

Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*

Gilles CHEYLAN

Museum d'Histoire Naturelle. 6 rue Espariat. 13100 Aix-en-Provence France.

Cheyland, G. 1999. Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears 6 / Mon. Inst. Est. Bal. 66: 83-104. ISBN: 84-87026-86-9. Palma de Mallorca.

Les populations de rats noirs *Rattus rattus* habitant un gradient étendu d'îles tyrrhéniennes et provençales ne montrent pas de réduction de leur variabilité génétique, lorsqu'on les compare aux localités continentales d'où elles sont probablement issues. Le maintien de cette variabilité est discuté à la lumière des caractéristiques démographiques des populations étudiées et des pressions sélectives qu'elles subissent. Les populations de taille variant entre 100 et 1000 individus, vivant dans des îles où les pressions sélectives sont faibles, sont les plus polymorphes. Ce polymorphisme est probablement lié à l'introduction occasionnelle d'allèles nouveaux, fixés lors des périodes où la population est numériquement faible, sans toutefois atteindre un seuil et une durée où elle subirait les effets de bottleneck. En revanche, les populations habitant les petites îles éloignées et celles habitant la Corse et la Sardaigne, sont caractérisées par un polymorphisme faible, sans doute lié aux pressions sélectives et aux phénomènes de dérive dans les îlots. La réduction de tous les paramètres de la fécondité, en réponse à une probable réduction de la mortalité dans les petites îles, permet à ces populations d'atteindre des densités très élevées avec des variations d'effectifs atténuées, contribuant à minimiser les risques d'extinction.

Mots-clés: Evolution, Îles méditerranéennes, Paramètres démographiques, Polymorphisme enzymatique, *Rattus rattus*, Taux d'extinction.

Fast evolution of small mediterranean insular populations of *Rattus rattus*

Black rat populations found in small Mediterranean islands, ranging in size from 0,2 to 1250 ha, do not show any decrease in genetic polymorphism, when compared to mainland ones. This unexpected result is discussed in the light of the demographic characteristics of these insular populations, and the expected selective pressures. The most polymorphic populations are those inhabiting islands where predation/competition pressures are weak. These populations range in size from 100 to 1000 individuals. They are thus prone to differentiation following the introduction of new alleles during low density stages. Furthermore, because of their on-going K-strategy, they probably never undergo drastic abundance variations leading to variability loss. On the contrary, Corsican and Sardinian populations, as well as those found in small remote islands, are much less variable than continental ones. It is supposed that very small populations, tentatively assumed to be under 100 individuals, experience genetic drift, as well as high extinction rates, while the Corsican-Sardinian population experience strong selective

pressures, as illustrated by reduced corporal size, precocious sexual maturity and an expanded breeding season. Because of the probable reduced mortality on small islands, the low reproductive rates of these populations induce stable high density populations, further reducing the risk of extinction.

Key words: Demographic parameters, Enzymatic polymorphism, Evolution, Extinction rates, Mediterranean islands, *Rattus rattus*.

Evolució ràpida de poblacions insulars mediterrànies petites de *Rattus rattus*.

Les poblacions de rates negres *Rattus rattus* que habiten un gradient estens d'illes tirrèniques i provençals no mostren reducció de la seva variabilitat genètica quan se les compara amb les localitats continentals d'on segurament provenen. Es discuteix el manteniment d'aquesta variabilitat a la llum de les característiques demogràfiques de les poblacions estudiades i de les pressions selectives que sofreixen. Les poblacions de mida entre 100 i 1000 individus, que viuen a illes on les pressions selectives són dèbils, són les més polimorfes. Aquest polimorfisme probablement està lligat a la introducció ocasional de nous al·lels, fixats en moments en que la població és numèricament feble, sense, però, assolir un llinard i una durada en que sofririen els efectes d'un "coll de botella". Per contra, les poblacions que viuen a les illes petites allunyades i les que viuen a Còrsega i a Sardenya estan caracteritzades per un polimorfisme dèbil, lligats sens dubte a pressions selectives i a fenòmens de deriva als illots. La reducció de tots els paràmetres de la fecunditat, en resposta a una probable reducció de la mortalitat a les illes petites, permet aquestes poblacions assolir densitats molt elevades amb variacions d'efectius atenuades, cosa que contribueix a minimitzar els riscos d'extinció.

Paraules clau: Evolució, Illes mediterrànies, Paràmetres demogràfics, Polimorfisme enzimàtic, *Rattus rattus*, Taxa d'extinció

Introduction

Le maintien à long terme de petites populations isolées suppose un certain nombre de modifications comportementales, démographiques, écologiques, génétiques, voire morphologiques. Ces modifications se manifestent plus ou moins rapidement, en fonction de la taille de la population fondatrice, de la durée de l'isolement et des phénomènes de dérive liés à des périodes de très faibles densités ("bottlenecks"). C'est ainsi que les populations insulaires sont généralement caractérisées par une réduction de la variabilité, aussi bien génétique que phénotypique, par des fortes densités autorisées par une réduction des comportements agonistiques, et par une démographie tendant vers un type "K". Néanmoins, toutes ces adaptations ne sont apparentes qu'après une durée d'isolement d'autant plus longue, que le rythme de

renouvellement des générations est lent. Il est donc rare de pouvoir mesurer la rapidité d'acquisition de ces adaptations, car la durée d'isolement des populations n'est pas connue de façon précise dans la plupart des cas, et la vitesse d'évolution des espèces est trop lente.

Les découvertes récentes de faunes de micromammifères dans l'holocène de la Corse très précisément datées (Vigne, 1992; Vigne et Valladas, 1996), permettent de mesurer cette vitesse d'évolution chez quelques espèces (*Rattus rattus*, *Mus musculus*, *Crocidura suaveolens*) dont le renouvellement des populations est rapide. Par ailleurs, ces espèces ont fait l'objet d'études poussées sur leur biologie et leur polymorphisme au cours des dernières années. Elles constituent donc un matériel de choix pour étudier le rythme et la rapidité d'acquisition des caractères concernés par le "syndrome d'insularité".

Le rat noir *Rattus rattus* constitue un modèle de choix pour étudier ces phénomènes de différenciation. C'est une espèce dont l'apparition dans les îles méditerranéennes est bien datée, dont les capacités d'adaptation à des habitats nouveaux sont remarquables, et dont la démographie est susceptible de nombreux ajustements. Depuis une vingtaine d'années, cette espèce a fait l'objet de nombreux travaux dans les îles méditerranéennes de Corse, Sardaigne et côte provençale. Ces recherches portent sur divers aspects de l'élargissement de sa niche écologique: le régime alimentaire (Cheylan, 1988); la répartition dans différents habitats (Granjon et Cheylan, 1988); la compétition interspécifique avec d'autres Muridés (Granjon et Cheylan, 1988), la compétition intraspécifique (Granjon et Cheylan, 1989), sur certains paramètres démographiques, tels que la fécondité, les densités et les variations d'abondances (Cheylan et Granjon, 1987, Granjon *et al.*, 1992; Granjon et Cheylan, 1993), le comportement agonistique (Granjon et Cheylan, 1990b), la variabilité des isozymes (Cheylan *et al.*, 1998), de certains caractères morphologiques (Granjon et Cheylan, 1990a) et leur évolution récente (Vigne *et al.* 1993).

Ces recherches ont révélé la diversité des adaptations réalisées par cette espèce dans les petites îles et leur importance pour le maintien de populations isolées. Il apparaît ainsi que ces petites populations se caractérisent par des densités très élevées, autorisées par une réduction des comportements agressifs, ce qui favorise le maintien d'un polymorphisme enzymatique élevé. Les conséquences de ces différentes adaptations sur le maintien de la variabilité de populations insulaires de rats noirs sont présentées dans cet article.

Matériel et méthodes

82 îles du littoral provençal, corse et sarde ont été prospectées pour y rechercher la présence éventuelle de rats (Cheylan, 1984a

et b, 1988 et inédit); pour celà, les crottes, terriers et caches de nourriture ont été attentivement recherchées. De plus, 28 îles ont été piégées pour estimer les abondances des rats. Ces résultats ont fourni une répartition de l'espèce dans les îlots en fonction de leur surface et de leur isolement.

En plus de cette prospection, cinq sites principaux ont été étudiés par la méthode des quadrats de piégeage avec marquage des individus (Fig. 1).

1) l'île de Port-Cros (îles d'Hyères, Var), d'une superficie de 640 ha, où les variations d'abondances ont été étudiées sur une ligne de pièges de 1978 à 1995. De plus, un quadrat de 5 ha a été échantillonné en 1984 et 1986 (Cheylan et Granjon, 1985; Granjon et Cheylan, 1993);

2) l'île de Riou, d'une superficie de 90 ha, les îlots du grand Congloué (2 ha) et du Petit Congloué (0,4 ha), situés près de Marseille (Bouches-du-Rhône), ont été échantillonnés de février à avril 97 pour Riou, sur un quadrat de 2,7 ha (Letrado, 1997), en septembre 1984 et septembre 1995 pour le Grand et le Petit Congloué, respectivement.

3) le vallon d'Elbo, dans la Réserve Naturelle de Scandola (commune de Galeria, Haute Corse), où les rats ont été échantillonné sur un quadrat de 3,8 ha et 1984-85 (Granjon et Cheylan, 1988);

4) L'île Lavezzi (66 ha), située près de Bonifacio (Corse du sud) où les rats ont été échantillonnés en juillet 1984 sur un quadrat de 4,4 ha, et l'île Piana (6,4 ha) échantillonnée en totalité en octobre 85 (Cheylan et Granjon, 1987);

5) La Tour du Valat (Camargue), où un quadrat de 3 ha a été échantillonné en octobre 1984 et avril 1985 (Granjon et Cheylan, inéd.).

Dans tous ces sites, les animaux ont été capturés avec des pièges grillagés permettant la capture d'animaux vivants. Les pièges sont disposés à des jalons espacés de 20 m. Ils sont visités vers le milieu de la nuit (21-24 h) et tôt le matin, afin que les individus capturés souffrent le moins possible de la capture. Il sont

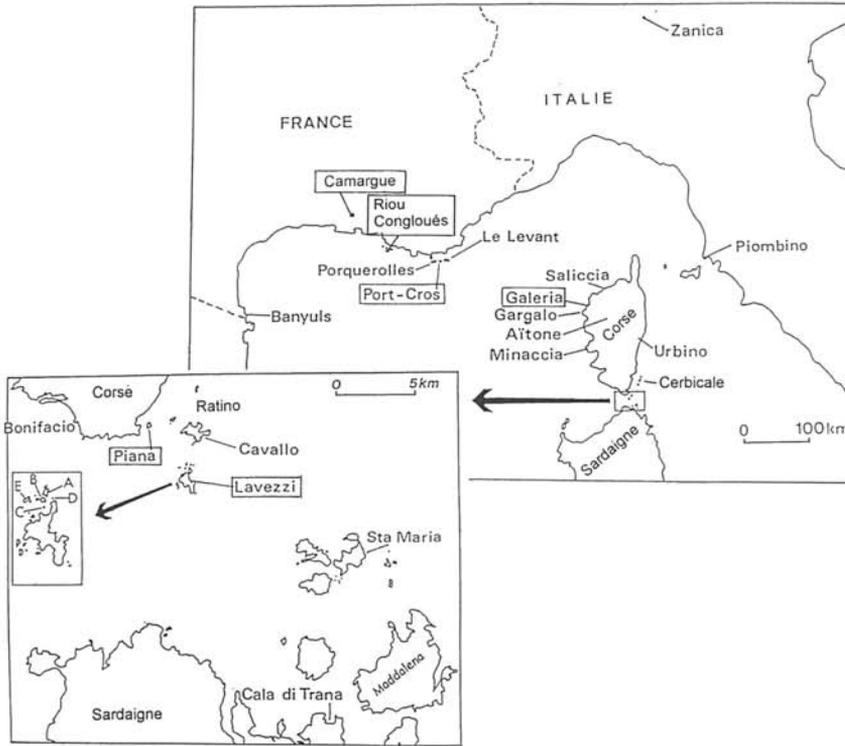


Fig. 1. Principales localités étudiées. Les localités encadrées ont fait l'objet de quadrats de pièges pour étudier les densités.

Figure 1. Main locations studied. Boxed names indicate places more thoroughly studied by means of standard trapping.

mesurés et identifiés avec des marques métalliques numérotées fixées à l'oreille, ou par injection sous-cutanée d'une micro-puce permettant une identification à une distance de 10 - 20 cm avec un lecteur Trovan. Les animaux sont ensuite relâchés. Les captures sont poursuivies jusqu'à ce que plus de 50 % des animaux soient marqués (en général 60-70 %), ce qui nécessite 5-10 jours de piégeages selon les densités. Après quelques jours d'arrêt, les animaux sont recapturés, et les densités estimées selon 2 indices: Lincoln et Hayne (Cheylan et Granjon, 1985; Letrado 1997).

Le polymorphisme enzymatique a été étudié par électrophorèse des protéines codant 26 loci (Cheylan *et al.*, 1998). 242 individus provenant de 15 localités insulaires, plus 3 localités continentales, ont été étudiés (Fig. 1). Ces échantillons proviennent des îles d'Hyères (Var): Port-Cros, Porquerolles et le Levant, des îles Lavezzi (Corse du sud): Lavezzi et ses îlots, Piana et Cavallo, l'île sarde de Santa Maria (archipel de la Maddalena), de l'île de Gargalo (Réserve Naturelle de Scandola, Haute-Corse), ainsi que de 6 localités corses (Saliccia, Galeria, Aitone, Minaccia, Bonifacio et Urbino) et une

localité de la côte sarde (Cala di Trana, près de Palau). Ces populations insulaires ont été comparées avec 3 populations continentales: Banyuls (Pyrénées-orientales, France), Zanica (Lombardie) et Piombino (Toscane) en Italie.

Une électrophorèse sur gel d'amidon a été réalisée sur 21 protéines codant 26 loci selon la méthodologie décrite par Pasteur *et al.*, 1987. Les organes utilisés étaient le sang, les reins et le foie.

Résultats

1) Répartition géographique

Dans les 82 îles du littoral provençal, corse et sarde prospectées, le rat apparaît déjà sur certains îlots mesurant 0,1 ha (Tab. 1); il est néanmoins absent dans 32 % des îlots mesurant entre 0,1 et 0,9 ha (N=22), et dans 22 % des îlots mesurant entre 1 et 12 ha (N=37). En revanche, il est présent dans 100 % des îles de surface >13 ha (N=23). Son absence dans certains petits îlots (0,9 ha) peut s'expliquer par la topographie ne permettant pas la présence de végétaux pouvant servir de base de nourriture aux rats (îlots trop plats où les embruns ne permettent pas la croissance de végétaux non-halophiles). En revanche, tous les îlots visités de surface >1 ha possèdent une couverture végétale permettant à une population de rats de s'installer.

Si l'on compare l'éloignement de ces îlots à une source potentielle d'immigration, on constate que l'isolement est le facteur expliquant le mieux la répartition des rats dans les îlots. En effet, l'isolement moyen des îlots (surfaces 1-12 ha) où il est absent, est de 1481 m ($\sigma = 1219$, extrêmes: 325-3800 m) contre 223 m ($\sigma = 248$, extrêmes: 5-1125 m) là où il est présent ($t=5,35$, 35 ddl, $P<0,001$).

Les rats pourraient donc coloniser de façon plus fréquente les îlots proches que les îlots éloignés. Afin de tester cette hypothèse, nous avons éradiqué les populations de certains îlots et contrôlé par la suite leur vitesse de recolonisation (Tab. 2). Les îles ont été piégées de façon intensive jusqu'à l'arrêt des

captures, puis empoisonnés avec plusieurs kg de Coumafène répartis sur toute la surface de l'îlot. Les îlots ont été contrôlés 3 à 15 mois plus tard pour vérifier leur recolonisation éventuelle.

Les différences observées confirment l'importance de l'isolement dans les processus de recolonisation. Dans les îlots situés à <100 m d'une source potentielle d'immigration, des rats sont à nouveau présents moins de 15 mois après leur éradication, sauf à l'île Longue, située à la pointe d'un cap rendant la traversée difficile à la nage, à cause des courants. En revanche, les îlots situés à >100 m d'une source d'immigration ne sont généralement pas recolonisés 5 mois plus tard, ce qui confirme l'effet de distance sur les processus de dispersion.

Comme la probabilité de colonisation décroît avec la distance mais croît avec le temps, il est probable qu'une durée d'observation supérieure à 15 mois montrerait la recolonisation de certains îlots situés à >100 m d'une source de d'immigration. Néanmoins, dans certains cas, un isolement de 400 m seulement est suffisant pour interdire toute recolonisation durant de nombreuses années. A la Gabinière, située à 400 m au sud de Port-Cros (Var), où des rats sont signalés en 1937 par R. Hainard (1962), la population a été éradiquée en 1971 par J. Besson, et n'a toujours pas été recolonisée en 1995 (*obs. pers.*).

En revanche, sur l'île du Toro (archipel des Cerbicales, commune de Porto Vecchio, Corse du sud), où les rats étaient absents depuis 1971 au moins (Lanza, 1972), ceux-ci sont apparus entre la fin 1986 et 1988 (Thibault, *com. pers.*), et étaient très abondants en juillet 1990 (Granjon *et al.*, 1992), bien que la plus proche source de colonisation (île Forana) soit distante de 3800 m.

Les immigrants se recrutent essentiellement parmi les mâles subadultes. En octobre, les 8 individus capturés sur Lavezzi C et D pesaient entre 160 et 180 g et comptaient 7 mâles et 1 femelle. En revanche, les individus capturés au même moment sur les îlots A et B, non éradiqués, pesaient entre 80 et 240 g et

1.1: Îles de Provence

<i>îles</i>	<i>surface (ha)</i>	<i>isolement (m)</i>	<i>altitude (m)</i>	<i>R. rattus</i>
Porquerolles	1250	2300	142	+
Le Levant	1010	9150	140	+
Port-Cros	640	1000 LV 8200 C	196	+
Ste Marguerite	210	1300	28	+
Le Frioul	203	1800	71	+
Riou	90	3000	191	+
Les Embiez	90	100	57	+
Bagaud	45	450 PC	59	+
St Honorat	36	750 SM	6	+
Maïre	28	50	141	+
Jarre	18	800 C 900 PL	57	+
Plane	15	700 RI	22	+
Grand Ribaud	15	600	45	+
Verte	15	600	49	+
Bendor	8	150	17	+
Gd Rouveau	6,5	620 EM	31	+
Tradelière	3,2	150	3	+
Gabinière	3	400	62	+†
Jarron	3	5	33	+
Pt Langoustier	2,5	100	12	+
Gros Sarranié	2,3	100	26	+
Tiboulen Maïre	2,2	125	47	+
Les Vieilles	2,2	100	11	+
Gd Congloué	2	175	50	+
Longue	2	75	27	+
Lion de terre	1,5	25	15	+
D'Or	1,2	175	13	+
Rousset	1,2	10	16	+
Tiboulen Frioul	1,1	325	30	0
Petit Rouveau	1	50	11	+
St Féréol	1	250	3	+
Lion de mer	1	550	15	+
Rousse	1	150	18	+
Pt Ribaud	0,8	175	15	+
Pt Sarranié	0,8	400 GS	25	+
Endoume nord	0,7	200	7	0
Léoube	0,6	100	13	+
Redonne	0,6	125	11	+
Ratonnière	0,5	150 LO 375 C	15	+
Pt Congloué	0,5	270 RI	30	+
Rascas	0,5	150	15	+
Croisette	0,5	250	7	+
Estagnol sud	0,3	25	8	+
Estagnol nord	0,3	25	8	+
Deux Frères*	0,3	520	37	0
Fourmigues**	0,2	1500	10	0
Impériaux***	0,2	350 RI	15	0

Table 1. Répartition de *Rattus rattus* dans les îles de Provence. Les prospections ont été réalisées entre 1978 et 1986. + = rat présent; 0 = rat absent. † = population éradiquée en 1971. Abreviations: C: Continent; LV: Levant; PC: Port-Cros; SM: Ste Marguerite; PL: Plane; RI: Riou; EM: Embiez; GS: Gros Sarranié; LO: Longue. *près du Cap Sicié; ** Presqu'île de l'Escampobariou; *** près de Riou.

Table 1. Insular distribution of Rattus rattus in Provence (1978-1986). + = Rat present; 0 = Rat absent; † = population eradicated in 1971.

Taula 1. Suite. Répartition de *Rattus rattus* dans les îles de Corse et de l'archipel de la Maddalena (Sardaigne). Prospections réalisées entre 1982 et 1986. Abreviations: C: Corse; CV: Cavallo; PCB: Piana di Cerbicale; MM: Maestro Maria; PC: Piana di Cavallo; FR: Forana; B: ilot B de Lavezzi; LV: Lavezzi; PT: Pietricaggiosa; RT: Ratino; MD: Maddalena; RZ: Razzoli; SM: Santa Maria; SP: Spargi; CR: Corcelli. * Le rat est apparu sur Toro entre la fin de l'année 1986 et 1988 (J.C. Thibault, *com. pers.*).

*Table 1 (Continued). Distribution of Rattus rattus in the satellite islands off Corsica and in the Maddalena Archipelago (North Eastern Sardinia) (1982-86). * This island was colonised by rats between 1986 and 1988 (Thibault com. pers.).*

1.2: Corse

îles	surface (ha)	isolement (m)	altitude (m)	R. rattus
Cavallo	115	2350 C	32	+
Lavezzi	66	1250 CV	40	+
Mezzumare	37,2	1550 C	80	+
Gargalo	23	50	129	+
Piana Cerbicale	18,5	1620	37	+
Forana	15,4	820 PCB	34	+
Giraglia	9,4	1500	58	0
Piana Cavallo	6,4	300	9	+
Pietricaggiosa	4,6	1850 C 500 MM	10	+
Maestro Maria	2,8	200 PCB	7	+
Ratino	2,9	670 CV 1125 PC	15	+
Toro Grande	2,6	3800 FR	34	0*
Spano	1,8	50	15	+
Porraccia Sud	1,7	1950	19	0
Lavezzi A	1,7	15 B	18	+
Lavezzi B	1,5	75 LV	29	+
Lavezzi E	1,3	215 B	16	+
Sperdutti	1,3	2500 CV	12	0
Finocchiarola	1	200	29	+
Bruzzi	1	200	9	+
Mezzo	0,8	250	13	+
Porraccia Nord	0,7	20	6	0
Vacca	0,5	1000 PT	24	0
Lavezzi C	0,4	90 LV	10	+
Porri (Scandola)	0,3	150	31	0
Palazzu	0,3	100	30	+
Lavezzi D	0,2	35 LV	5	+
ilot Sud Ratino	0,13	200 RT	5	+

1.3: Archipel de la Maddalena (Sardaigne)

îles	surface (ha)	isolement (m)	altitude (m)	R. rattus
Spargi	419	1600 MD	155	+
Santa Maria	186	100 RZ	49	+
Razzoli	167	100 SM	65	+
Corcelli	12	1125 SM	31	+
Spargiotto	11	675 SP	48	0
Barettini	10	700 CR	40	0
Piana di Corcelli	5	125 CR	14	+

Isolement (m)	îlots	dates éradication	N rats capturés	dates contrôles	résultats contrôles
175	Gd Congloué	12/2 au 17/3/95	48	7/95 pas de rats	25/1/97: recolonisé
400	Gabinière	29/3 et 8/11/71	?	4/7/72, 28/5/77, 3/7/83, 27/5/95	Non Recolonisé
375 (150)	Ratonnière	7/5 au 26/6/84	5	16 au 18/2/85	Non Recolonisé
100	Pt Langoustier	13 au 20/11/83	25	16 au 18/2/85	2 rats
75	Longue	11 au 26/6/84	10	16 au 18/2/85	Non Recolonisé
215	Lavezzi E	3 au 6/7/84	2	1 au 4/10/84	1 rat*
90	Lavezzi C	3 au 6/7/84	5	1 au 4/10/84	2 rats
35	Lavezzi D	3 au 6/7/84	5	1 au 4/10/84	6 rats

Table 2. Résultats des expériences d'éradications des populations de *Rattus rattus* dans les îlots de Provence et de Corse. Le Grand Congloué appartient à l'archipel de Riou, près de Marseille; les 4 îles suivantes appartiennent aux îles d'Hyères (Var); les 3 dernières aux îles Lavezzi (Corse du sud). La Gabinière a été éradiquée par J. Besson. Les contrôles du Grand Congloué ont été effectués par P. Vidal. * D'après sa taille, ce rat n'était pas un immigrant et avait échappé aux piègeages de juillet.

*Table 2. Island recolonisation processes after eradication of rat populations. Grand Congloué belongs to the Riou Archipelago off Marseilles. Gabinière, Ratonnière, Petit Langoustier and Longue belong to the Hyères Archipelago off the coast of Provence. The Lavezzi islets lay in the Bonifacio Straits, between Corsica and Sardinia. The eradication of the rat population of the Gabinière was performed by J. Besson. The Grand Congloué surveys were performed by P. Vidal. * Because of its large size, this rat was probably not an immigrant and probably escaped eradication.*

comptaient 17 mâles et 17 femelles (Cheylan et Granjon, 1987). Outre l'effet d'isolement, la probabilité de colonisation des îlots est donc fortement diminuée par le sex-ratio très déséquilibré en faveur des mâles. Enfin, compte tenu de la reproduction concentrée en mars-août dans les îlots, cette immigration est sans doute saisonnière, se plaçant essentiellement en automne et en hiver, au moment où les conditions météorologiques sont les plus défavorables pour immigrer, car la mer est souvent agitée et la navigation de plaisance est peu fréquente.

2) Variabilité génétique

Sur les 26 loci analysés, 11 sont polymorphes dans au moins une population: *Ada*, *Amy*, *Est-2*, *Gda*, *Got-2*, *Hbb*, *Ldh-2*, *Mdh-2*, *Mpi*, *Np*, *Pgd*. Les paramètres de la variabilité génétique sont présentés dans le tableau 3.

Tous les échantillons sont en équilibre de Hardy-Weinberg. La variabilité varie de $H = 0,0$ dans l'échantillon monomorphe de Zanica, à $H = 0,049$ dans l'échantillon de l'île du Levant. Bien que ces niveaux de variabilité soient faibles, des différences apparaissent selon les localités: dans les 2 grandes îles (Corse et Sardaigne), la variabilité est plus faible que dans les petites îles de surface <1250 ha ($H = 0,019$ vs $0,028$).

La relation entre la surface de l'île et la variabilité a été recherchée dans les îles de surface <1250 ha. Une corrélation significative a été observée entre la surface de l'île et l'hétérozygotie moyenne (test de Pearson, $r = 0,717$, $P = 0,013$ pour 11 îles). Les valeurs les plus faibles sont observées dans les îles les plus petites (îlots de Lavezzi, surface 2 ha), tandis que celles >100 ha (Cavallo, Sta Maria, Port-Cros, Porquerolles, le Levant) ont des populations dont la variabilité est élevée. Une exception a été notée avec l'île Lavezzi (66 ha, 9500 m), suggérant un effet de la distance d'isolation, car le niveau de variabilité de cette île est plus proche de celui de ses îlots, que de celui d'îles de taille comparable.

Nous avons comparé les îles en les rassemblant en 3 groupes, selon leur surface et leur isolation: 1) les grandes îles (Corse +

Sardaigne); 2) les petites îles proches (Piana: 6,4 ha, 300m; Gargalo: 23 ha, 50 m) ou étendues (Cavallo: 115 ha; Sta Maria: 186 ha; Port-Cros: 640 ha; Le Levant: 1010 ha; Porquerolles: 1250 ha); 3) les petites îles éloignées (Lavezzi et ses îlots satellites). Les niveaux d'hétérozygotie ont été comparés entre ces 3 groupes d'îles et les localités méditerranéennes continentales, en utilisant le coefficient de corrélation de rang de Spearman.

Les résultats montrent que les îles proches ou étendues ont un niveau de variabilité supérieur à celui de la Corse et de la Sardaigne, et de l'île Lavezzi et ses îlots satellites ($R = 0,7769$, $P < 0,005$ et $R = 0,8367$, $P < 0,005$ respectivement). Toutes les autres comparaisons, y compris îles-continent, ne sont pas significatives ($-0,1559 < R < 0,6211$, $P > 0,15$).

Bien que les niveaux de variabilité observés soient faibles, l'étude des populations insulaires ne montre pas de réduction de la variabilité, par rapport aux populations continentales de référence. Seules les îles très petites, et(ou) géographiquement isolées, montrent une réduction de la variabilité, sans doute due aux effets de fondation et de dérive. Les populations des autres îles ont des valeurs élevées, les niveaux de variabilité étant supérieurs dans les petites îles (6 à 1250 ha), que dans les grandes (Corse et Sardaigne).

Ces résultats sont en contradiction avec les prédictions d'une réduction de la variabilité dans les îles et d'une augmentation de la différenciation inter-îles, prédictions observées chez de nombreuses espèces vertébrées (Frankham, 1997). D'autres processus sont donc vraisemblablement en oeuvre pour expliquer les différences observées ici, tels que les modes de colonisation, la structure et la dynamique des populations.

3) Origine des populations étudiées.

L'isolation des îles tyrrhéniennes suggère que leur colonisation par les rats s'est faite à partir d'introductions involontaires par

3.1: Îles Tyrrhénienes

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Corse (moyenne)	14,3±5,13	1,10±0,00	7,7±0,00	0,019±0,009
Saliccia Galeria	13	1,1±0,1	7,7	0,030±0,021
Aitone Minaccia Urbino	10	1,1±0,1	7,7	0,018±0,012
Bonifacio	20	1,1±0,1	7,7	0,013±0,011
Sardaigne				
Cala di Trana	8	1,0	3,8	0,015±0,015
\bar{X} grandes îles	12,8±5,25	1,08±0,05	7,1±9,5	0,019±0,008

3.2: Petites îles

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Corse				
Sardaigne				
Gargalo	9	1,1±0,1	11,5	0,033±0,019
Lavezzi	15	1,1±0,1	3,8	0,009±0,09
Lavezzi A	13	1,1±0,1	7,7	0,021±0,014
Lavezzi B	15	1,1±0,1	11,5	0,017±0,010
Lavezzi CDE	9	1,1±0,1	7,7	0,018±0,015
Lavezzi moyenne	13,0±2,83	1,1±0,0	7,7±3,14	0,016±0,005
Piana	25	1,2±0,1	11,5	0,026±0,016
Cavallo	13	1,2±0,1	15,4	0,032±0,016
Sta Maria	9	1,1±0,1	11,5	0,035±0,022
Provence				
Port-Cros	11	1,1±0,1	7,7	0,039±0,027
Le Levant	3	1,1±0,1	11,5	0,049±0,028
Porquerolles	17	1,1±0,1	11,5	0,034±0,019
\bar{X} petites îles (Lavezzi exclue)	12,4±7,00	1,14±0,05	11,6±2,22	0,033±0,007

3.3: Continent

<i>localité</i>	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	<i>H</i>
Piombino	27	1,2±0,1	15,4	0,035±0,021
Zanica	10	1,0±0,0	0	0,000±0,000
Banyuls	15	1,1±0,1	7,7	0,027±0,019
\bar{X} continent	21±8,49	1,16±0,071	12,7±5,44	0,032±0,006

3.4: Moyennes

localité	N	A	P	H
Moyenne îles	12,7±5,35	1,12±0,046	9,3±3,18	0,024±0,011
\bar{X} continent	17,3±8,74	1,13±0,100	10,2±7,70	0,026±0,018
\bar{X} générale	13,4±5,98	1,12±0,054	9,5±3,96	0,025±0,012

Table 3. Variabilité génétique à 26 loci de 16 populations méditerranéennes de *Rattus rattus*. N=taille de l'échantillon; A= nombre moyen d'allèles par locus; H= Hétérozygotie moyenne (Nei, 1978).

Table 3. Genetic variability at 26 loci in 16 Mediterranean populations of *Rattus rattus*. N = Sample size; A = Mean number of alleles per locus; H = Mean Heterozygosity (Nei, 1978).

l'homme. Les premières traces d'occupation humaine de ces îles datent du 9^{ème} millénaire BP en Corse, et probablement plus tôt en Sardaigne (Vigne, 1992). Par la suite, la Corse a été colonisée par les Phoeniciens, les Carthaginois et les Romains entre 800 et 238 BC. Enfin, l'île a été intégrée à la république de Gênes au 15^{ème} siècle, puis achetée par la France en 1758.

Les premières preuves de présence du rat en Corse datent de 393-151 BC (grotte du Monte di Tuda, près d'Oletta, Haute-Corse) (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994), mais les échanges maritimes fréquents au cours de l'âge du fer autorisent une introduction plus ancienne. En Sardaigne, l'espèce a été mentionnée dans des niveaux datés de 3500 BC dans la grotte de Su Guanu, près d'Oliena, par Sanges et Alcover (1980), mais la validité de cette datation demande à être confirmée (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994).

La colonisation des îlots satellites de la Corse et de la Sardaigne s'est sans doute effectuée de façon rapide après la colonisation des îles principales. En effet, des traces d'occupation néolithique sont connues à Lavezzi (Agostini, 1978), où la présence du rat est documentée entre le 14^{ème} et le 17^{ème} siècle de notre ère (Vigne *et al.*, 1993). Différentes origines sont possibles pour la

population de Lavezzi, compte tenu de la présence d'allèles communs à la Corse (Got 2^{no}) et à l'île de la Maddalena en Sardaigne (Np¹⁷). Les origines multiples des populations des îlots ont probablement considérablement réduit l'effet de fondation et ont contribué à un niveau de variabilité initial élevé de la population des îles tyrrhéniques.

4) Fécondité.

Les populations insulaires anciennes sont généralement caractérisées par une démographie de type K, qui réduit les risques d'extinction en ralentissant le rythme de renouvellement des générations. Chez des espèces comme le rat noir, le taux de fécondité élevé favorise une colonisation rapide à partir d'un faible effectif de fondateurs, mais l'on peut attendre, chez les populations anciennement installées, à un glissement vers une stratégie de type K, caractérisée par un accroissement des taux de survie, et en corollaire, une réduction de la fécondité.

Les données recueillies sur les recaptures d'animaux marqués ne sont pas suffisamment nombreuses pour comparer la longévité des individus continentaux et insulaires. En revanche, les taux de fécondité indiquent clairement une réduction des valeurs de ce paramètre dans les îles.

L'autopsie de 110 femelles adultes (gestantes ou présence de cicatrices utérines) provenant des îles de Provence, Corse et îles satellites de la Corse a donné le nombre suivant d'embryons par femelle: Corse $x = 5,38$ $\sigma=1,89$ $N = 13$; îles Lavezzi $x = 6,20$ $\sigma=2,59$ $N = 5$; îles Cerbicale $x = 5,0$ $\sigma=2,2$ $N=8$; îles de Provence $x = 6,86$ $\sigma=1,77$ $N = 7$. Ces résultats sont cohérents avec les données publiées à Minorque par Alcover (1983: 652): $x = 5,1$ et à Chypre par Watson (1950): $x = 6,1$ et montrent une réduction de la fécondité dans les îles méditerranéennes, lorsqu'on les compare avec 1 localité d'Espagne continentale (Zamorano, 1985) et 4 localités d'Amérique du nord (Davis, 1953) situées sous des climats méditerranéens ou sub-tropicaux: Malaga (Espagne): $x = 6,7$; Thomasville (Georgie) $x = 5,8$; Tampa (Floride) $x = 6,4$; San Antonio (Texas) $x = 7,2$; San Francisco (Californie) $x = 7,4$ (Mann-Whitney U test = 7, $P < 0,05$). Nous ne possédons que 3 données sur la fécondité des femelles de Provence continentale, non intégrées dans le test ci-dessus: $x = 8,7$ $\sigma = 2,08$.

Le nombre de cicatrices utérines laissées par l'implantation des embryons nous donne pour chaque population une estimation du nombre de gestations portées par chaque femelle: Provence continentale: $x = 15,82$, $\sigma=10,79$, $N = 11$; Toscane: $x = 16,7$, $\sigma=7,10$, $N = 11$; Corse: $x = 8,67$, $\sigma=4,76$, $N = 21$; îles corses $x = 9,06$, $\sigma=4,38$, $N = 54$; îles Provence: $x = 10,51$, $\sigma=5,83$, $N = 35$. Le nombre de cicatrices ne diffère pas statistiquement lorsque l'on compare la Corse et les petites îles. En revanche, la différence est significative lorsque l'on compare la Provence continentale et les îles ($t = 2,62$ $P < 0,01$ pour la Corse; $t = 3,47$ $P < 0,01$ pour les petites îles de Corse), ainsi que lorsque l'on compare les îles provençales et le continent ($t = 2,12$ $P < 0,05$), le nombre moyen de cicatrices étant plus élevé sur le continent que sur les îles.

Compte tenu du nombre moyen d'embryons par femelle, les populations insulaires ont donc en moyenne 1,5 portées dans leur vie, contre 2,2 dans les populations con-

tinentalles (pour 7,1 embryons par portée: moyenne des 5 localités continentales citées précédemment). Les populations insulaires sont donc caractérisées par une réduction du nombre moyen de jeunes par portée ($x = 6,1$ vs 7,1 pour les populations continentales) et par une réduction du nombre moyen de reproductions durant la vie de la femelle ($x = 1,5$ vs 2,2 pour les populations continentales).

En effet, on constate un retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles insulaires, ce qui pourrait expliquer le nombre réduit de reproductions au cours de leur vie.

La taille moyenne à partir de laquelle 50 % des femelles sont sexuellement matures (présence d'embryons et/ou de cicatrices utérines) donne une indication sur l'âge de la maturité sexuelle, en supposant que la vitesse de croissance est comparable dans les différentes populations. Sur le continent, la maturité sexuelle est atteinte par 50 % des femelles à une taille moyenne (longueur T+C) de 161 mm en Provence; T+C: 158 mm, poids moyen 144 g en Toscane ($N = 14$), alors que dans la Province de Malaga (Espagne), les plus jeunes femelles avec cicatrices utérines mesurent 165 mm et pèsent 129 g (Zamorano, 1985). La maturité sexuelle est atteinte à une taille plus élevée dans les petites îles que sur le continent: T+C 168 mm, poids 153 g dans les îles corses ($N = 114$) et T+C: 175 mm, poids: 171 g dans les îles provençales ($N = 100$), suggérant un retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles. En revanche, la population corse semble acquérir la maturité sexuelle plus tôt que sur le continent: T+C: 151 mm, poids: 107 g ($N = 70$). La réduction du nombre de reproductions dans la vie des femelles insulaires pourrait donc s'expliquer par une réduction de leur durée de vie féconde.

Par ailleurs, alors qu'en Corse, des juvéniles âgés de 1 mois sont observés toute l'année, comme à Chypre (Watson, 1950), la reproduction est concentrée de mars à août dans les îlots, avec un maximum de mai à août (Tab. 4). Nous ne possédons pas de

mois	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
N	-	11	77	51	21	45	140	20	73	62	35	36
N Juv	-	0	1	4	3	8	29	3	0	0	0	0
N	67	7	54	30	-	41	19	4	-	26	16	-
N Juv	17	0	3	3	-	4	2	1	-	6	1	-

Table 4. Nombre de rats juvéniles âgés de 1 mois capturés dans les îlots de Corse et de Provence (lignes du haut) et en Corse (lignes du bas) selon le mois de l'année.

Table 4. Number of juvenile rats less than 1 month old trapped in the islands off the Provence and Corsican coasts (upper 2 rows) and in Corsica (lower 2 rows).

données sur la saison de reproduction en Provence continentale. A Malaga, dans le sud de l'Espagne, Zamorano (1985) a noté des femelles gravides de février à octobre, avec une interruption totale de la reproduction de novembre à janvier (N = 165 femelles autopsiées).

En conclusion, on assiste à une réduction de tous les paramètres de la fécondité dans les petites îles: retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle des femelles, contraction de la saison de reproduction, réduction du nombre de jeunes par portée et du nombre de portées dans la vie de la femelle; en revanche, les populations de Corse ne semblent pas présenter de réduction des paramètres de la fécondité comparable aux îles de surface <1250 ha, puisqu'elles sont matures plus tôt que sur le continent et se reproduisent toute l'année, contrairement à ces dernières (Tab. 5).

5) Densités et variations d'abondance

Sur les 3 quadrats échantillonnés durant plusieurs sessions: Elbo (près de Galeria, Haute-Corse) en 1984-85, Port-Cros (Var) en 1984 et 1986, et Riou (Bouches-du-Rhône) en 1997, les densités ont culminé en hiver/début du printemps (janvier à avril) et sont tombées à leur niveau le plus bas en été. A leur acmé,

ces populations ont atteint des densités de 13,5 individus/ha à Elbo (Granjon et Cheylan, 1988), 9,5 ind./ha à Port-Cros (Cheylan et Granjon, 1985) et 87 ind./ha à Riou (Letrado, 1997), alors que dans la localité de référence continentale (Tour du Valat, Camargue), les densités n'ont pas dépassé 1 ind./ha au cours de l'étude (données non publiées). Les densités des populations insulaires sont donc clairement plus élevées que sur le continent, en accord avec le phénomène de compensation de densité lié à l'appauvrissement de la communauté de Rongeurs des îles méditerranéennes (Cheylan, 1984b, Granjon et Cheylan, 1988).

Des variations d'abondance très élevées ont été notées à Port-Cros, où les densités ont varié de 22 à 0 individu/100 nuits-pièges au cours de 17 années d'étude (Fig. 2). De même, d'importantes variations sont enregistrées sur l'île Lavezzi par J.C. Thibault (*com. pers.*) depuis 1978, et sur les îles Plane (18 ha) et Pomègues (100 ha), où les rats étaient très rares en 1983 (Cheylan, 1984a), mais étaient très abondants en 1993-1997 (données non publiées). En revanche à Bagaud (45 ha, située à 450 m de Port-Cros), les abondances n'ont varié que d'un facteur 3,7 au cours de 13 années d'étude, restant toujours à un niveau élevé (Tab. 6). De même, à

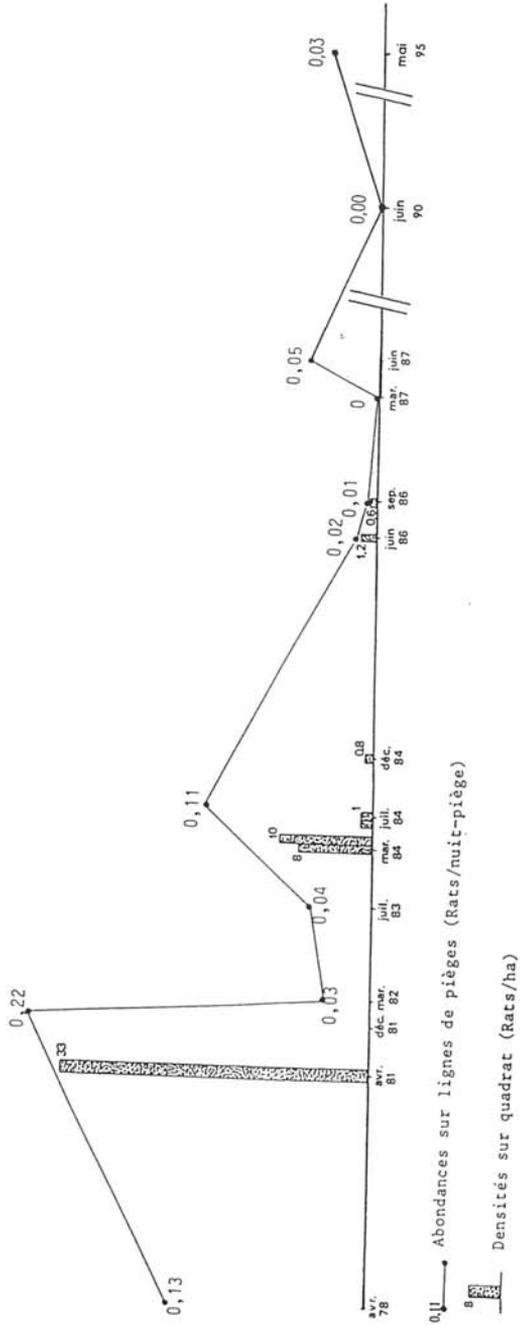


Fig. 2. Variations d'abondances de *Rattus rattus* à Port-Cros.
 Figure 2. Abundance fluctuations of *Rattus rattus* in Port-Cros island (Var, Provence).

	embryons	cicatrices utérines	Long. TC (mm) maturité sexuelle femelles	période reprod. (femelles gestantes)
Malaga	6,7 N=27	-	165	février-octobre
Provence	8,7 N=3	15,8	161	?
Toscane	?	16,7	158	?
Chypre	6,1 N=74	?	?	toute l'année
Minorque	5,1 N=8	?	?	?
Corse	5,4 N=13	8,7	151	toute l'année
îles Corse	5,1 N=13	9,1	168	février-juillet
îles Provence	6,9 N=7	10,5	175	février-juillet

Table 5. Paramètres de la fécondité de diverses populations méditerranéennes de *Rattus rattus*. Les données concernant la population de Malaga sont extraites de Zamorano (1985); celles concernant la population de Chypre de Watson (1950); celles de Minorque d'Alcover (1983).
Table 5. Fecundity parameters of several Mediterranean populations of Rattus rattus. Data for Malaga are from Zamorano (1985), those for Cyprus are from Watson (1950), and those from Menorca are from Alcover (1983).

Riou et sur les Congloués, les densités sont restées stables à un niveau très élevé entre 1983 et 1997.

D'importantes différences se manifestent donc selon les îles: dans certaines, pourtant étendues (Jarre: 18 ha, Maïre: 28 ha), les rats sont rares depuis 14 ans, alors que dans d'autres îles (Bagaud: 45 ha, Riou: 90 ha, Grand Congloué: 2 ha), les rats sont abondants durant le même laps de temps. Enfin, sur certaines îles, les abondances de rats ont fortement varié, l'espèce étant beaucoup plus rare actuellement sur Port-Cros et Lavezzi qu'il y a 13 ans, alors que l'inverse est vrai sur Plane et le Pomègues. Ces variations sont sans doute liées aux caractéristiques physiques, notamment la richesse floristique, de chaque île, voire aux modifications introduites par l'augmentation spectaculaire des colonies de goélands leucophée *Larus cachinans* dans les îles de Marseille.

Dans les îlots échantillonnés, dont les surfaces varient de 0,2 à 2,5 ha, les populations totales varient entre 5 et 130 individus entre juin et novembre (Tab. 7). Toutefois, les

îlots de surface <0,9 ha n'hébergent que des populations de 3 à 5 individus, alors que tous les îlots dont la superficie est comprise entre 1 et 2,5 ha accueillent des populations de 25 à 130 individus sauf un: l'île Longue, 10 individus. Néanmoins, il est probable que la plupart de ces populations ne peuvent subsister très longtemps, et sont soumises à des extinctions périodiques, compte tenu des variations saisonnières et annuelles. Un taux d'extinction élevé de ces populations est d'ailleurs suggéré par l'absence du rat dans 22 % des îlots prospectés dont la surface est <10 ha.

En revanche, toutes de les îles prospectées de superficie >13 ha (N=23) ayant des populations de rats (cf § 1), cette surface est probablement suffisante pour permettre à des populations de se maintenir avec des taux d'extinction proches de 0, ce qui suppose qu'elles survivent à des bottlenecks où la population totale de l'île tombe à 10-20 individus seulement (1 ind./ha), ou que leurs variations d'abondances soient atténuées. Compte tenu des résultats présentés ci-dessus,

Dates	4/86	5/86	3/87	6/87	6/90	5/95	7/98
Abondances	0,17	0,07	0,26	0,22	0,13	0,14	0,21

Table 6. Variations d'abondance de *Rattus rattus* sur un ligne de pièges près de la batterie du sud, île de Bagaud (45 ha), près de Port-Cros, Var. Les abondances sont exprimées en nombre de rat/nuit-piège.

Table 6. Rattus rattus abundance fluctuations in the island of Bagaud (45 ha, near Port-Cros island, Var). Number of rats per trap/night trapped in a line located near the "batterie du sud".

île	surface (ha)	date	N captures	rast/ha	population totale
Lavezzi D	0,22	7/84	5	23	5 E
Lavezzi C	0,37	7/84	5	14	5 E
Lavezzi E	1,25* (0,4)	7/84	3	8	3 E
Lavezzi B	1,47	10/84	19***	37	54 L
Lavezzi A	1,75	10/84	22****	21	36 L
Toro	2,6	7-90	79	≈50	≈130 L
Ratonnière	0,5	6/84	5	10	5 E
Petit Congloué	0,4** (1)	9/95	43	≈50	50 L
Gd Congloué	1,95	9/84	71	54	106 L
Longue	2,0	6/84	10	5	10 E
Petit Langoustier	2,5	11/83	25	10	25 E

Table 7. Taille des populations de *Rattus rattus* dans divers îlots de Corse (6 premières lignes du tableau) et de Provence (5 dernières lignes). L: estimation de la population totale avec l'indice de Lincoln; E: taille de la population connue par éradication (piégeage intensif jusqu'à l'arrêt des captures). * Roche nue sur les 2/3 de l'île; la densité de rats a été calculée en ne prenant en compte que la surface occupée par les animaux, soit 0,4 ha. ** îlot très élevé (30 m d'altitude): la surface réellement utilisée par les rats a été estimée à 1 ha; le calcul de la densité est basé sur la surface estimée. *** Plus 17 rats capturés en juillet. Le calcul de la densité tient compte de ce prélèvement; **** plus 14 rats prélevés en juillet; le calcul de la densité tient compte de ce prélèvement

*Table 7. Rattus rattus population sizes in several Corsican (upper 6 rows) and Provence (lower 5 rows) islands. L = overall size of the population estimated with the Lincoln Index; E = overall size of the population known by eradication. * Bare rocks cover two third of the island. The rat population has been estimated according to the surface used by rats, i e 0,4 ha. Because of its elevation (30 m), the surface used by the rats in this islets was estimated to be 1 ha. Population size was estimated according to this surface. ** Plus 17 rats trapped in July; *** Plus 14 trapped in July.*

les deux cas de figure semblent également acceptables selon les îles.

Discussion

Contrairement aux observations réalisées chez plusieurs espèces de reptiles, de mammifères et d'Arthropodes (Soulé et Yang, 1973; Gorman *et al.*, 1975; Patton *et al.*, 1975; Berry et Petters; 1977, Kilpatrick, 1981; Navajas y Navarro et Britton-Davidian, 1989), les petites populations isolées de rats noirs étudiées ne présentent pas de perte de variabilité, tant génétique que phénétique. Ces observations rejoignent celles de Patton *et al.* (1975), sur les populations récentes des îles Galapagos, bien que ces auteurs aient attribué à l'âge récent (post-colombien) de ces populations, le maintien de leur polymorphisme. Seule la population de l'île Lavezzi, isolée par 9500 m de la côte corse (1250 m de Cavallo), présente une variabilité réduite, alors que toutes les populations habitant des petites îles proches (Piana, Gargalo), ou de taille moyenne (100-1250 ha) sont plus variables que les populations corses, sardes, ou continentales ($H = 0,033$ vs $0,026$ sur le continent et $0,019$ en Corse-Sardaigne).

Les populations tyrrhéniennes ayant des origines a priori communes, celles-ci ne peuvent expliquer ces différences de variabilité, et d'autres mécanismes, mis en jeu après la phase de colonisation, expliquent vraisemblablement ce maintien, voire cet accroissement, de la variabilité. Parmi les paramètres qui influent sur le maintien de la variabilité, nous avons étudié certains caractères de la démographie de l'espèce.

Les populations insulaires se caractérisent par des densités très élevées, généralement supérieures à 20 individus/ha en fin de saison de reproduction (automne), et atteignent localement des densités record de 54, voire 87 ind./ha. Ces densités très élevées, autorisées par une réduction des comportements agonistiques (Granjon et Cheylan, 1990b; Granjon et Cheylan, 1993), qui entraîne un fort chevauchement des domaines

vitaux (Granjon et Cheylan, 1989) permettent à cette espèce de construire des populations de taille élevée dans des îles de surface réduite. Ces résultats sont conformes aux observations réalisées sur plusieurs espèces de Rongeurs insulaires, qui montrent une stabilité à hautes densités de ces populations (Gliwicz, 1980). Néanmoins, certaines populations sont affectées par des variations d'abondance très importantes, d'un facteur 20, qui font chuter les densités à 1 ind./ha lors des bottlenecks, alors que dans certaines îles, ces variations d'abondances sont atténuées.

Le maintien de la variabilité observée dans les îles de surface 100-1250 ha correspond donc à des populations dont l'effectif minimum est de 100 individus environ, même quand elles sont affectées de variations réduisant la densité à 1 ind./ha. En effet, une population réduite à 100 individus reproducteurs ($N_e=100$) conserve 99,5 % de la variance initiale, et 2 individus seulement conservent encore 75 % de cette variance (Frankel et Soulé, 1981). Un bottle-neck très sévère, réduisant la population à 10 individus seulement, n'a donc pas de conséquences dramatiques sur la population, si celle-ci se reconstitue rapidement. Nei *et al.* (1975) ont ainsi montré que si le taux de croissance r est >1 après le bottle-neck, la perte de variabilité est insignifiante. En revanche, une population est condamnée à devenir totalement monomorphe au bout de 60 générations si elle reste au niveau constant de $N_e=6$, quel que soit le nombre d'allèles de départ (2, 4 ou 12) à un locus donné (Denniston, 1978).

Le maintien d'un niveau élevé de polymorphisme est donc conditionné par un nombre minimal d'individus reproducteur $N_e=100$, ou à une récupération très rapide de cet effectif minimal après un bottle-neck réduisant la population à une valeur inférieure à ce seuil. Toutefois, les variations d'effectifs observées depuis 17 ans à Port-Cros suggèrent que certaines îles peuvent abriter des populations de rats sans perte de variabilité, en recevant un flux génique régulier à partir de populations voisines.

Les expériences d'éradication et de recolonisation des îlots, et le maintien d'un polymorphisme élevé dans 2 petites îles proches de la côte (Gargalo 23 ha, 50 m, Piana 6,4 ha, 300 m) suggèrent l'existence de cette immigration. Les expériences d'introduction d'individus étrangers à Piana s'étant soldées par un rejet par la population locale des individus introduits (Granjon et Cheylan, 1989), cette immigration doit se réaliser lors des phases de faibles densités des populations locales.

Le maintien à long terme de certaines populations sans extinction et recolonisation subséquente, est suggéré par la présence d'un allèle fixé (Amy 85) à Ratino (2,9 ha, 670 m de Cavallo, 1125 m de Lavezzi) (Cheylan, inéd.). La durée nécessaire pour la fixation d'un allèle neutre étant $4N_e$ (Kimura et Ohta, 1969), 240 générations (i. e. 240 ans) ont été nécessaires pour fixer l'allèle Amy 85 à Ratino, si $N_e=60$ individus (20 ind./ha) sur l'ensemble de l'île. Certaines petites populations sont donc stables depuis longtemps, et a fortiori, celles habitant les îles de taille moyenne (100-1250 ha). La permanence à long terme de certaines populations est par ailleurs suggérée par l'évolution morphologique de la population actuelle de Lavezzi, caractérisée par une réduction de la taille de la mâchoire, de la rangée dentaire, et des os longs, lorsqu'on la compare à la population des 14-17èmes siècles (Vigne *et al.*, 1993), et par l'existence de toponymes comme *Ratonneau* (îles du Frioul près de Marseille), *Rattonnière* (îles d'Hyères) et *Ratino* (îles Lavezzi).

En conclusion, le maintien, voire l'accroissement, du polymorphisme dans les petites îles s'observe dans des populations réduites (de l'ordre de 100-1000 individus), favorisant l'évolution rapide de certains caractères, sans toutefois que ces populations ne subissent d'extinction, voire de bottleneck prolongé. Elles se maintiennent donc longtemps à un niveau numériquement faible, ce qui suppose des adaptations démographiques et éthologiques originales. Manifestement, ces adap-

tations ne sont acquises que par certaines populations (Bagaud, Riou, Grand Congloué), alors que d'autres varient de façon importante, peut-être en fonction des conditions locales propres à chaque île.

Par ailleurs, l'existence d'un flux génique attesté par la colonisation, ou la recolonisation, de certains îlots, et par le polymorphisme élevé de certaines petites îles proches, comme Piana et Gargalo, contribue sans doute à accroître le polymorphisme initial de certaines populations. Il est probable que dans certaines îles, les variations d'effectifs, qui favorisent la fixation d'allèles rares lors des phases de population réduite, soient l'occasion d'introduction d'allèles nouveaux, lors des phases de hautes densités, les immigrants étant alors rejetés par la population locale (Granjon et Cheylan, 1989).

On serait donc en présence d'un système de flux génique intermittent, introduisant des allèles nouveaux lors des phases de densités réduites, favorables à leur fixation rapide. Ce modèle, combinant introgression et fixation d'allèles sans érosion de la variabilité, n'est autorisé que dans les populations interconnectées de façon épisodique, habitant donc des îles de taille moyenne (100-1000 ha environ) groupées en archipel.

Par ailleurs, ces populations subissent des pressions sélectives (prédation et compétition) quasiment nulles dans les petites îles, où a plupart des espèces vertébrées autres que lézards, Passereaux et oiseaux marins, sont absentes. Ce relâchement des pressions sélectives est par ailleurs suggéré par l'accroissement de taille ("gigantisme") dans les îlots (Granjon et Cheylan, 1990a), et la réduction de tous les paramètres de la fécondité.

Inversement, les populations corse et sarde sont caractérisées, par rapport aux populations continentales, par un polymorphisme enzymatique faible, une taille corporelle réduite et des caractéristiques démographiques contrastées: réduction du nombre d'embryons par portée et du nombre de portées par femelle, mais précocité sexuelle des femelles et allongement de la saison de

reproduction. Ces éléments suggèrent que les pressions sélectives sont plus fortes en Corse que sur les îlots, ce qui est illustré par la communauté de prédateurs aussi riche en Corse que dans une surface homologue continentale, alors que la communauté de Rongeurs, donc de proies potentielles est deux fois plus pauvre (Cheylan, 1984b; Thibault *et al.*, 1992).

Les ajustements démographiques observés sont donc en accord avec une réduction des pressions sélectives, et par conséquent de la mortalité, dans les petites îles, alors que la population corse ne présente pas toutes ces caractéristiques démographiques. En s'éloignant d'une stratégie de type r, les populations micro-insulaires subissent des variations d'effectifs atténuées, réduisant par là-même les risques d'extinction et d'érosion de la variabilité.

Les populations insulaires de rats noirs constituent donc un matériel de choix pour l'étude des processus évolutifs, ces populations ayant acquis en 2000 ans une différenciation mesurable par rapport aux populations continentales. Des études ultérieures sur l'importance du flux génique en fonction des variations d'abondances et des processus d'immigration, permettront de mesurer le degré effectif d'isolement génétique de ces populations, qui méritent d'être considérées différemment de populations invasives sans intérêt.

Remerciements

L'essentiel de ces recherches a été mené conjointement avec Laurent Granjon, que je remercie ici pour cette longue collaboration, qui se poursuit désormais sous les tropiques. Patrick Vidal, dans les îles de Marseille et d'Hyères, Jean-Claude Thibault et Isabelle Guyot, dans les îles Lavezzi et de la Maddalena, ont largement participé au travail de terrain et je leur dois de longues heures de Zodiac dans des conditions météorologiques par toujours agréables, sans lesquelles une bonne part des échantillonnages n'au-

raient pu être réalisés. Pour son soutien au début de ces recherches, son esprit critique au cours de discussions théoriques, et son enthousiasme, je remercie Henri Croset. Le travail de terrain a effectué grâce à l'aide de nombreux chercheurs et étudiants, notamment: Jean-Christophe Auffray, Emmanuelle Canarelli, Jacques Cassaing, Alex Clamens, Jean-Pierre Clara, Michel Delaugerre, Deddy Duryadi, Roger Fons, Hélène Gaubert, Jean-François Letrado, Maria Navajas, Odile Pouliquen. Ces recherches ont été financées par le Parc National de Port-Cros, le Parc Naturel Régional de Corse, Les Réserves Naturelles des îles Cerbicale-Lavezzi, l'UMR5554 (CNRS-Université de Montpellier II) et de l'ERS 1152 (CNRS-Aix-Marseille III).

Bibliographie

- Agostini, P. 1978. Recherches archeologiques sur l'île de Cavallo (Bonifacio, Corse). *Archeologia Corsa*, 3: 15-54.
- Alcover, J. A. 1983. *Contribució al coneixement dels mamífers de les Balears i Pitiüses: Carnívora, Rodentia*. Tesi Doctoral, Universitat de Barcelona, 723 pages.
- Audoin-Rouzeau, F. et Vigne, J. D. 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir *Rattus rattus*. *Revue de Paléobiologie*, 13: 125-145.
- Berry, R. J. et Peters J. 1977. Heterogeneous heterozygosities in *Mus musculus* populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 197: 485-503.
- Cheylan, G. 1984a. Les mammifères des îles provençales. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 10: 13-25.
- Cheylan, G. 1984b. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré ? *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)*, 39: 37-54.
- Cheylan, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les

- îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'Ecologie*, 19: 417-426.
- Cheyland, G. et Granjon, L. 1985. Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var). Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 11: 109-130.
- Cheyland, G. et Granjon, L. 1987. Ecologie du rat noir *Rattus rattus* à Lavezzi (Corse du sud): abondances, déplacements et reproduction. *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse*, 12: 71-91.
- Cheyland, G., Granjon, L. et Britton-Davidian, J. 1998 - Distribution of genetic diversity within and between Western Mediterranean island populations of the black rat *Rattus rattus*. *Biological Journal of the Linnean Society (London)*. 63: 393-408.
- Davis, D. E. 1953. The characteristics of rat populations. *Quarterly Review of Biology*, 28: 373-401.
- Denniston, C. D. 1978. Small population size and genetic diversity. In Temple, S. A. (ed.), "Endangered Birds: Management Techniques for Preserving Threatened Species": 281-289. University of Wisconsin Press.
- Frankel, O. H. et Soulé, M. E., 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University Press.
- Frankham, R. 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations?. *Heredity*, 78: 311-327.
- Gliwicz, J. 1980. Island populations of rodents: their organization and functioning. *Biological Reviews*, 55: 109-138.
- Gorman, G. C., Soulé, M., Yang, S. Y. et Nevo, E. 1975. Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards. *Evolution* 29: 52-71.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1988. Mécanismes de coexistence dans une guild de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L. et *Mus musculus domesticus* Ruddy) en Corse: conséquences évolutives. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 53: 301-316.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1989. Le sort de rats noirs (*Rattus rattus*) introduits sur une île révélée par radio-tracking. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 309: 571-575.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1990a. différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes. *Mammalia*, 54: 213-231.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1990b. Adaptations comportementales des rats noirs *Rattus rattus* des îles ouest-méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 40: 189-195.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1993. Différenciation génétique, morphologique et comportementale des populations de rats noirs *Rattus rattus* L. des îles d'Hyères (Var, France). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 15: 153-170.
- Granjon, L., Cheylan, G., Duryadi, D., Piraud, N. et Ganem, G. 1992. Premières données sur l'écologie et l'évolution des populations de rats noirs *Rattus rattus* des îles Cerbicales (Corse du sud). *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse*, 39: 97-111.
- Hainard, R., 1962. *Les mammifères sauvages d'Europe*. Tome II, Delachaux et Niestlé Editeurs, Neuchâtel, 274 pages.
- Kilpatrick, W. C. 1981. Genetic structure of insular populations. in *Mammalian population genetics*. Smith, M.H., et Joule, J. Ed. Georgia Press, Athens. Pages 28-59.
- Kimura, M. et Ohta, T. 1969. The average number of generations until fixation of mutant gene in a finite population. *Genetics* 61: 763-771.
- Lanza, B., 1972. The natural history of the Cerbicales islands (Southeastern Corsica) with particular reference to their herpetofauna. *Natura* (Milano), 63: 345-407.
- Letrado, J. F. 1997. *Analyse de l'organisation spatiale et des déplacements au sein d'une population de rats noirs Rattus rat-*

- tus sur l'île de Riou (Fontagne), au large de Marseille.* Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, Université de Montpellier II, 12 pages.
- Navajas y Navarro, M. et Britton-Davidian, J. 1989. Genetic structure of insular Mediterranean populations of the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society of London*, 36: 377-390.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nei, M., Maruyama, T. et Chakraborty, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29:1-10.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J. et Britton-Davidian, J. 1987. *Manuel pratique de génétique par électrophorèse des protéines.* Lavoisier éditeur, Paris.
- Patton, J. L., Yang, S. Y. et Myers, P. 1975. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations *Rattus rattus* of the Galapagos archipelago, Ecuador. *Systematic Zoology*, 24: 296-310.
- Sanges, M. et Alcover, J. A. 1980. Notícia sobre la microfauna vertebrada holocènica de la grotta Su Guanu o Gonagosula (Oliena, Sardenya). *Endins*, 7: 57-62.
- Soulé, M. et Yang, S. Y. 1973. Genetic variation of the side blotched lizards on islands in the gulf of California. *Evolution*, 27: 593-600.
- Thibault, J. C., Patrimonio, O. et Torre, J. 1992. Does the diurnal raptor community of Corsica (Western Mediterranean) show insular characteristics ? *Journal of Biogeography* 19: 363-373.
- Vigne, J. D. 1992. Zooarcheology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last Ice Age. *Mammal Review*, 22: 87-96.
- Vigne, J. D. et Valladas, H. 1996. Small mammal fossil assemblages and indicators of environmental changes in Northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archeological Sciences*, 23: 199-215.
- Vigne, J. D., Cheylan, G., Granjon, L. et Auffray, J. C. 1993. Evolution ostéométrique de *Rattus rattus* et *Mus musculus domesticus* sur de petites îles: comparaison des populations médiévales et actuelles des îles Lavezzi (Corse) et Corse. *Mammalia*, 57: 85-98.
- Watson, J. S. 1950. Some observations on the reproduction of *Rattus rattus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 120: 1-12.
- Zamorano Cortella, E. 1985. *Estudio taxonómico-sistemático de Rattus rattus (Linneo, 1758) en el Sur de la Península ibérica.* Licence de Sciences Biologiques, Université de Malaga, 200 pages.