

Différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes

par L. GRANJON¹ et G. CHEYLAN²

¹ Laboratoire d'Eco-éthologie, Institut des Sciences de l'Evolution,
U.S.T.L., place E.-Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5

² Museum d'Histoire Naturelle, 6, rue Espariat, F-13100 Aix-en-Provence

Summary. — Body and skeletal measurements of insular and continental black rats (*Rattus rattus*) from the West-Mediterranean region have been used in order to appraise the influence of insularity on the biometric differentiation of these populations.

The evolution of gross size shows a tendency towards reduction in individuals from Corsica and Sardinia, whereas populations of little Provençal islands are characterized by large-sized individuals, as compared with mainland populations (Provence and Toscane). Black rats from small islands around Corsica and Sardinia are similar in size to those from the mainland, but much larger than those from Corsica and Sardinia. These tendencies lead to discuss about "insular gigantism", which is not realized here in large islands, probably due to the persistency of selective pressures against the increase in size (particularly predation). On the other hand, the increase in size observed in populations of small islands (when compared with populations of potential colonizing sources) must be linked with the sharp change in selective pressures in these situations (predation release, intraspecific competition increase...). Finally, insular gigantism in black rat appears to be a constant adaptive response in islands smaller than 1 500 ha.

Multivariate analysis on skeletal measurements shows that differentiation between insular populations is higher than between continental samples, owing to the independent evolution of particular characters, probably resulting from founder effects and/or genetic drift. Nevertheless, biometric variability is maintained in most of the small studied islands, to a similar level as on the mainland and larger islands.

Résumé. — Les mensurations corporelles et squelettiques (crâne, mandibule, os longs) de rats noirs (*Rattus rattus*) insulaires et continentaux de la région ouest-méditerranéenne ont été réalisées afin d'évaluer l'influence de l'isolement insulaire sur la différenciation biométrique dans ces populations.

L'évolution de la taille globale s'est faite dans le sens d'une réduction chez les individus de Corse et de Sardaigne, alors que les populations des petites îles provençales sont caractérisées par des individus de très grande taille par rapport à ceux des populations continentales (Provence et Toscane). Les rats noirs des petites îles corso-sardes sont de taille comparable à ceux du continent, mais apparaissent nettement plus grands que ceux de Corse et de Sardaigne. Ces tendances amènent à discuter du problème du gigantisme insulaire, absent dans les grandes îles qui, de par la persistance des pressions sélectives sur le rat noir,

ne peuvent être considérées comme des « îles biologiques » vis-à-vis de cette espèce. En revanche, l'augmentation de taille dans les petites îles (par rapport aux sources potentielles de colonisation) est probablement à relier à une modification nette des pressions sélectives dans ces situations. Le gigantisme insulaire apparaît finalement comme une réponse adaptative constante dans les îles de moins de 1 500 ha.

Par ailleurs, la différenciation entre populations insulaires, plus importante qu'entre échantillons continentaux, apparaît liée à l'évolution indépendante de caractères particuliers, probablement sous l'effet de mécanismes de dérive génétique. Néanmoins, la variabilité biométrique se maintient dans la majorité des petites îles à un niveau équivalent à celui qu'elle a sur le continent et dans les grandes îles.

INTRODUCTION

L'évolution morphologique des mammifères en situation insulaire a souvent abouti, à l'échelle des temps géologiques, à des résultats très spectaculaires. En région méditerranéenne, certains exemples sont bien documentés, comme la réduction de taille dans la lignée des éléphants (*g. Elephas*) de l'archipel siculo-maltaise, dans celle des hippopotames (*g. Hippopotamus*) de Crète et de Chypre, et dans celle des cervidés insulaires descendants du genre *Megaceros* (Thaler 1973 ; Sondaar 1977 ; Reyment 1983). Dans tous les cas, l'évolution de la taille s'est accompagnée de modifications non corrélées de certaines parties du squelette (appareil locomoteur en particulier), généralement considérées comme adaptatives. Chez les Rongeurs, la tendance générale dans les lignées insulaires est l'accroissement de la taille corporelle, ainsi que l'évolution de la morphologie dentaire (*g. Rhagamys, Apodemus, Thyrenicola* et *Hypnomys* ; Thaler 1973 ; Brandy 1978 ; Michaux 1983 ; Mein 1983). Le caractère adaptatif de la majorité de ces changements a été souligné à plusieurs reprises, les environnements insulaires une fois colonisés présentant des pressions sélectives tellement différentes de celles des milieux continentaux d'origine que ces mécanismes sélectifs prennent généralement le pas sur les phénomènes de dérive liés à la colonisation (Thaler 1973 ; Reyment 1983).

Cette évolution insulaire est par ailleurs souvent très rapide, s'apparentant en cela à la « révolution génétique » décrite par Mayr (1963) lors de la séparation d'un isolat à partir d'une population-mère. L'étude de ces phénomènes de différenciation insulaire à leur début présente de ce fait un grand intérêt, permettant d'apprécier les tendances initiales suivies, ainsi que les facteurs potentiellement responsables.

A ce titre, les populations de rats noirs (*Rattus rattus*) des îles de Méditerranée occidentale représentent un exemple particulièrement bien indiqué pour étudier ces phénomènes d'évolution biométrique en situation insulaire. Présent dans la majorité des grandes îles ouest-méditerranéennes depuis probablement moins de 2 000 ans (Vigne et Alcover 1985), le rat noir s'est répandu à partir de là dans une multitude d'îles et d'îlots. Dans les îles provençales comme dans les îles corso-sardes, cette espèce est présente sur pratiquement toutes les îles de surface supérieure à 0,5 ha (Cheylan 1984 et 1986). L'écologie de l'espèce dans ces îles a déjà fait l'objet de plusieurs travaux (Kahmann et Haedrich 1957 ; Kahmann et Caglar 1970 ; Cheylan et Granjon 1985 ; Granjon et Cheylan 1988), mais

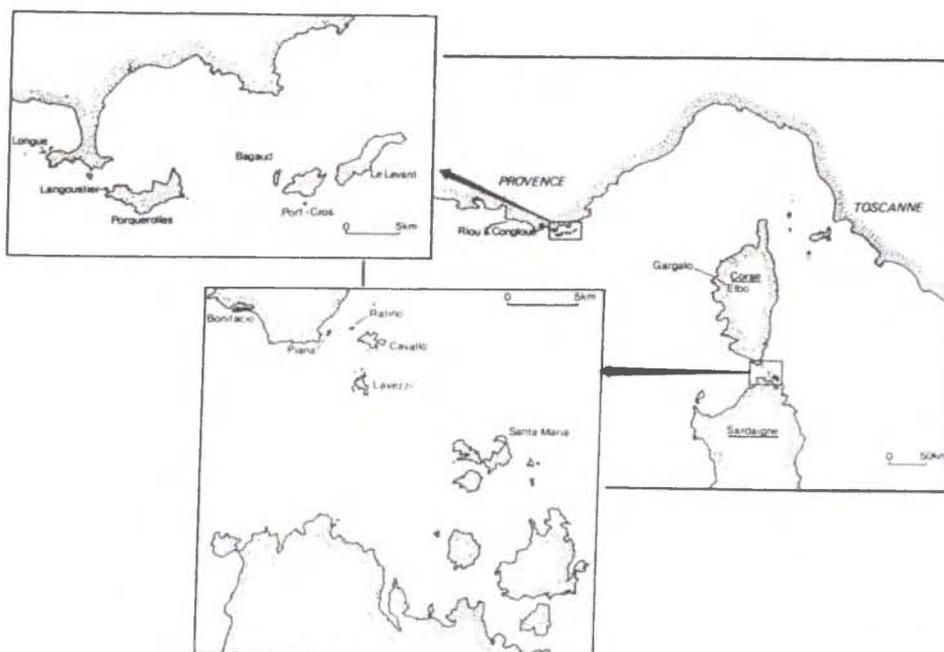


Fig. 1. — Carte de situation des stations continentales et insulaires échantillonnées en région ouest-méditerranéenne.

la différenciation biométrique de ces populations a été peu étudiée. Le travail le plus complet concerne la population corse (Kahmann et Haedrich 1957), et quelques données sont également exposées par Schwabe (1979) et Thohari (1983).

L'analyse comparée d'un grand nombre d'échantillons provenant d'îles différenciant par certains paramètres (surface, degré d'isolement, physionomie), ainsi que de stations continentales, permet donc d'aborder le problème de la différenciation biométrique dans des populations insulaires relativement récentes, soumises à des régimes sélectifs variables. La prise en compte conjointement des résultats de la biométrie corporelle et de la biométrie squelettique (crânes, mandibules, os longs) indique d'une part les tendances évolutives générales, et d'autre part les phénomènes de différenciation fine. Ces différents points peuvent être interprétés en fonction de ce qui est connu de la mise en place, l'histoire et le fonctionnement actuel de ces populations (Cheylan 1986 ; Granjon 1987). En particulier, on tentera d'estimer la part des mécanismes stochastiques et des processus adaptatifs dans l'évolution morphologique observée dans ces populations insulaires.

MATERIEL ET METHODE

Les mesures corporelles de 388 individus originaires de trois régions continentales (Tunisie : Monastir ; Toscane [Italie] : environs de Piombino ; Provence [France] : environs de Toulon), de deux grandes îles méditerranéennes (Corse : environs de Galéria et de Bonifacio ; Sardaigne : Cala di Trana) ainsi que de

14 îles et îlots (cf. Tab. I et Fig. 1) ont été prises à l'aide d'une règle graduée, au millimètre près. La majorité des sites échantillonnés ont été décrits en détail par Cheylan (1986) et Thibault *et al.* (1987). La plus ou moins grande homogénéité des échantillons continentaux et des grandes îles (nombre de sites par région) a été prise en compte au niveau de la discussion des résultats. Tous les individus mesurés étaient adultes, d'après les critères définis par Cheylan (1986). Les mesures prises sont les suivantes : longueur Tête + Corps (LTC), longueur de la queue (LQ), de l'oreille et du pied postérieur. La plupart des individus ont été pesés au gramme près.

TABLEAU I. — Longueur (Tête + Corps), longueur de la queue et longueur condylobasale moyennes (en mm) dans différents échantillons de *R. rattus* méditerranéens (N = effectif, X = moyenne, $\delta\eta$ = écart-type, CV = coefficient de variation, a = grandes îles, b = îles et îlots provençaux, c = îles et îlots corso-sardes, d = stations continentales).

ILE	SURFACE (km ²)	L TÊTE + CORPS				L QUEUE				L CONDYLO-BASALE			
		N	X	$\delta\eta$	CV	N	X	$\delta\eta$	CV	N	X	$\delta\eta$	CV
a SARDAGNE	2408900	6	159,0	8,02	5,04	5	201,4	15,78	7,84	9	40,5	4,83	4,54
CORSE	868000	73	161,0	7,57	4,70	53	207,3	12,87	6,21	38	41,5	1,06	2,78
PORQUEROLLES	1250	18	180,3	11,40	6,32	—	—	—	—	—	—	—	—
LE LEVANT	1010	10	185,2	9,70	5,19	8	218,2	9,70	4,45	—	—	—	—
PORT-CROS	640	64	181,6	11,39	6,27	51	230,4	13,01	5,65	20	45,6	1,60	3,70
b RIOU	90	8	178,6	10,15	5,68	7	243,0	15,75	6,48	—	—	—	—
BAGAUD	45	—	—	—	—	—	—	—	—	19	45,7	1,78	3,89
LANGOUSTIER	2	22	175,1	8,37	4,78	11	229,5	9,99	4,35	—	—	—	—
CONGLOUE	2	11	186,9	10,19	5,45	6	234,3	11,30	4,82	—	—	—	—
LONGUE	2	8	187,7	9,38	4,99	9	246,8	10,80	4,38	—	—	—	—
SANTA MARIA	186	9	179,1	10,22	5,71	8	216,1	16,77	7,76	8	42,4	1,41	3,33
CAVALLO	115	12	177,1	7,25	4,09	10	244,6	11,70	4,78	8	43,7	1,24	2,83
LAVEZZI	66	12	172,5	6,39	3,70	29	234,2	13,40	5,72	20	43,5	1,70	2,00
c GARGALO	22	35	176,3	6,64	3,76	20	246,0	11,39	4,63	16	43,3	0,70	1,74
PIANA	6	21	175,5	5,24	2,99	21	240,9	10,37	4,30	20	43,0	1,11	2,58
RATINO	3	14	176,8	7,94	4,49	12	235,7	8,70	3,69	19	42,4	0,80	1,93
d ILOTS LAVEZZI	2	22	184,3	10,78	5,85	—	—	—	—	—	—	—	—
PROVENCE	—	21	175,1	10,84	6,19	25	215,5	13,30	6,17	20	42,6	1,90	4,59
TOSCANE	—	21	173,1	11,30	6,53	20	218,7	9,65	4,41	19	42,8	1,60	3,72
TUNISIE	—	6	174,2	9,17	5,26	—	—	—	—	—	—	—	—

Les crânes de 218 individus de 13 localités continentales et insulaires (cf. Tab. I) ont été préparés, ainsi que les os longs de 121 d'entre eux. 22 mesures ont été prises par individu (18 sur le crâne, 4 sur la mandibule gauche), à l'aide d'une platine de mesure, au 1/10^e de mm près. La liste de ces variables est portée dans le tableau III. Les os longs mesurés sont l'omoplate, l'humérus, l'ulna, le radius, le péroné et le tibio-fibula.

L'ensemble de ces résultats a été traité conjointement par des analyses univariées afin d'estimer la différenciation inter-échantillons sur la base d'un caractère, et par des analyses multivariées (analyse en composante principale ACP, analyse factorielle discriminante AFD), dans le but de mettre en évidence la divergence globale entre les échantillons. Les matrices de distances euclidiennes établies à partir des coordonnées des centres de gravité des groupes sur les premiers axes factoriels des AFD ont été traitées par l'algorithme de classification hiérarchique ascendante (Roux 1985). L'ensemble de ces analyses statistiques a été réalisé grâce au logiciel BIOMEKO, mis au point par J.-D. Lebreton et M. Roux.

RESULTATS

Mensurations corporelles.

Aucun dimorphisme sexuel significatif n'a été mis en évidence pour les mesures corporelles dans les échantillons étudiés, aussi les résultats concernant les mâles et les femelles ont été regroupés. Les mâles sont en moyenne plus lourds que les femelles, mais cette différence est significative dans un seul échantillon (île Lavezzi, test t, $p < 0,05$).

La longueur du pied postérieur va de $32,77 \pm 1,10$ mm (N = 40) pour l'échantillon corse, à $35,86 \pm 1,47$ mm (N = 35) pour l'échantillon de Port-Cros. De la même façon, la longueur de l'oreille varie entre $22,27 \pm 1,24$ mm (N = 30) en Corse et $23,80 \pm 1,07$ mm (N = 23) à Port-Cros. Dans les deux cas, la différence entre ces valeurs extrêmes est hautement significative (test t, $p < 0,001$), les résultats concernant l'échantillon corse n'étant pas différents de ceux trouvés par Kahman et Haedrich (1957). Les variations de ces deux mesures dans l'ensemble des échantillons mesurés suivent assez étroitement les variations de la longueur Tête + Corps, et ne seront de ce fait pas commentées outre mesure.

Les valeurs moyennes de la longueur Tête + Corps (cf. Tab. I) sont représentées sur la figure 2 pour 19 échantillons. Il apparaît que la grande majorité des populations des îles de surface inférieure à 1 500 ha sont constituées d'individus dont la taille adulte est en moyenne supérieure à 175 mm, cette dernière valeur représentant la taille moyenne des individus des trois échantillons continentaux. Un certain nombre de différences entre îles et continent sont significatives, en

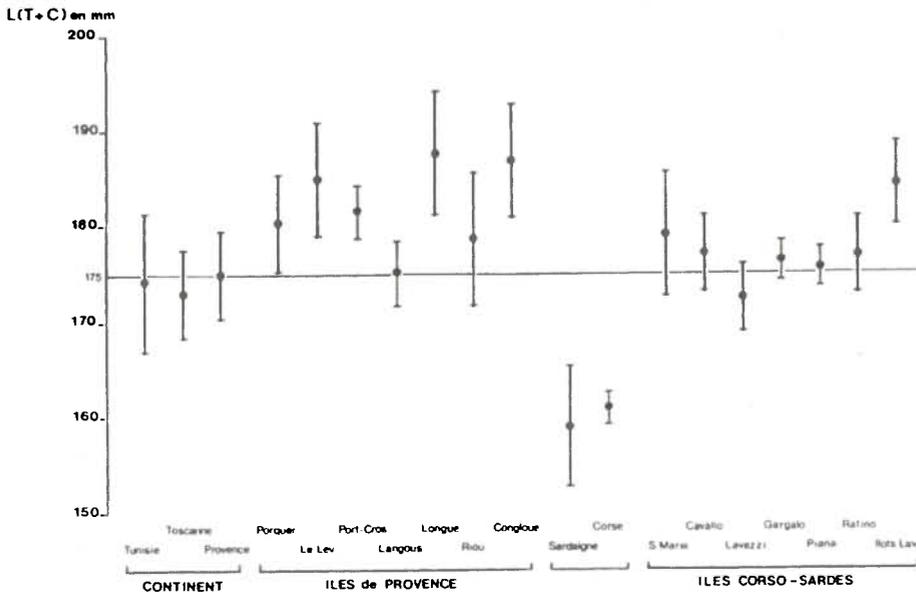


Fig. 2. — Valeurs moyennes et intervalles de confiance à 95 % de la longueur (Tête + Corps) de divers échantillons de *R. rattus* méditerranéens.

particulier lorsqu'on considère les populations des îles de Provence, constituées d'individus généralement très grands par rapport aux individus de Provence, représentant le stock probable d'origine des populations de ces îles (test t ; Port-Cros, $p < 0,02$; Longue, $p < 0,01$; Congloué, $p < 0,01$). A l'opposé, les individus des deux grandes îles (Corse et Sardaigne) sont caractérisés par une taille corporelle de l'ordre de 160 mm, très significativement inférieure (test t , $p < 0,001$) à celle des individus de tous les autres échantillons, et en particulier ceux des îles et îlots corso-sardes dont elles représentent les probables sources de colonisation. Les coefficients de variation de cette variable LTC pour les différentes populations (cf. Tab. I) sont portées sur la Fig. 3a en fonction de la surface des îles. Ces deux variables n'apparaissent aucunement corrélées, les coefficients de variation rencontrés sur les petites îles avoisinant ceux calculés dans les échantillons continentaux. Toutefois, la variabilité est moindre dans la zone corso-sarde que dans la région provençale (U de Mann-Withney, $p < 0,05$).

Les valeurs moyennes de la longueur de la queue (cf. Tab. I) sont également très faibles dans les échantillons de Corse et de Sardaigne, alors que les échantillons des îles provençales et corso-sardes présentent des valeurs très diverses, ne pouvant être corrélées ni avec la taille de l'île, ni avec sa localisation géographique, ni avec ses caractéristiques environnementales. Les rapports LQ/LTC (Tab. II) s'inscrivent dans les limites de ceux recensés par Kahmann et Haedrich (1957) dans diverses populations européennes. Il apparaît une tendance à l'augmentation de la longueur relative de la queue lorsqu'on passe des populations continentales et des îles de Provence à celles de la région corso-sarde (U de Mann-Withney, $p < 0,05$).

TABLEAU II. — Valeurs des rapports LQ/LTC dans divers échantillons de *R. rattus* méditerranéens.

CONTINENT — ILES PROVENCALES		REGION CORSO-SARDE	
GRECE	1,13		
PYRENEES OR ^{les}	1,18	SARDAIGNE	1,27
PROVENCE	1,19	CORSE	1,29
TOSCANE	1,26	SANTA MARIA	1,21
LE LEVANT	1,18	LAVEZZI	1,30
PORT-CROS	1,25	RATINO	1,33
CONGLOUE	1,25	CAVALLO	1,38
LANGOUSTIER	1,30	GARGALO	1,39
PORQUEROLLES	1,30	PIANA	1,39
LONGUE	1,31		
RIOU	1,36		

Mensurations crâniennes.

Les valeurs moyennes de la longueur condylo-basale des différents échantillons mesurés sont portées dans le Tab. I. Il existe une forte corrélation entre cette variable et la longueur Tête + Corps ($r = 0,804$; $p < 0,001$). La variabilité de ce caractère semble plus faible dans les petites îles (Fig. 3b), ceci pouvant refléter à nouveau une structuration géographique de cette variabilité puisque les coefficients les plus faibles sont rencontrés dans la région corso-sarde.

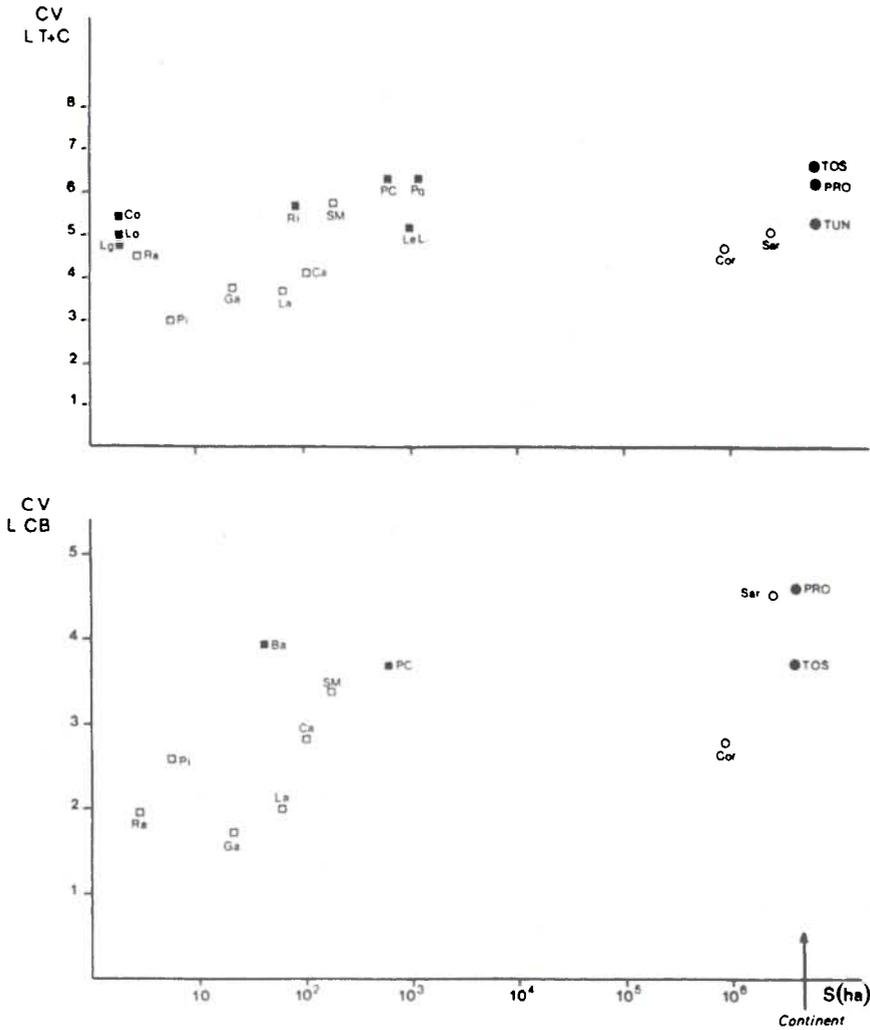


Fig. 3. — Variabilité (a) de la longueur Tête + Corps (L T + C) et (b) de la longueur condylo-basale (L CB) dans divers échantillons de *R. rattus* méditerranéens ; en abscisse, surface des îles (en hectares) ; en ordonnée, coefficients de variation (CV, cf. Tab. I). TOS = Toscane, PRO = Provence, TUN = Tunisie, Cor = Corse, Sar = Sardaigne, PQ = Porquerolles, LeL = Le Levant, PC = Port-Cros, Ba = Bagaud, Ri = Riou, Lg = Langoustier, Lo = Longue, Co = Congloué, SM = Santa Maria, Ca = Cavallo, La = Lavezzi, Ga = Gargalo, Pi = Piana, Ra = Ratino.

Les résultats de l'analyse de variance à un facteur sur l'ensemble des échantillons indiquent que la longueur de la bulle tympanique (cf. Taylor *et al.* 1983) et la longueur du diastème supérieur sont les variables les plus discriminantes (Tab. III).

TABLEAU III. — Liste des variables crâniennes et mandibulaires mesurées et valeurs de F dans l'analyse de variance à un facteur réalisé sur 13 échantillons de *R. rattus* méditerranéens (***) : $p < 0,01$; ** : $p < 0,01$; * : $p < 0,05$.

VARIABLE	F
V10 Longueur de la bulle tympanique	20,42 ***
V18 Longueur du diastème supérieur	20,38 ***
V1 Longueur condylo-basale	18,47 ***
V2 Longueur du nasal	17,38 ***
V3 Longueur de la rangée dentaire supérieure	17,38 ***
V19 Longueur de la mandibule	17,36 ***
V14 Longueur du palatin	17,18 ***
V5 Largeur zygomatique	15,88 ***
V7 Largeur squamosale	15,06 ***
V16 Longueur de l'orbite	14,30 ***
V17 Largeur pariétale	14,19 ***
V4 Largeur du nasal	13,85 ***
V20 Longueur de la rangée dentaire inférieure	12,52 ***
V15 Largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique	12,29 ***
V12 Longueur du foramen palatin antérieur	11,86 ***
V21 Hauteur de la mandibule	9,76 ***
V22 Longueur du diastème inférieur	8,38 ***
V11 Hauteur du crâne	7,75 ***
V6 Largeur interorbitale	6,65 **
V8 Largeur du foramen occipital	5,49 **
V13 Largeur du palatin	5,39 **
V9 Largeur de la bulle tympanique	4,34 *

L'analyse en composantes principales réalisée sur l'ensemble des échantillons mesurés met en évidence un très net allongement du nuage de points sur l'axe 1 (51 % de la variance totale), l'axe 2 n'expliquant que 8 % de la variation (Fig. 4). L'axe 1 représente en fait un axe de taille globale, les variables les mieux corrélées avec lui étant la longueur condylo-basale (V1), la longueur du nasal (V2), la largeur zygomatique (V5), la longueur palatale (V14) et la longueur de la mandibule (V19). Ces 5 variables sont par ailleurs celles qui présentent entre elles les coefficients les plus élevés de la matrice de corrélation inter-variables ($r > 0,78$). Schématiquement, cet axe 1 oppose donc les individus des grandes îles (Corse et Sardaigne), globalement petits, à ceux des îles d'Hyères (Port-Cros et Bagaud), globalement grands. Entre ces deux ensembles, s'intercalent les individus continentaux (Toscane et Provence) et ceux des îles corso-sardes, montrant un recouvrement important.

L'emploi de l'analyse factorielle discriminante, qui permet d'enlever l'effet de taille prédominant en ACP, provoque un éclatement important du nuage de points. Néanmoins, un fort recouvrement subsiste entre la majorité des populations, les mieux discriminées étant celles de Piana, Port-Cros et Bagaud. La disposition des centres de gravité des 13 échantillons sur le plan 1×2 (Fig. 5) montre que les populations continentales, corse et sarde, occupent une position relativement centrale (ce qui reste vrai sur les plans suivants), la différenciation des populations des îles et îlots se faisant dans des directions variables par rapport à ces sources de colonisation. Le dendrogramme des distances phénétiques entre ces populations (Fig. 6) ne met pas en évidence des regroupements entre échantillons géographiquement proches. Au contraire, il apparaît que les deux populations continentales, géographiquement les plus éloignées (390 km environ), sont constituées d'individus relativement peu différents du point de vue de l'analyse multivariée. En revanche, les échantillons de 2 îles proches, comme Piana et Ratino

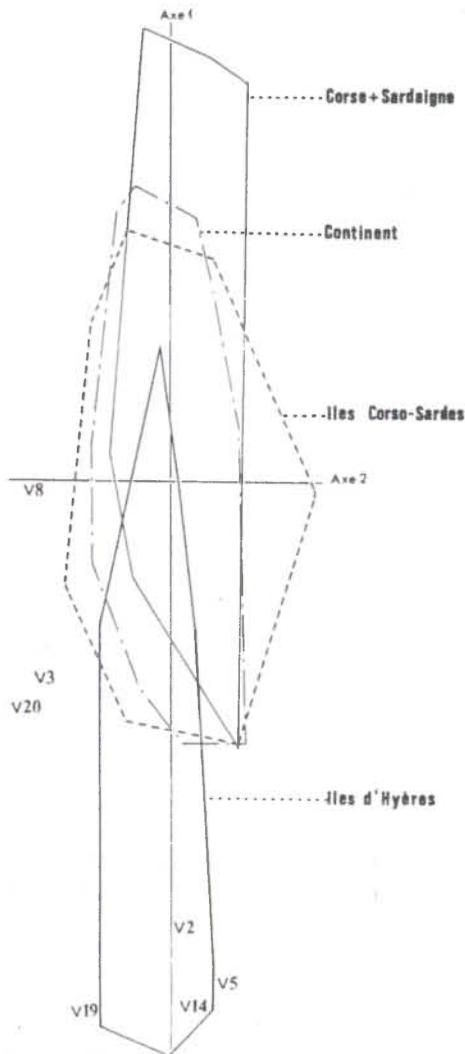


Fig. 4. — Plan 1 \times 2 de l'ACP réalisée à partir de 22 variables crâniennes et mandibulaires mesurées sur les *R. rattus* de 13 stations méditerranéennes (cf. Tab. III).

(1 125 m), ou Port-Cros et Bagaud (450 m), peuvent se trouver très nettement distingués par l'analyse. Ainsi, la population de chacune des îles de l'archipel des Lavezzi peut être différenciée de toutes les autres par une ou plusieurs caractéristiques biométriques (Fig. 7).

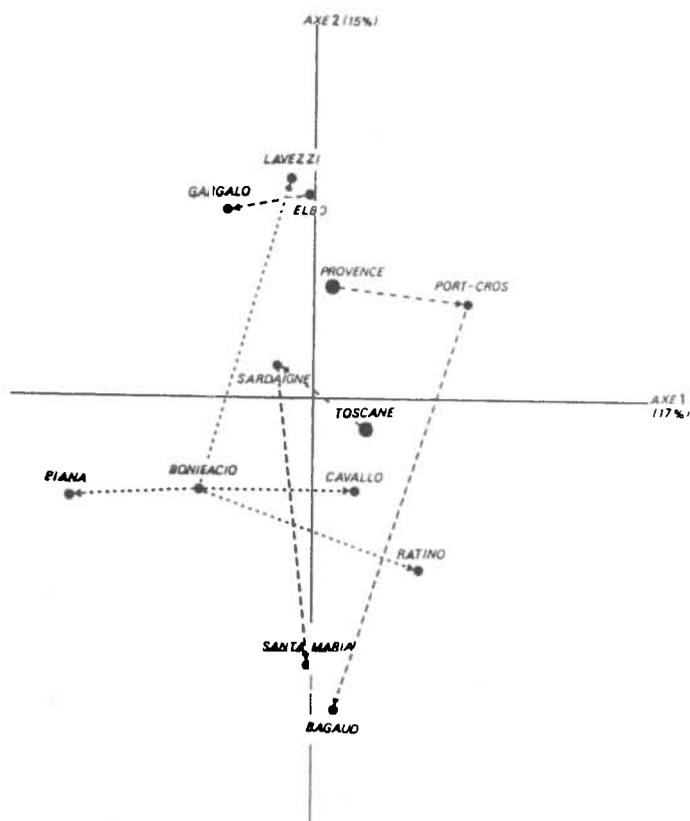


Fig. 5. — Position des centres de gravité des 13 échantillons de *R. rattus* sur le plan 1×2 de l'AFD réalisée à partir de 22 variables crâniennes et mandibulaires (cf. Tab. III). Les fleches indiquent les sens probables de colonisation des îles et îlots à partir des populations-sources.

Os longs.

Il n'est apparu aucune corrélation entre la longueur relative des membres (Longueur Os longs/Longueur Tête + Corps) dans les différentes populations et la situation (insulaire ou continentale), la surface des îles et leur degré de couverture arborée (cf. Granjon 1987).

DISCUSSION

Comparaison des résultats avec les données déjà publiées.

Dans le travail de Kahmann et Haedrich (1957) sur les rats noirs de Corse, les mensurations corporelles d'un certain nombre d'échantillons d'autres provenances sont citées. La taille (LTC) moyenne des individus corses mesurés par ces

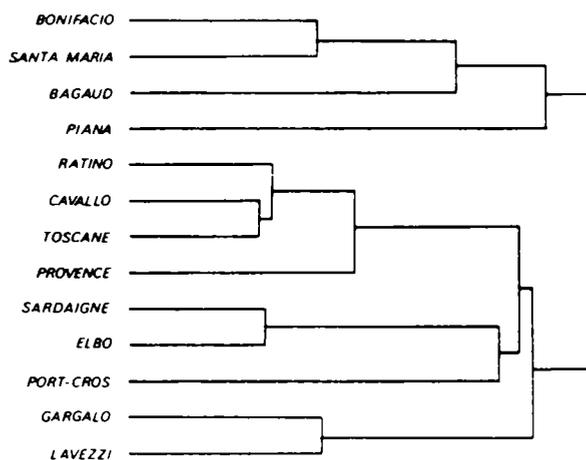


Fig. 6. — Dendrogramme des distances euclidiennes (hiérarchie ascendante, agrégation par le diamètre) calculées à partir des coordonnées des centres de gravité des 13 échantillons sur les 5 premiers facteurs de l'AFD (69% de la variance).

auteurs (172,2 mm pour les adultes) n'est pas significativement différente de celle d'une vingtaine d'autres échantillons de diverses populations, continentales ou insulaires. Ce n'est pas le cas ici, où la taille corporelle moyenne des rats noirs de Corse est très significativement inférieure à celle de la plupart des autres populations étudiées, Sardaigne exceptée. Les différences observées entre nos données et celles de Kahmann et Haedrich (1957) sont d'autant plus étonnantes qu'elles ne vont pas dans le même sens en ce qui concerne la taille et le poids (172,2 mm et 116,1 g vs 161,0 mm et 131,1 g). Les deux échantillons recouvrent pourtant plusieurs localités de l'île, correspondent tous deux à plusieurs prélèvements effectués à des moments différents de l'année, et ont des tailles semblables (N = 52 et 73). Ils paraissent donc directement comparables. Une des causes de cet écart, outre les possibles différences de méthodologie, peut résider dans la définition de la limite entre adultes et juvéniles, prenant en compte un ensemble de critères dans le travail de Kahmann et Haedrich (1957). Par ailleurs, ces variations peuvent refléter, au moins en partie, la variabilité des conditions écologiques instantanées, agissant sur les densités de population et l'état physiologique des individus.

En revanche, un petit échantillon mesuré plus récemment par Thohari (1983) donne un résultat semblable à celui trouvé ici : LTC = $155 \pm 10,6$ mm (N = 4). 9 individus de Port-Cros mesurés par le même auteur ont une longueur corporelle moyenne de $197 \pm 9,2$ mm, supérieure donc à nos résultats (test t, $p < 0,001$).

Les longueurs condylo-basales de rats noirs de différentes localités ont été mesurées par Schwabe (1979). Les résultats obtenus pour les échantillons de Corse + Sicile ($40,12 \pm 2,32$ mm, N = 21) et de Sardaigne ($41,77 \pm 1,19$ mm, N = 12) ne sont pas significativement différents de ceux trouvés ici, alors que la LCB moyenne dans un échantillon d'Italie est significativement (test t, $p < 0,001$) plus faible que celle trouvée ici ($40,03 \pm 1,21$, N = 25).

Enfin, les résultats d'Alcover (1983) et Felten et Storch (1970), repris par Cheylan (1986) indiquent que les populations de certaines grandes îles méditerranéennes

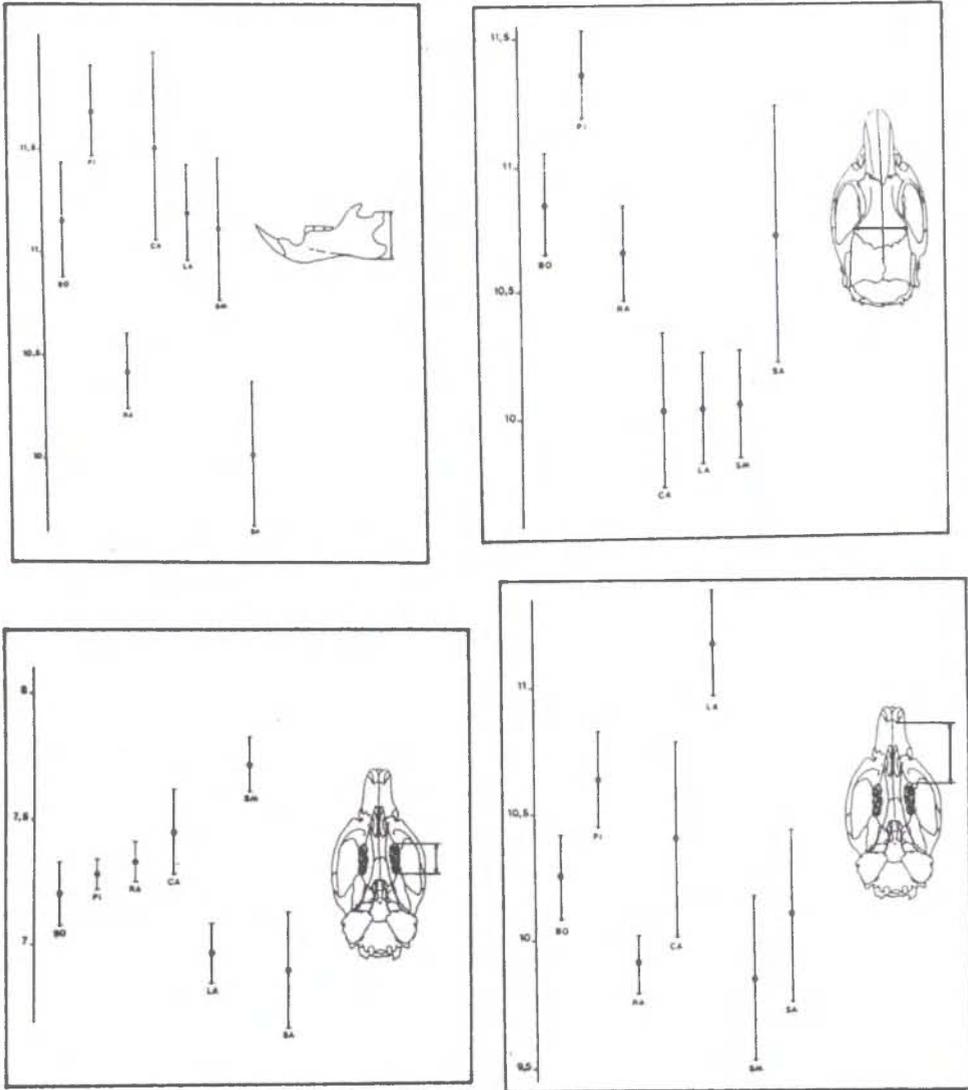


Fig. 7. — Valeurs moyennes et intervalles de confiance de 4 variables crâniennes et mandibulaire dans 7 échantillons de *R. rattus* des Bouches de Bonifacio, entre Corse et Sardaigne (BO = Bonifacio, Corse ; Pi = Piana ; Ra = Ratino ; Ca = Cavallo ; La = Lavezzi ; SM = Santa Maria ; Sa = Sardaigne).

néennes (Sicile, Ibiza, Pantelleria, Lampedusa) sont constituées d'individus de taille comparable à celle trouvée ici en Corse et en Sardaigne.

Ces quelques comparaisons illustrent bien la variabilité des caractéristiques biométriques des populations, pouvant correspondre en partie à des biais liés à la méthodologie employée, mais également refléter l'influence des facteurs écolo-

giques proximaux sur la condition moyenne des individus. Il semble donc délicat d'effectuer des comparaisons entre des séries de résultats obtenus à des périodes et par des auteurs différents, et de ce fait, seuls les résultats présentés ici, homogènes quant à leur mode d'acquisition et correspondant à une période de temps relativement courte (essentiellement entre 1980 et 1985), seront discutés.

Le problème du gigantisme insulaire.

D'après les données recueillies ici et (moyennant les restrictions suscitées) quelques résultats récents concernant les Baléares (Alcover 1983) et quelques îles italiennes (Felten et Storch 1970), il apparaît d'une façon assez générale que les grandes îles méditerranéennes ($S > 1\,500$ ha) possèdent des populations de rats noirs dont la taille moyenne est relativement petite ($LTC < 170$ mm). Les individus des populations continentales (d'extérieur) sont de taille supérieure, de même que ceux des îles et îlots corso-sardes ($170\text{ mm} < LTC < 180\text{ mm}$). Les rats noirs des îles provençales sont finalement les plus grands, avec une taille moyenne généralement supérieure à 180 mm. Si l'on raisonne en terme de comparaisons entre les îles et leur(s) probable(s) source(s) de colonisation, il apparaît donc que les individus des îles provençales par rapport à ceux de Provence continentale d'une part, et les individus des îles corso-sardes par rapport à ceux de Corse et de Sardaigne d'autre part, montrent un net accroissement de taille (3,5 % et 9,4 % pour LTC, 7,2 % et 4,2 % pour LCB, 16 % et 41 % pour le poids, respectivement). Ces chiffres placent ces populations insulaires de rats noirs dans la tendance générale à l'augmentation de taille dans les populations insulaires de rongeurs (Foster, 1964), ou plus précisément de petits mammifères (Lomolino 1985). En effet, l'évolution de la taille chez les mammifères insulaires, décrite par Foster (1964), puis érigée en « *island rule* » par Van Valen (1973), a été revue récemment par Lomolino (1985) : « Plutôt que de décrire une évolution caractéristique de l'ordre de mammifères considéré, cette règle indique une tendance graduelle depuis le gigantisme dans les petites espèces de mammifères insulaires jusqu'au nanisme dans les grandes espèces ». Chez les rongeurs, où les petites espèces dominent (moins de 1 kg de poids corporel), le gigantisme insulaire est donc le plus souvent observé.

Les principales hypothèses explicatives de ce gigantisme insulaire chez les rongeurs ont été revues récemment par Angerbjörn (1986). Elles sont résumées dans le tableau IV. Les relations interspécifiques jouent probablement un rôle important, tant direct (prédation, compétition) qu'indirect (disponibilité des ressources, allocation différentielle de l'énergie...), de même que les relations intraspécifiques, par l'intermédiaire des structures spatiales et sociales.

Ainsi, la petite taille des rats noirs dans les grandes îles méditerranéennes pourrait en partie s'expliquer par le maintien dans ces îles d'une communauté de prédateurs et de compétiteurs assez riche pour constituer une pression de sélection forte contre l'augmentation de taille. En effet, il reste généralement plus de 8 espèces potentiellement prédatrices du rat noir dans ces îles, dont 2 de Carnivores au moins (Cheylan 1986). Même si ce chiffre est inférieur à ce qu'il est sur le continent, la compensation de densité pouvant affecter les espèces prédatrices peut conduire à une pression de prédation sur le rat noir semblable, voire supérieure à celle sévissant sur le continent. De plus, certains prédateurs dans les îles doivent changer leur régime alimentaire en fonction de la différence dans la répartition des espèces-proies : par exemple, la belette, qui

TABLEAU IV. — Facteurs et hypothèses explicatifs du gigantisme insulaire chez les Rongeurs.

Facteur causal	Hypothèse explicative	Auteur
* Appauvrissement des communautés animales		
- en prédateurs	relâchement des pressions sélectionnant la petite taille.	Foster (1964) Thaler (1973) Sondaar (1977)
- en compétiteurs	idem	Mac Nab (1971)
* Augmentation des densités et donc de la compétition intraspécifique.	sélection pour une maturité plus tardive. sélection des gros individus pour l'accès à la nourriture.	Melton (1982) Case (1978)
* Répartition * des ressources = élargissement de la niche alimentaire.	sélection de l'augmentation de taille des espèces généralistes.	Lawlor (1982)
* Colonisation non anthropique	avantage physiologique pour la colonisation (meilleur rendement locomoteur).	Heaney (1978) Lomolino (1984)

se nourrit essentiellement de *Microtus* sur le continent (Delattre 1984), doit se reporter sur les Muridés en Corse (Dubray *et al.* 1987), en l'absence de Microtidés. La compétition interspécifique semble une pression sélective moins efficace, de la part des autres Muridés tout au moins (Granjon et Cheylan 1988), et contrairement au cas d'autres espèces comme *Apodemus sylvaticus* pour lequel cette compétition paraît primordiale dans l'évolution morphologique des individus des populations insulaires (Angerbjörn 1986).

Par ailleurs, l'hypothèse de sélection des gros immigrants basée sur l'avantage physiologique des gros individus dans le cas d'une colonisation non anthropique (Lomolino 1984) ne s'applique pas au cas du rat noir dans les grandes îles méditerranéennes, toutes colonisées par l'intermédiaire de l'homme (Vigne et Alvoer 1985).

Quoi qu'il en soit, l'absence de gigantisme insulaire dans ces grandes îles indique à l'évidence que ces « îles géographiques » ne se comportent pas comme des « îles biologiques » (cf. M. Cheylan 1988) pour l'espèce considérée, c'est-à-dire qu'en l'occurrence, le rat noir n'y subit pas des contraintes moindres que sur le continent. Au contraire, le sens de l'évolution biométrique enregistré ici plaide pour un renforcement des pressions sélectionnant la petite taille.

Dans le cas des îles de surface plus faible ($S < 1\,500$ ha), la pression de prédation est nettement moindre : moins de 5 espèces de prédateurs, dont aucune de Carnivores. Le nombre d'espèces prédatrices s'annule même au-dessous de 10 ha (Cheylan 1986). Par ailleurs, dans les îles de moins de quelques centaines d'hectares, les fortes densités de population généralement rencontrées (Cheylan et Granjon 1985 ; Cheylan 1986 ; Granjon 1987) amènent à penser que la compétition intraspécifique peut devenir un facteur important dans le développement du gigantisme insulaire, par l'intermédiaire de la sélection sexuelle par exemple (cf. Brenner *et al.* 1978). Parallèlement, la sélection naturelle pourrait favoriser l'augmentation de taille chez cette espèce très généraliste (cf. Lawlor 1982), par l'intermédiaire de l'avantage conféré aux gros individus ayant un meilleur rendement énergétique dans les activités locomotrices. Enfin, la survie plus élevée généralement observée dans les populations insulaires par rapport aux populations

continentales peut également conduire, de façon artificielle, à une augmentation de la taille moyenne des adultes (cf. Granjon 1987).

La variabilité.

Il n'y a pas de perte sensible de variabilité dans les petites îles en ce qui concerne le caractère LTC, certaines populations des îles provençales (Porquerolles, Port-Cros) montrant des coefficients de variation comparables à ceux des échantillons continentaux (Fig. 3a). La même remarque peut être faite au sujet du caractère LQ. La tendance à la diminution de la variabilité dans les petites îles est plus nette, quoique non significative, pour le caractère LCB (Fig. 3b). Ces résultats rejoignent ceux trouvés chez les Sauriens par M. Cheylan (1988) dans les populations de *Podarcis muralis* des îles de Provence, et ceux rapportés par Thorpe (1985) concernant les genres *Gallotia*, *Phelsuma* et *Podarcis*. En revanche, ils s'opposent à ceux de Patton *et al.* (1975) indiquant une forte corrélation entre la variabilité biométrique sur un ensemble de caractères corporels et crâniens, et la surface de l'île, dans les populations de *R. rattus* des îles Galapagos. La raison principale à cette différence est probablement l'isolement beaucoup plus important des populations des Galapagos, permettant aux processus de dérive génétique de jouer dans les petites îles, en l'absence d'apports réguliers de nouveaux individus. En revanche, les apports d'individus de diverses origines dans les îles provençales et corso-sardes peuvent expliquer le maintien de la variabilité enregistré dans ces populations. Parallèlement, les mécanismes éco-démographiques propres à ces populations, caractérisées par le maintien de hautes densités et une grande tolérance interindividuelle (Granjon 1987) sont également de nature à limiter la perte de variabilité.

De la même façon, la variabilité génétique mesurée par électrophorèse à 26 locus se maintient dans les populations de rats noirs des petites îles à un niveau semblable, voire supérieur à celui des échantillons continentaux (Cheylan 1986). En particulier, le polymorphisme électrophorétique rencontré dans les populations des îles corso-sardes est apparu très élevé, alors que la variabilité morphométrique semble relativement plus faible dans cette région par rapport à la région provençale. Cette dernière tendance pourrait refléter la perte de variabilité initiale (i.e. lors de la colonisation des îles de la zone corso-sarde) décelable encore sur des caractères biométriques à déterminisme polygénique, alors que le polymorphisme au niveau des entités discrètes que sont les locus a pu être restauré rapidement par les apports récents d'individus. Quel qu'en soit la cause réelle, ce décalage suggère que méthodes biochimiques et morphométriques doivent être complémentaires plutôt que synonymes dans l'étude des phénomènes évolutifs à l'échelle des populations, leurs résultats n'étant pas systématiquement concordants (cf. Schnell *et al.* 1978 ; Wayne et O'Brien 1986).

Différenciation inter-populations.

La relativement grande ressemblance entre les rats noirs continentaux de Provence et de Toscane, mise en évidence dans les analyses multivariées (Fig. 4 et 5) suggère qu'un flux génique actif relie les différentes populations du littoral méditerranéen. En effet, la clémence du climat méditerranéen permet à cette espèce de se maintenir à longueur d'année en extérieur, même si les densités qu'elle atteint sont moins importantes que dans les îles. Par ailleurs, l'absence

de barrière géographique importante autorise une continuité de la distribution de l'espèce dans cette zone littorale continentale. Enfin, la relative homogénéité des conditions environnementales est aussi un facteur limitant les différenciations locales, et l'ensemble pourrait donc fonctionner comme une métapopulation (voir Blondel 1986) dont les sous-unités seraient peu différenciées les unes des autres, tout au moins sur cette partie du littoral méditerranéen. En comparaison, les deux échantillons de Corse (Elbo à l'ouest et Bonifacio au sud), bien que séparés par une distance géographique plus faible que les échantillons de Provence et de Toscane, montrent une divergence globale nettement plus importante (Fig. 6). Ceci est probablement lié à la distribution morcelée du rat noir en Corse, du fait du relief important de l'île (Granjon et Cheylan 1988).

La différenciation morphométrique globale entre populations insulaires apparaît assez marquée (distance euclidienne moyenne = 2,864 vs 1,427 entre Provence et Toscane), mais est indépendante de la distance géographique séparant les îles ($r = 0,285$, $N = 28$, entre Distance euclidienne et \log [Distance géographique]). Le schéma réalisé est quelque peu différent de celui issu de l'étude électrophorétique, montrant par exemple que les distances génétiques entre les îles corso-sardes sont du même ordre que celles les séparant des échantillons de Corse et de Sardaigne, ou que celles existant entre les différents échantillons de Corse. Au contraire, l'existence de caractères biométriques discriminants dans chaque population des îles corso-sardes, ainsi que la bonne différenciation globale entre ces populations (à l'exception de celles de Cavallo et Ratino, les deux îles les plus proches de l'archipel), suggère fortement que des effets de fondation et de dérive génétique liés aux phénomènes de colonisation et de variations ultérieures de la taille des populations installées se sont produits. En effet, il paraît difficile de concevoir que les caractéristiques crâniennes et mandibulaires en question puissent avoir été sélectionnées indépendamment dans un espace aussi réduit présentant des conditions *a priori* aussi homogènes. L'isolement en tant que tel est donc probablement responsable des différences rencontrées, à cette échelle géographique (cf. Berry *et al.* 1978 ; Hanski et Kuitunen 1986), et les caractères métriques ici considérés peuvent donner alors le même type d'information que des caractères non métriques souvent utilisés car à déterminisme génétique moins complexe.

CONCLUSIONS

Les populations de rats noirs des îles provençales et corso-sardes ont donc subi depuis leur isolement (probablement moins de 2 000 ans) une évolution nette dans le sens d'un accroissement de taille par rapport aux populations-sources (Provence et Corse-Sardaigne, respectivement). La rapidité de cette évolution biométrique a été mise en évidence en laboratoire sur des lignées de rats sélectionnés pour l'augmentation de taille pendant 23 générations (Atchley *et al.* 1982). Elle est en grande partie liée à la forte héritabilité de la taille chez les Rongeurs (Falconer 1974), ainsi qu'à un probable effet maternel (Roth et Klein 1986). Dans le cas des populations insulaires de rats noirs, le relâchement de certaines pressions sélectives (prédation, compétition interspécifique) et le renforcement d'autres (compétition intraspécifique) peuvent être à l'origine d'une répartition différente des dépenses et gains d'énergie, avec comme conséquences une crois-

sance plus rapide et/ou plus longue. Il convient d'insister à nouveau sur le fait que la Corse et la Sardaigne, comme semble-t-il les autres grandes îles méditerranéennes, ne présentent pas les caractéristiques, en terme de pressions sélectives, permettant au « gigantisme insulaire » de se développer chez cette espèce.

Parmi les autres caractères biométriques pris en compte dans cette étude, aucun ne semble pour l'instant montrer une évolution nette dans un sens ou dans un autre, sous l'effet de l'insularité et de ses conséquences, si ce n'est la longueur relative de la rangée dentaire qui tend à être plus grande dans les populations insulaires (Granjon 1987 ; Orsini et Cheylan 1988). Ceci est probablement à relier à l'élargissement de la niche alimentaire manifesté par le rat noir dans les îles méditerranéennes (Cheylan 1988). Les différenciations locales, parfois importantes, mises en évidence dans certaines îles, paraissent plutôt le fait de phénomènes stochastiques liés à la colonisation de ces îles et îlots ainsi qu'aux variations ultérieures de la taille des populations installées (effets de *bottleneck*). Ces différenciations particulières demanderaient toutefois à être suivies dans le temps, compte tenu de paramètres tels que la fréquence des apports d'individus en provenance de l'extérieur dans ces îles, ou les fluctuations précises de la taille des populations. Dans la zone géographique ici considérée, les échanges d'individus entre îles ou entre îles et continent semblent assez importants pour limiter ces différenciations aléatoires (Cheylan 1986). De la même façon, la variabilité de ces caractères biométriques se maintient à un niveau assez élevé, malgré une légère diminution dans la région corso-sarde pouvant refléter une structuration liée au sens de la colonisation par le rat noir.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier ici R. Fons et P. Orsini qui nous ont fourni quelques-uns des rats noirs mesurés. Cette étude a été réalisée dans le cadre de différents contrats avec le Parc National de Port-Cros et le Parc Régional de Corse, ainsi que du GRECO 82 du C.N.R.S. "Biologie des populations de petits Vertébrés".

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOVER, J.A., 1983. — *Contribucio al coneixement dels mamífers de les Balears i Pitiüses : Carnívora, Rodentia*. Thèse de Doctorat, Université de Barcelone, 723 pp.
- ANGERBJORN, A., 1986. — Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. *Oikos*, 47 : 47-56.
- ATCHLEY, W.R., J.J. RUTLEDGE et D.E. COWLEY, 1982. — A multivariate statistical analysis of direct and correlated response to selection in the rat. *Evolution*, 36 : 677-698.
- BERRY, R.J., M.E. JAKOBSON et J. PETERS, 1978. — The house mouse of the Faroe Islands : a study in microdifferentiation. *J. Zool. Lond.*, 185 : 73-92.
- BLONDEL, J., 1986. — *Biogéographie évolutive*. Ed. Masson, Paris, 221 pp.
- BRANDY, L.D., 1978. — Données nouvelles sur l'évolution du rongeur endémique fossile corso-sarde *Rhagamys F. major* (Mammalia, Rodentia). *Bull. Soc. Géol. France*, 10 : 831-835.

- BRENNER, F.J., C.P. GAETANO, S.W. MAUSER et D.L. BELOWICH, 1978. — Body weight and social interactions as factors in determining dominance in captive eastern chipmunks *Tamias striatus*. *Anim. Behav.*, 26 : 432-437.
- CASE, T.J., 1978. — A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology*, 59 : 1-18.
- CHEYLAN, G., 1984. — Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale : un exemple de peuplement insulaire non équilibré ? *Rev. Ecol. (Terre-Vie)*, 39 : 37-54.
- CHEYLAN, G., 1986. — *Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution de populations méditerranéennes de Rattus rattus (L.) : Discussion des modèles de spéciation*. Thèse d'Etat, Université de Montpellier, 94 pp.
- CHEYLAN, G., 1988. — Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Ecol.*, 19 : 417-426.
- CHEYLAN, G., et L. GRANJON, 1985. — Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var) : Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros, Fr.*, 11 : 109-130.
- CHEYLAN, M., 1988. — Variabilité phénotypique du lézard des murailles *Podarcis muralis* sur les îles de la côte provençale, France. *Rev. Ecol. (Terre-Vie)*, 43 : 287-321.
- DELATTRE, P., 1984. — La belette in "Atlas des Mammifères sauvages de France", S.F.E.P.M., Paris, 299 pp.
- DUBRAY, D., M. SALOTTI et P. FRANCESCHI, 1987. — La belette in "Les mammifères en Corse", Ed. Parc Naturel Régional Corse, 164 pp.
- FALCONER, D.S., 1974. — *Introduction à la génétique quantitative*. Ed. Masson, Paris, 289 pp.
- FELTEN, H., et G. STORCH, 1970. — Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa. *Senckenbergiana Biologica*, 51 : 159-173.
- FOSTER, J.B. — Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202 : 234-235.
- GRANJON, L., 1987. — *Evolution allopatrique chez les Muridés : mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez Mastomys et Rattus*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, 163 pp.
- GRANJON, I., et G. CHEYLAN, 1988. — Mécanismes de coexistence dans une guildes de Muridés insulaires (*Rattus rattus*, *Mus musculus domesticus* et *Apodemus sylvaticus* en Corse) : Conséquences évolutives. *Z. für Säugetierkunde*, 53 : 301-316.
- HANSKI, I., et J. KUITUMEN, 1986. — Shrews on small islands : epigenetic variation elucidates population stability. *Holarctic Ecology*, 9 : 193-204.
- HEANEY, L.R., 1978. — Island area and body size of insular mammals : evidence from the tri-colored squirrel (*Callosciurus prevosti*) of southeast Asia. *Evolution*, 32 : 29-44.
- KAHMANN, H., et B. HAEDRICH, 1957. — Eine Untersuchung an *Rattus rattus*, Linnaeus 1758, auf der Insel Korsika. *Zool. Anz.*, 158 : 233-257.
- KAHMANN, H., et M. CAGLAR, 1970. — Die Pflanzenkost der Hausratte, *Rattus rattus* (Linnaeus 1758) in Mittelmeergebiet. *Säugetierkd. Mitt.*, 18 : 45-52.
- LAWLOR, T.E., 1982. — The evolution of body size in mammals : evidence from insular populations in Mexico. *Am. Nat.*, 119 : 54-72.
- LOMOLINO, M.V., 1984. — Immigrant selection, predation and the distribution of *Microtus pennsylvanicus* and *Blarina brevicauda* on islands. *Am. Nat.*, 123 : 468-483.
- LOMOLINO, M.V., 1985. — Body size of mammals on islands : the island rule reexamined. *Am. Nat.*, 125 : 310-316.
- MAC NAB, B.K., 1971. — On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52 : 845-854.
- MAYR, E., 1963. — *Animal species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

- MEIN, P., 1963. — Particularités de l'évolution insulaire chez les petits mammifères. *Coll. Int. C.N.R.S. n° 330 : Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution Biologique* : 189-193.
- MELTON, R.H., 1982. — Body size and island *Peromyscus* : a pattern and a hypothesis. *Evol. Theory*, 6 : 113-126.
- MICHAUX, J., 1983. — Aspects de l'évolution des Muridés (*Rodentia, Mammalia*) en Europe sud-occidentale. *Coll. Int. C.N.R.S. n° 330 : Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Evolution Biologique* : 195-199.
- ORSINI, P., et CHEYLAN, 1988. — Les Rongeurs de Corse : modifications de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire. *Bull. Ecol.*, 19 : 411-416.
- PATTON, J.L., S.Y. YANG et P. MYERS, 1975. — Genetic and morphology divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos archipelago, Ecuador. *Syst. Zool.*, 24 : 296-310.
- REYMENT, R.A., 1983. — Paleontological aspects of island biogeography : colonization and evolution of mammals on Mediterranean islands. *Oikos*, 41 : 299-306.
- ROTH, V.L., et M.S. KLEIN, 1986. — Maternal effects on body size of large insular *Peromyscus maniculatus* : Evidence from embryo transfer experiments. *J. Mamm.*, 67 : 37-45.
- ROUX, M., 1985. — *Algorithmes de classification*. Ed. Masson, Paris, 151 p.
- SCHNELL, G.D., T.L. BEST et M.L. KENNEDY, 1978. — Interspecific morphologic variation in kangaroo rats (*Dipodomys*) : degree of concordance with genic variation. *Syst. Zool.*, 27 : 34-48.
- SCHWABE, H.W., 1979. — Vergleichend-allometrische Untersuchungen an den Schädeln europäischer und asiatischer Hausratten (*Rattus rattus*, L.). *Z. für Säugetierkunde*, 44 : 354-360.
- SONDAAR, P.Y., 1977. — Insularity and its effect on mammal evolution. In : *Major patterns in vertebrate evolution*. M.K. Hecht, P.C. Goody & B.M. Hecht Ed., Plenum Press, New York : 671-707.
- TAYLOR, J.M., J.H. CALABRY et S.C. SMITH, 1983. — Native *Rattus*, land bridges and the Australian region. *J. Mamm.*, 64 : 463-475.
- THALER, L., 1973. — Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche*, 37 : 741-750.
- THIBAUT, J.-C., M. DELAUGERRE, G. CHEYLAN, I. GUYOT et R. MINICONI, 1987. — Les Vertébrés terrestres non domestiques des îles Lavezzi (Sud de la Corse). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 56 : 73-96.
- THOHARI, M., 1983. — *Méthodes d'étude des populations naturelles de Muridés*. Thèse de 3^e cycle, Université de Montpellier, 276 pp.
- THORPE, R.S., 1985. — Body size, island size and variability in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*. *Bonn. zool. Beitr.*, 36 : 481-487.
- VAN VALEN, L., 1973. — Pattern and the balance of nature. *Evol. Theory*, 1 : 31-49.
- VIGNE, J.D., et J.-A. ALCOVER, 1985. — Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. *110^e Congrès national des Sociétés savantes, Montpellier, sciences*, fasc. II : 79-91.
- WAYNE, R.K., et S.J. O'BRIEN, 1986. — Empirical demonstration that structural gene and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains. *J. Mamm.*, 67 : 441-449.

