

**DIFFERENCIATION GÉNÉTIQUE,
MORPHOLOGIQUE
ET COMPORTEMENTALE
DES POPULATIONS DE RATS NOIRS
RATTUS RATTUS (L.)
DES ILES D'HYÈRES (VAR, FRANCE)**

Laurent GRANJON * et Gilles CHEYLAN **

Résumé : L'étude des populations de rats noirs *Rattus rattus* (L.) des îles d'Hyères a montré qu'elles sont différenciées des populations continentales aussi bien du point de vue génétique que morphologique. Cette différenciation semble être la conséquence d'effets de fondation et de *bottleneck* successifs agissant en un espace de temps relativement court. La différenciation morphologique poussée de ces populations semble confirmer que l'évolution de ces caractères est plus rapide que celle des caractères génétiques. Les adaptations comportementales de ces populations, notamment leur agressivité réduite, leur permettent d'atteindre des densités élevées et favorisent un brassage des individus, conditions favorisant une meilleure survie des populations isolées.

Abstract : Black rat populations from the Hyères islands are genetically as well as morphologically well differentiated from populations originating in continental Provence and Italy. This differentiation probably arises from the founder's effect and repeated bottlenecks affecting these confined populations. A study of 26 enzymatic loci has shown that genetic differentiation is less pronounced than phenetic characters one is, due to slower evolutionary rate of structural genes. These insular populations show less aggressivity between their members than continental ones, thus allowing higher densities and more effective mixing between individuals. These adaptations reduce extinction probabilities and seem characteristic of insular populations

INTRODUCTION

Le rat noir (*Rattus rattus*, L. 1758) est sans doute le mammifère dont l'aire de répartition a connu l'expansion la plus rapide au cours de ces derniers siècles. Son aptitude à vivre en tant que commensal de l'homme est pour une grande part responsable de ce phénomène, qui a vu en particulier cette espèce coloniser

* Laboratoire d'Eco-Ethologie, Institut des Sciences de l'Evolution, USTL, place E. Bataillon, 34095 Montpellier 05, France.

** Muséum d'Histoire Naturelle, 6 rue Espariat, 13100 Aix-en-Provence, France.

récemment de nombreuses îles océaniques de par le monde (ATKINSON, 1985). De la même façon, le rat noir est arrivé au cours de la période historique dans les îles de Méditerranée occidentale (VIGNE et ALCOVER, 1985), où il représente actuellement, et de loin, l'espèce mammalienne la plus largement répandue (CHEYLAN, 1984a et 1986). Les caractéristiques propres à ces milieux insulaires ont été à l'origine d'une évolution rapide et souvent spectaculaire des populations de *Rattus rattus*, l'ensemble des modifications observées dans le cadre de ces situations d'isolement correspondant typiquement au syndrome d'insularité décrit par BLONDEL (1986). Certains aspects de la biologie de ces populations insulaires ont été abordés d'ores et déjà, en particulier ceux concernant la démographie, les déplacements et la distribution spatiale, en Corse (KAHMANN et HAEDRICH, 1957 ; CHEYLAN et GRANJON, 1987 ; GRANJON et CHEYLAN, 1988) ou dans les îles d'Hyères (CHEYLAN et GRANJON, 1985 ; CHEYLAN, 1986).

D'autres facettes de l'évolution de ces mêmes populations ont été également étudiées, concernant en particulier la génétique et la biométrie (CHEYLAN, 1986 ; GRANJON, 1987), afin de mettre en évidence les conséquences de l'isolement insulaire sur ces populations et le stade de différenciation auquel elles sont parvenues après au maximum 2 000 ans d'évolution *in situ* (CHEYLAN, 1986). Parallèlement, une étude des interactions sociales entre individus de ces populations a été entreprise, et les résultats obtenus, interprétés conjointement à ceux des autres domaines considérés, permettent de proposer un schéma de fonctionnement et de régulation de ces populations insulaires, qui représentent des modèles de choix pour l'étude des phénomènes évolutifs (LAMOTTE, 1986). L'accent sera mis sur les résultats obtenus sur les populations de *R. rattus* des îles d'Hyères, et de quelques sites continentaux de référence.

MATERIEL ET METHODES

Les sites d'étude

Les îles d'Hyères, situées au large de la ville du Lavandou, comprennent quatre îles principales (Porquerolles, Le Levant, Port-Cros et Bagaud) et un ensemble d'îlots (Fig. 1). Le peuplement mammalien de l'archipel a été décrit par M. CHEYLAN (1983) et le recensement de la communauté avienne de ces îles a été réalisé par VIDAL (1986). Tous ces auteurs ont insisté sur l'appauvrissement spécifique net dans ces peuplements par rapport à ceux de zones continentales de même surface, phénomène caractéristique du syndrome d'insularité à l'échelle des communautés (MAC ARTHUR et WILSON, 1967 ; BLONDEL, 1979 et 1986 ; WILLIAMSON, 1981 ; HEANEY et PATTERSON, 1986).

Parallèlement au suivi des variations de densité depuis 1978 sur Port-Cros, les populations de *R. rattus* de cinq îles de l'archipel (dont les quatre principales) ont été échantillonnées une ou plusieurs fois afin de fournir les individus ayant participé aux analyses génétiques, biométriques et comportementales ci-dessous. La localisation ainsi que la surface de ces îles sont portées sur la Fig. 1.

Les sites continentaux pris comme points de comparaison représentent trois régions bien distinctes : Pyrénées-Orientales (environs de Banyuls-sur-Mer), Provence (environs de Toulon et de la Croix-Valmer, Var) et Toscane (environs de Piombino, Italie).

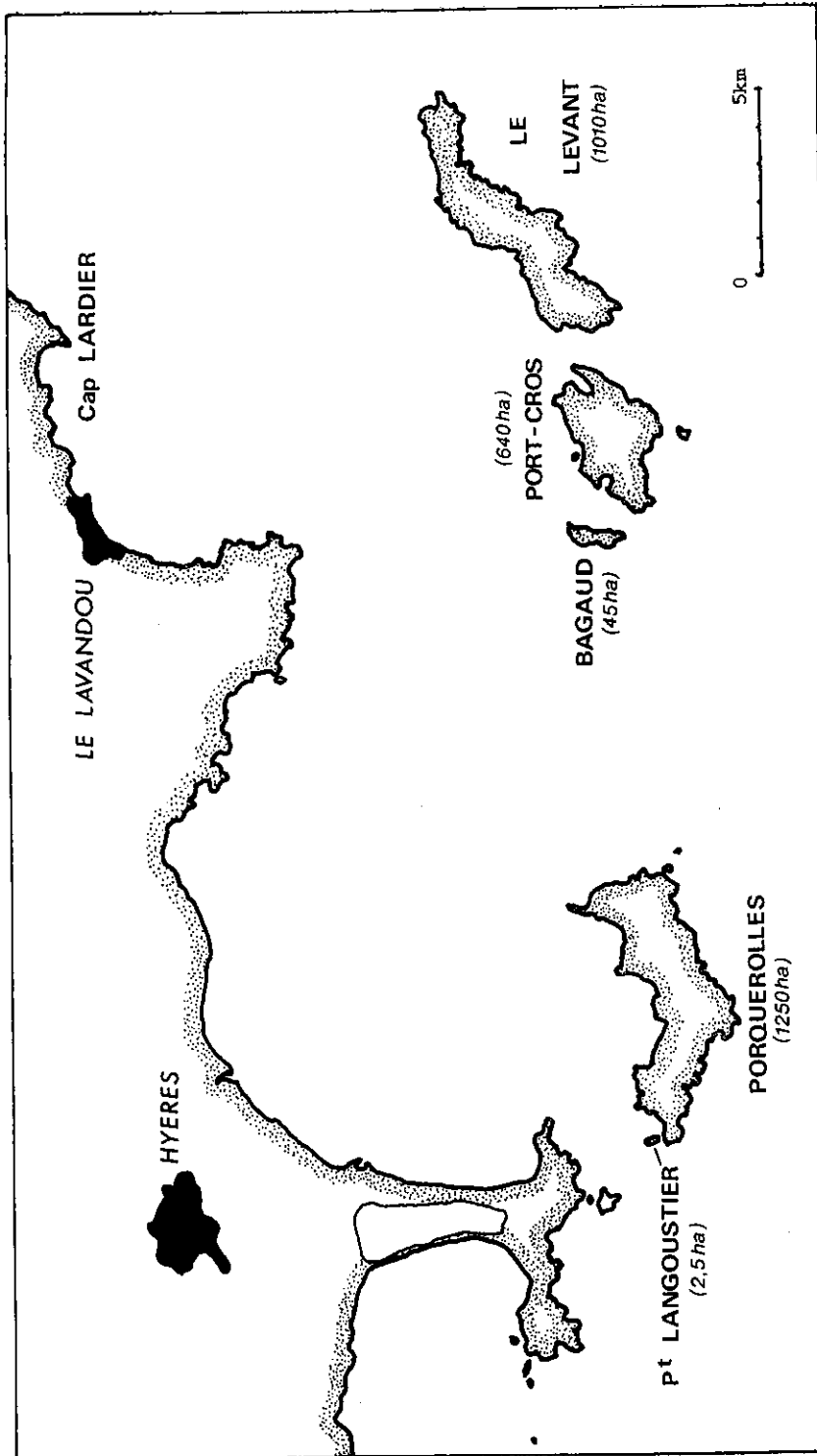


Fig. 1 : Le littoral varois et les îles d'Hyères (surfaces en hectares).

Les techniques d'étude

L'essentiel des individus utilisés au cours de cette étude a été prélevé lors de diverses missions réalisées depuis 1980. Le détail des techniques de piégeage a été décrit par CHEYLAN et GRANJON (1985). Les données concernant les variations de densités de population ont été obtenues par piégeage sur quadrat et sur ligne à Port-Cros, sur ligne seulement à Bagaud.

Biométrie

Les mesures corporelles classiques ont été régulièrement prises sur les individus adultes (d'après les critères de CHEYLAN, 1986) : longueur tête + corps (T + C), longueur de la queue (LQ) et poids (Pds). Un certain nombre de ces animaux ont ensuite été préparés pour les analyses de biométrie crânienne et mandibulaire; 22 mesures (Fig. 2) ont été prises à l'aide d'une platine de type « Measuroscope Nikon » sur 83 individus provenant des localités suivantes : Toscane (N = 19), Provence (N = 20), Port-Cros (N = 20), Bagaud (N = 19) et Le Levant (N = 5). Les résultats ont donné lieu à une analyse factorielle discriminante (AFD), méthode maximisant la séparation de N groupes préalablement définis dans un échantillon d'individus (ici les populations d'origine), selon N-1 fonctions linéaires des variables originales (ou fonctions discriminantes). La matrice des distances euclidiennes entre les centres de gravité des groupes a été traitée ensuite par l'algorithme de classification hiérarchique ascendante. L'ensemble de ces opérations a été réalisé à l'aide du logiciel BIOMECCO mis au point par J.D. Lebreton et M. Roux.

Electrophorèse des protéines

Cette technique, décrite en détail dans PASTEUR *et al.* (1987), permet d'estimer la variabilité génétique à l'intérieur et entre des populations par l'analyse de la distribution des variants protéiques correspondant à des locus donnés. Les protéines considérées sont soumises à un champ électrique dans un gel d'amidon et migrent plus ou moins positivement ou négativement selon leur charge électrique et leur taille. A partir de la distribution des électromorphes (donc des allèles) aux différents locus examinés dans un échantillon, deux indices importants peuvent être calculés :

* Le taux de polymorphisme P (ou proportion de locus polymorphes), correspondant à la fréquence du nombre de locus polymorphes par rapport au nombre total de locus examinés. Un gène est considéré comme polymorphe lorsque la fréquence de l'allèle le plus rare n'est pas inférieure à 1 %.

* Le taux d'hétérozygotie théorique H (ou diversité allélique moyenne), représentant la probabilité pour qu'un individu soit hétérozygote à un locus :

$H = \sum h_i / L$, où L est le nombre de locus étudiés, et

$h_i = 1 - \sum q_i^2$, avec q = fréquence du j^{ème} allèle.

Par ailleurs, la dissemblance existant entre deux populations quant à la distribution des allèles aux locus étudiés peut être exprimée par la distance génétique de Nei D : $D = -\log_2 I$, avec $I = \frac{J_{xy}}{J_x J_y}$, où

$$J_{xy} = \sum \sum x_{ij} \cdot y_{ij} / L$$

$$J_x = \sum \sum x_{ij}^2 / L$$

$$J_y = \sum \sum y_{ij}^2 / L$$

x_{ij} et y_{ij} sont les fréquences du j^{ème} allèle au locus J dans les populations X et Y, et L est le nombre de locus étudiés.

I varie donc de 0 (aucun allèle en commun) à 1 (les allèles ont les mêmes fréquences aux mêmes locus dans les deux populations).

Nomenclature des variables

- 1.....longueur du crâne
- 2.....longueur du nasal
- 3.....longueur de la rangée dentaire supérieure
- 4.....largeur du nasal (max)
- 5.....largeur bizygomatique
- 6.....largeur interorbitale (min)
- 7.....largeur bisquamocostale
- 8.....largeur du foramen occipital
- 9.....largeur de la bulle tympanique
- 10.....longueur de la bulle tympanique
- 11.....hauteur postérieure du crâne
- 12.....longueur du foramen palatin antérieur
- 13.....largeur du palatin (entre M1 et M2)
- 14.....longueur Avant du prémaxillaire-Arrière du palatin
- 15.....largeur de l'arcade zygomatique (os maxillaire)
- 16.....longueur de l'orbite
- 17.....largeur du crâne (suture frontal-pariétaux)
- 18.....longueur du diastème supérieur
- 19.....longueur de la mandibule
- 20.....longueur de la rangée dentaire inférieure
- 21.....hauteur de la mandibule
- 22.....longueur du diastème inférieur

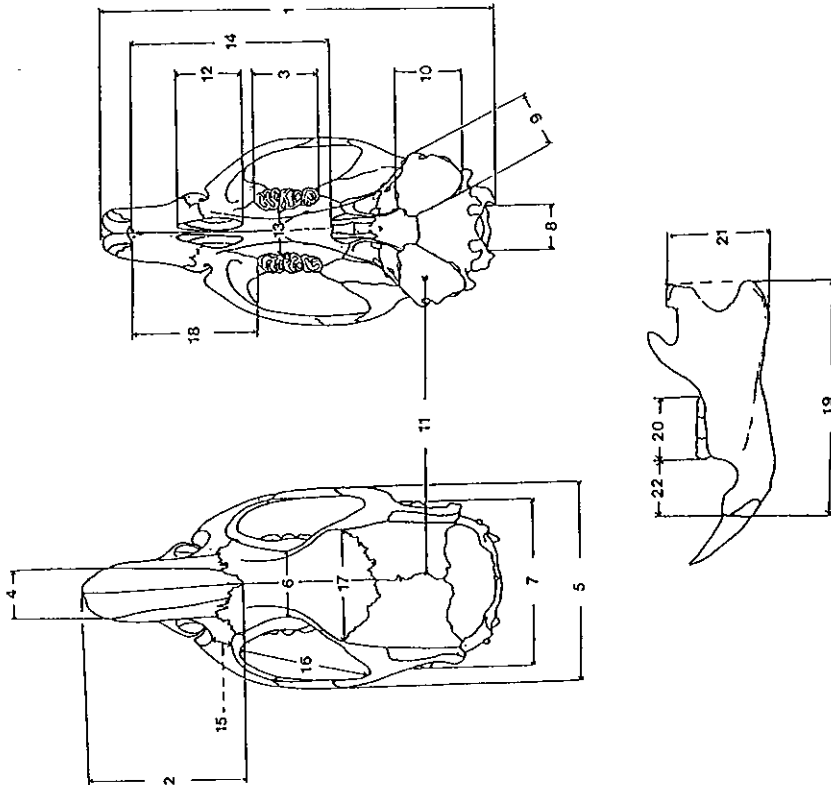


Fig. 2 : Liste et description des mensurations prises sur les rats noirs des îles d'Hyères, de Provence et de Toscane.

Des échantillons de Port-Cros (N = 11), Porquerolles (N = 17), du Levant (N = 3) et du Petit Langoustier (N = 4) ont été analysés à 26 locus protéiques différents (voir liste in Cheylan 1986). Il seront ici comparés à deux échantillons de Toscane (N = 27) et des Pyrénées-Orientales (N = 15).

Tests de comportement

Le protocole utilisé vise à tester la nature des relations entre individus (mâles en général) au cours de rencontres dyadiques pendant lesquelles deux individus sont mis en présence dans une enceinte neutre. La confrontation se déroule dans deux cages de 70 x 50 x 50 cm, où les animaux sont dans un premier temps isolés pendant 5 à 10 minutes pour leur permettre de se tranquilliser et de se familiariser avec leur nouvel environnement. Les deux terrariums sont ensuite mis en communication et à partir du moment où l'un des deux individus pénètre dans la cage de l'autre, tous les actes et postures de comportement social, c'est-à-dire démonstratifs d'une interaction entre les deux individus, sont notés; ils appartiennent à quatre catégories (cf. CASSAING, 1984) : Approches; Comportements d'investigation sociale (flairements, suites, contacts corporels, toilettages mutuels); Comportements agressifs (attaques, poursuites, combats, postures offensives); Comportements défensifs (évitements, fuites, postures défensives, soumissions).

Les animaux ont participé à ces tests au maximum deux jours après leur capture, afin d'éviter d'éventuels effets liés à un trop long séjour en captivité (BISAZZA, 1978). D'autre part, ces individus ont été choisis de façon à ce qu'ils aient pu être en contact dans le milieu naturel. Ces précautions visent à rendre les résultats observés les plus proches possibles de la situation *in natura*. Ces résultats ont permis de calculer un indice d'agressivité, représentant le rapport de l'ensemble des actes et postures agonistiques (agressifs + défensifs) sur l'ensemble des actes et postures d'investigation sociale, dans chacun des échantillons.

RESULTATS

Variations de densité

Temporelles

Les variations d'abondance de *R. rattus* sur ligne et sur quadrat de piégeage à Port-Cros sont représentées sur la Fig. 3. Il apparaît que la baisse de densité enregistrée en 1984 (CHEYLAN et GRANJON, 1985) n'a pas été suivie d'une augmentation ultérieure notable. En effet, les densités sur quadrat se maintiennent à des valeurs de l'ordre de 1 individu par hectare en 1986/87, et les abondances sur la ligne du sentier botanique restent faibles, malgré une légère augmentation en juin 1987, où quelques jeunes adultes ont été capturés.

En revanche, il semble que sur Bagaud les abondances de rats noirs se soient maintenues à un niveau relativement élevé en 1986/87 (Tab. I).

Tableau I. — Abondances (rendements en nombres d'individus capturés par nuit/piège) sur Bagaud en 1986/87.

	Avril 86	Mai 86	Mars 87	Juin 87
Rendement	0,17	0,07	0,26	0,22

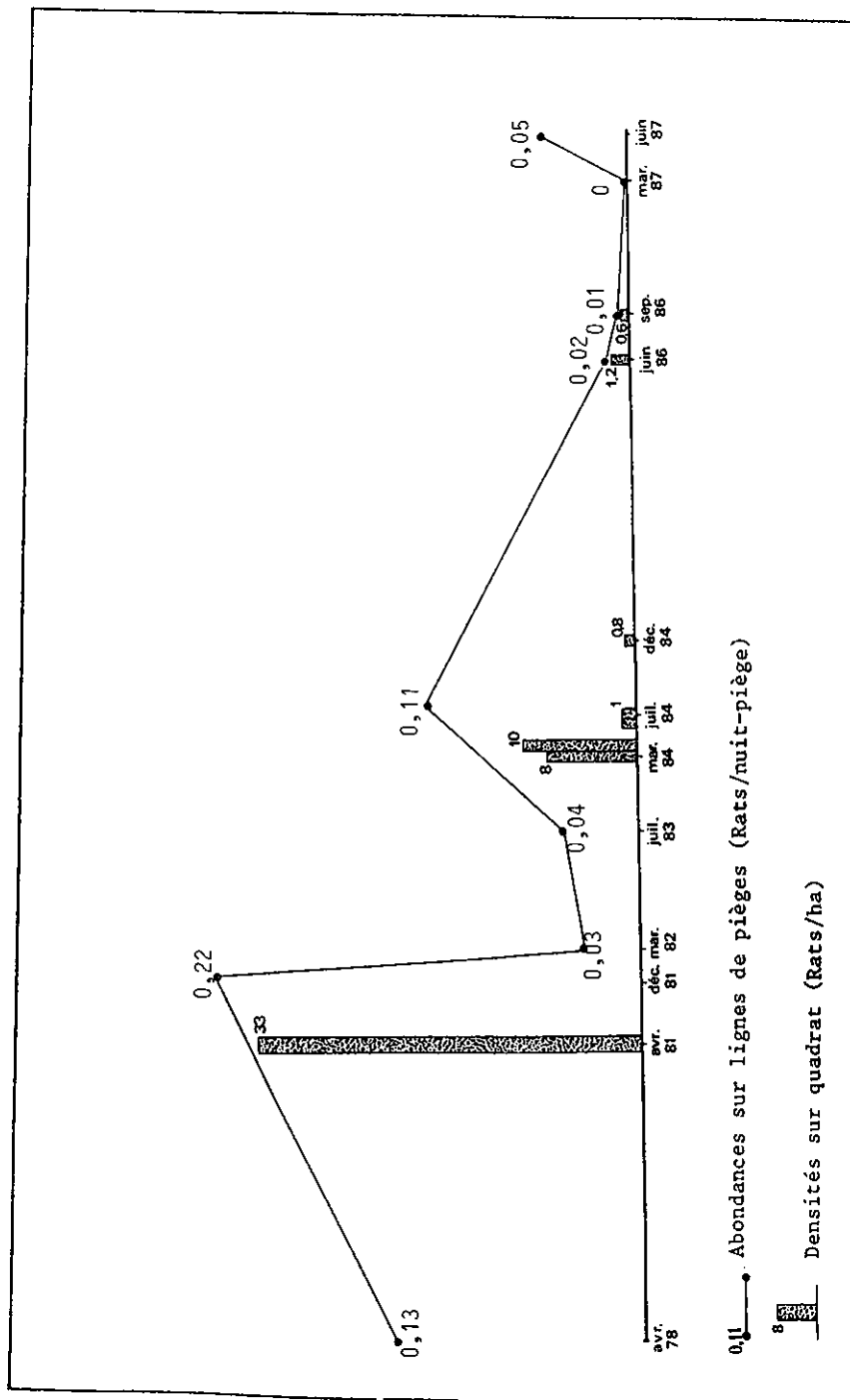


Fig. 3 : Variations d'abondance sur ligne et quadrat de piégeage du rat noir à Port-Cros entre 1978 et 1987.

Spatiales

Afin de vérifier si la faible densité de *R. rattus* observée au niveau des deux sites régulièrement échantillonnés depuis plusieurs années n'était pas un phénomène localisé, des piégeages en différents points de l'île ont été menés en juin 1987. Les rendements de piégeage obtenus en ces différents sites (Fig. 4) semblent bien indiquer que les abondances du rat noir à Port-Cros sont actuellement très faibles sur l'ensemble de la surface de l'île (6 individus pour 218 nuits pièges au total, soit une abondance relative de 0,027).

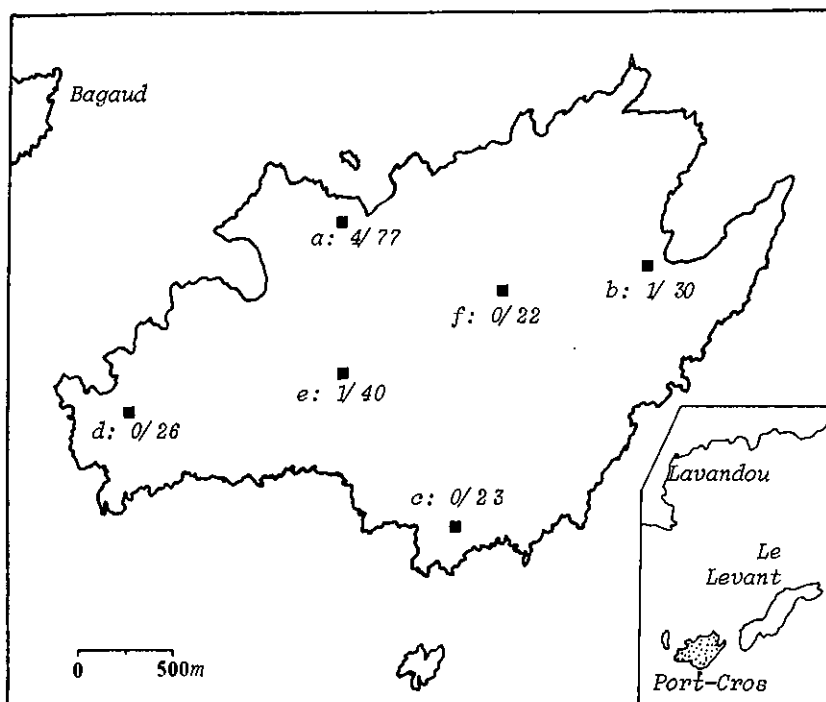


Fig. 4 : Résultats des piégeages effectués en juin 1987 à Port-Cros (nombre de captures de rats noirs/nombre de pièges posés). a : sentier botanique ; b : Port Man ; c : Vigie ; d : Vallon de la Fausse Monnaie ; e : Barrage ; f : Vallon de Notre-Dame.

Biométrie

Mesures corporelles

Les longueurs (T + C) et poids moyens d'échantillons de *R. rattus* adultes de cinq des îles d'Hyères, ainsi que de Provence et de Toscane, sont portés dans le Tab. II. Il ressort que les individus insulaires sont en général plus grands et plus lourds que leurs homologues continentaux. Cette différence est significative

Tableau II. — Moyennes (\bar{x}), écart-types (s) et coefficients de variation (CV) des mesures corporelles (T + C et Pds) prises sur divers échantillons de *R. rattus* d'effectifs N.

	N	T + C ($\bar{x} \pm s$)	CV = 100 s/ \bar{x}	N	Pds ($\bar{x} \pm s$)
Provence	21	175,1 \pm 10,8	6,19	15	159,3 \pm 27,7
Toscane	21	173,1 \pm 11,3	6,53	19	164,7 \pm 26,4
Porquerolles	18	180,3 \pm 11,4	6,32	16	179,9 \pm 40,0
Le Levant	5	178,8 \pm 9,3	5,19	5	185,6 \pm 37,3
Port-Cros	64	181,6 \pm 11,4	6,27	55	192,9 \pm 33,9
Bagaud	9	217,8 \pm 7,5	3,44	18	201,6 \pm 31,2
Petit Langoustier	22	175,1 \pm 8,4	4,78	19	191,3 \pm 34,4

(test t; $p < 0,05$) entre Port-Cros ainsi que Bagaud et les deux L'échantillon de l'île du Levant est par ailleurs trop réduit pour pouvoir être testé.

L'examen des coefficients de variation (CV) sur le caractère taille (T + C) indique qu'il y a maintien de la variabilité dans les grandes îles (Porquerolles, Port-Cros, Le Levant) par rapport aux populations continentales ($CV > 6$). Les échantillons de Bagaud et du Petit Langoustier se caractérisent en revanche par une plus grande homogénéité pour ce caractère ($CV < 5$).

Mesures crâniennes et mandibulaires

Les plans 1 x 2 (expliquant 60,5 % de la variation totale) et 1 x 3 (53,9 %) de l'AFD réalisée sur les cinq échantillons mesurés (Fig. 5) mettent en évidence la bonne discrimination des trois populations insulaires sur la base de 22 mensurations prises. L'échantillon de Bagaud est parfaitement isolé sur les deux plans, car il apparaît fortement lié à l'axe 1. L'échantillon de Port-Cros, corrélé à l'axe 2, est relativement bien discriminé sur le plan 1 x 2 alors que les cinq individus du Levant montrent une forte liaison au facteur 3. Les deux échantillons continentaux ne sont pas séparés sur ces deux plans, leur discrimination étant meilleure, mais pas complète, sur le facteur 4. L'analyse des corrélations des variables avec les facteurs indique que chacune des populations insulaires peut être caractérisée par au moins une variable discriminante :

- Port-Cros : longueur de la bulle tympanique (V10) et du diastème (V18) importantes.
- Bagaud : fortes largeur bisquamosale (V7) et hauteur du crâne (V11).
- Le Levant : longueur de la rangée dentaire inférieure (V20) importante.

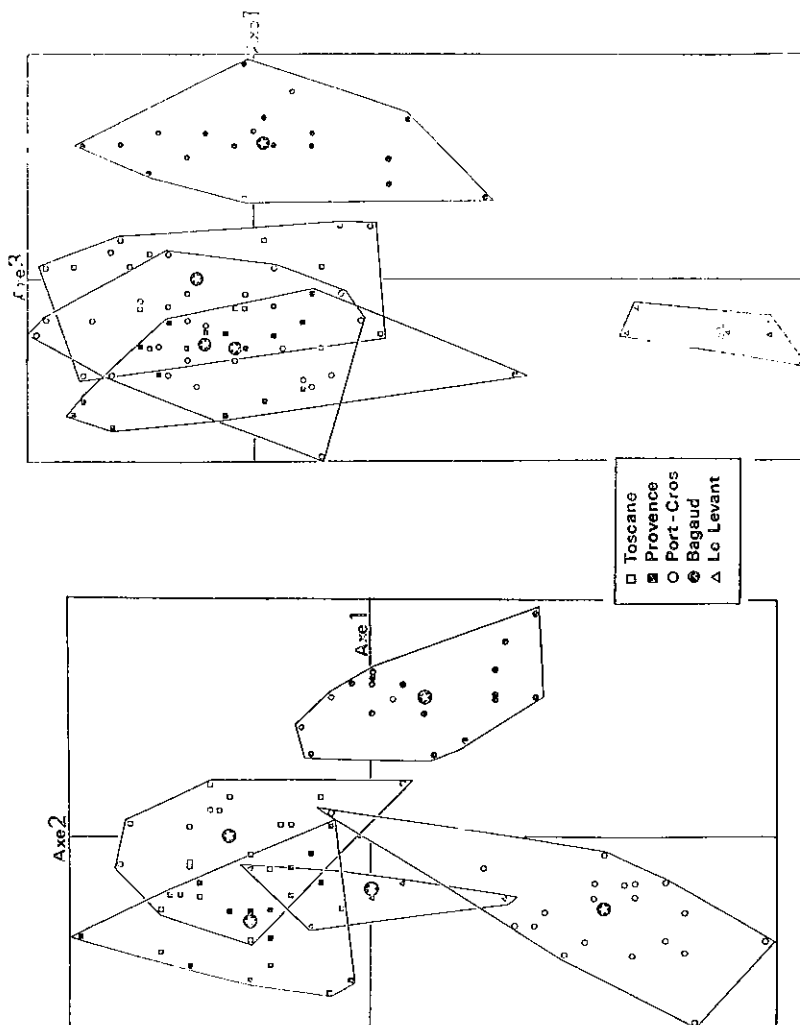


Fig. 5 : Plans 1 x 2 et 1 x 3 de l'analyse factorielle discriminante réalisée à partir des 22 mensurations crâniennes et mandibulaires prises sur 5 échantillons de *R. rattus*.

Electrophorèse des protéines

Six locus (sur les 26 analysés) se sont révélés polymorphes parmi les six échantillons choisis ici, dont seulement quatre dans les îles d'Hyères. Les fréquences des différents allèles rencontrés à ces 6 locus sont portées dans le Tab. III, ainsi que les valeurs des taux de polymorphisme et d'hétérozygotie théorique pour les six échantillons.

On note que la variabilité électrophorétique (exprimée par H) dans les trois grandes îles est comparable ou supérieure à celle dans les sites continentaux, alors que la population de l'îlot du

Petit Langoustier est totalement monomorphe aux locus analysés. L'allèle *Ldh2*⁸⁰ est propre aux îles d'Hyères, où il atteint une fréquence élevée (55 %) dans la population de Port-Cros.

Tableau III. — Fréquence allélique aux locus polymorphes, taux de polymorphisme (P) et d'hétérozygotie théorique (H) dans 6 échantillons de *R. rattus*.

Locus	Allèle	Port-Cros	Le Levant	Porquerolles	Petit Langoustier	Toscane	Pyrénées-Orientales
Amy	100	1	1	0,85	1	0,96	0,81
	85	0	0	0,15	0	0,04	0,19
Es 2	120	0	0,50	0	0	0	0
	100	1	0,50	0,75	1	0,89	1
	90	0	0	0,25	0	0,11	0
Gda	100	1	1	1	1	0,58	1
	80	0	0	0	0	0,42	0
Ldh 2	100	0,45	0,83	1	1	1	1
	80	0,55	0,17	0	0	0	0
Mdh 2	100	0,35	0,17	0,85	1	1	0,23
	50	0,65	0,83	0,15	0	0	0,77
Mpi	100	1	1	1	1	0,92	1
	80	0	0	0	0	0,08	0
	P	0,077	0,115	0,115	0	0,154	0,077
	H	0,037	0,041	0,034	0	0,035	0,025

Relations Interindividuelles

Douze rats noirs mâles de Bagaud ont été opposés 2 à 2 en mars (N = 4) et juin (N = 8) 1987 lors de six confrontations dyadiques. Par ailleurs, quatre individus de Port-Cros ont permis de réaliser deux rencontres en juin 1987. Ces deux échantillons ayant donné des résultats analogues, ils ont été regroupés pour l'analyse. Par ailleurs, deux confrontations entre individus continentaux (Cap Lardier) ont été effectuées en mai 1987, la faiblesse de cet échantillon reflétant d'une part l'effort de piégeage réduit dans les localités continentales, mais également la difficulté de capturer *R. rattus* sur le continent.

Les résultats des confrontations entre individus des îles d'Hyères et entre individus continentaux sont comparés dans le Tab. IV à ceux de confrontations entre individus des îles Lavezzi d'une part, et entre rats noirs des environs de Bonifacio (Corse du Sud) d'autre part (GRANJON, 1987). Les indices d'agressivité sont du même ordre de grandeur dans les populations des petites îles (îles d'Hyères et Lavezzi), et sont très nettement inférieurs à ceux trouvés dans les échantillons de Corse et de Provence.

Tableau IV. — Pourcentages des différents types de comportements lors des confrontations dyadiques entre *R. rattus* de diverses populations.

	Approche	Investi- gation I	Agression A	Défense D	A + D / I
Iles Lavezzi	27,3	63,9	3,7	5,1	0,14
Iles d'Hyères	28,7	62,2	4,3	4,8	0,15
Bonifacio	29,4	36,9	13,4	20,4	0,91
Cap Lardier	21,7	37,0	26,1	15,2	1,16

DISCUSSION

Différenciation des populations insulaires

Les caractéristiques démographiques des populations de *R. rattus* des îles de Méditerranée occidentale ont déjà été détaillées (CHEYLAN et GRANJON, 1985 ; CHEYLAN, 1986). Elles sont dans leurs grandes lignes conformes à celles énoncées par GLIWICZ (1980), indiquant en particulier une stabilité à haute densité des populations insulaires de Rongeurs. Toutefois, il semble se confirmer que dans les grandes îles ($S > 100$ ha), des variations relativement importantes de densité peuvent se produire, alors que les populations des îles de surface plus réduite seraient effectivement plus stables. Ainsi, le contraste entre Port-Cros ($S = 640$ ha), où les densités ont beaucoup diminué ces dernières années (cf. Fig. 3), et Bagaud ($S = 45$ ha) où elles sont restées fortes en 1986/87 (cf. Tab. I), est particulièrement frappant, alors même que les deux îles ne sont distantes que de 450 m environ, et sont donc, entre autres, soumises au même régime climatique. Le milieu végétal dans lequel vivent les rats noirs étant analogue dans ces deux îles, les différences observées paraissent difficilement imputables à des différences de disponibilités alimentaires entre ces deux sites, quoique cette hypothèse demande encore une confirmation expérimentale. En revanche, l'absence de chats harets sur Bagaud pourrait représenter une réduction notable de la prédation sur le rat noir par rapport à Port-Cros, et expliquer au moins partiellement le caractère limité des variations de ses densités de population sur cette île.

Au niveau biométrique, la différenciation de ces populations insulaires de *R. rattus* apparaît très importante. On assiste d'une part à une augmentation nette de la taille et du poids des individus insulaires, mais également à des phénomènes de différenciation inter-îles, liés à des variations différentielles de caractères particuliers.

L'accroissement de taille des individus des îles d'Hyères par rapport à ceux du continent (cf. Tab. II) représente un exemple du gigantisme régulièrement observé dans les populations insulaires de Rongeurs (FOSTER, 1964 ; LOMOLINO, 1985), et dont les diffé-

rentes explications possibles ont été revues récemment par ANGERBJORN (1986). Parmi ces hypothèses explicatives, le relâchement des pressions de prédation (THALER, 1973 ; SONDAAR, 1977) et de compétition interspécifique (MAC NAB, 1971 ; ANGERBJORN, 1986), l'augmentation potentielle de la compétition intraspécifique liée à l'augmentation des densités de population (MELTON, 1982), ainsi que l'avantage physiologique conféré aux espèces généralistes en cas d'élargissement de la gamme des ressources exploitables (LAWLOR, 1982) paraissent pouvoir jouer, à des titres divers, un rôle dans l'augmentation de tailles observée dans les îles d'Hyères. Cette évolution de la taille est probablement un phénomène très rapide, pouvant correspondre à la « phase d'évolution insulaire rapide » décrite par SONDAAR (1977) et MEIN (1983), d'autant plus que l'héritabilité de ce caractère est forte (FALCONER, 1974). En l'occurrence, c'est probablement en moins de 2 000 ans que les *R. rattus* des îles d'Hyères ont réalisé cet accroissement de taille (de l'ordre de 5 % sur la longueur tête + corps, 20 % pour le poids). Ces individus sont en fait les plus grands rencontrés dans un échantillon très vaste de la région méditerranéenne (et même d'ailleurs), tant en ce qui concerne les mensurations corporelles (CHEYLAN, 1986) que crâniennes (GRANJON, 1987). Ils sont, en particulier, plus grands que les rats des îles et îlots entourant la Corse et la Sardaigne, qui proviennent des populations de ces deux grandes îles, constituées d'individus très petits.

Parallèlement à cette évolution commune vers le gigantisme des rats noirs des îles, probablement liée à des forces sélectives (ou à leur relâchement) associées à l'insularité, une différenciation entre ces populations insulaires peut être observée à une échelle d'observation plus fine. Ainsi, des caractères biométriques particuliers à chacun des échantillons mesurés peuvent être à l'origine de leur discrimination (cf. Fig. 5). Or, il paraît peu probable que les caractères crâniens ou mandibulaires en question aient été sélectionnés indépendamment sur des îles aussi proches et présentant *a priori* des conditions environnementales assez semblables. Ces variations représenteraient plutôt le résultat d'effets de fondation et/ou de dérive génétique liés aux phénomènes de colonisation ou de variations ultérieures de la taille des populations installées. Lors de ces « bottlenecks » démographiques (NEI *et al.* 1975), certains caractères peuvent se trouver fixés de façon aléatoire. Le schéma général de distances entre les échantillons d'après l'ensemble des variables considérées indique ainsi que les deux populations continentales, bien qu'étant les plus éloignées géographiquement (390 km), sont les plus semblables en termes de similarité biométrique globale (Fig. 6a). A l'opposé, les populations insulaires apparaissent bien différenciées entre elles et par rapport aux populations continentales, celles de Port-Cros et de Bagaud montrant toutefois une plus grande similitude entre elles qu'avec Porquerolles, ceci témoignant probablement des échanges pouvant occasionnellement unir ces deux îles.

La différenciation génétique des populations de rats noirs des îles d'Hyères est beaucoup moins marquée. Un seul allèle présent dans ces populations est absent des échantillons continentaux pris en compte ici (cf. Tab. III) : Il s'agit de l'allèle *Ldh2⁸⁰*, trouvé par ailleurs en Bulgarie (CHEYLAN, 1986), et probablement apparu dans les îles d'Hyères par mutation. Le dendrogramme obtenu à partir des distances génétiques de Nei (Fig. 6b) indique que les échantillons insulaires se distinguent selon leur proximité géographique : Porquerolles et le Petit Langoustier d'un côté, Port-Cros et Le Levant de l'autre, les deux populations continentales se retrouvant chacune dans un de ces groupes...

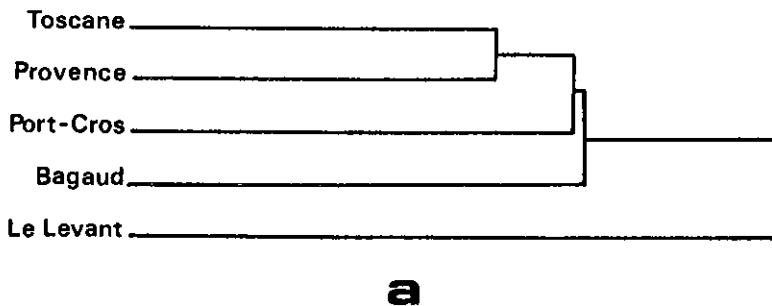
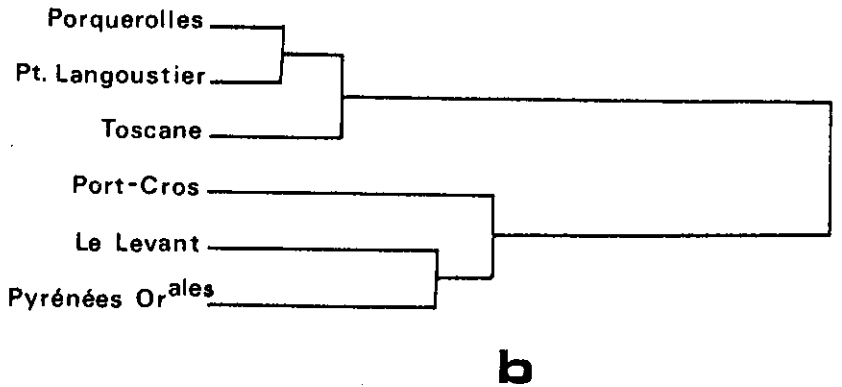


Fig. 6 : Dendrogrammes des distances calculées à partir : a) des résultats de biométrie (distances euclidiennes) ; b) des résultats d'électrophorèse (distances de Nei) entre différents échantillons de *R. rattus*.

La comparaison des arbres de distances basés sur les données biométriques et génétiques met en évidence le non-parallélisme des variations observées dans ces deux domaines, contrairement aux cas des lézards des genres *Anolis* et *Uta* documentés par SOULE *et al.* (1973) ou à celui des *R. rattus* des Galapagos étudiés par PATTON *et al.* (1975). Dans ce dernier exemple, les trois

groupes de populations distingués par les différentes analyses (morphologiques et génétique) correspondaient à trois vagues de colonisation bien distinctes de l'archipel par cette espèce, à partir de stocks d'origines très différentes. Dans le cas des îles d'Hyères, dont la colonisation s'est probablement réalisée en un intervalle de temps relativement court et à partir de la même source, le décalage entre les niveaux de différenciation génétique et biométrique suggère que des lois distinctes régissent les mécanismes d'évolution dans ces différents domaines. Ce découplage des variations génétiques et biométriques a été montré par ailleurs (WAYNE et O'BRIEN, 1986 ; BAVERSTOCK et ADAMS, 1987), et il semble que dans la plupart des cas, l'évolution moléculaire se produise à un taux relativement constant alors que la variation morphométrique (et chromosomique) pourrait se produire à des vitesses très variables (BAVERSTOCK et ADAMS, 1987). Dans cette hypothèse, la faible différenciation génétique des *R. rattus* des îles d'Hyères serait en accord avec le caractère récent de la colonisation, l'évolution biométrique de ces mêmes populations s'étant produite à un rythme rapide en relation avec l'isolement insulaire.

Maintien de la variabilité dans les populations insulaires

La réduction de la variabilité est la règle générale dans les populations insulaires. Ainsi, de nombreux cas de diminution de l'hétérozygotie génétique ont été recensés par KILPATRICK (1981) dans les populations insulaires d'Arthropodes ou de Vertébrés, avec toutefois quelques exceptions. Le principe de « l'effet de fondateur » (MAYR, 1942) est souvent invoqué pour expliquer cette particularité, du fait de la rétention d'une faible partie de la variabilité génétique par les fractions colonisatrices ou lors des fluctuations ultérieures des populations installées. Ainsi, la fréquence et l'importance des phénomènes de colonisation conjointement à la durée d'isolement et à l'amplitude des fluctuations de densité déterminent-elles la quantité de variabilité se maintenant dans les populations insulaires. Par exemple, les populations de *R. rattus* récemment arrivées aux îles Galapagos ont conservé une variabilité génétique relativement importante (PATTON *et al.*, 1975), alors que les populations de *R. fuscipes* isolées depuis au moins 6 000 ans au large de l'Australie montrent une réduction importante, voire totale, de leur polymorphisme génétique (SCHMITT, 1978).

L'examen des valeurs des taux de polymorphisme et d'hétérozygotie (Tab. III) indique que les populations de Porquerolles, de Port-Cros et du Levant ont une variabilité génétique du même ordre de grandeur que celle des populations continentales considérées ici. Les individus du Petit Langoustier se sont en revanche révélés complètement monomorphes aux 26 locus étudiés, mais cela peut être en partie lié à la faiblesse de l'échantillon (N = 4).

Les mêmes conclusions ressortent de l'examen d'un échantillon plus large de populations insulaires et continentales de

R. rattus (CHEYLAN, 1986) :

* maintien (voire même augmentation) de la variabilité dans les populations des îles de surface comprise entre 2 et 2 000 ha, rapport à celles du continent, de Corse ou de Sardaigne ;

* réduction sensible de la variabilité dans les îles et îlots de moins de 2 ha de surface.

Les mêmes tendances sont observées à travers l'examen des coefficients de variations sur le caractère (T + C) : seul l'échantillon de rats noirs du Petit Langoustier montre une réduction notable de ce coefficient, les populations des grandes îles ayant un niveau de variabilité analogue à celui trouvé dans les populations continentales.

Le maintien de la diversité génétique dans ces populations insulaires pourrait être en partie lié à une structuration sociale différente de celle régnant dans les populations continentales. La réduction des interactions agonistiques mise en évidence lors des confrontations dyadiques dans les échantillons insulaires, identique à celle trouvée par HALPIN et SULLIVAN (1978) chez *Peromyscus maniculatus* doit correspondre en effet à une plus grande tolérance interindividuelle susceptible de faciliter les échanges génétiques à l'intérieur des populations. L'ensemble de ces adaptations comportementales ferait ainsi partie intégrante du syndrome d'insularité en permettant une meilleure survie individuelle dans les environnements insulaires.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGERBJORN A., 1986. — Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. *Oikos*, 47 : 47-56.
- ATKINSON I.A.E., 1985. — The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on islands avifaunas. *ICPB Technical Publication*, 3 : 35-81.
- BAVERSTOCK P.R., ADAMS M., 1987. — Comparative rates of molecular, chromosomal and morphological evolution in some Australian vertebrates, in « *Rates of Evolution* », CAMPBELL K.S.W. et DAY M.F. Ed, Allen et Unwin, London : 175-188.
- BISAZZA A., 1978. — Development of aggressive behaviour in the mouse (*Mus musculus*) : effects of different environmental conditions. *Boll. Zool.*, 45 : 353-357.
- BLONDEL J., 1979. — Biogéographie et Ecologie. Ed. Masson, Paris : 1-173.
- BLONDEL J., 1986. — Biogéographie évolutive. Ed. Masson, Paris : 1-221.
- CASSAING J., 1984. — Interactions intra- et interspécifiques chez les souris sauvage du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* : conséquences sur la compétition entre les deux espèces. *Biology of Behaviour*, 9 : 281-293.
- CHEYLAN G., 1984a. — 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., 1984b. — Les mammifères des îles de Provence. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 10 : 13-25.
- CHEYLAN G., 1986. — Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution des populations méditerranéennes de *Rattus rattus* L., *Thèse d'Etat*, USTL Montpellier : 1-97.
- CHEYLAN G., GRANJON L., 1985. — Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var) : méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 11 : 109-130.
- CHEYLAN G., GRANJON L., 1987. — Ecologie du rat noir à Lavezzi (Corse du Sud) : abondances, déplacements et reproduction. *Trav. sci. Parc nat. rég. Res. nat. Corse*, Fr., 12 : 71-91.
- CHEYLAN M., 1983. — Statut actuel des reptiles et amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères (Var, Sud-Est de la France). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, Fr., 9 : 35-51.
- FALCONER D.S., 1974. — Introduction à la génétique quantitative. Ed. Masson, Paris : 1-289.
- FOSTER J.B., 1964. — Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202 : 234-235.
- GLIWICZ J., 1980. — Island populations of rodents : their organization and functioning. *Biol. Rev.*, 55 : 109-138.
- GRANJON L., 1987. — Evolution allopatrique chez les Muridés : mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez *Mastomys* et *Rattus*. *Thèse de Doctorat*, USTL Montpellier : 1-163.
- GRANJON L., CHEYLAN G., 1988. — Mécanismes de coexistence dans une guilda de Muridés insulaires (*Rattus rattus*, *Apodemus sylvaticus* et *Mus musculus domesticus*, en Corse) : conséquences évolutives. *Z. für Säugetierkunde* 53 : 301-316.
- HALPIN Z.T., SULLIVAN T.P., 1978. — Social interactions in island and mainland populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *J. Mamm.*, 59 : 395-401.
- HEANEY L.R., PATTERSON B.D. (Eds), 1986. — Island biogeography of mammals. Academic Press, London : 1-271.
- KAHMANN H., HAEDRICH B., 1957. — Eine Untersuchung an *Rattus rattus*, Linnaeus, 1758, auf der Insel Korsika. *Zool. Anz.*, 158 : 233-257.
- KILPATRICK W.C., 1981. — Genetic structure of insular populations, in « *Mammalian population genetics* », SMITH M.H. et JOULE J. Ed., Georgia Press, Athens : 28-59.
- LAMOTTE M., 1986. — Les peuplements insulaires, modèles pour l'étude de l'évolution ? *Bull. Ecol.*, 17 : 121-125.
- LAWLOR T.E., 1982. — The evolution of body size in mammals : evidence from insular populations in Mexico. *Am. Nat.*, 123 : 468-484.
- LOMOLINO M.V., 1985. — Body size of mammals on islands : the island rule reexamined. *Am. Nat.*, 125 : 310-316.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967. — The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press : 1-203.
- MAC NAB B.K., 1971. — On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52 : 845-854.
- MAYR E., 1942. — Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York : 1-334.
- MEIN P., 1983. — Particularités de l'évolution insulaire chez les petits mammifères. *Coll. Int. CNRS n° 330 : Modalités. Rythmes et Mécanismes de l'Évolution Biologique* : 189-193.

- MELTON R.H., 1982. — Body size and island *Peromyscus* : a pattern and a hypothesis. *Evol. Theory*, 6 : 113-126.
- NEI M., MARUYAMA T., CHAKRABORTY R., 1975. — The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29 : 1-10.
- PASTEUR N., PASTEUR G., BONHOMME F., CATALAN J., BRITTON-DAVIDIAN J., 1987. — Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines. Ed. Lavoisier, Paris : 1-217.
- PATTON J.L., YANG S.Y., MYERS P., 1975. — Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos archipelago, Ecuador. *Syst. Zool.*, 24 : 296-310.
- SCHMITT L.H., 1978. — Genetic variation in isolated populations of the Australian bush-rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution*, 32 : 1-14.
- SONDAAR P.Y., 1977. — Insularity and its effects on mammal evolution, in « Major patterns in vertebrate evolution », HECHT M.K., GOODY P.C. et HECHT B.M. Ed., Plenum Press. New York : 671-707.
- SOULE M.E., YANG S.Y., WEILER M.G.W., GORMAN G.C., 1973. — Island lizards : the genetic-phenetic variation correlation. *Nature*, 242 : 191-193.
- THALER L., 1973. — Nanisme et gigantisme insulaire. *La Recherche*, 37 : 741-750.
- VIDAL P., 1986. — Avifaune des îles d'Hyères (Var). *Faune de Provence*, 7 : 40-71.
- VIGNE J.D., ALCOVER J.A., 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 des sociétés savantes, Montpellier, Sciences, fasc. II : 79-91.
- WAYNE R.K., O' BRIEN S.J., 1986. — Empirical demonstration that structural gene and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains. *J. Mamm.*, 59 : 395-401.
- WILLIAMSON M., 1981. — Island populations. Oxford Univ. Press, Oxford : 1-286.