



# 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.

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

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

## Résumé

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

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

Chevret, Renaud, Quéré, Michaux

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

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

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

## Introduction

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

Cet article reprend les données moléculaires et morphologiques des publications récentes sur le genre *Arvicola* pour faire le point sur la taxonomie et l'évolution morphologique de ce genre de campagnol.

## Matériel

### Matériel pour la génétique

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

### Matériel pour la morphométrie

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

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

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

## Méthodes

### Méthodes pour la phylogénie

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

### Méthodes pour la morphométrie

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

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

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

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

## Résultats

### Phylogénie

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

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

#### Différenciation de la géométrie crânienne

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

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

#### **Discussion**

Formes aquatiques et fouisseuses mélangées au sein des mêmes lignées génétiques

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

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

Une signature morphométrique des contraintes fonctionnelles liées à l'habitat

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

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

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

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

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

### Implications taxonomiques

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

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

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

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

## Perspectives

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

## Remerciements

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

## Bibliographie

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

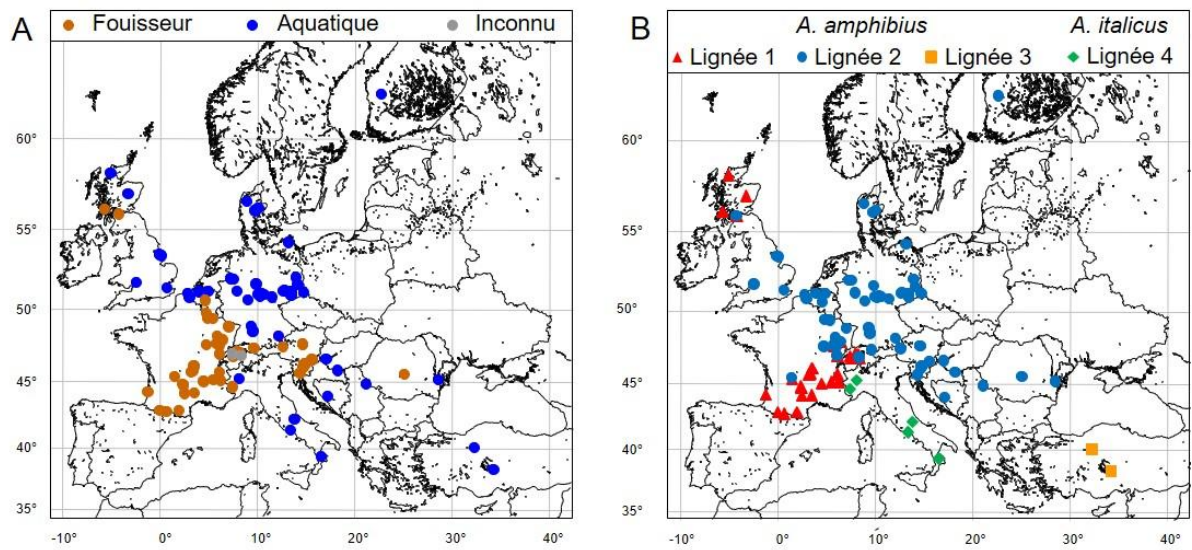
- Gomes Rodrigues H., Šumbera R. & Hautier L. 2016. Life in burrows channelled the morphological evolution of the skull in rodents: the case of African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution* 23: 175-189.
- Kryštufek B., Koren T., Engelberger S., Horváth G.F., Purger J.J.,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

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

| 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><br><i>illyricus</i><br><i>italicus</i><br><i>musignani</i><br><i>sapidus</i><br><i>scherman</i><br><i>terrestris</i> | <i>terrestris</i>                 | <i>amphibius</i><br><i>scherman</i><br><i>sapidus</i> | <i>amphibius</i><br><i>italicus</i><br><i>monticola</i><br><i>sapidus</i> | <i>amphibius</i><br><i>italicus</i><br><i>monticola</i><br><i>persicus</i><br><i>sapidus</i> | <i>amphibius</i><br><i>italicus</i><br><i>persicus</i><br><i>sapidus</i> |

**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<br>( <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          |



366

367

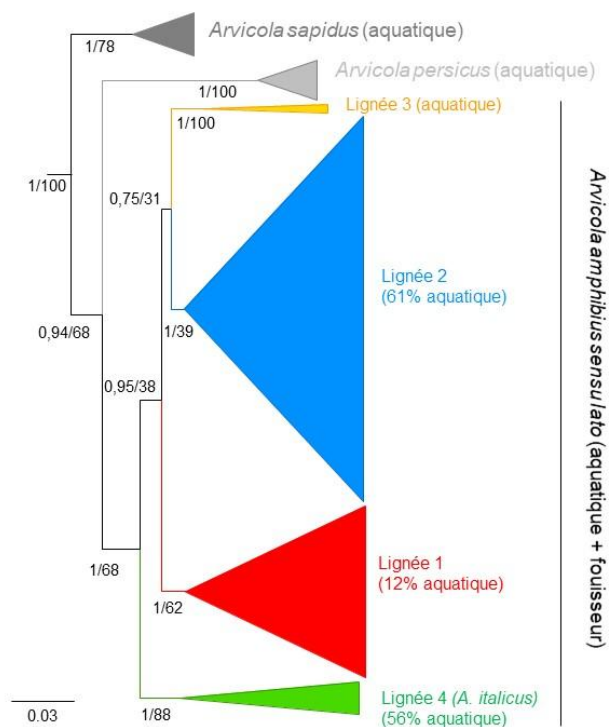
368

369

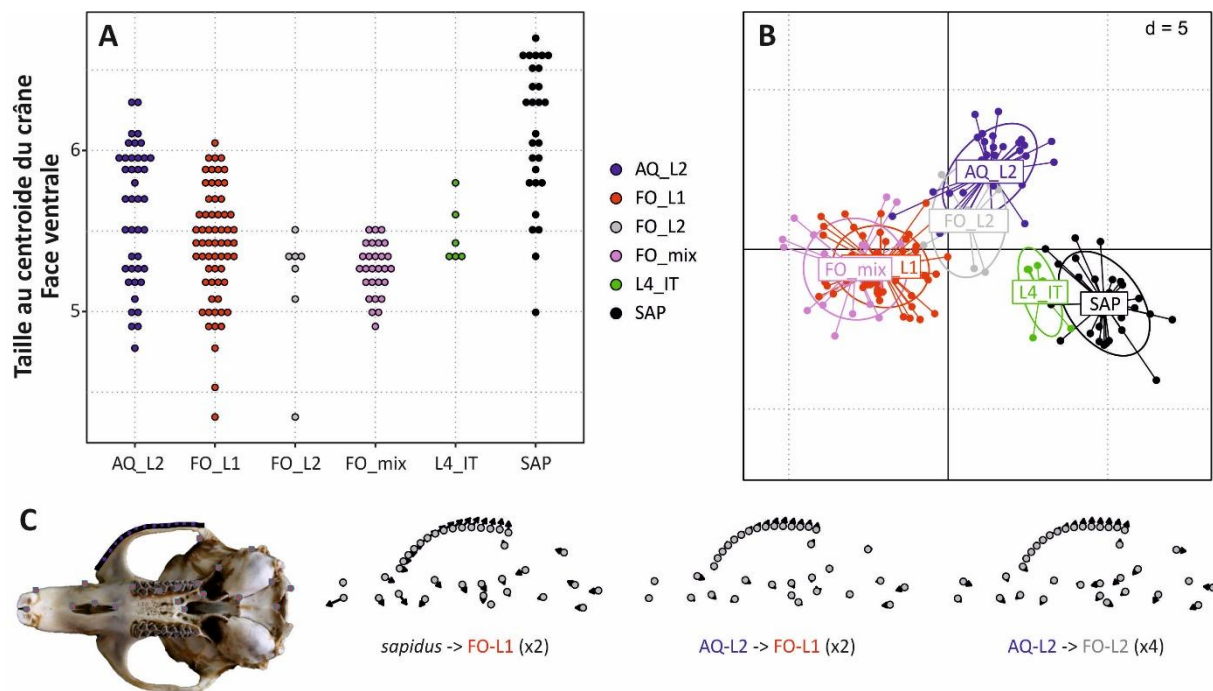
370

371

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



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



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

A) Taille du crâne au sein des différents groupes.

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

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