

BIOLOGIE EVOLUTIVE DES POPULATIONS OUEST-EUROPÉENNES DE CROCIDURES

1. — CRITERES D'IDENTIFICATION ET REPARTITION BIOGEOGRAPHIQUE DE *CROCIDURA RUSSELLA* (HERMANN, 1780) ET *CROCIDURA SUAVEOLENS* (PALLAS 1811)

Françoise POITEVIN^(1 et 4), Josette CATALAN⁽²⁾,
Roger FONS^(3 et 4) et Henri CROSET^(2 et 4)

Depuis les révisions de Miller (1912), d'Ellermann et Morrisson-Scott (1966), suivies par les travaux de Richter (1963, 1970), van den Brink (1967), Jenkins (1976) et Corbet (1978), trois Crocidures sont reconnues en Europe : *Crocidura russula* (Hermann, 1780), *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). Des cartes de répartition ont été proposées pour ces différentes espèces.

A la suite de ces travaux, il s'avérait cependant que le statut de nombreuses populations restait encore imprécis et sujet à controverse : c'est ainsi que le statut de la Musaraigne Corse a pu changer 7 fois en un demi-siècle. Ces désaccords tiennent en fait aux difficultés d'identification des Soricidés chez lesquels les différences morphologiques sont ténues (Jammot, 1977) si bien que la taille a souvent été employée comme critère de diagnose.

Plus récemment, l'emploi des techniques cytotaxonomiques et électrophorétiques a permis une nouvelle approche de la systématique de ce groupe (Catalan et Poitevin, 1981 ; Catzefflis, 1983 ; Catalan, 1984 ; Catzefflis, 1984 et 1985). Ces travaux, outre qu'ils confirment l'existence des trois taxons européens et leurs relations phylétiques, ont contribué à préciser le statut de plusieurs populations. Les points les plus controversés concernant ce dernier aspect se situent en Europe orientale et sur les îles méditerranéennes : c'est dans ces deux régions qu'ont porté principalement nos recherches.

Grâce aux analyses génétiques, il a par ailleurs été possible de proposer de nouveaux critères morphologiques d'identification si bien que nous disposons

(1) Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, 34100 Montpellier Cedex.

(2) Institut des Sciences de l'Evolution, Unité associée au C.N.R.S., n° 327, même adresse.

(3) Laboratoire Arago, 66650, Banyuls-sur-Mer.

(4) G.R.E.C.O. C.N.R.S. 130082 « Biologie comparée de populations de petits Vertébrés ».

à présent d'un ensemble de données nouvelles pour discuter les limites de répartition proposées jusqu'à ce jour. Sur la base de ces critères, nous avons pu analyser également des éléments sub-fossiles dont l'identification éclaire l'histoire du peuplement européen de ces espèces.

MATERIEL ET METHODE

Les critères d'identification morphologique décrits ci-dessous ont été retenus après examen d'échantillons soumis à une double analyse cytotaryologique et électrophorétique menée sur la base des premiers résultats obtenus (Catalan et Poitevin, 1981).

Pour l'établissement des cartes de répartition nous avons utilisé les données bibliographiques chaque fois qu'elles étaient vérifiables (dessin ou description précise des critères d'identification) ou qu'elles provenaient de régions dans lesquelles le statut des populations est clairement établi.

ORIGINE GEOGRAPHIQUE DES ANIMAUX DE REFERENCE SOUIS A L'ANALYSE GENETIQUE ET MORPHOLOGIQUE

Crocidura suaveolens

Autriche : Podendorf, Neudorf. Bulgarie : Tolbuhin, Zolnitza, Kranevo, Kameiva, Obzor, Vlas. France : Grau-du-Roi, Montpellier, Banyuls ; Corse (delta du Fango). Grèce : Alexandroupolis, Avas. Yougoslavie : Lubijana.

Crocidura leucodon

Bulgarie : Tolbuhin, Zolnitza, Obzor.

Crocidura russula

Espagne : Ibiza (San Carasco, San Miguel). France : Grau-du-Roi, Montpellier, Banyuls.

ORIGINE GEOGRAPHIQUE DES ECHANTILLONS OSTEOLOGIQUES ETUDIES

Crocidura suaveolens

Autriche : Podendorf, Neudorf, Transdorf. Bulgarie : Sofia, General Toschevo, Zolnitza, Izgref, Poracevo, Pomorie, Kameiva, Kranero, Plovdiv, Varna. Espagne : Minorque (Binimel-la, Santo Thomas, Cala Coves). France : Corse (Galeria, Vizzavona, Argentella), île de Porquerolles et cinq stations de la moitié sud de la France (Palavas, Grau-du-Roi, Mont Chauve, Gourdon, Falicon). Grèce : Mandrakion, Strymonicon, Provatas, Agitis, Doirani, Haritomeni, Alexandroupolis, Avas, Nea Mixamonia, Volos, Tripolis, Langadas. Italie : Rome. Malte : île de Gozo. Yougoslavie : Lubijana.

Crocidura leucodon

Grèce : Langadas, Doirani. Italie : Rome.

Crocidura russula

France : 13 stations de la moitié sud. Italie : Sardaigne (Assemini, Arixi, Porta Cavallo, Sandara Mare Pauli).

ECHANTILLONS SUB-FOSSILES

Trois gisements nous ont fourni du matériel ostéologique, la baume de Fontbrégoua (Salerne, Var, fouille J. Courtin), le Grand abri de la Font des Pigeons (Châteauneuf-lez-Martigues, Bouches-du-Rhône, fouille J. Courtin) et la grotte de Font-Juvénal (Conque, Aude, fouille J. Guilaine).

CRITERES RETENUS POUR LA DIAGNOSE DES TROIS CROCIDURES EUROPEENNES

Après analyse biochimique, les critères suivants ont été retenus :

Sur le crâne :

a) En vue latérale la partie antérieure du rostre s'inscrit dans un rectangle chez *Crocidura russula*, dans un carré chez *Crocidura leucodon* (Richter, 1963) ce qui se traduit par un rostre nettement plus court chez *Crocidura leucodon*.

b) Sur la face palatine, les fenestrations basisphénoïdiennes forment deux orifices, importants chez *Crocidura russula* (0,5 mm environ), réduits et légèrement obliques chez *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens*.

c) En arrière du crâne, la fosse mésoptérygoïde se prolonge par une baguette osseuse qui présente un relief marqué en forme de X dont les bras sont égaux chez *Crocidura russula*, alors que chez *Crocidura suaveolens* les bras postérieurs sont plus développés. Chez *Crocidura leucodon* le relief est peu marqué et la baguette osseuse est large. Ce critère paraît être le plus stable et peut être utilisé même lorsque la baguette osseuse est en partie cassée, comme c'est souvent le cas sur les crânes issus de pelotes de rapaces.

d) En vue dorsale, la cavité nasale présente dans son plancher trois foramens : deux antérieurs et un postérieur. Ce dernier, bien visible, est nettement en avant de la bordure postérieure de la cavité nasale chez *Crocidura russula*, plus en arrière chez *Crocidura leucodon* et partiellement masqué par l'os nasal chez *Crocidura suaveolens* (Fig. 1 a).

Rangée dentaire supérieure :

a) En arrière de l'incisive (Fig. 1 b) trois « unicuspidés » ou prémolaires (P1, P2, P3) sont de taille différente, la P1 est la plus grande alors que les deux autres sont de taille égale chez *Crocidura russula* ; la P3 est plus petite que la P2 chez *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens*.

b) La 4^e prémolaire ou P4 est bien individualisée et c'est sur sa morphologie que sont basées la plupart des déterminations.

En vue latérale, la taille du parastyle de la P4 est supérieure ou égale à celle de la P3 chez *Crocidura suaveolens*, alors qu'elle est supérieure à celle de la P3 chez *Crocidura leucodon* et inférieure chez *Crocidura russula*. De plus, chez *Crocidura suaveolens* la courbure du parastyle fait un demi-cercle parfait.

En vue occlusale, si l'on considère la position du protocône de la P4 par rapport à la bordure de la dent côté lingual, le protocône est situé près de la bordure chez *Crocidura russula*, alors qu'il est déplacé vers l'extérieur de la bouche chez les deux autres espèces (Fig. 1 c). De plus la bordure antérieure buccale de la P4 est rectiligne chez *Crocidura russula* et *Crocidura leucodon*, arrondie chez *Crocidura suaveolens*.

La mandibule :

a) La mandibule de *Crocidura leucodon* est légèrement plus forte et plus massive que celle de *Crocidura russula* et possède un condyle articulaire plus trapu (Chaline *et al.*, 1974). Jammot (1977) a démontré que la longueur de la

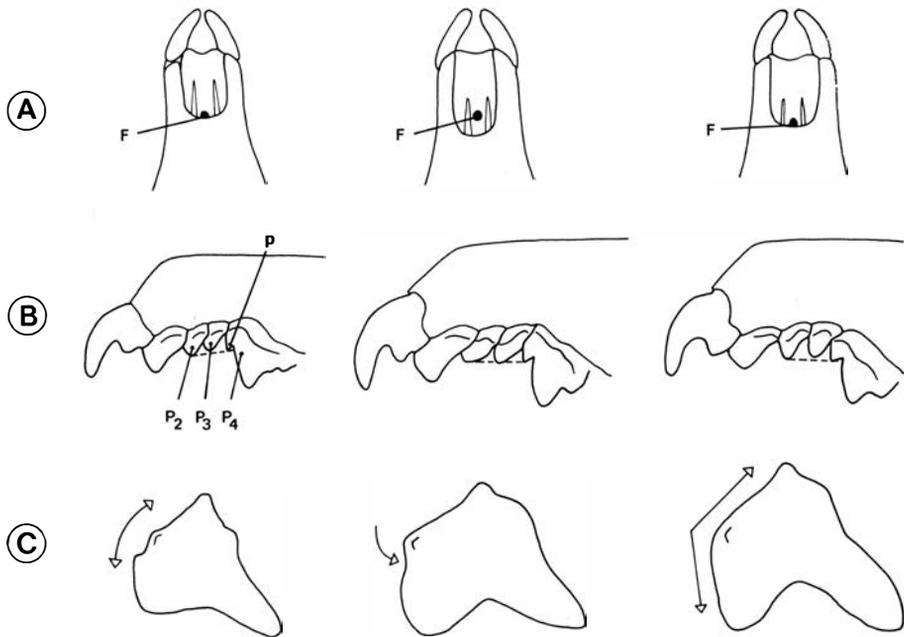


Figure 1. — Critères d'identification des trois espèces de Crocidures ouest-européennes.

De gauche à droite : *C. suaveolens*, *C. russula* et *C. leucodon*.

- a. — Position du foramen (F) dans la cavité nasale.
- b. — Taille des 2^e (P2) et 3^e prémolaires (P3) par rapport à celle du parastyle (p) de la 4^e prémolaire supérieure (P4).
- c. — Forme de la 4^e prémolaire en vue occlusale.

rangée des molaires M1-M3 par rapport à l'épaisseur minimale de la constriction des encoches sigmoïdes permet de différencier *Crocidura leucodon* et *Crocidura russula*. La mandibule de *Crocidura suaveolens* rappelle celle de *Crocidura russula*, mais elle est de taille inférieure.

Ce critère de taille ne peut cependant pas être utilisé pour les populations insulaires, ce qui limite également l'emploi de la hauteur de l'apophyse coronoïde (H). Les valeurs de H, exprimées en mm, sont les suivantes :

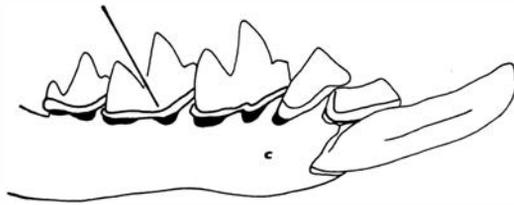
Crocidura suaveolens (Languedoc) n = 13, m = 4,043 ± 0,14 (3,86-4,28).

Crocidura suaveolens (Corse) n = 12, m = 4,548 ± 0,133 (4,38-4,77).

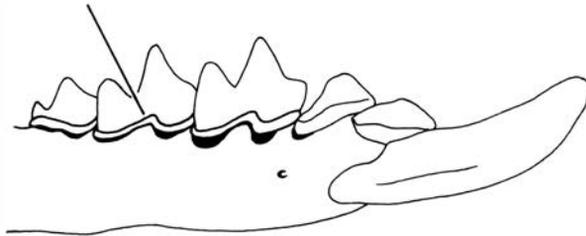
Crocidura russula (Languedoc) n = 24, m = 4,536 ± 0,233 (3,72-4,83).

Crocidura leucodon (Bulgarie) n = 9, m = 4,886 ± 0,145 (4,66-5,12).

b) Cingulum de la M2 : chez les populations que nous avons étudiées, un nouveau critère paraît séparer efficacement *Crocidura suaveolens* de *Crocidura russula*, c'est la forme du cingulum de la deuxième molaire inférieure. Celui-ci présente une constriction bien marquée chez *Crocidura russula*, peu ou pas visible chez *Crocidura leucodon* et inexistant chez *Crocidura suaveolens* (Fig. 2).



C. suaveolens



C. russula

Figure 2. — Caractère distinctif, sur la mandibule, entre *Crocidura suaveolens* et *Crocidura russula* au niveau du cingulum de la 2^e molaire.

CHOROLOGIE

LA MUSARAIGNE DES JARDINS, *Crocidura suaveolens*

Décrite de Crimée, cette espèce présente une vaste répartition eurasiatique qui s'étend, d'après Corbet (1978) depuis le Maroc et le Portugal à l'ouest jusqu'à la Corée à l'est. En Europe, van den Brink (1967), puis Corbet (1978) reprenant le travail antérieur de Jenkins (1976) (Fig. 3) donnent une répartition assez similaire, excepté au niveau du Portugal et des îles méditerranéennes. Vers le nord, c'est certainement en Allemagne (Richter, 1963) et en Pologne (Pucek, 1981) qu'elle atteint des latitudes les plus élevées, mais sa limite exacte demande à être précisée en Europe centrale.

Au sud des Carpates, elle est fréquente dans les zones de steppes et de cultures jusqu'à 1 200-1 300 mètres d'altitude mais évite les milieux trop humides (Popescu et Barbu, 1979). En Bulgarie, elle occupe tout le pays jusque dans le massif du Rodope.

En grèce, nous l'avons capturée en Thrace, Macédoine et Thessalie. Ondrias (1970) la signale dans l'Attique et Niethammer (1974) du Péloponnèse ; nous l'avons également identifiée dans des pelotes provenant de Tripolis.

Sur les îles, la récente révision de Hutterer (1981 a) précise sa présence sur Eubée, Khios, Kithira et en Crète où l'holotype de *Crocidura ariadne* Pieper, 1979, s'est révélé n'être qu'un juvénile de *Crocidura suaveolens*. Toujours d'après cet auteur elle serait présente sur Corfou, peut-être sur Samos et sur l'île dalmate de Krk. En Méditerranée orientale (Turquie, Liban, Israël et île de Chypre), il semble que les populations considérées jusqu'à présent comme

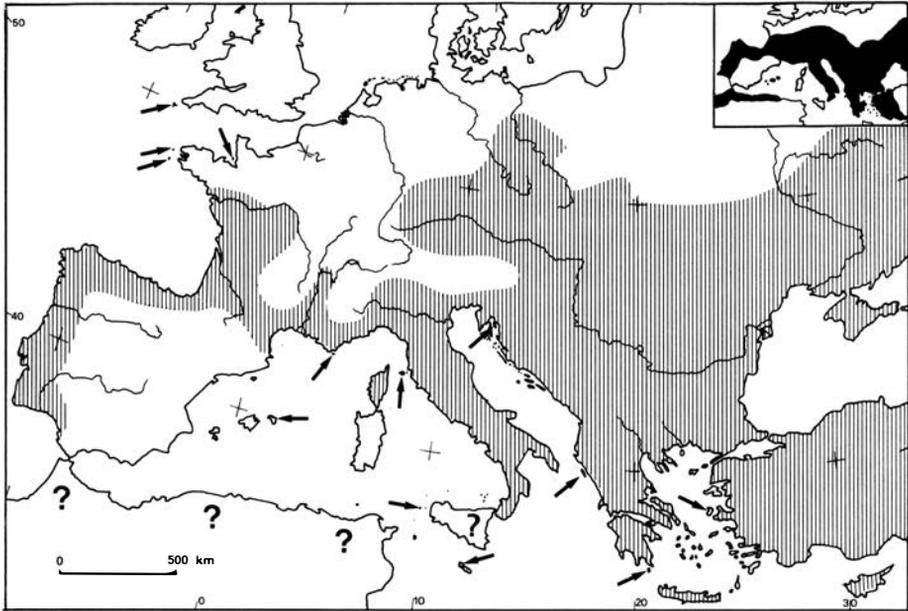


Figure 3. — Distribution de *Crocidura suaveolens* en Europe — En cartouche, les limites d'après Corbet (1978).

appartenant à *Crocidura russula* du fait de leur grande taille, doivent être rattachées à *Crocidura suaveolens* (Catzeflis, 1984 ; Catzeflis *et al.*, 1985).

En direction nord-ouest, on la retrouve en Yougoslavie (Ondrias, 1970 ; Vesmanis, 1980), en Hongrie (Schmidt, 1978) et jusqu'au sud de l'Allemagne où elle atteint sa limite nord-ouest.

A même latitude, son aire de distribution ne semble pas se prolonger jusqu'en France, contrairement à ce qui est indiqué par la plupart des auteurs. Présente dans le Burgenland (Autriche), à Podendorf et Neudorf, l'espèce contourne l'arc alpin qu'elle pénètre localement, dans le Tessin suisse par exemple (Meylan et Hausser, 1974).

Bien représentée dans toute l'Italie, elle ne pénètre en France que par l'étroit goulet des Alpes-Maritimes qui constitue donc, actuellement, la seule voie de passage vers les populations franco-ibériques.

Dans notre pays, la répartition de *Crocidura suaveolens* est plutôt sporadique, comme l'ont constaté avant nous Heim de Balsac et de Beaufort (1966 b), Fons (1984). Plutôt méridionale, elle est bien répandue en Provence depuis le niveau de la mer jusqu'à 600-800 mètres d'altitude, avec une abondance maximale en Camargue. Au-delà du Rhône, elle est fréquente dans les zones basses du littoral languedocien, mais devient rare dans les zones collinéennes de l'intérieur. Elle atteint ensuite le Roussillon mais, d'après Gosalbes (*com. pers.*), ne pénétrerait pas en Catalogne espagnole.

Le long de l'axe rhodanien, elle remonte jusqu'à la latitude de Lyon selon Aulagnier *et al.* (1980) et contourne le Massif central pour atteindre l'Anjou et la Sologne au sud de la Loire (Heim de Balsac et de Beaufort, 1966). Relati-

vement abondantes dans les Landes et le Pays Basque, elle prolonge sa répartition dans les Monts Cantabriques jusqu'en Galice (Heim de Balsac et de Beaufort, 1969). Elle est plus localisée au Portugal (Madureira et Ramalhinho, 1981) mais a néanmoins été signalée dans le delta du Guadalquivir en Espagne (Rey et Landin, 1973). Elle manquerait en revanche dans tout le reste de la péninsule.

Dans la Manche et l'Atlantique, *Crocidura suaveolens* occupe les îles Scilly et les îles anglo-normandes de Sark, Jersey et Chausey ainsi que les îles d'Ouessant, de Sein et d'Yeu sur la côte atlantique (Heim de Balsac et de Beaufort, 1966 ; Corbet et Southern, 1977).

En Méditerranée occidentale elle occupe également un certain nombre d'îles.

En Corse, son statut taxinomique a beaucoup varié depuis que Miller (1912) y décrit *Crocidura cyrnensis*. En effet, Raynaud et Heim de Balsac (1940) décrivent une nouvelle espèce qu'ils nomment *Crocidura corsicana*, ce qui amènera Ellermann et Morrison-Scott (1966) à rattacher la première à *Crocidura caudata* Miller, 1901, sous-espèce *cyrnensis* et la seconde à *Crocidura russula* sous-espèce *corsicana*. En 1954, Kahmann et Kahmann n'admettent plus qu'une seule espèce, *Crocidura russula cyrnensis*, ce que confirme Saint Girons (1973), en accord avec Toschi (1950, in Saint Girons, *loc. cit.*). Rattachée par Richter (1970) à *Crocidura russula gueldenstaedti*, elle est ensuite considérée par Vesmanis (1976 b) comme une *Crocidura suaveolens*, de même que par Hutterer (1981 a), alors que Jenkins (1976), Corbet (1978) et Saint Girons *et al.* (1979) en font toujours une sous-espèce de *Crocidura russula*. Récemment, les études biochimique, cytocaryologique et morphologique (Catalan et Poitevin, 1981) ont permis de régler le statut de la Musaraigne de Corse, qui se rattache donc bien à *Crocidura suaveolens*.

Minorque, où les dimensions corporelles de l'animal avaient conduit Miller (1912) à décrire *Crocidura balearica*, que, par la suite Ellermann et Morrison-Scott (1966) rattachaient à *Crocidura caudata* Miller, 1901, et Richter (1970) à *Crocidura russula*. Plus récemment, Rey et Rey (1974) en font une sous-espèce de *Crocidura suaveolens*, comme Kahmann et Vesmanis (1974), alors que Corbet (1978) la considère comme une sous-espèce de *Crocidura russula*. L'étude de la morphologie crânienne, ainsi que l'analyse biochimique, confirment à présent son appartenance à l'espèce *Crocidura suaveolens*.

Dans cette partie du bassin méditerranéen, elle est également signalée sur Elbe et Capri par Vesmanis et Hutterer (1980), ainsi que sur les îles Egades (Favignano, Marettimo et Levanzo, Vesmanis, 1976). Quelques individus provenant de pelotes collectés sur l'île de Gozo près de Malte appartiennent également à cette espèce. Schembri et Schembri (1979) avaient déjà signalé cette espèce sur les îles maltaises. Enfin, elle apparaît sur Porquerolles, la plus grande des îles de la côte provençale (Cheylan, 1984).

L'ensemble de ces observations permet de proposer pour cette espèce les limites indiquées sur la carte de la figure 3.

LA MUSARAIGNE MUNETTE, *Crocidura russula*

Souvent confondue avec *Crocidura leucodon*, son aire de répartition était encore mal établie, surtout en ce qui concerne sa limite orientale, très variable selon les auteurs (voir par exemple Richter, 1970 ; Jenkins, 1976).

Signalée dans les ouvrages généraux (van den Brink, 1976 ; Corbet, 1978)

de Pologne, Tchécoslovaquie, Hongrie, Bulgarie et Roumanie, elle n'apparaît pourtant pas dans les publications consacrées à ces régions (Schmidt, 1973 ; Popescu et Barbu, 1979 ; Pucek, 1981...) à l'exception d'une mention peu convaincante pour le nord-est de la Roumanie (Murariu et Andreescu, 1980). En Bulgarie, les spécimens que nous avons étudiés en provenance des collections du musée de Sofia se rapportent pour 75 d'entre eux à *Crocidura suaveolens* ; un seul spécimen, étiqueté *Crocidura russula* était une *leucodon*. Par ailleurs, tous les spécimens capturés dans ce pays lors d'une mission réalisée en 1980 ont pu être rattachés à l'une de ces deux espèces et non à *Crocidura russula*. En Grèce, nos propres captures n'ont pas permis de l'identifier, aussi pourrait-elle bien manquer totalement en Europe orientale. La limite donnée par Richter (1970) pour *Crocidura russula russula* semble donc la plus cohérente.

L'étude de Catzefflis (1984) amène des arguments supplémentaires à ces observations en rattachant toutes les populations de *Crocidura russula* du Proche-Orient (Liban, Turquie, Israël) à *Crocidura suaveolens*. *Crocidura russula* serait donc absente de tout ce secteur oriental, aussi bien continental qu'insulaire.

Mentionnée en Italie par Toschi et Lanza (1959) la présence de *Crocidura russula* est mise en doute par Meylan et Hausser (1974) qui se réfèrent à leurs captures et à plusieurs études sur les Insectivores (Witte, 1964 ; Malec et Storch, 1968). Plus récemment, Contoli et Sammuri (1981) considèrent l'espèce comme absente.

La synthèse de nos données et de celles de la bibliographie permet donc de proposer la répartition portée à la figure 4. On y voit une extension de

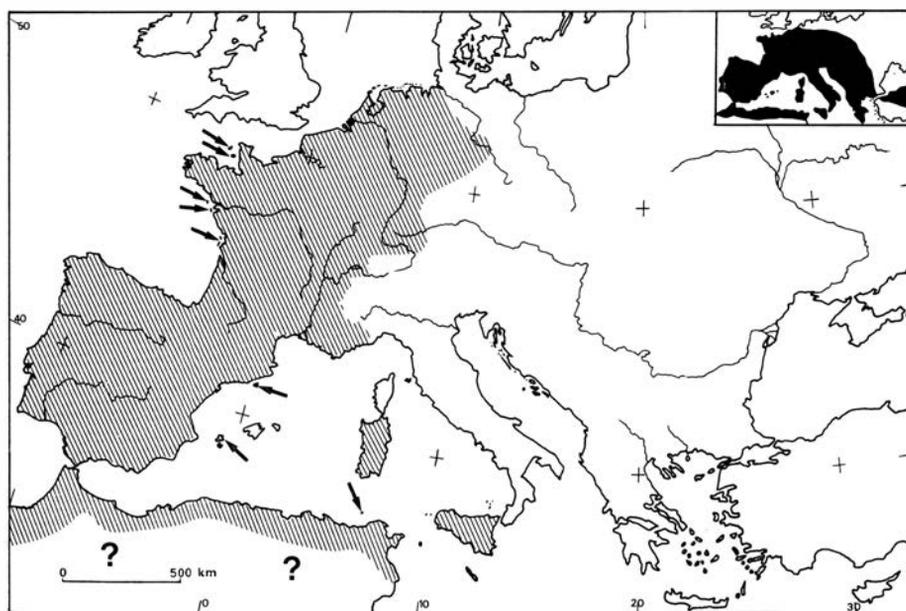


Figure 4. — Distribution de *Crocidura russula* en Europe — En cartouche, les limites d'après Corbet (1978).

l'espèce jusqu'à l'Elbe et aux environs de Dresde en Allemagne (Görner, 1979) et jusqu'au lac de Constance plus à l'ouest. Au nord-ouest, elle apparaît en Hollande sur les îles de la Frise (Hutterer, 1981 b) et bute, au sud, contre le massif alpin qu'elle pénètre localement en Suisse à la faveur de quelques vallées (Meylan, 1967).

A l'ouest, elle est bien répartie dans toute la France, la Péninsule Ibérique et s'étend hors d'Europe dans tout le Maghreb, depuis les rives de la Méditerranée jusqu'à une limite sud qui reste à préciser.

Sur les îles atlantiques elle est signalée de Guernesey, Groix, Belle-Ile, Noirmoutier, Houat, Hoëdic, Ré et Oléron (Heim de Balsac et de Beaufort, 1966 ; Corbet et Southern, 1977).

En Méditerranée, la population d'Ibiza décrite par Vericad et Balcells (1965) comme appartenant à la sous-espèce *Crocidura russula ibicensis* n'a pas été remise en cause, excepté en ce qui concerne son statut sous-spécifique ; Rey et Rey (1974) la rattachent à *Crocidura russula pulchra*, ce qui est discuté par Alcover (1979). L'étude que nous avons réalisée confirme l'appartenance de cette population à *Crocidura russula*.

En Sardaigne, deux formes de musaraignes ont été mentionnées, *Crocidura suaveolens sarda* Cavazza, 1912 (Toschi et Lanza, 1959) et *Crocidura ichnusae* Festa, 1912. Cette dernière est rattachée par Ellermann et Morrison-Scott (1966) à *Crocidura russula* sous-espèce *ichnusae*, statut confirmé par plusieurs auteurs (Vesmanis, 1976 a ; Catzeflis, 1983 a). En revanche la présence de *Crocidura suaveolens* n'a plus jamais été relevée à notre connaissance. L'examen de pelotes provenant de cette île ne nous a fourni que *Crocidura russula*.

Dans le cas de la Sicile, il n'est pas possible de trancher sur l'existence d'une ou deux espèces, sur la seule base de la bibliographie. Miller (1912) en décrit deux, *Crocidura caudata* et *Crocidura sicula*, mais Ellermann et Morrison-Scott (1966) font de cette dernière une sous-espèce de *Crocidura russula*. Après examen des types, Vesmanis (1976 c) retient pour *Crocidura sicula* le rang spécifique et met en synonymie *Crocidura caudata* et *Crocidura russula*. *Crocidura sicula* serait selon cet auteur, morphologiquement intermédiaire entre *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* !

Crocidura russula est également donnée de l'île Medas (Catalogne, Espagne, Sans Coma *et al.*, 1976) et de l'archipel de la Galite (Tunisie, Vesmanis, 1972).

DYNAMIQUE DU PEUPEMENT

Sur la base des patrons de distribution, des relations phylétiques supposées et des modifications récentes des limites de répartition, certains auteurs ont proposé des hypothèses concernant la dynamique du peuplement européen. La discussion de leurs hypothèses est rendue difficile en raison des confusions systématiques liées à l'état des connaissances au moment de leurs écrits, mais leurs idées méritent d'être rappelées.

Pour Richter (1963) deux espèces, *Crocidura leucodon* et *Crocidura russula*, occupent l'Europe occidentale, le deuxième taxon étant considéré comme une super-espèce regroupant *Crocidura russula russula*, *Crocidura russula suaveolens* et *Crocidura russula gueldenstaedti*. A partir de ce schéma il suppose une régression vers l'ouest de *Crocidura russula russula* qui aurait été remplacée

par *suaveolens*, forme steppique de *gueldenstaedti*. Van den Brink (1967) reconnaît les trois espèces actuellement confirmées, admet de même que Richter, une régression de *Crocidura russula* et propose le scénario suivant : « ... avant que les îles anglo-normandes n'eussent été isolées du continent, *russula* s'était étendue à partir de l'Afrique et du sud-ouest de l'Europe. L'équilibre qui s'établit ensuite entre *russula* et *suaveolens* fut troublé quand *Crocidura leucodon* s'étendit à partir de l'est, vraisemblablement à une époque récente et même historique (elle n'est encore parvenue à atteindre aucune île) ». Pour ce qui concerne *Crocidura suaveolens* ce même auteur la considérait « comme une espèce endémique de la région s'étendant au nord de la Méditerranée et qui à une époque récente a perdu beaucoup de terrain dans le nord de son aire de distribution ». Si les données récentes ne vont pas à l'encontre des hypothèses de van den Brink concernant l'extension de l'aire de *Crocidura russula* aux dépens de *Crocidura suaveolens* en Europe occidentale, en revanche, celle d'une régression récente de *Crocidura russula* face à une extension de *Crocidura leucodon* doit être réexaminée. En effet, les observations qui étayaient ces hypothèses se rapportent à des phénomènes intervenant à des moments différents de l'histoire des divers taxons étudiés. Ainsi la dynamique du peuplement des Crocidures dans la partie occidentale de l'Europe peut être envisagée différemment.

1) Extension récente de *Crocidura russula* :

L'étude d'éléments sub-fossiles provenant de trois gisements préhistoriques du sud de la France montrent qu'entre - 10 000 et - 3500 - 2000 ans avant J.-C. *Crocidura russula* ne figure pas encore dans la faune alors que *Crocidura suaveolens* est bien représentée (Fig. 5). Ces observations laissent à penser que *Crocidura russula* était absente de ce secteur méridional. Les facteurs climatiques peuvent difficilement être évoqués pour expliquer cette absence, car il est maintenant admis que les conditions climatiques sont restées très clémentes sur la bordure nord méditerranéenne durant les dernières glaciations (Ozenda, 1985). Elle aurait donc pu se maintenir dans cette région pendant la période de temps couverte par les gisements étudiés, ce qui ne semble pas avoir été le cas. On peut donc penser qu'elle s'est étendue en France à une époque très récente, que l'on peut situer actuellement entre - 4000 - 3000 avant J.-C., sans doute à partir de la péninsule Ibérique.

Au demeurant, l'existence de populations insulaires de *Crocidura russula*, interprétée comme un marqueur de son extension passée, doit être considéré avec prudence, car il est maintenant démontré que la plupart des faunes insulaires sont d'origine anthropique (Alcover, 1979 ; Alcover *et al.*, 1981 ; Vigne, 1982). Ainsi, sur les îles méditerranéennes Reumer et Sanders (1984) mentionnent la présence de *Crocidura suaveolens* sur Minorque dans un gisement daté du 11^e siècle avant J.-C. (époque romaine, 123-122 avant J.-C.). Sur les îles Scilly cette espèce a été trouvée dans des gisements de l'âge du bronze (Pernetta et Handford, 1970). La présence de *Crocidura russula* sur les îles ne va donc pas à l'encontre de l'hypothèse d'une extension de cette espèce durant les quatre derniers millénaires.

Enfin, les études de la structuration génétique comparée des populations des trois espèces de crocidures européennes réalisées indépendamment par Catalan (1984) et Catzeflis (1984) sont compatibles avec l'hypothèse d'une extension récente de *Crocidura russula*. Elles indiquent en effet un très faible taux de différenciation génétique entre populations géographiquement éloignées,

tales ; cependant la différenciation génétique observée par Catzeflis (1983) entre les populations de Tchécoslovaquie et celles d'Italie du Nord pourrait traduire un isolement plus ancien des populations de ces deux régions. On peut donc penser que la présence de cette espèce en Italie est relativement plus ancienne que celle de *Crocidura russula* dans le sud de la France.

3) Ancienneté de *Crocidura suaveolens* :

L'ancienneté de *Crocidura suaveolens* en Europe est attestée par la présence d'éléments sub-fossiles dans le sud de la France dès - 9500 avant J.-C., mais aussi dans des gisements plus anciens datés du Pléistocène moyen (Jullien, 1972) où elle cohabite avec *Crocidura leucodon* et en Angleterre où *Crocidura cf. suaveolens* a été identifiée par Stuart (1976, in Reumer, 1983). Sa présence sur les îles atlantiques les plus éloignées serait dans ce cas le témoin d'un processus de retrait qui très vraisemblablement s'est amorcé avec l'arrivée de *Crocidura russula*. Comme pour les souris, l'action de l'Homme sur le milieu a certainement joué un rôle déterminant, *Crocidura russula* étant favorisée dans les biotopes anthropisés.

DISCUSSION

Si l'on admet le schéma proposé ci-dessus, c'est donc l'arrivée de *Crocidura russula* qui aurait modifié l'équilibre existant entre *Crocidura suaveolens* et *Crocidura leucodon*. Le partage de l'espace entre les populations suisses de *Crocidura russula* et de *Crocidura leucodon* et la distribution des populations de *Crocidura russula* et de *Crocidura suaveolens* vivant en sympatrie, voire en syntopie, dans le midi de la France (Poitevin, 1984 et à paraître) démontre en effet l'existence d'une compétition active entre le nouveau venu et les premiers occupants. Il semblerait d'ailleurs que *Crocidura russula* possède des aptitudes colonisatrices supérieures, ce qui expliquerait son succès dans tous les milieux instables ou dégradés au détriment des deux autres espèces plus spécialisées. Toute une série d'observations effectuées dans le nord de l'Allemagne montrent d'ailleurs une extension de *Crocidura russula* vers l'est et une tendance à la régression de *Crocidura suaveolens* (Niethammer, 1979). De même *Crocidura leucodon* serait remplacée par *Crocidura russula* dans la région de Brême selon Frank (1984). Ces modifications peuvent traduire soit la poursuite de l'extension de *Crocidura russula* vers l'est, soit des fluctuations de la limite orientale. En effet, cette dernière, telle que nous l'avons établie précédemment, coïncide avec les limites de distribution de plusieurs taxons : *Natrix natrix helvetica* versus *Natrix natrix natrix*, *Natrix maura* versus *Natrix tessellata*, *Corvus corone corone* versus *Corvus corone cornix* (Thorpe, 1979), *Mus musculus musculus* versus *Mus musculus domesticus* (Orsini, 1982), etc.

Cette limite, orientée grossièrement nord-sud, se situe à la jonction de deux types climatiques ; climat tempéré océanique à l'ouest et climat des marges semi-continentales à l'est. On peut supposer qu'elle correspond pour *Crocidura russula* à un ralentissement de la progression vers l'est, les fluctuations climatiques favorisant ou limitant l'extension des populations par des taux différents d'extinction-colonisation variables suivant les années. Ceci concilierait les observations apparemment contradictoires de Richter (1970) et de Niethammer (1979) sur la régression ou l'extension de *Crocidura russula*, et permettrait de comprendre la coexistence des trois espèces dans cette région de l'Europe.

Si les rigueurs du climat peuvent en partie expliquer la limite nord de répartition des crocidures en Europe, les facteurs climatiques, en revanche, n'expliquent pas l'absence de *Crocidura suaveolens* d'une partie de la péninsule ibérique, ni celle de *Crocidura russula* d'Italie. L'histoire du peuplement et les relations interspécifiques doivent jouer un rôle important et déterminer les distributions observées. En effet, les trois espèces ne s'observent en sympatrie que dans quelques régions, mais les zones de syntopie semblent cependant relativement restreintes.

Finalement, les distributions des deux espèces apparaissent largement dissymétriques, et en partie complémentaires. *Crocidura suaveolens* présente une répartition plus orientale que *Crocidura russula*, aussi bien sur le continent que sur les îles. *Crocidura russula* se trouve limitée à la partie occidentale et sa présence en Italie, en Europe centrale, en Grèce et en Bulgarie semble à peu près exclue, ainsi qu'au Proche-Orient. Sur les îles méditerranéennes le statut spécifique est maintenant connu avec certitude sur la plupart des îles.

Les résultats obtenus dans ce travail démontrent, une fois encore, l'importance de la systématique en biogéographie et en écologie. L'utilisation conjointe des critères biochimiques et morphologiques permet une bien meilleure utilisation de la documentation employée classiquement en biogéographie et en écologie.

Comme nous le verrons dans les articles suivants, la collaboration entre généticiens et écologistes ouvre également des perspectives nouvelles pour mieux comprendre la biologie de ces populations.

RESUME

L'emploi des techniques cytocaryologique et électrophorétique a permis de préciser le statut taxinomique encore controversé de populations des trois Crocidures européennes, de sélectionner des critères d'identification morphologiques sûrs et, sur la base de ces critères, de délimiter l'aire de répartition de *Crocidura russula* et de *Crocidura suaveolens* en Europe. Ces nouvelles données permettent de proposer un scénario cohérent de l'histoire des peuplements de Crocidures.

SUMMARY

Using cytocaryologic and electrophoretic techniques, the authors were able to clarify the taxonomic status of a number of populations of three european species of shrews belonging to genus *Crocidura*.

They propose a set of reliable morphological criteria to allow the identification of *Crocidura russula*, *C. leucodon* and *C. suaveolens* (Figs 1 and 2). The present distribution of *C. russula* and *C. suaveolens* in Europe is critically reviewed, and shown on figures 3 and 4. — They also propose a new interpretation of the past history of the group, based on new subfossil material.

REFERENCES

- ALCOVER, J.A. (1979). — *Els mamífers de les Balears*. Ed. Moll, Palma de Mallorca, 192 pp.
- ALCOVER, J.A., MOYA-SOLA, S. et PONS-MOYA, J. (1981). — *Les Quimeres del Passat. Els Vertebrats fòssils del Plio-quaternari de les Balears i Pitiüses*. Ed. Moll, Mallorca, 260 pp.
- AULAGNIER, S., BROYER, J., BRUNET-LECOMTE, P., COQUILLART, H., DESTRES, R. et EROME, G. (1980). — Comparaison de la faune micromammalienne de la Dombes et de la plaine du Forez. *Bièvre*, 2 : 131-142.
- BRINK, F.H., van den (1967). — *Guide des Mammifères sauvages d'Europe occidentale*. Neuchâtel, Delachaux et Niestlé, 263 pp.
- CATALAN, J. et POITEVIN, F. (1981). — Les Crocidures du midi de la France : leurs caractéristiques génétiques et morphologiques ; la place des populations corses. *C. R. Acad. Sc. Paris, Série III*, 292 : 1017-1020.
- CATALAN, J. (1984). — *Méthodes génétiques appliquées à la systématique des Soricidae du midi de la France*. Diplôme E.P.H.E., Montpellier, 96 pp.
- CATZEFLIS, F. (1983 a). — Relations génétiques entre trois espèces du genre *Crocidura* (Soricidae, Mammalia) en Europe. *Mammalia*, 47 : 229-236.
- CATZEFLIS, F. (1983 b). — Analyse cytologique et biochimique des Crocidures de l'île de Chypre (Mammalia, Insectivora). *Rev. Suis. Zool.*, 90 : 407-415.
- CATZEFLIS, F. (1984). — *Systématique biochimique, taxonomie et phylogénie des musaraignes d'Europe (Soricidae, Mammalia)*. Thèse, Lausanne, 133 pp.
- CATZEFLIS, F., MADDALENA, T. HELLWING, S. et VOGEL, P. (1985). — Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora). *Z. Säugetierk.*, 50 : 185-201.
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, D. et SAINT-GIRONS, M.C. (1974). — *Les proies des Rapaces (petits mammifères et leur environnement)*. Paris, Doin éd., 141 pp.
- 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.
- CONTOLI, L. et SAMMURI, G. (1981). — Sui popolamento di micromammiferi terragnoli della costa medio-Tirrenica italiana in rapporto alla predazione operata dal Barbagianni. *Accademia Naz. Lincei*, 254 : 237-262.
- CORBET, G.B. (1978). — *The Mammals of the Palaearctic Region. A taxonomic Review*. British Museum (Nat. Hist.), v et 314 pp.
- CORBET, G.B. et SOUTHERN, H.N. (1977). — *The Handbook of British Mammals*. Oxford, Blackwell, xxxii et 520 pp.
- ELLERMAN, J.R. et MORRISON-SCOTT, T.C.S. (1966). — *Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. British Museum (Nat. Hist.) London, iv et 810 pp.
- FONS, R. (1984). — La Crocidure des Jardins *Crocidura suaveolens*, in *Atlas des Mammifères de France*, pp. 46-47, S.F.E.P.M., Paris.
- FRANK, F. (1984). — Zur Arealverschiebung zwischen *Crocidura russula* und *Crocidura leucodon* in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten. *Z. Säugetierk.*, 49 : 65-69.
- GÖRNER, M. (1979). — Zur Verbreitung der Kleinsäuger im Südwesten der DDR auf der Grundlage von Gewöllanalysen der Schleiereule (*Tyto alba* Scop.). *Zool. Jb. Syst.*, 106 : 429-476.
- HEIM DE BALSAC, H. et BEAUFORT, F. de (1966). — La Crocidure de l'île de Sein. Sa position parmi les populations françaises de *Crocidura suaveolens*. *Mammalia*, 30 : 634-636.
- HEIM DE BALSAC, H. et BEAUFORT, F. de (1969). — Contribution à l'étude des micromammifères du Nord-Ouest de l'Espagne. *Mammalia*, 33 : 630-658.
- HUTTERER, R. (1981 a). — Der Status von *Crocidura ariadne* Pieper, 1979 (Mammalia, Soricidae). *Bonn. Zool. Beitr.*, 32 : 3-12.
- HUTTERER, R. (1981 b). — Neue Funde von Spitzmäusen und anderen Kleinsäufern auf Borkun, Nordeney, Spiekeroog und Wangerooge. *Drosera*, 1 : 33-36.

- JAMMOT, D. (1977). — *Les musaraignes (Soricidae, Insectivores) du Plio-Pleistocène d'Europe*. Thèse de doctorat, Université de Dijon.
- JENKINS, P.D. (1976). — Variation in Eurasian shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora : Soricidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 30 : 271-309.
- JULLIEN, R. (1972). — Les Insectivores du Würmien II de la grotte de l'Hortus (Valflaunés, Hérault). *Etudes Quaternaires, Mém.*, 1 : 243-244.
- KAHMANN, H. et KAHMANN, E. (1954). — La Musaraigne de Corse. *Mammalia*, 18 : 129-158.
- KAHMANN, H. et VESMANIS, L. (1974). — Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen (*Crocidura*). 1. Die Gartenspitzmäus *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) auf Menorca. *Säugetierkd. Mitt.*, 22 : 313-324.
- LOPEZ FUSTER, M.J. (1983). — *Sobre los generos Sorex Linnaeus, 1758, Suncus Ehrenberg, 1883 y Crocidura Wagler, 1832 (Insectivora, Soricidae) en el Nordeste de la Peninsula Iberica*. Thèse de doctorat, Barcelone, 338 pp.
- MADUREIRA, M.L. et RAMALHINO, M.G. (1981). — Notas sobre a distribuição, diagnose e ecologia dos Insectívoros Rodentia Portugueses. *Arquivos Museu Bocage*, I 10 : 165-263.
- MEYLAN, A. (1967). — Les petits mammifères terrestres du Valais central. *Mammalia*, 31 : 225-245.
- MEYLAN, A. et HAUSSER, J. (1974). — Position cytotaxonomique de quelques Musaraignes du genre *Crocidura* au Tessin (Mammalia, Insectivora). *Revue suisse Zool.*, 81 : 701-710.
- MILLER, G.S. (1912). — *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum (Nat. Hist.), London, 1019 pp.
- MURARIU, D. et ANDREESCU, L. (1980). — Données faunistiques sur les petits Mammifères (Insectivores et Rongeurs) du département de l'Arges (Roumanie). *Trav. Mus. Hist. Nat. Grigore Antipa*, 21 : 275-284.
- NIETHAMMER, J. (1974). — Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. *Bonn. Zool. Beitr.*, 25 : 28-55.
- NIETHAMMER, J. (1979). — Arealveränderungen bei Artender Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. *Säugetiere Mitt.*, 27 : 132-144.
- ONDRIAS, J. (1970). — Contribution to the knowledge of *Crocidura suaveolens* from Greece, with a description of a new subspecies. *Z. Säugetierk.*, 35 : 371-387.
- ORSINI, Ph. (1982). — *Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs*. Thèse 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 134 pp.
- OZENDA, P. (1985). — *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson éd., Paris, 344 pp.
- PERNETTA, J.C. et HANDFORD, P. (1970). — Mammalian and avian remains from possible Bronze Age deposits on Nornour, Isles of Scilly. *J. Zool., Lond.*, 162 : 534-540.
- POITEVIN, F. (1984). — *Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidae) Crocidura russula (Hermann, 1780) et Crocidura suaveolens (Pallas, 1811). Importance de la compétition interspécifique dans la compréhension de leurs distributions*. Thèse, 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 97 pp.
- POPESCU, A. et BARBU, P. (1979). — Date privind raspândirea și frecvența Soricidelor (Soricidae, Insectivora) în România. *Ocot. Nat. Med. Inconj.*, 23 : 163-168.
- PUCEK ZDZISLAW Ed. (1981). — *Keys to Vertebrates of Poland. Mammals*. Polish Scientific Publishers. Warszawa, 367 pp.
- RAYNAUD, A. et HEIM DE BALSAC, H. (1940). — Contribution à l'étude des micromammifères de la Corse et description d'une nouvelle espèce de Crocidure insulaire, *Crocidura corsicana*. *Bull. Soc. Zool. France*, 65 : 216-232.
- REUMER, J.W.F. (1983). — *Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary*. Thèse, Leiden, 195 pp.
- REUMER, J.W.F. et SANDERS, E.A.C. (1984). — Changes in the Vertebrate fauna of Menorca in prehistoric and classical times. *Z. Säugetierk.*, 49 : 321-325.
- REY, J.M. et LANDIN, A. (1973). — Sobre la presencia de *Crocidura suaveolens* en el sur de Andalucía. *Bol. R. Soc. Españ. Hist. Nat.*, 71 : 9-16.
- REY, J.M. et REY, J.N. (1974). — Nota preliminar sobre las musarañas del género *Crocidura* Wagler, 1822, en las islas Baleares. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 3, 6 : 79-85.

- RICHTER, H. (1963). — Zur Unterscheidung von *Crocidura russula* und *Crocidura leucodon* nach Schädelmerkmalen, Gebi und Hüftknochen. *Zool. Abh. Dresden*, 26 : 122-133.
- RICHTER, R. (1970). — Systematisch-taxonomische Untersuchungen an palarktischen Wimperspitzmäusen der Gattung *Crocidura* (III). Zur Taxonomie und Verbreitung der palarktischen Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae). *Zool. Abh. Dresden*, 31, 17 : 293-304.
- SAINT-GIRONS, M.C. (1973). — *Les Mammifères de France et du Benelux*. Doin éd., Paris, IV et 481 pp.
- SAINT GIRONS, M.C., FONS, R. et NICOLAU-GUILLAUMET, P. (1979). — Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43 : 511-518.
- SANS-COMA, V., GOMEZ, I. et GOSALBEZ, J. (1976). — Eine Untersuchung an der Hauspitzmaus (*Crocidura russula*, Hermann 1780) auf der Insel Meda Grossa Katalonien, Spanien). *Säugetierkd. Mitt.*, 24 : 279-288.
- SCHMIDT, E. (1973). — Über die mengenmäßige Verteilung einiger Spitzmausarten in Ungarn. *Acta Theriol.*, 18 : 281-288.
- SPITZENBERGER, F. (1978). — Die Säugetierfauna Zyperns Teil I : Insectivora und Rodentia. *Ann Naturhistor. Mus. Wien*, 81 : 401-441.
- THORPE, R.S. (1979). — Multivariate analysis of the population systematics of the Ringed Snake, *Natrix natrix*. *Proc. Royal Soc. Edinburgh*, 78, B : 1-62.
- TOSCHI, A. et LANZA, B. (1959). — *Fauna d'Italia. Mammalia*. Caldenini, Bologna, 485 pp.
- VERICAD, J.R. et BALCELLS, E. (1965). — Fauna mastozoologica de las Pituisas. *Bol. R. Soc. Espan Hist. Nat. (Biol.)*, 63 : 233-264.
- VESMANIS, L. (1972). — Einige Kleinsäuger vom Galita-Archipel, Tunesien. *Senckberg. Biol.*, 53 : 189-195.
- VESMANIS, L. (1976 a). — Morphometrische Unterchungen an sardischen Wimperspitzmäusen (Insectivora : *Crocidura*). *Zool. Beitr.*, 22 : 459-474.
- VESMANIS, I. (1976 b). — Zur Identität des Typus-Exemplares von *Crocidura corsicana* Raynaud et Heim de Balsac, 1940, im Vergleich mit *Crocidura cyrnensis* Miller, 1907 (Mammalia - Insectivora). *Bonn. Zool. Beitr.*, 27 : 164-171.
- VESMANIS, I. (1976 c). — Beitrag zur Kenntnis der Crociduren. Fauna Siziliens (Mammalia : Insectivora). *Z. Säugetierk.*, 41 : 257-273.
- VESMANIS, I. et HUTTERER, R. (1980). — Nachweise von *Erinaceus*, *Crocidura* und *Microtus* für die Insel Elba, Italien. *Z. Säugetierk.*, 45 : 251-253.
- VIGNE, J.D. (1982). — Nouvelles données sur le peuplement de la Corse par les Rongeurs subactuels et actuels. *Mammalia*, 46 : 261-264.