



**HAL**  
open science

# Structure génétique et morphométrie crânienne dans le genre *Arvicola*

P Chevret, S. Renaud, Jean-Pierre Quéré, Johan R. Michaux

► **To cite this version:**

P Chevret, S. Renaud, Jean-Pierre Quéré, Johan R. Michaux. Structure génétique et morphométrie crânienne dans le genre *Arvicola*. *Arvicola*, 2022. hal-03813410

**HAL Id: hal-03813410**

**<https://cnrs.hal.science/hal-03813410>**

Submitted on 13 Oct 2022

**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.

# 1 **Structure génétique et morphométrie crânienne dans le genre *Arvicola***

2

3 **Pascale Chevret\*, Sabrina Renaud\*, Jean-Pierre Quéré\*\*, Johan R. Michaux\*\*\***

4

## 5 **Résumé**

6 Les campagnols du genre *Arvicola* font preuve d'une étonnante versatilité écologique, avec  
7 des populations au mode de vie fouisseur ou aquatique. L'espèce *Arvicola sapidus* est  
8 largement reconnue comme valide, ainsi que l'espèce *A. persicus* récemment décrite. En  
9 revanche, le statut taxonomique du groupe « *Arvicola amphibius sensu lato* » est au centre  
10 d'un long débat. Cette note se base sur les études génétiques et morphologiques les plus  
11 récentes pour faire le point. Quatre lignées sont identifiées au sein de *A. amphibius s.l.* dont  
12 deux montrent une vaste répartition géographique : la lignée 1 en Europe Occi<sup>2</sup>dentale, et la  
13 lignée 2 Eurasiatique. Les deux autres sont restreintes géographiquement à la Turquie pour la  
14 lignée 3 et à la péninsule italienne pour la lignée 4, incluant le Tessin en Suisse. Des formes  
15 fouisseuses et aquatiques ont été trouvées au sein de chaque lignée bien échantillonnée,  
16 soulignant que les écotypes ne correspondent pas à des espèces distinctes. L'intégration des  
17 différentes données suggère que la lignée 4 correspond à l'espèce *A. italicus*. Son niveau  
18 intermédiaire de divergence indique une espèce en cours de différenciation. Les trois autres  
19 lignées correspondent à une variation phylogéographique d'une seule espèce (*A. amphibius*),  
20 incluant les terminologies *A. terrestris*, *A. scherman* et *A. monticola*, qui deviennent  
21 obsolètes.

22 Mots-clés : campagnol amphibie, taxonomie, phylogéographie, écotypes, plasticité.

23

24 Chevret, Renaud, Quéré, Michaux

25

26 \* Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558, CNRS, Université Claude  
27 Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

28 \*\* Centre de Biologie et Gestion des Populations (INRA / IRD / Cirad /Montpellier  
29 SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988, Montferrier-sur-Lez  
30 Cedex, France

31 \*\*\* Conservation Genetics Laboratory, Institut de Botanique, Chemin de la Vallée, 4, 4000  
32 Liège, Belgique ; CIRAD/INRA UMR117 ASTRE, Campus International de Baillarguet,  
33 34398 Montpellier Cedex 5, France

34

## 35 **Introduction**

36 Les campagnols amphibiens du genre *Arvicola* présentent une étonnante versatilité écologique  
37 avec des formes aquatiques et fouisseuses, qui ont été décrites comme des espèces séparées  
38 par Linné dès 1758 (*Arvicola amphibius*, Linnaeus, 1758, localité type Angleterre et *Arvicola*  
39 *terrestris*, Linnaeus, 1758, localité type Uppsala, Suède). Depuis lors, le nombre d'espèces au  
40 sein du genre a été l'objet de discussions répétées, allant d'une (Ellerman & Morrison-Scott  
41 1951) à sept (Miller 1912) (Tableau 1). *Arvicola sapidus* est reconnu comme une espèce  
42 distincte, mais la question de la séparation *amphibius/scherman* (Wilson & Reeder 2005) ou  
43 *amphibius/monticola* (Pardiñas *et al.* 2017) reste controversée. Castiglia *et al.* (2016) ont  
44 proposé que le campagnol amphibie italien soit considéré comme une espèce distincte  
45 *Arvicola italicus*, Savi, 1839. Encore plus récemment Mahmoudi *et al.* (2020) ont mis en  
46 évidence une nouvelle espèce de campagnol amphibie en Iran, *Arvicola persicus*, de Filippi,  
47 1865 ; en conséquence, ils ont considéré que le genre *Arvicola* comprenait cinq espèces.  
48 Finalement l'étude de Chevret *et al.* (2020) a ramené le nombre d'espèce à quatre (Tableau 1).  
49 Différentes études récentes s'accordent à montrer que les formes écologiques aquatiques et  
50 fouisseuses ne sont pas associées à des clades génétiques distincts (Krystufek *et al.* 2015,  
51 Castiglia *et al.* 2016, Chevret *et al.* 2020).  
52 Cet article reprend les données moléculaires et morphologiques des publications récentes sur  
53 le genre *Arvicola* pour faire le point sur la taxonomie et l'évolution morphologique de ce  
54 genre de campagnol.

55

## 56 **Matériel**

### 57 Matériel pour la génétique

58 L'analyse phylogénétique du genre *Arvicola* reprend les données d'études récentes (Krystufek  
59 *et al.* 2015, Castiglia *et al.* 2016, Mahmoudi *et al.* 2020, Chevret *et al.* 2020) qui ont surtout  
60 échantillonné l'Europe de l'Ouest (Fig. 1A). 264 séquences d'un gène mitochondrial, le  
61 cytochrome b, représentant *A. sapidus*, *A. persicus* et *A. amphibius sensu lato* (incluant  
62 *amphibius*, *terrestris*, *scherman*, *monticola* et *italicus*) ont été analysées. Des séquences de  
63 *Myodes glareolus*, *Microtus arvalis*, *Eothenomys melanogaster* et *Ellobius tancrei* ont  
64 également été incluses dans les analyses et utilisées comme groupe externes pour raciner la  
65 phylogénie.

66

### 67 Matériel pour la morphométrie

68 L'analyse morphométrique présentée ici reprend le matériel d'une étude récente (Chevret *et*

69 *al.* 2020) en se concentrant sur des populations pour lesquelles des informations génétiques  
70 sont disponibles. Le jeu de données inclut un total de 172 crânes. Les différentes lignées  
71 mises en évidence par Chevret *et al.* (2020) et présentes en Europe Occidentale (voir Fig. 1)  
72 ont été échantillonnées. La lignée 1 est représentée par des populations fouisseuses de France  
73 (FO\_L1), et la lignée 2 « Eurasiatique » par des populations aquatiques de Finlande, du  
74 Danemark et de Belgique (AQ\_L2) ainsi qu'une population fouisseuse d'Alsace (FO\_L2).  
75 Des spécimens du Tessin (Sud de la Suisse), à tendance aquatique, représentent la lignée 4  
76 correspondant à *A. italicus* (Brace *et al.* 2016, Castiglia *et al.* 2016). Dans une population  
77 fouisseuse du Doubs (Chapelle d'Huin), un mélange des lignées 1 et 2 (FO\_mix) a été  
78 documenté (Chevret *et al.* 2020). L'échantillonnage a été complété par 28 campagnols  
79 amphibies *A. sapidus* (SAP) de France et d'Espagne.

80 La morphologie crânienne ne montre pas de dimorphisme sexuel, ni pour la taille, ni pour la  
81 forme (Chevret *et al.* 2020). Les spécimens mâles et femelles ont donc été analysés ensemble.  
82 Tous étaient adultes ou sub-adultes. Ils appartiennent aux collections du Centre de Biologie et  
83 Gestion des Populations (INRA Baillarguet, Montferrier-sur-Lez, France), du Muséum  
84 d'Histoire Naturelle de Genève (Suisse) et de l'Université de Liège (Belgique).

85

## 86 **Méthodes**

### 87 Méthodes pour la phylogénie

88 Les analyses phylogénétiques ont été réalisées en utilisant les mêmes approches que Chevret  
89 *et al.* (2020). Cependant, pour simplifier les reconstructions phylogénétiques, les séquences  
90 identiques ont été regroupées en haplotypes, ce qui nous a permis de passer de 268 séquences  
91 de cytochrome b à 180 haplotypes. Pour estimer les distances entre et au sein des lignées, la  
92 distance de Kimura à 2 paramètres (K2P) a été utilisée car elle permet de les comparer avec  
93 les résultats déjà publiés.

94

### 95 Méthodes pour la morphométrie

96 Chaque crâne a été photographié en face ventrale en utilisant un appareil numérique (Canon  
97 EOS 4000). La face ventrale a été décrite par une configuration de 22 « points de repères »  
98 correspondants à des points qui peuvent être localisés avec précision sur tous les spécimens  
99 (Fig. 3). Ils ont été complétés par 13 « points glissants », pris le long de la courbe de l'arcade  
100 zygomatique.

101 Ces configurations de points contiennent des informations de taille et de forme décrivant la  
102 géométrie crânienne. Afin de les comparer entre individus, ces configurations sont

103 superposées selon un protocole dit de « superposition Procruste » : les configurations de  
104 points sont standardisées pour la taille, la position et l'orientation, afin de ne conserver qu'une  
105 information de forme proprement dite (Rohlf & Slice 1990). Les « coordonnées alignées »  
106 correspondent donc aux variables de forme qui serviront à analyser la différenciation de  
107 géométrie crânienne entre les populations. La taille est définie ici comme une variable  
108 synthétique, la « taille au centroïde », correspondant à la racine carrée de la somme des carrés  
109 des distances de chacun des points de la configuration au centre de gravité de la configuration  
110 de points.

111 Chaque configuration de points est représentée par 35 coordonnées alignées (x,y), soit 70  
112 variables de forme. Afin de synthétiser cette information sur quelques axes permettant une  
113 représentation graphique informative, on procède à des analyses multivariées. Une Analyse en  
114 Composante Principale (ACP) a d'abord été effectuée. Cette analyse calcule de nouveaux  
115 axes, combinaisons linéaires des coordonnées alignées portant successivement un maximum  
116 de variance totale au sein des 70 variables et 172 individus. Les 23 premiers axes résument  
117 95% de l'information de forme au sein du jeu de données. Sur ces 23 axes, on a alors effectué  
118 une analyse discriminante afin de calculer des axes qui maximisent la différenciation entre des  
119 groupes définis *a priori* et la variance intra-groupe. Les groupes ont ici été définis comme  
120 croisant information écologique et génétique, regroupant les spécimens présentant la même  
121 écologie (fouisseur/aquatique) au sein d'une même lignée.

122

## 123 **Résultats**

### 124 Phylogénie

125 La phylogénie obtenue sépare le genre *Arvicola* en trois groupes (Fig. 2) : *A. sapidus* à la base  
126 du genre, suivi par *persicus* et *amphibius sensu lato*. *Arvicola amphibius sensu lato* comprend  
127 quatre lignées, avec la majorité des séquences appartenant aux lignées 1 et 2. La lignée 1,  
128 présente en France, Espagne, Suisse et le Nord de la Grande-Bretagne comprend surtout des  
129 formes fouisseuses (Figures 1 et 2). La lignée 2 a une très large répartition géographique qui  
130 va du sud de la Grande Bretagne à la Russie (à l'Est), la Finlande (au Nord) et à la Roumanie  
131 au Sud. Cette lignée comprend davantage de formes aquatiques que fouisseuses (Figures 1 et  
132 2). Les deux autres lignées sont limitées à la Turquie (Lignée 3) et à l'Italie (Lignée 4,  
133 correspondant à *A. italicus*). Dans plusieurs localités françaises, la présence conjointe des  
134 lignées 1 et 2 a été mise en évidence : Chapelle d'Huin, Doubs ; Val d'Ajol, Vosges ;  
135 Vauconcourt, Haute-Saône ; Vigeois, Corrèze. A chaque fois la lignée 1 était la plus fréquente  
136 et les populations étaient fouisseuses.

137 En termes de divergence génétique, *Arvicola sapidus*, *persicus* et *amphibius sensu lato* sont  
138 bien différenciés, avec des distances génétiques K2P supérieures à 7 %. Au sein d'*A.*  
139 *amphibius sensu lato*, les lignées 2 et 3 sont les plus proches (K2P = 2.9 %) et la lignée 4 est  
140 la plus divergente ( $4,4 \% \leq \text{K2P} \leq 5,1 \%$ ) (Tableau 2).

141

#### 142 Différenciation de la géométrie crânienne

143 En ce qui concerne la taille du crâne (Fig. 3A), notre analyse montre que les campagnols  
144 terrestres, qu'ils soient aquatiques ou fousseurs, ont un crâne plus petit que *A. sapidus*. Au  
145 sein du campagnol terrestre, les groupes aquatiques de la lignée 2 et fousseurs de la lignée 1  
146 apparaissent comme très variables, mais ces groupes incluent des populations  
147 géographiquement diverses (Chevret *et al.* 2020). En tenant compte de cette importante  
148 variance, aucune différence claire n'apparaît entre groupes aquatiques et fousseurs.  
149 L'analyse discriminante de la forme du crâne (Fig. 3B) se représente dans un espace  
150 morphométrique où le premier axe (horizontal) représente 66% de variance inter-groupe, et le  
151 deuxième axe (vertical) seulement 19%. L'essentiel de l'information est donc exprimé le long  
152 de l'axe 1. Dans cet « espace des formes », on observe d'abord une position extrême de *A.*  
153 *sapidus*, montrant sa divergence par rapport à tous les campagnols terrestres. Au sein des  
154 campagnols terrestres, le groupe correspondant à la lignée 4 « *A. italicus* » est le plus  
155 différencié ; il se rapproche de *A. sapidus* dans l'espace des formes. A l'opposé, les formes  
156 fousseuses de la lignée 1, et de la population mélangée lignée 1-lignée 2 montrent les  
157 morphologies les plus différentes de *A. sapidus*. Les formes aquatiques de la lignée 2 sont  
158 intermédiaires entre ces deux extrêmes, et les formes fousseuses de la lignée 2 sont  
159 intermédiaires entre aquatiques de la lignée 2 et fousseuses de la lignée 1.

160 On peut interpréter cet espace de forme en termes de géométrie crânienne grâce à une  
161 représentation des changements de configuration entre moyennes des groupes (Fig. 3C). Le  
162 changement de forme entre *A. sapidus* et les formes fousseuses de la lignée 1 correspond à  
163 une incisive pointant vers l'avant (« proclive »), et une extension latérale de l'arcade  
164 zygomatique. On retrouve cette extension de l'arcade en comparant forme aquatique de la  
165 lignée 2 et forme fousseuse de la lignée 1. On la retrouve également, mais dans une moindre  
166 mesure (remarquer la différence d'amplitude du signal représenté entre les différents éléments  
167 de la Fig. 3C), quand on passe de la forme aquatique à la forme fousseuse au sein de la lignée  
168 2.

169

#### 170 **Discussion**

171 Formes aquatiques et fouisseuses mélangées au sein des mêmes lignées génétiques

172 Les analyses génétiques montrent deux espèces très différenciées : *A. sapidus* et *A. persicus*  
173 (Chevret *et al.* 2020; Mahmoudi *et al.* 2020). Au sein du groupe *A. amphibius sensu lato*,  
174 quatre lignées sont documentées : (1) une lignée d'Europe de l'Ouest, documentée en France,  
175 l'Ouest de la Suisse, et le Nord de la Grande Bretagne ; (2) une lignée Eurasiatique, avec une  
176 aire de répartition très vaste s'étendant de la Belgique à l'Est de la Russie ; (3) une lignée  
177 turque, très peu documentée ; (4), une lignée « italienne », s'étendant jusqu'au Tessin  
178 (Kryštufek *et al.* 2015; Castiglia *et al.* 2016; Chevret *et al.* 2020).

179 La lignée 1 (Europe de l'Ouest) est à dominance fouisseuse, et la lignée 2 (Eurasiatique)  
180 montre une dominance des formes aquatiques, mais dans toutes les lignées bien  
181 échantillonnées, y compris la lignée italienne, une coexistence des deux formes écologiques a  
182 été mise en évidence. Les formes aquatiques et fouisseuses ne correspondent donc pas à des  
183 espèces distinctes, mais à une variation morphologique associée à une grande versatilité  
184 écologique (Kryštufek *et al.* 2015; Chevret *et al.* 2020).

185

186 Une signature morphométrique des contraintes fonctionnelles liées à l'habitat

187 Nombre de rongeurs fouisseurs se servent de leurs incisives pour creuser leurs terriers et ceci  
188 exerce de fortes contraintes mécaniques sur le complexe cranio-facial (Samuels & Van  
189 Valkenburgh 2009, Gomes Rodrigues *et al.* 2016). Deux traits sont en particulier associés à ce  
190 comportement : des incisives dirigées vers l'avant pour mieux attaquer le substrat  
191 (« proclives ») (Samuels & Van Valkenburgh 2009), et des muscles masseter puissants, afin  
192 de mouvoir l'incisive dans son mouvement de creusement. Ces muscles s'insèrent sur le crâne  
193 le long de l'arcade zygomatique, qui tend à être plus large et plus robuste chez les formes  
194 fouisseuses, afin de répondre aux contraintes mécaniques liées au fonctionnement musculaire  
195 (Samuels & Van Valkenburgh 2009).

196 La signature de ce comportement sur la morphologie crânienne semble liée au degré de  
197 spécialisation et à l'ancienneté de la divergence. Chez les *Arvicola* documentés ici, *A. sapidus*  
198 montre la divergence morphologique la plus extrême (arcades zygomatiques étroites et  
199 incisives peu proclives), associée à un mode de vie exclusivement aquatique et à une  
200 divergence génétique importante. Au sein du groupe *A. amphibius sensu lato*, les formes  
201 fouisseuses typiques de la lignée 1 (Occidentale) montrent une arcade zygomatique plus  
202 développée que les formes aquatiques typiques de la lignée 2 (Eurasiatique). Le même type de  
203 différence s'observe en comparant formes fouisseuses et aquatiques au sein de la même  
204 lignée, mais de manière moins prononcée.

205 Ceci suggère que la divergence génétique entre les lignées 1 et 2 est suffisante pour que des  
206 adaptations morphologiques au mode de vie dominant aient évoluées. Néanmoins, une  
207 versatilité écologique demeure au sein de chaque lignée, occasionnant des changements  
208 d'habitat sur une courte échelle de temps et d'espace. Dans ce cas, on observe également un  
209 changement de morphologie crânienne, mais moins prononcé qu'entre espèces ou lignées.  
210 Cette réponse implique probablement une composante « plastique » : l'os est une structure qui  
211 se remodèle en permanence, et qui peut donc se déformer en réponse à de fortes contraintes  
212 biomécaniques. Ceci est connu pour les sportifs de haut niveau (Ducher *et al.* 2005). De la  
213 même manière, la forte sollicitation biomécanique liée au fonctionnement des muscles  
214 masseter lors du foussement induit probablement une expansion de l'arcade zygomatique  
215 (Ventura & Casado-Cruz 2011, Chevret *et al.* 2020).

216

### 217 Formes fouisseuses et aquatiques : une simplification de la réalité

218 Les analyses génétiques montrent clairement un mélange de populations fouisseuses et  
219 aquatiques au sein de toutes les lignées de *A. amphibius sensu lato* bien documentées : lignée  
220 1 Occidentale, lignée 2 Eurasiatique, et lignée 4 italienne. Ces lignées montrent des  
221 divergences morphologiques en accord avec l'ancienneté de leur divergence et leur écologie  
222 dominante : la lignée italienne, la plus divergente, est la plus différenciée  
223 morphologiquement. La lignée 1, à dominante terrestre, montre le plus clairement la signature  
224 cranio-faciale associée à cette écologie. Néanmoins, les lignées 1 et 2 peuvent être trouvées en  
225 mélange au même endroit, et des formes intermédiaires existent, comme celle documentée  
226 dans la population « FOS\_L2 », caractérisée par une écologie fouisseuse mais avec la  
227 signature génétique de la lignée 2, à dominante aquatique. La classification fouisseur /  
228 aquatique apparaît elle-même simplificatrice, puisque certaines populations changent  
229 d'habitat au cours de l'année (Wust-Saucy 1998). Face à cette versatilité écologique, et vu la  
230 complexité de la réponse du complexe cranio-facial, la conception de deux morphotypes bien  
231 différenciés apparaît inadéquate (Kryštufek *et al.* 2015).

232

### 233 Implications taxonomiques

234 Cette note fait le bilan des récentes études génétiques, qui se basent sur un vaste  
235 échantillonnage géographique (Castiglia *et al.* 2016, Chevret *et al.* 2020, Mahmoudi *et al.*  
236 2020). Elles se fondent essentiellement sur les résultats du gène mitochondrial *cytochrome b*  
237 (Chevret *et al.* 2020). Sur la base des distances génétiques mitochondriales seules, les  
238 conclusions en termes de statut spécifique doivent cependant rester prudentes, car les taux

239 d'évolution varient d'un groupe à l'autre, même au sein des rongeurs. Une distance de 2 %  
240 seulement peut être observée entre espèces de rats (Pagès *et al.* 2010) alors qu'au sein des  
241 muscardins (Mouton *et al.* 2017) ou des mulots (Michaux *et al.* 2004), des lignées séparées  
242 par des distances supérieures à 7 % sont considérées comme relevant de la variation  
243 intraspécifique. Des études complémentaires incluant l'analyse de marqueurs nucléaires  
244 adaptés seraient donc utiles pour venir soutenir ces résultats, mais les données nucléaires  
245 disponibles actuellement (Mahmoudi *et al.* 2020) incluent trop peu d'individus, et notamment  
246 aucun spécimen d'*A. italicus*, pour soutenir ou invalider les conclusions par rapport à cette  
247 espèce.

- 248 – *Arvicola sapidus* apparaît comme une espèce très bien soutenue : importante distance  
249 génétique par rapport aux autres lignées, différenciation morphologique prononcée.
- 250 – *A. persicus*, décrite en Iran (Mahmoudi *et al.* 2020), est également bien soutenue  
251 compte-tenu de sa divergence génétique.
- 252 – La lignée italienne est la plus différenciée au sein de *A. amphibius sensu lato*, aussi  
253 bien génétiquement que morphologiquement (Castiglia *et al.* 2016, Chevret *et al.*  
254 2020). Un isolement reproducteur a par ailleurs été mis en évidence entre des animaux  
255 du nord et du sud des Alpes suisses, attribuables respectivement aux lignées 1 et 4  
256 (Castiglia *et al.* 2016). Cependant, les distances génétiques qui la différencie des  
257 autres lignées de *A. amphibius sensu lato* sont dans une gamme de valeurs  
258 correspondant aussi bien à de la divergence intra- que inter-spécifique (~3 % < K2P <  
259 ~6 %) (Barbosa *et al.* 2013). Ceci suggère que la lignée italienne est une espèce en  
260 cours de différenciation : *A. italicus*.
- 261 – Les trois autres lignées (Occidentale, Eurasiatique, et Turque) ne sont pas assez  
262 différenciées génétiquement pour être considérées comme des espèces séparées. La  
263 terminologie *A. monticola*, récemment proposée pour les campagnols fouisseurs  
264 d'Europe Occidentale (Suisse et Espagne) (Mahmoudi *et al.* 2020), recoupe la lignée 1  
265 Occidentale. Les trois lignées Occidentales, Eurasiatiques, et Turques doivent donc  
266 toutes être attribuées à une seule espèce, indépendamment de leur écologie fouisseuse  
267 ou aquatique : *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758). Toutes les autres terminologies  
268 (*A. monticola*, *sherman*, et *terrestris*) deviennent donc obsolètes et sont en synonymie.  
269 La dénomination « *A. amphibius* » pour le campagnol terrestre, encore appelé  
270 campagnol fouisseur ou rat-taupier, quoiqu'ambigüe par rapport au campagnol  
271 aquatique *A. sapidus*, a dû être préférée à *A. terrestris* pour des raisons d'antériorité,

272 qui lui donnent la priorité selon les règles internationales de nomenclature.

273

## 274 **Perspectives**

275 Cette synthèse sur le genre *Arvicola* montre que des questions restent en suspens en France  
276 métropolitaine, notamment en ce qui concerne la distribution des deux lignées génétiques  
277 principales. D'autres marqueurs génétiques seraient nécessaires pour confirmer leur statut. Un  
278 échantillonnage plus détaillé géographiquement permettrait de mieux comprendre les  
279 préférences écologiques et/ou les barrières géographiques à la dispersion de ces lignées, et de  
280 mieux caractériser la signature morphologique de la versatilité écologique, entre lignées et au  
281 sein de chacune d'entre elles.

282

## 283 **Remerciements**

284 Nous remercions les collecteurs du matériel inclus dans l'analyse morphométrique : T.  
285 Asferg, J. Caspard, C. Chabalier, J.-F. Cosson, J. Gilliéron, H. Henttonen, O. Huitu, A.  
286 Meylan, Jan Stuyck, D. Truchetet, et A. Wiehe, ainsi que les collections du Centre de  
287 Biologie et Gestion des Populations (CBGP), de l'Université de Liège et du Muséum  
288 d'Histoire Naturelle de Genève (MHNG) où ce matériel est hébergé. Manuel Ruedi (MHNG)  
289 est particulièrement remercié pour son soutien durant l'acquisition des données.

290

## 291 **Bibliographie**

- 292 Barbosa S., Paupério J., Searle J.B. & Alves P.C. 2013. Genetic identification of Iberian  
293 rodent species using both mitochondrial and nuclear loci: application to noninvasive  
294 sampling. *Molecular Ecology Resources* 13: 43–56.
- 295 Brace S., Ruddy M., Miller R., Schreve D.C., Stewart J.R. & Barnes I. 2016. The colonization  
296 history of British water voles (*Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758)): origins and  
297 development of the Celtic fringe. *Proceedings of the Royal Society of London,*  
298 *Biological Sciences (serie B)* 283: 20160130.
- 299 Castiglia R., Aloise G., Amori G., Annesi F., Bertolino S., Capizzi D., Mori E. & Colangelo  
300 P. 2016. The Italian peninsula hosts a divergent mtDNA lineage of the water vole,  
301 *Arvicola amphibius s.l.*, including fossorial and aquatic ecotypes. *Hystrix, The Italian*  
302 *Journal of Mammalogy* 27: 1-5.
- 303 Chevret P., Renaud S., Helvacı Z., Ulrich R., Quéré J.-P., Michaux J.R. 2020. Genetic  
304 structure, ecological versatility, and skull shape differentiation in *Arvicola* water voles  
305 (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*  
306 58: 1323-1334.
- 307 Ducher G., Courteix D., Mème S., Magni C., Viala J.F. & Benhamou C.L. 2005. Bone  
308 geometry in response to long-term tennis playing and its relationship with muscle  
309 volume: A quantitative magnetic resonance imaging study in tennis players. *Bone* 37:  
310 457-466.
- 311 Ellerman J.R. & Morrison-Scott T.C.S. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian mammals,*  
312 *1758 to 1946.* British Museum of Natural History: London.

- 313 Gomes Rodrigues H., Šumbera R. & Hautier L. 2016. Life in burrows channelled the  
 314 morphological evolution of the skull in rodents: the case of African mole-rats  
 315 (Bathyergidae, Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution* 23: 175-189.
- 316 Kryštufek B., Koren T., Engelberger S., Horváth G.F., Purger J.J., Arslan A., Chişamera G. &  
 317 Muraniu D. 2015. Fossorial morphotype does not make a species in water voles.  
 318 *Mammalia* 79: 293-303.
- 319 Mahmoudi A., Maul L.C., Khoshyar M., Darvish J., Aliabadian M. & Kryštufek B. 2020.  
 320 Evolutionary history of water voles revisited: Confronting a new phylogenetic model  
 321 from molecular data with the fossil record. *Mammalia* 84: 171-184.
- 322 Michaux J.R., Libois R., Paradis E. & Filipucci M.-G. 2004. Phylogeographic history of the  
 323 yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle  
 324 East. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32.
- 325 Miller G.S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*  
 326 *in the collection of the British Museum*. British Museum (Natural History): London.
- 327 Mouton A., Grill A., Mortelliti A., Sara M., Krystufek B., Buchner S., Lang J., Adamik P.,  
 328 Randi E., Amori G., Elmeros M., Verbeylen G., Dorenbosch M., Schulz B., Aloise G.,  
 329 Matur F. & Michaux JR. 2017. Evolutionary history and species delimitations: a case  
 330 study of the hazel dormouse, *Muscardinus avellanarius*. *Conservation Genetics* 18:  
 331 181-197.
- 332 Pagès M., Chaval Y., Herbreteau V., Waengsothorn S., Cosson J.-F., Hugot J.-P., Morand S.  
 333 & Michaux J.R. 2010. Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe: a phylogeny-based  
 334 delimitation of species boundaries. *BMC Evolutionary Biology* 10: 184.
- 335 Pardiñas U., Ruelas D., Brito J., Bradley L., Bradley R., Garza N., Krystufek B., Cook J.,  
 336 Soto E., Salazar-Bravo J., Shenbrot G., Chiquito E., Percequillo A., Prado J., Haslauer  
 337 R., Patton J. & Leon-Paniagua L. 2017. Cricetidae (true hamsters, voles, lemmings and  
 338 new world rats and mice) – Species accounts of Cricetidae. . In: Wilson DE, Lacher  
 339 TEJ and Mittermeier RA, eds. *Handbook of the Mammals of the World. Rodents II*.  
 340 Barcelona: Lynx Edicions. 280-535.
- 341 Rohlf F.J. & Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal  
 342 Superimposition of Landmarks. *Systematic Biology* 39: 40-59.
- 343 Samuels J.X. & Van Valkenburgh B. 2009. Craniodental adaptations for digging in extinct  
 344 burrowing beavers. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 254-268.
- 345 Ventura J. & Casado-Cruz M. 2011. Post-weaning ontogeny of the mandible in fossorial  
 346 water voles: Ecological and evolutionary implications. *Acta Zoologica* 92: 12–20.
- 347 Wilson D. & Reeder D.M. 2005. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic*  
 348 *reference. Third edition*. John Hopkins.
- 349 Wust-Saucy A.G. 1998. Polymorphisme génétique et phylogéographie du Campagnol  
 350 terrestre *Arvicola terrestris*. Thèse de doctorat, Université de Lausanne.

351

352

353 **Tableau 1.** Evolution de la taxonomie du genre *Arvicola* : espèces décrites au sein du genre  
354 dans des publications successives.

355

Miller (1912)	Ellerman et Morrison-Scott (1951)	Wilson et Reeder (2005)	Pardiñas <i>et al.</i> (2017)	Mahmoudi <i>et al.</i> (2020)	Chevret <i>et al.</i> (2020)
<i>amphibius</i> <i>illyricus</i> <i>italicus</i> <i>musignani</i> <i>sapidus</i> <i>scherman</i> <i>terrestris</i>	<i>terrestris</i>	<i>amphibius</i> <i>scherman</i> <i>sapidus</i>	<i>amphibius</i> <i>italicus</i> <i>monticola</i> <i>sapidus</i>	<i>amphibius</i> <i>italicus</i> <i>monticola</i> <i>persicus</i> <i>sapidus</i>	<i>amphibius</i> <i>italicus</i> <i>persicus</i> <i>sapidus</i>

356

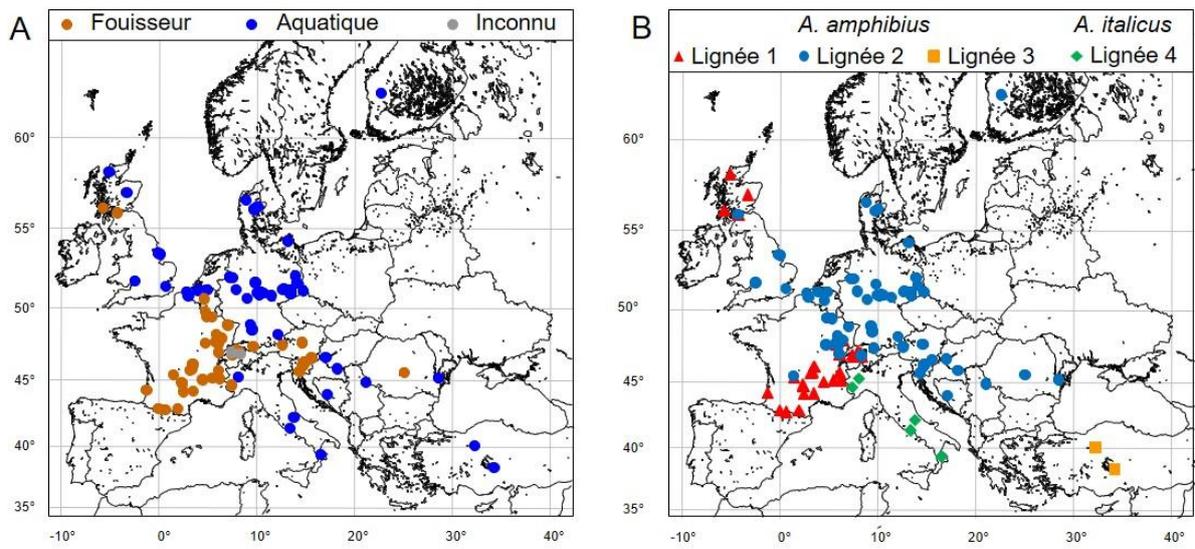
357

358  
359  
360  
361

**Tableau 2.** Distances génétiques (K2P) en pourcentage entre et au sein des différentes lignées et espèces du genre *Arvicola* (d'après Chevret *et al.* 2020).

	Lignée 1	Lignée 2	Lignée 3	Lignée 4 ( <i>A. italicus</i> )	<i>A. sapidus</i>	<i>A. persicus</i>
Lignée 1	1,3 ± 0,2					
Lignée 2	4,1 ± 0,6	1,2 ± 0,2				
Lignée 3	3,8 ± 0,6	2,9 ± 0,5	0,6 ± 0,2			
Lignée 4 ( <i>A. italicus</i> )	5,1 ± 0,8	4,4 ± 0,7	4,8 ± 0,8	1,6 ± 0,3		
<i>A. sapidus</i>	7,5 ± 1	7,2 ± 0,9	7,6 ± 1	8,1 ± 1,1	0,9 ± 0,2	
<i>A. persicus</i>	9,4 ± 1,2	10,1 ± 1,2	9,8 ± 1,2	9,2 ± 1,1	10 ± 1,2	1,2 ± 0,3

362  
363  
364

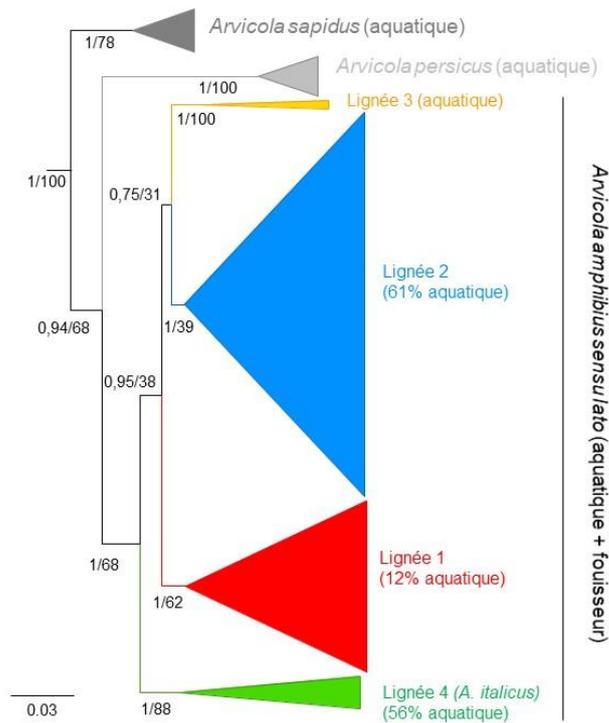


366

367

368 **Figure 1.** Carte de répartition des localités d'*Arvicola amphibius sensu lato* incluses dans  
 369 l'analyse avec indication A) du morphotype quand il était connu et B) de la lignée génétique.  
 370 D'après Chevret *et al.* (2020).

371



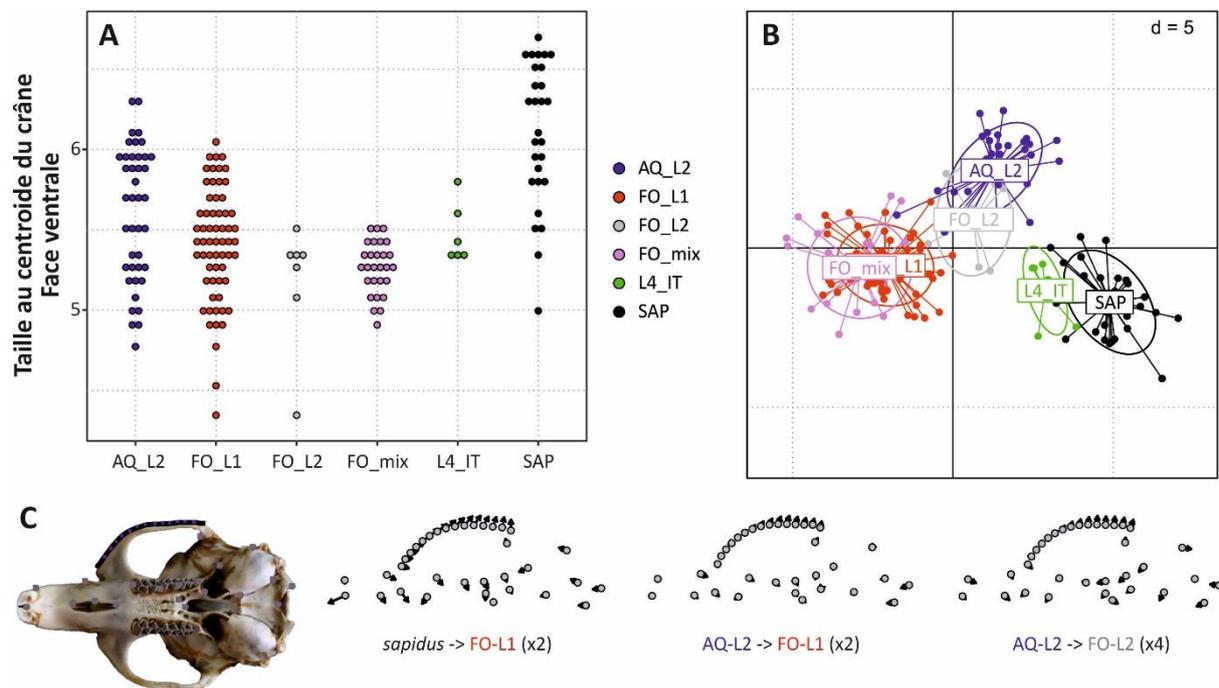
373

374 **Figure 2.** Phylogénie du genre *Arvicola*, basée sur l'analyse du cytochrome b. Les valeurs  
 375 indiquées aux nœuds correspondent aux probabilités postérieures et aux valeurs de bootstraps  
 376 qui estiment leur robustesse. La largeur des triangles est proportionnelle au nombre  
 377 d'haplotypes inclus dans le groupe (de 3 haplotypes pour la lignée 3 à 97 pour la lignée 2).

378

379

380  
381



382  
383

384 **Figure 3.** Variation morphologique du crâne d'*Arvicola* en vue ventrale. Les différents groupes  
385 sont : AQ\_L2 : formes aquatiques de la lignée 2 ; FO\_L1 : formes fouisseuses de la lignée 1 ;  
386 FO\_L2 : formes fouisseuses de la lignée 2 ; FO\_mix : formes fouisseuses de la population où  
387 lignées 1 et 2 sont trouvées en mélange ; L4\_IT : lignée 4, correspondant à l'espèce en cours  
388 de différenciation *A. italicus* ; SAP : *A. sapidus*.

389 A) Taille du crâne au sein des différents groupes.

390 B) Différenciation de forme crânienne entre les différents groupes. Les individus sont  
391 représentés au sein d'un espace des formes, où les axes maximisent la différenciation entre les  
392 groupes.

393 C) Localisation des points analysés sur le crâne, et représentation du changement de forme  
394 entre moyennes de groupes. Les flèches représentent la direction du changement du premier  
395 vers le deuxième groupe. Entre parenthèse l'exagération de la déformation. Noter  
396 l'exagération deux fois plus importante pour la déformation entre formes aquatiques et  
397 fouisseuses au sein de la même lignée que pour celle entre formes aquatiques et fouisseuses  
398 de lignées différentes.

399