyto alba* pellets to assess population change in small mammals. *Bird Study*, 59, 166–174. <https://doi.org/10.1080/00063657.2012.656076>
- Mein, P.** 1975. Résultats du groupe de travail des vertébrés. *Report on activity of the RCMNS working groups (1971–1975)* 78–81.

- Miele, V., Dussert, G., Cucchi, T., Renaud, S.** 2020. Deep learning for species identification of modern and fossil rodent molars (preprint). *Zoology*.
<https://doi.org/10.1101/2020.08.20.259176>
- Miller, G.H., Briner, J.P., Lifton, N., Kaplan, M.R., Refsnider, K.A.** 2008. Testing the Nunatak Refugia Hypothesis in the Eastern Canadian Arctic with Cosmogenic Nuclides ¹⁴C, ¹⁰Be, and ²⁶Al 2008, *Fall Meet. Suppl., Abstract PP53A-08 PP53A-08*.
- Miller, G.S.** 1896. Genera and Subgenera of Voles and Lemmings. *U.S. Government Printing Office*.
- Miller, G.S.**, 1912. Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. *Natural History Museum Publications*, London
- Mitchell-Jones, A.J., Bogdanowicz, G.A.W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, E., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J.** 1999. The atlas of european mammals, *Poyser Natural History. Academic Press*, 54-4, 396p.
- Moclán, A., Domínguez-García, Á.C., Stoetzel, E., Cucchi, T., Sevilla, P., Laplana, C.** 2023. Machine Learning interspecific identification of mouse first lower molars (genus *Mus* Linnaeus, 1758) and application to fossil remains from the Estrecho Cave (Spain). *Quaternary Science Reviews* 299, 107877.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107877>
- Monaghan, N.T.** 2017. Irish Quaternary Vertebrates, in: Coxon, P., McCarron, S., Mitchell, F. (Eds.), *Advances in Irish Quaternary Studies. Atlantis Press, Paris*, 255–291.
https://doi.org/10.2991/978-94-6239-219-9_9
- Montuire, S., Michaux, J., Legendre, S., Aguilar, J.-P.** 1997. Rodents and climate. A model for estimating past temperatures using arviculids (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128, 187–206.
[https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00038-7](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00038-7)
- Montuire, S., Royer, A., Lemanik, A., Gilg, O., Sokolova, N., Sokolov, A., Desclaux, E., Nadachowski, A., Navarro, N.** 2019. Molar shape differentiation during range expansions of the collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) related to past climate changes. *Quaternary Science Reviews* 221, 105886.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105886>

Mulder, C.P.H. 1999. Vertebrate herbivores and plants in the Arctic and subarctic: effects on individuals, populations, communities and ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2, 29–55. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00064>

N

Nadachowski, A. 1982. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. *Warszawa; Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe*, 110.

Nadachowski, A. 1991. Systematics, geographic variation, and evolution of snow voles (*Chionomys*) based on dental characters. *Acta Theriologica*. 36, 1–45.
<https://doi.org/10.4098/AT.arch.91-1>

Navarro, N., Montuire, S., Laffont, R., Steimetz, E., Onofrei, C., Royer, A. 2018. Identifying Past Remains of Morphologically Similar Vole Species Using Molar Shapes. *Quaternary* 1, 20. <https://doi.org/10.3390/quat1030020>

Nehring, A. 1890. Ueber Tundren und Steppen der jetzt-und vorzeit: mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna. *F. Dümmler*.

North Greenland Ice Core Project members. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 147–151.

Nybo, J.O., Sonerud, G.A. 1990. Seasonal changes in diet of Hawk Owls *Surnia ulula*: importance of snow cover, *Ornis Fennica* 67:45–51

O

Obuch, J., Bangjord, G. 2016. The Eurasian eagle-owl (*Bubo bubo*) diet in the Trøndelag region (Central Norway). *Slovak Raptor Journal* 10, 51–64. <https://doi.org/10.1515/srj-2016-0005>

Ognev, S.I. 1948. Mammals of the U. S. S. R. and adjacent Countries. Rodents. *Israel Program for Scientific Translation*, Jerusalem 6, 354–461.

Oksanen, T., Oksanen, L., Dahlgren, J., Olofsson, J. 2008. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: Integrating ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology Research* 10.

O'Rourke, R. 2011. Changes in the Arctic: Background and Issues for Congress. *DIANE Publishing*.

P

Palkopoulou, E., Baca, M., Abramson, N.I., Sablin, M., Socha, P., Nadachowski, A., Prost, S., Germonpré, M., Kosintsev, P., Smirnov, N.G., Vartanyan, S., Ponomarev, D., Nyström, J., Nikolskiy, P., Jass, C.N., Litvinov, Y.N., Kalthoff, D.C., Grigoriev, S., Fadeeva, T., Douka, A., Higham, T.F.G., Ersmark, E., Pitulko, V., Pavlova, E., Stewart, J.R., Węgleński, P., Stankovic, A., Dalén, L. 2016. Synchronous genetic turnovers across Western Eurasia in Late Pleistocene collared lemmings. *Global Change Biology* 22, 1710–1721. <https://doi.org/10.1111/gcb.13214>

Payette, S., Eronen, M., Jasinski, J.J.P. 2002. The Circumboreal Tundra-Taiga Interface: Late Pleistocene and Holocene Changes. *Ambio* 15–22.

Borodin, A.V. 2009. A Diagnostic Guide to Teeth of Arvicolines of the Urals and Western Siberia, from the Late Pleistocene to the Present. *Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publishing*, Yekaterinburg, 100 pp. (en russe).

Pelletier, M., Royer, A., Holliday, T., Discamps, E., Madelaine, S., Maureille, B. 2017. Rabbits in the grave! Consequences of bioturbation on the Neandertal “burial” at Regourdou (Montignac-sur-Vézère, Dordogne). *Journal of Human Evolution* 110, 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2017.04.001>

Pennington, W., Bertie, D.M., Mitchell, G.F., West, R.G. 1977. The Late Devensian flora and vegetation of Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 280, 247–271. <https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0109>

Petersen, S.V., Schrag, D.P., Clark, P.U. 2013. A new mechanism for Dansgaard-Oeschger cycles. *Paleoceanography* 28, 24–30. <https://doi.org/10.1029/2012PA002364>

- Peterson, R.M., Batzli, G.O., Banks, E.M.** 1976. Activity and Energetics of the Brown Lemming in Its Natural Habitat. *Arctic and Alpine Research* 8, 131. <https://doi.org/10.2307/1550697>
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.-L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Starck, G., Demesure-Musch, B., Palmé, A., Martín, J.P., Rendell, S., Vendramin, G.G.** 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300, 1563–1565. <https://doi.org/10.1126/science.1083264>
- Pielou, E.C.** 1979. Interpretation of paleoecological similarity matrices. *Paleobiology* 5, 435–443. <https://doi.org/10.1017/S0094837300016936>
- Pielou, E.C.** 1991. After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America. *University of Chicago Press*, Chicago, IL.
- Poinsot, D.** 2004. Statistiques pour statophobes. <http://www.info.univangers>.
- Ponomarev, D., Puzachenko, A., Bachura, O., Kosintsev, P., van der Plicht, J.** 2013a. Mammal fauna during the Late Pleistocene and Holocene in the far northeast of Europe: Late Pleistocene and Holocene mammal fauna, NE Europe. *Boreas* 42, 779–797. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2012.00309.x>
- Ponomarev, D., Puzachenko, A., Isaychev, K.** 2013b. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia. *Acta Zoologica* 96, 14–29. <https://doi.org/10.1111/azo.12047>
- Ponomarev, D., van Kolfschoten, T., van der Plicht, J.** 2013c. Late Glacial and Holocene small mammals of the Timan Ridge (Komi Republic, Russia). *Quaternary International* 284, 177–183. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.04.027>
- Post, E., Forchhammer, M.C., Bret-Harte, M.S., Callaghan, T.V., Christensen, T.R., Elberling, B., Fox, A.D., Gilg, O., Hik, D.S., Høye, T.T., Ims, R.A., Jeppesen, E., Klein, D.R., Madsen, J., McGuire, A.D., Rysgaard, S., Schindler, D.E., Stirling, I., Tamstorf, M.P., Tyler, N.J.C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P.A., Schmidt, N.M., Aastrup, P.** 2009. Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change. *Science* 325, 1355–1358. <https://doi.org/10.1126/science.1173113>
- Price, C.R.** 2003. Late Pleistocene and early Holocene small mammals in south west Britain: environmental and taphonomic implications and their role in Archaeological Research. *Archaeopress*.

- Prins, H.H.T.** 1982. Why Are Mosses Eaten in Cold Environments Only? *Oikos* 38, 374–380.
<https://doi.org/10.2307/3544680>
- Prost, S., Smirnov, N., Fedorov, V.B., Sommer, R.S., Stiller, M., Nagel, D., Knapp, M., Hofreiter, M.** 2010. Influence of Climate Warming on Arctic Mammals? New Insights from Ancient DNA Studies of the Collared Lemming *Dicrostonyx torquatus*. *PLoS ONE* 5, e10447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010447>
- Prost, S., Guralnick, R.P., Waltari, E., Fedorov, V.B., Kuzmina, E., Smirnov, N., van Kolfschoten, T., Hofreiter, M., Vrieling, K.** 2013a. Losing ground: past history and future fate of Arctic small mammals in a changing climate. *Global Change Biology* 19, 1854–1864.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12157>
- Prost, S., Klietmann, J., van Kolfschoten, T., Guralnick, R.P., Waltari, E., Vrieling, K., Stiller, M., Nagel, D., Rabeder, G., Hofreiter, M., Sommer, R.S.** 2013b. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews. *Global Change Biology* 19, 1865–1874.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12153>
- Provan, J., Bennett, K.** 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.010>
- Pruett, C.L., Winker, K.** 2008. Evidence for cryptic northern refugia among high- and temperate-latitude species in Beringia: A response to Stewart and Dalén (2008). *Climatic Change* 86, 23–27. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9332-6>

R

-
- Ramezani, E., Marvie Mohadjer, M.R., Knapp, H.-D., Ahmadi, H., Joosten, H.** 2008. The late-Holocene vegetation history of the Central Caspian (Hyrcanian) forests of northern Iran. *The Holocene* 18, 307–321. <https://doi.org/10.1177/0959683607086768>
- Ramsey, C.B., Higham, T.F.G., Owen, D.C., Pike, A.W.G., Hedges, R.E.M.** 2002. Radiocarbon Dates from the Oxford Ams System: Archaeometry Datelist 31. *Archaeometry* 44, 1–150.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2002.tb01101.x>
- Rao, C.R.** 1973. Linear Statistical Inference and its Applications. *John Wiley & Sons*.

- Rausch, R., Rausch, V.** 1975. Taxonomy and Zoogeography of *Lemmus* spp. (Rodentia: Arvicolinae), with Notes on Laboratory-Reared Lemmings. *Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology*.
- Reid, D.G., Bilodeau, F., Krebs, C.J., Gauthier, G., Kenney, A.J., Gilbert, B.S., Leung, M.C.-Y., Duchesne, D., Hofer, E.** 2012. Lemming winter habitat choice: a snow-fencing experiment. *Oecologia* 168, 935–946. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2167-x>
- Rekovets, L.I., Kovalchuk, O.M.** 2017. Phenomenon in the Evolution of Voles (Mammalia, Rodentia, Arvicolidae). *Vestnik Zoologii* 51, 99–110. <https://doi.org/10.1515/vzoo-2017-0015>
- Renvoisé, E., Montuire, S., Richard, Y., Quéré, J.-P., Gerber, S., Cucchi, T., Chateau-Smith, C., Tougard, C.** 2012. Microevolutionary relationships between phylogeographical history, climate change and morphological variability in the common vole (*Microtus arvalis*) across France. *Journal of Biogeography* 39, 698–712. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02611.x>
- Rhodes, S.E., Ziegler, R., Starkovich, B.M., Conard, N.J.** 2018. Small mammal taxonomy, taphonomy, and the paleoenvironmental record during the Middle and Upper Palaeolithic at Geißenklösterle Cave (Ach Valley, southwestern Germany). *Quaternary Science Reviews* 185, 199–221. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.12.008>
- Rintala, J., Hario, M., Laursen, K., Møller, A.P.** 2022. Large-scale changes in marine and terrestrial environments drive the population dynamics of long-tailed ducks breeding in Siberia. *Scientific Reports* 12, 12355. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16166-7>
- Rintala, Jukka, Hario, M., Laursen, K., Møller, A.P.** 2022. Of Lemmings and Mussels: Trophic Cascade Drives Population Dynamics of Long-Tailed Ducks Breeding in Siberia (preprint). In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1206081/v1>
- Roberts, M., Parfitt, S.** 1999. Boxgrove: A Middle Pleistocene Hominid Site at Earham Quarry, Boxgrove, West Sussex. *English Heritage*.
- Roberts, W.H.G., Valdes, P.J., Payne, A.J.** 2014. Topography's crucial role in Heinrich Events. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 16688–16693. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414882111>
- Robillard, A., G. Gauthier, J.F. Therrien, J. Bêty.** 2013. Étude des mouvements et de la nidification du harfang des neiges au Nunavik. Rapport d'activités présenté au Service Environnement Mine Glencore Xstrata Nickel, Raglan. *Université Laval Hawk Mountain*

Sanctuary, et Université du Québec à Rimouski, Québec, Canada.

https://www.cen.ulaval.ca/bylot/document/rapport_snow_2013.pdf

- Robovský, J., Řičánková, V., Zrzavý, J.** 2008. Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade. *Zoologica Scripta* 37, 571–590. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00342.x>
- Rodgers, A.R., Lewis, M.C.** 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 64, 2717–2727. <https://doi.org/10.1139/z86-396>
- Rohlf, F.J.** 2021. Why Clusters and Other Patterns Can Seem to be Found in Analyses of High-Dimensional Data. *Evolutionary Biology* 48, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09518-6>
- Rohlf, F.J., Slice, D.** 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- Roy, A., Gough, L., Boelman, N.T., Rowe, R.J., Griffin, K.L., McLaren, J.R.** 2022. Small but mighty: Impacts of rodent-herbivore structures on carbon and nutrient cycling in arctic tundra. *Functional Ecology* 36, 2331–2343. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14127>
- Royer, A.** 2013. Etude paléoenvironnementale et paléoclimatique du Pléistocène supérieur du Sud-Ouest de la France, à partir d'analyses comparées d'associations fauniques et de biogéochimies effectuées sur les micromammifères.
- Royer, A.** 2014. Intérêts de l'utilisation des décapages lors des fouilles archéologiques pour l'étude des restes de petits vertébrés. *Paleo* 25, 277–286. <https://doi.org/10.4000/paleo.2819>
- Royer, A.** 2016. How complex is the evolution of small mammal communities during the Late Glacial in southwest France? *Quaternary International* 414, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.12.065>
- Royer, A., Montuire, S., Legendre, S., Discamps, E., Jeannet, M., Lécuyer, C.** 2016. Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS ONE* 11, e0145600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145600>

- Royer, A., Sécher, A., Langlais, M.** 2018. A Brief Note on the Presence of the Common Hamster during the Late Glacial Period in Southwestern France. *Quaternary* 1 <https://doi.org/10.3390/quat1010008>
- Royer, A., Montuire, S., Gilg, O., Laroulandie, V.** 2019. A taphonomic investigation of small vertebrate accumulations produced by the snowy owl (*Bubo scandiacus*) and its implications for fossil studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 514, 189–205. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.018>
- Royer, A., García Yelo, B.A., Laffont, R., Hernández Fernández, M.** 2020. New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 560, 110040. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110040>
- Rull, V.** 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36, 481–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x>

S

- Safronov, V.M.** 2021. Ecology of the Siberian Lemming (*Lemmus sibiricus*) and the Distribution History of the Collared Lemming (*Dicrostonyx torquatus*) (Rodentia, Cricetidae) on the New Siberian Islands. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Science* 48, 1389–1393. <https://doi.org/10.1134/S1062359021080252>
- Sanchez Goñi, M.F., Harrison, S.P.** 2010. Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: Concepts and terminology. *Quaternary Science Reviews* 29, 2823–2827. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.11.014>
- Schmidt, N.M., Ims, R.A., Høye, T.T., Gilg, O., Hansen, L.H., Hansen, J., Lund, M., Fuglei, E., Forchhammer, M.C., Sittler, B.** 2012. Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 4417–4422. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1490>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W.** 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9, 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

- Scott, G.W., Fisher, K.C.** 1983. Sterility of hybrids of two subspecies of the varying lemming *Dicrostonyx groenlandicus* bred in captivity. *Canadian Journal of Zoology*. 61, 1182–1183. <https://doi.org/10.1139/z83-160>
- Scribner, K.T., Talbot, S.L., Pearce, J.M., Pierson, B.J., Bollinger, K.S., Derksen, D.V.** 2003. Phylogeography of Canada Geese (*Branta canadensis*) in Western North America. *The Auk* 120, 889–907. <https://doi.org/10.2307/4090120>
- Seilacher, A.** 1970. Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia* 3, 393–396. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1970.tb00830.x>
- Seixas, F.A., Boursot, P., Melo-Ferreira, J.** 2018. The genomic impact of historical hybridization with massive mitochondrial DNA introgression. *Genome Biology* 19, 91. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1471-8>
- Semken, H.A., Wallace, S.C.** 2002. Key to Arvicoline (“Microtine” rodents) and Arvicoline-like Lower First Molars Recovered from Late Wisconsinan and Holocene Archaeological and Palaeontological Sites in Eastern North America. *Journal of Archaeological Science* 29, 23–31. <https://doi.org/10.1006/jasc.2001.0680>
- Semken, H.A., Graham, R.W., Stafford, T.W.** 2010. AMS 14C analysis of Late Pleistocene non-analog faunal components from 21 cave deposits in southeastern North America. *Quaternary International, Faunal Dynamics and Extinction in the Quaternary: Studies in Honor of Ernest L. Lundelius, Jr.* 217, 240–255. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.11.031>
- Shafer, A.B.A., Cullingham, C.I., Côté, S.D., Coltman, D.W.** 2010. Of glaciers and refugia: a decade of study sheds new light on the phylogeography of northwestern North America. *Molecular Ecology* 19, 4589–4621. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04828.x>
- Shenbrot, G.I., Krasnov, B.R.** 2005. Atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). *Pensoft*, Sofia, Bulgaria.
- Smirnov, N., Golovachev, I.B., Bachura, O., Kuznetsova, I.A., Cheprakov, M.** 1997. Complicated cases of identifying rodent teeth from Late Pleistocene and Holocene deposits of tundra regions of Northern Eurasia 60–90. Dans: Kosintsev, P.A. (Ed.), *Materialy Po Istorii I Sovremennomu Sostojaniju Fauny Severa Zapadnoj Sibiri: Sbornik Nauchnyh Trudov*, 60e90. Riphey, Chelyabinsk (en russe).

- Sonerud, G.A.** 1986. Effect of snow cover on seasonal changes in diet, habitat, and regional distribution of raptors that prey on small mammals in boreal zones of Fennoscandia. *Ecography* 9, 33–47. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1986.tb01189.x>
- Souto-Lima, R.B., Millien, V.** 2014. The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia, Arvicolinae) in Québec and western Labrador. *Biological Journal of the Linnean Society* 112, 204–218. <https://doi.org/10.1111/bij.12263>
- Spaeth, P.A.** 2009. Morphological convergence and coexistence in three sympatric North American species of *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae). *Journal of Biogeography* 36, 350–361. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02015.x>
- Spitsyn, V.M., Bolotov, I.N., Kondakov, A.V., Klass, A.L., Mizin, I.A., Tomilova, A.A., Zubrii, N.A., Gofarov, M.Y.** 2021a. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia. *Ecologica Montenegrina* 40, 93–117. <https://doi.org/10.37828/em.2021.40.8>
- Spitsyn, V.M., Kondakov, A.V., Froufe, E., Gofarov, M.Y., Gomes-Dos-Santos, A., Teiga-Teixeira, J., Spitsyna, E.A., Zubrii, N.A., Lopes-Lima, M., Bolotov, I.N.** 2021b. Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia. *Ecologica Montenegrina* 40, 133–139. <https://doi.org/10.37828/em.2021.40.12>
- Stahl, P.W.** 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *Journal of Archaeological Method Theory* 3, 31–75. <https://doi.org/10.1007/BF02228930>
- Stebich, M., Höfer, D., Mingram, J., Nowaczyk, N., Rohrmüller, J., Mrlina, J., Kämpf, H.** 2020. A contribution towards the palynostratigraphical classification of the Middle Pleistocene in Central Europe: The pollen record of the Neualbenreuth Maar, northeastern Bavaria (Germany). *Quaternary Science Reviews* 250, 106681. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106681>
- Steffensen, J.P., Andersen, K.K., Bigler, M., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Goto-Azuma, K., Hansson, M., Johnsen, S.J., Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Popp, T., Rasmussen, S.O., Röthlisberger, R., Ruth, U., Stauffer, B., Siggaard-Andersen, M.-L., Sveinbjörnsdóttir, Á.E., Svensson, A., White, J.W.C.** 2008. High-Resolution

Greenland Ice Core Data Show Abrupt Climate Change Happens in Few Years. *Science* 321, 680–684. <https://doi.org/10.1126/science.1157707>

Stenseth, N.C., Ims, R.A. 1993. Biology of lemmings. *Linnean Society of London*, Academic Press.

Steppan, S.J., Schenk, J.J. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE* 12, e0183070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183070>

Stewart, J.R. 2005. The ecology and adaptation of Neanderthals during the non-analogue environment of Oxygen Isotope Stage 3. *Quaternary International* 137, 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.11.018>

Stewart, J.R. 2009. The evolutionary consequence of the individualistic response to climate change. *Journal of evolutionary biology* 22, 2363–2375.

Stewart, J.R., Lister, A.M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 608–613. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02338-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02338-2)

Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceeding of the Royal Society B*. 277, 661–671. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272>

Stoetzel, E., Cornette, R., Lalis, A., Nicolas, V., Cucchi, T., Denys, C. 2017. Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* complex (Rodentia, Gerbillinae) during the Late Quaternary in northwestern Africa: Exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quaternary Science Reviews* 164, 199–216. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.04.002>

Stoetzel, E., Bochaton, C., Bailon, S., Cochard, D., Gala, M., Laroulandie, V. 2021. Multi-Taxa Neo-Taphonomic Analysis of Bone Remains from Barn Owl Pellets and Cross-Validation of Observations: A Case Study from Dominica (Lesser Antilles). *Quaternary* 4, 38. <https://doi.org/10.3390/quat4040038>

Stojak, J., Jędrzejewska, B. 2022. Extinction and replacement events shaped the historical biogeography of Arctic mammals in Europe: new models of species response. *Mammal Review* 52, 507–518. <https://doi.org/10.1111/mam.12298>

Sutcliffe, A.J., Sutcliffe, A.J., Kowalski, K. 1976. Pleistocene rodents of the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 27, 31–147.

T

- Takken Beijersbergen, L.** 2006. The Middle Pleistocene *Lemmus* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) in North-Western Europe. *CFS Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 173–192.
- Tamarin, R.H.** 1985. Biology of New World *Microtus*. *Special publication 8. American Society of Mammalogists*, Pittsburg, Pennsylvania, USA.
- Terray, L., Stoetzel, E., Herrel, A., Cornette, R.** 2021. The contribution of functional traits to the understanding of palaeoenvironmental changes. *Biological Journal of the Linnean Society* 133 (4), 1110–1125. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab057>
- Tesakov, A., Bondarev, A.** 2022. Down to the roots of lemmings: a new species of basal lemming from the upper Pliocene of West Siberia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 41, e2036173. <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.2036173>
- Thaler, L.** 1983. Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique: gradualisme phylétique ou équilibres ponctués? *Collection internes CNRS*, Paris, 330, 357–336
- Therrien, J.-F., Gauthier, G., Robillard, A., Lecomte, N., Bêty, J.** 2014. Écologie de la reproduction du harfang des neiges dans l'Arctique canadien. *Le Naturaliste canadien*, 139(1), 17–23 <https://doi.org/10.7202/1027666ar>
- Tiunov, M.P., Panasenko, V.E.** 2011. The distribution history of the Amur brown lemming (*Lemmus amurensis*) in the Late Pleistocene – Holocene in the southern Far East of Russia. *Russian Journal of Theriology*, 9, 33–37. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.1.05>
- Tomasik, E., Cook, J.A.** 2005. Mitochondrial Phylogeography and Conservation Genetics of Wolverine (*Gulo gulo*) of Northwestern North America. *Journal of Mammalogy* 86, 386–396. <https://doi.org/10.1644/BER-121.1>
- Toweill, D.E., Thomas, J.W., Metz, D.P.** 2002. North American elk: ecology and management, 1st ed. *Smithsonian Institution Press*, Washington, D.C.
- Tremblay, N.O.** 1999. Molecular phylogeography of *Dryas integrifolia*: glacial refugia and postglacial recolonization. *Molecular Ecology* 8, 1187–1198. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00680.x>

Tudryn, A., Gibert-Brunet, E., Tucholka, P., Antipov, M., Leroy, S. 2022. Chronology of the Late Pleistocene Caspian Sea hydrologic changes: A review of dates and proposed climate-induced driving mechanisms. *Quaternary Science Reviews* 293, 107672.

<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107672>

Tzedakis, P.C., Emerson, B.C., Hewitt, G.M. 2013. Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 696–704.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.001>

V

Vaughan, J.M., England, J.H., Evans, D.J.A. 2014. Glaciotectonic deformation and reinterpretation of the Worth Point stratigraphic sequence: Banks Island, NT, Canada. *Quaternary Science Reviews* 91, 124–145. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.11.005>

Vianey-Liaud, M., Gomes-Rodrigues, H., Michaux, J. 2011. L'espèce en paléontologie : de l'utilisation du binôme linnéen chez les rongeurs fossiles (Mammalia, Rodentia). *Comptes Rendus Palevol* 10, 117–131. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2010.11.003>

Vlassova, T.K. 2002. Human impacts on the tundra-taiga zone dynamics: the case of the Russian lesotundra. *Ambio Spec* 12, 30–36.

von Koenigswald, W. 2003. Mode and causes for the Pleistocene turnovers in the mammalian fauna of Central Europe. dans: Reumer, J.W.F. & Wessels, W. (eds.)- distribution and migration of tertiary mammals in Eurasia. A volume in honour of Hans de Bruijn - *Deinsea* 10: 305–312 [ISSN 0923-9308]

W

Wäldchen, J., Mäder, P. 2018. Machine learning for image based species identification.

Methods in Ecology and Evolution 9, 2216–2225. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13075>

- Walker, D., Raynolds, M., Daniëls, F., Einarsson, E., Elvebakk, A., Gould, W., Katenin, A., Kholod, S., Markon, C., Melnikov, E., Moskalenko, N., Talbot, S., Yurtsev, B., Team, T.** 2005. The Circumpolar Arctic Vegetation Map. *Journal of Vegetation Science* 16, 267–282. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02365.x>
- Walker, M.J.C., Coope, G.R., Sheldrick, C., Turney, C.S.M., Lowe, J.J., Blockley, S.P.E., Harkness, D.D.** 2003. Devensian Lateglacial environmental changes in Britain: a multi-proxy environmental record from Llanilid, South Wales, UK. *Quaternary Science Reviews* 22, 475–520. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(02\)00247-0](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(02)00247-0)
- Wallace, S.C.** 2006. Differentiating *Microtus xanthognathus* and *Microtus pennsylvanicus* lower first molars using discriminant analysis of landmark data. *Journal of Mammalogy* 87, 1261–1269. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-209R3.1>
- Wallgren, B.** 2019. The role of predation in mass mortality of wood lemmings (*Myopus schisticolor*). *Department of Wildlife, Fish, and Environmental Studies, Umeå*.
- Waltari, E., Cook, J.A.** 2005. Hares on ice: phylogeography and historical demographics of *Lepus arcticus*, *L. othus*, and *L. timidus* (Mammalia: Lagomorpha). *Molecular Ecology* 14, 3005–3016. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02625.x>
- Walter, H.** 1970. Vegetationszonen und Klima. *Ulmer*.
- Watson, A.** 1957. The behaviour, breeding, and food-ecology of the snowy owl *Nyctea scandiaca*. *Ibis* 99, 419–462. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1957.tb01959.x>
- West, R.G.** 2000. Plant Life of the Quaternary Cold Stages: Evidence from the British Isles. *Cambridge University Press*.
- Westergaard, K.B., Alsos, I.G., Popp, M., Engelskjøn, T., Flatberg, K.I., Brochmann, C.** 2011. Glacial survival may matter after all: nunatak signatures in the rare European populations of two west-arctic species. *Molecular Ecology* 20, 376–393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04928.x>
- Widmer, A., Lexer, C.** 2001. Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 267–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02163-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02163-2)
- Wilken, B., Gauthier, D., Marshall, I., Lawton, K., Hirvonen, H.** (eds) 2020. A perspective on Canada's ecosystems, an overview of the terrestrial and Marine Ecozones., *CCEA*, 14.
- Wilson, D.E., Reeder, D.M.** 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. *JHU Press*.

- Wilson, D.E., Lacher, T.E., Mittermeier, R.A.** 2017. Handbook of the mammals of the world : vol. 7 : rodents II. *Lynx Edicions, Barcelona*.
- Woldřich, J.N.** 1881. Diluviale Fauna von Zuzlawitz bei Winterberg im Böhmerwalde : XIV. Sitzung vom 3.
- Woodman, P., Mccarthy, M., Monaghan, N.** 1997. The Irish quaternary fauna project. *Quaternary Science Reviews* 16, 129–159. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(96\)00037-6](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(96)00037-6)

Y-Z

- Yurtsev, B.A.** 2001. The Pleistocene “Tundra-Steppe” and the productivity paradox: the landscape approach. *Quaternary Science Reviews, Beringian Paleoenvironments - Festschrift in Honour of D.M. Hopkins* 20, 165–174. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(00\)00125-6](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(00)00125-6)
- Zazula, G.D., Froese, D.G., Elias, S.A., Kuzmina, S., Mathewes, R.W.** 2011. Early Wisconsinan (MIS 4) Arctic ground squirrel middens and a squirrel-eye-view of the mammoth-steppe. *Quaternary Science Reviews, Beringia and Beyond: Papers Celebrating the Scientific Career of Andrei Vladimirovich Sher, 1939–2008* 30, 2220–2237. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.04.019>
- Zeh, D.W., Zeh, J.A., Bonilla, M.M.** 2003. Phylogeography of the Giant Harlequin Beetle (*Acrocinus longimanus*). *Journal of Biogeography* 30, 747–753.
- Zelditch, M.L., Sheets, H.D., Fink, W.L.** 2003. The ontogenetic dynamics of shape disparity. *Paleobiology* 29, 139–156. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2003\)029<0139:TODOSD>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0139:TODOSD>2.0.CO;2)
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D.** 2012. Geometric Morphometrics for Biologists. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0>

RÉSUMÉ

Les lemmings sont des taxons emblématiques des environnements arctiques. Durant les phases froides du Pléistocène, ils ont pu étendre leur aire de répartition, si bien qu'ils sont présents dans les registres fossiles européens et américains. Ce travail vise à investiguer la diversité actuelle et passée de plusieurs genres de Lemming (*Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Myopus*) en se basant sur l'étude de leur morphologie dentaire afin de pouvoir mettre directement en regard les populations actuelles et fossiles. L'étude des populations actuelles de *Dicrostonyx* néarctiques permet d'identifier les grands patterns biogéographiques de ce groupe, fortement en lien avec l'histoire du genre durant le Pléistocène supérieur. L'étude des populations actuelles et fossiles de *Lemmini* conduit à une révision globale de la diversité de ce groupe dans le registre fossile européen.

MOTS-CLÉS

Biodiversité, morphométrie, paléontologie, archéologie, environnements, Lemmings, paléoenvironnement, Pléistocène, biogéographie, taxonomie

ABSTRACT

Lemmings are emblematic taxa of arctic environments. The cold phases of the Pleistocene allowed them to extend their distribution, so that they are present in both the European and American fossil record. This work aims to investigate the current and past diversity of three lemming genera (*Dicrostonyx*, *Lemmus* and *Myopus*) based on their molar morphology, allowing a direct comparison between modern and fossil populations. The study of the modern Nearctic *Dicrostonyx* populations highlighted some major biogeographic patterns partly caused by the history of the genus during the Upper Pleistocene. The investigations conducted on modern and fossil *Lemmini* populations caused a global revision of the group diversity in the European fossil record.

KEYWORDS

Biodiversity, morphometry, palaeontology, archaeology, Lemmings, paleoenvironment, Pleistocene, biogeography, taxonomy