



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-03813410v1>

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 Occi²dentale, 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 fousseuses et aquatiques : une simplification de la réalité

218 Les analyses génétiques montrent clairement un mélange de populations fousseuses 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 fousseuse mais avec la
227 signature génétique de la lignée 2, à dominante aquatique. La classification fousseur /
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

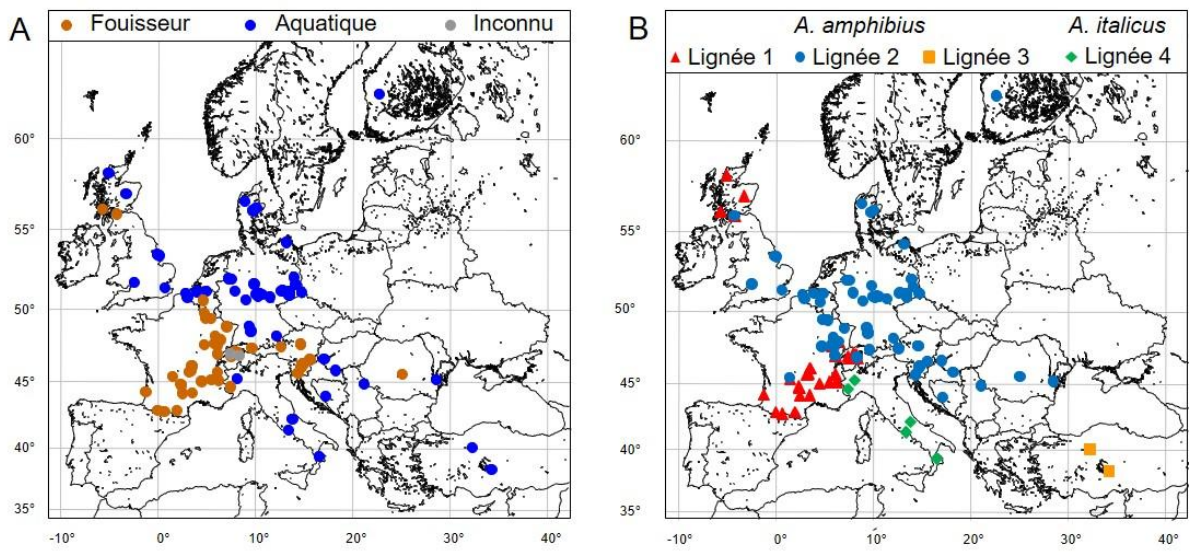
357

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

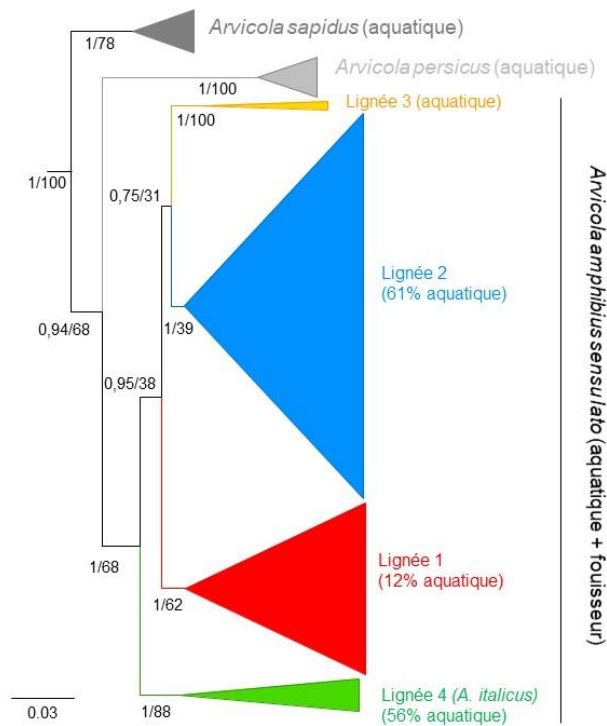


366

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



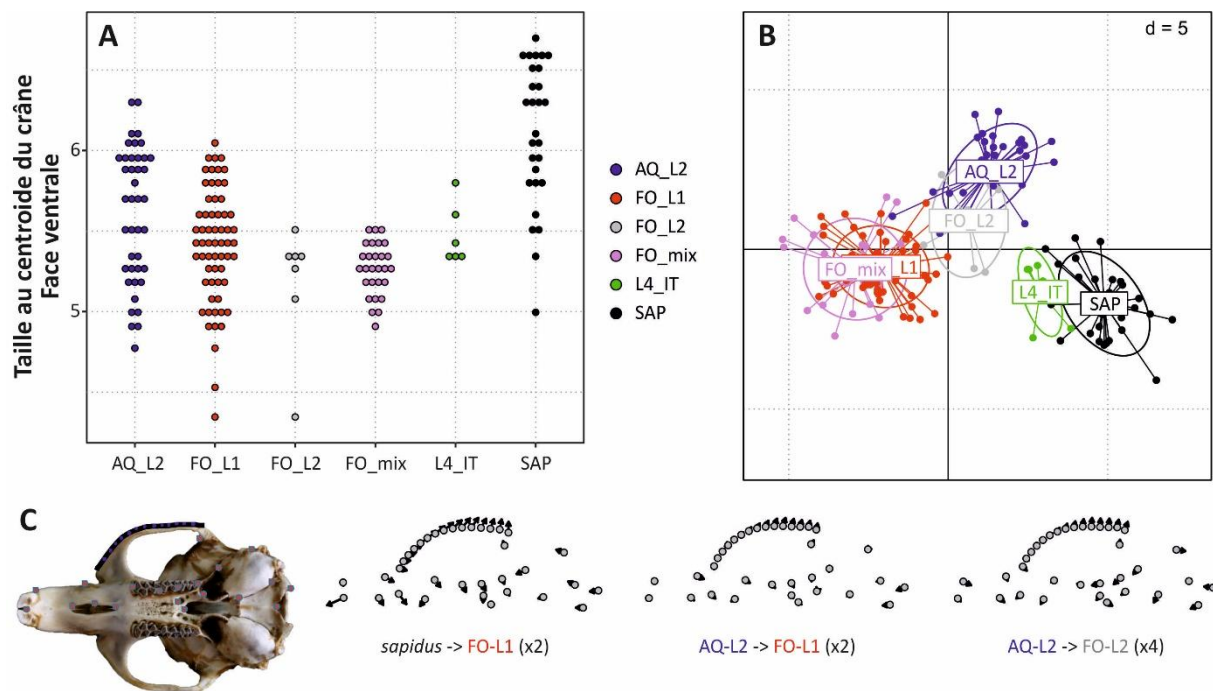
373

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