

# DIFFÉRENCIATION GÉNÉTIQUE ET MORPHOLOGIQUE DU MULOT, *APODEMUS SYLVATICUS*, DANS LE BASSIN MÉDITERRANÉEN OCCIDENTAL

*Genetical and morphological differentiation of the wood mouse  
in the western Mediterranean area*

**J.R. MICHAUX\*, R. LIBOIS\*, R. FONS\*\***

\* *Unité de recherches zoogéographiques, Institut de Zoologie, Quai Van Beneden, 22, 4020 Liège, Belgique*

\*\* *Centre d'Ecologie terrestre, Laboratoire Arago, Université Paris VI, 66650 Banyuls/Mer, France*

*APODEMUS SYLVATICUS*  
ADN MITOCHONDRIAL  
BIOMÉTRIE CRÂNIENNE  
INSULARITÉ

**RÉSUMÉ.** – De nombreuses questions se posent encore quant à la biogéographie du Mulot sylvestre dans la région méditerranéenne, notamment sur les îles où des formes de grande taille ont été décrites. Afin d'étudier les affinités génétiques de certaines populations insulaires et leur éventuelle différenciation morphologique, nous avons échantillonné 232 animaux provenant de 30 stations situées sur plusieurs îles de l'ouest de la Méditerranée et dans des régions continentales proches (Calabre, Toscane, Piémont, Provence) ou plus lointaines (Catalogne, Poitou, Morvan, Belgique). Les crânes de ces animaux ont été mesurés et leur ADN mitochondrial a été isolé et analysé au moyen de techniques de RFLP. Morphologiquement, les Mulots vivant sur les petites îles sont caractérisés par une grande taille, au contraire des animaux des îles plus grandes qui ont une taille comparable à celle des animaux continentaux leur correspondant sur le plan génétique, les Mulots du continent européen étant les plus petits. Ce phénomène de gigantisme insulaire semble plutôt être la traduction d'une réponse adaptative aux conditions environnementales particulières des îles, notamment à la diminution de la pression de prédation, que la conséquence d'un effet fondateur. Sur le plan génétique, les Mulots de Catalogne espagnole se rattachent au groupe nord-ouest européen, ce qui indique que les Pyrénées ne constituent pas, contrairement aux Alpes, une barrière biogéographique pour le Mulot. Les Mulots de Sicile qui divergent de toutes les autres populations ouest européennes et nord africaines, sont morphologiquement proches des Mulots d'Italie continentale et de Sardaigne.

*APODEMUS SYLVATICUS*  
MITOCHONDRIAL DNA  
CRANIAL BIOMETRY  
INSULARITY

**ABSTRACT.** – Many questions are still unanswered about the biogeography and the origin of the wood mouse in the Mediterranean area, namely on the islands where some giant forms are described. In order to characterize the genetic structure of these insular populations and their level of morphological differentiation, 232 animals originating from 30 localities situated on several western Mediterranean islands and on the continent, either along the sea coast or more inland, were trapped. Their skulls were measured and their mtDNA purified and analysed by RFLP techniques. The wood mice living on small islands are generally bigger than their relatives living on the continent whereas the size of those living on larger islands is quite the same. This kind of insular gigantism ought to be more an adaptive response to peculiar insular environmental conditions (particularly a lower predation pressure) than a consequence of a founder effect. The mtDNA of the wood mice from north-eastern Spain belongs to the previously identified northwestern group (Michaux *et al.*, 1996). Consequently, the Pyrenees are not a biogeographic barrier to the wood mouse. The Sicilian mice, which are genetically different from all the other west European or north-African animals, are morphologically similar to the Sardinian and Italian ones.

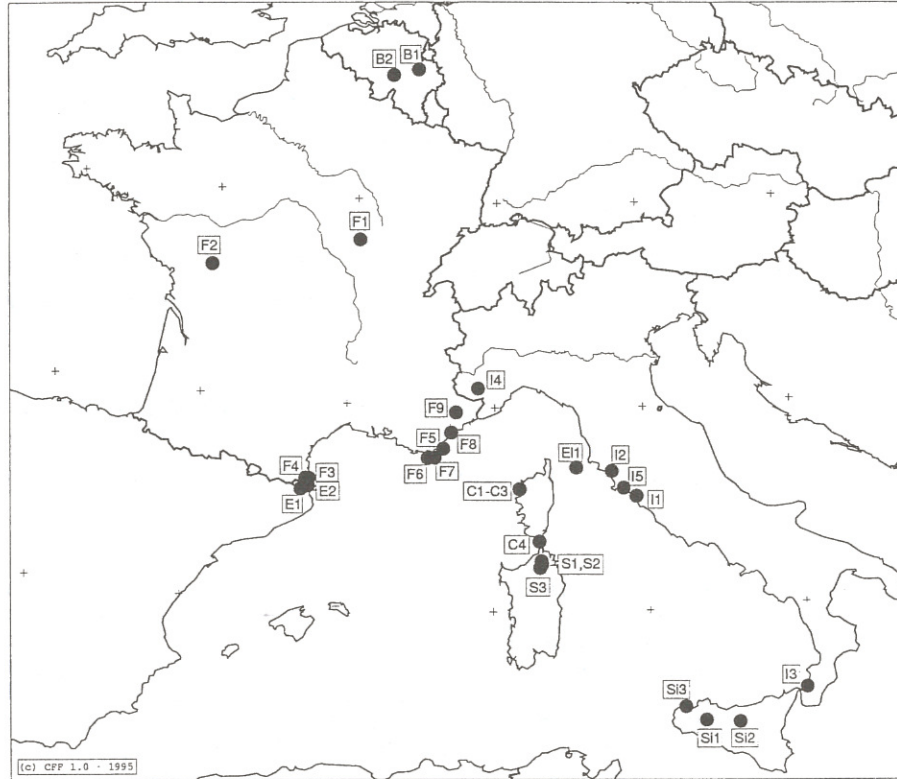


Fig. 1. – Carte de répartition des sites de capture d'*Apodemus sylvaticus*.  
Map showing the sampling localities of field mice.

## INTRODUCTION

Les études de populations insulaires de Rongeurs, comme le Rat noir (*Rattus rattus*) et la Souris (*Mus musculus domesticus*) (Orsini & Cheylan, 1988), ou encore de populations d'Oiseaux (Grant, 1985; Martin, 1992; Thibault, 1992; Perret & Blondel, 1993;) ou de Reptiles (Cheylan, 1988; Cirer & Martinez-Rica, 1990) ont montré l'importance de l'isolement en milieu insulaire pour la différenciation des espèces. Les Mammifères de petite taille ont généralement tendance à accroître leurs dimensions corporelles ainsi que celles de l'appareil manducateur en particulier (Thaler, 1973; 1983; Libois & Fons, 1990). Si le Mulot (*Apodemus sylvaticus*) a été relativement bien étudié dans cette optique sur les îles de la mer du Nord (Corbet, 1978; Berry *et al.*, 1967; Berry & Tricker, 1969; Berry, 1973; Murbach, 1979), il n'en va pas de même dans le bassin méditerranéen. Toutefois, quatre sous-espèces ont été décrites des îles d'Elbe, de Pantelleria, d'Ibiza et de Formentera, notamment sur la base de leur grande taille. Il s'agit respectivement de *A. s. ilvanus* Kahmann et Niethammer, 1971, *A. s. hermani* Felten & Storch, 1970, *A. s. eivissensis* Alcover & Gosalbez, 1988 et *A. s. frumentariae* Sans-Coma & Kahmann, 1977. Par ailleurs,

on sait que les Mulots de Marettimo (Alcover & Gosalbez, 1988) et ceux de Porquerolles (Libois & Fons, 1990) sont nettement plus grands, ces derniers notamment au niveau de l'appareil masticateur, que sur le continent proche.

Sur le plan génétique, une étude des patrons de restriction de l'ADN mitochondrial et du polymorphisme enzymatique (Michaux *et al.*, 1996) a révélé une séparation nette entre les populations du nord-ouest de l'Europe très homogènes (France, Belgique, Allemagne, Grande Bretagne) et les populations tyrrhéniennes (Italie péninsulaire, Corse, Sardaigne, Elbe). La limite entre ces deux groupes se situe au niveau de la chaîne alpine. L'origine italienne des Mulots de Corse, de Sardaigne et d'Elbe est ainsi prouvée. Les animaux de Sicile sont fortement différenciés de toutes les autres populations ouest-européennes (Michaux *et al.*, soumis).

La présente étude a pour objectifs de savoir si les Pyrénées constituent, comme les Alpes, une barrière géographique ayant isolé une souche de Mulots ibériques de la souche « nord-ouest » et d'étudier les affinités génétiques et morphologiques de populations insulaires de Mulots. Les facteurs intervenant dans le déterminisme du gigantisme insulaire chez cette espèce seront également discutés.



Tabl. I. – Localités échantillonnées et nombre d'animaux étudiés.  
*Sampling localities and number of animals processed by each technique.*

Nombre d'animaux étudiés				
Lieux de récolte	Etude de l'ADN mitochondrial	Etude morphologique	Total	Numéros des sites étudiés (voir figure 1)
<i>Belgique</i>				
Sart Tilman	6	0	6	B 1
Namur	11	0	11	B 2
<i>France</i>				
Morvan	11	8	11	F 1
Deux Sèvres (Ménigoute)	2	0	2	F 2
Banyuls/Mer	6	13	13	F 3
Massane	8	2	8	F 4
Cap Lardier	7	7	7	F 5
Porquerolles	8	37	37	F 6
Port-Cros	7	7	7	F 7
Estérel	4	2	4	F 8
Haute-Provence	6	3	6	F 9
<i>Espagne</i>				
Figueras	9	5	9	E 1
Llança	2	0	2	E 2
<i>Italie continentale</i>				
Tarquini	0	8	8	I 1
Grosseto	0	4	4	I 2
Gambarie (Calabre)	0	3	3	I 3
Cuneo (Piemont)	0	1	1	I 4
Burano	0	18	18	I 5
<i>Corse :</i>				
Fango	0	23	23	C 1
Fango (embouchure)	0	3	7	C 2
Chiuni	0	1	1	C 3
Bonifacio	0	3	3	C 4
<i>Sardaigne :</i>				
Pietru	0	6	6	S 1
St Antonio	0	7	7	S 2
Monte Limbara	0	3	3	S 3
<i>Ile d'Elbe</i>				
Monte Perone	0	9	9	EI 1
<i>Sicile</i>				
Ficuzza	0	10	10	Si 1
Grateri	0	9	9	Si 2
St Vito	0	1	1	Si 3

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les caractéristiques crâniométriques ainsi que les variations de l'ADN mitochondrial ont été étudiées sur 232 Mulots représentant un total de 30 populations provenant d'îles méditerranéennes (Elbe, Corse, Sardaigne, Sicile, Porquerolles et Port-Cros), et de régions continentales proches (Calabre, Toscane, Piémont, Pro-

vence) ou plus éloignées (Catalunya, Pyrénées françaises, Poitou, Morvan, Belgique). Pour l'étude de l'ADN mitochondrial, les animaux ont été capturés vivants à l'aide de pièges de type «Manufrance». L'étude crâniométrique a été effectuée sur les crânes des animaux ainsi collectés auxquels se sont ajoutés des spécimens de la collection du Dr Filippucci (Rome). Les sites de capture sont cartographiés à la figure 1 et les caractéristiques des échantillons détaillées au tableau I.

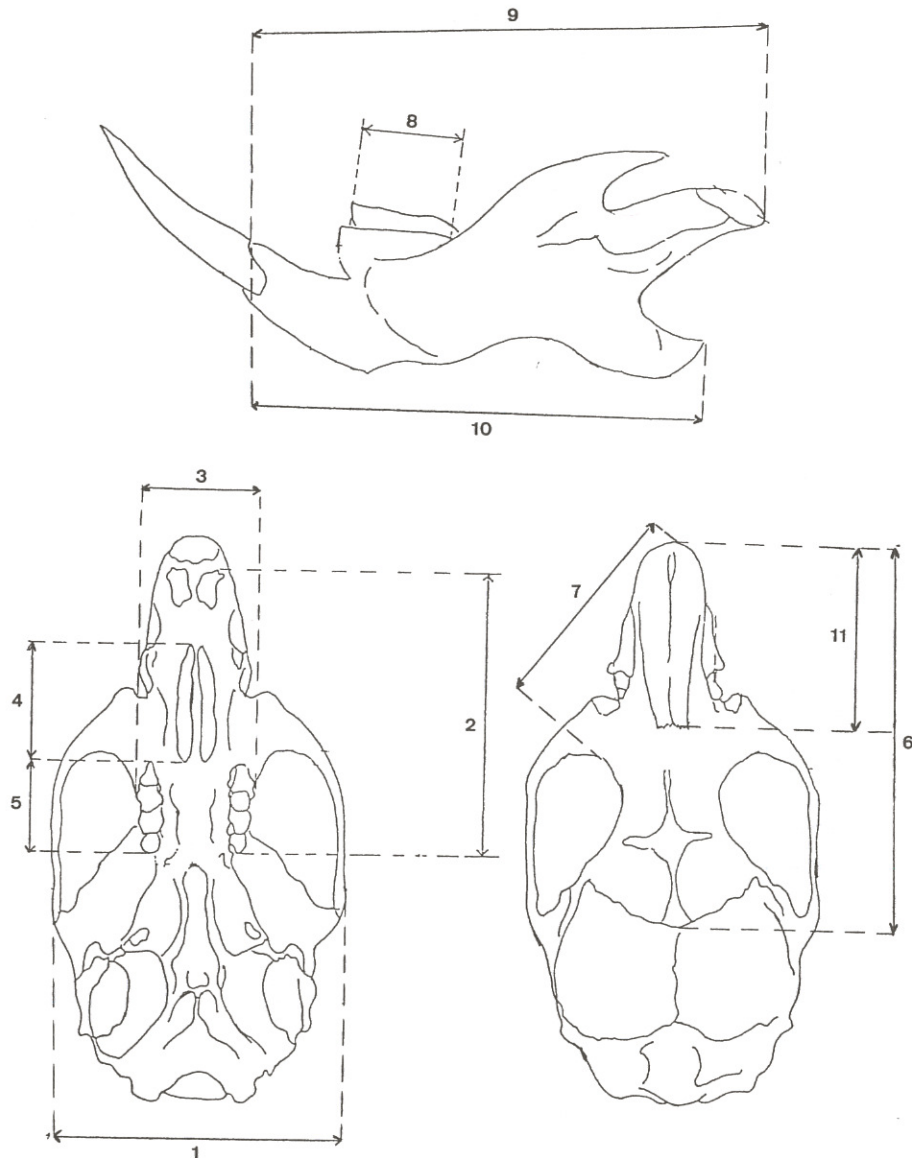


Fig. 2. – Vue schématique d'un crâne de Mulot illustrant les caractères morphométriques étudiés.  
Schematic view of a field mouse skull showing the characters under study.

### 1. Etude crâniométrique

Sur la base d'autres travaux effectués sur *Apodemus sylvaticus* (Kahmann & Niethammer, 1971; Van der Straeten & Van der Straeten, 1977; Kelly, 1982; Rimalinho & Madureira, 1982; Michaux, 1990), 12 mensurations ont été effectuées sur chaque crâne (fig. 2) : largeur bizygomatique (1), distance entre l'incisive et la 3<sup>e</sup> molaire supérieure (2), largeur entre les rangées dentaires supérieures (3), longueur du foramen incisivum (4), longueur de la rangée dentaire supérieure (5), longueur fronto-nasale (6), longueur rostrale (7), longueur de la rangée dentaire inférieure au niveau des alvéoles (8), distance entre l'alvéole de l'incisive inférieure et le processus condyloïde de la mandibule inférieure (9), distance entre l'alvéole de l'incisive inférieure et le processus angulaire de la mandibule

inférieure (10), longueur des os nasaux (11) et longueur de la 2<sup>e</sup> molaire supérieure (12). Les données biométriques ont été soumises à une analyse en composantes principales (Programme BIOMECO, groupe de biométrie, 1988).

### 2. Etude des patrons de restriction de l'ADN mitochondrial

L'ADN mitochondrial a été extrait selon la méthode mise au point par Palva & Palva (1985) et digéré par 2 endonucléases de restriction, *Hae III* et *Rsa I* (Michaux *et al.*, 1996). La mise en évidence des fragments d'ADN ainsi formés a été effectuée par électrophorèse sur gel d'acrylamide 4% (Tegelström, 1986) et coloration à l'argent (Guillemette et Lewis, 1983). La pro-



portion des fragments communs entre 2 individus a été calculée selon l'indice de DICE (F). Cet indice a été converti en estimation de divergence de séquences de nucléotides,  $p$ , selon la formule de Nei et Li (1979). Un dendrogramme UPGMA (Sokal et Sneath, 1963) a enfin été construit à partir des matrices des valeurs de  $p$ .

## RÉSULTATS

### 1. Etude crâniométrique

Afin d'éviter l'influence des variations ontogéniques, l'analyse en composantes principales n'a été effectuée que sur les individus adultes ( $n = 193$ ), représentant 25 populations différentes.

Le tableau II A présente les valeurs propres de chacune des 12 composantes principales ainsi que leur importance relative. Nous nous limitons à l'examen des 2 premières puisqu'elles représentent à elles seules 57% de la variabilité totale des données.

L'examen des vecteurs propres standardisés aux valeurs propres (Tabl. II B), montre que le premier axe est marqué par la taille. En effet, toutes les variables lui sont corrélées positivement. Les Mulots dont les crânes sont les plus grands sont projetés du côté positif de l'axe 1. L'axe 2 est un axe de forme avec lequel les variables se rapportant à la longueur de la partie antérieure du crâne (7, 6, 11, 4) sont négativement corrélées au contraire de celles qui concernent le massif dentaire (5, 8, 12) et la place qu'occupent les muscles adducteurs de la mandibule (1). La forme de la mandibule, plus exactement celle de la concavité séparant les condyles articulaire et angulaire, affecte également cet axe de manière importante puisque les variables 9 et 10 sont négativement corrélées entre elles. Les Mulots dont le museau est le plus allongé et la tête plus mince au niveau des arcs zygomatiques sont donc projetés du côté négatif de cet axe. Plus les 2 condyles sont alignés sur la perpendiculaire à la ligne de base de la mandibule, plus les animaux sont projetés vers ce côté également. Vers l'extrémité positive de l'axe, on trouvera plutôt des animaux aux rangées dentaires plus longues et à l'appareil masticateur plus massif. L'axe 3 expliquant 8,5% de la variabilité est également un axe de forme mais il ne discrimine aucun des groupes géographiques de Mulots.

L'examen du plan F1  $\times$  F2 (Fig. 3) montre clairement que les animaux de l'île d'Elbe ont une taille générale plus importante que tous les autres. Les Mulots de Sicile sont complètement superposés à ceux de l'Italie péninsulaire tandis que les Mulots sardes se distinguent légèrement par leur position plus centrale sur le graphe. Les Mulots de Corse sont bien différenciés des autres groupes

Tabl. II. – A, Valeurs propres et importance relative des 12 composantes principales. B, Vecteurs propres standardisés aux valeurs propres pour les 12 caractères morphologiques (voir texte et fig. 2) et les deux premières composantes principales.

A, *Eigenvalues of the 12 principal components with their relative importance.* B, *Factor loadings of the 12 skull dimensions on the two first principal components.* See text and fig. 2 for explanation of the variable numbers.

Composantes principales	Valeurs propres	Importance (%)
<b>A</b>		
CP1	5,44	45,36
CP2	1,37	11,46
CP3	1,025	8,53
CP4	0,96	8,1
CP5	0,67	5,66
CP6	0,59	4,91
CP7	0,51	4,28
CP8	0,39	3,27
CP9	0,29	2,43
CP10	0,27	2,31
CP11	0,23	1,97
CP12	0,2	1,72

Variables étudiées	Axe 1	Axe 2
<b>B</b>		
1	0,33	0,25
2	0,36	0,14
3	0,35	-0,04
4	0,01	-0,14
5	0,29	0,19
6	0,32	-0,23
7	0,29	-0,43
8	0,31	0,19
9	0,28	0,48
10	0,25	-0,55
11	0,33	-0,17
12	0,13	0,17

par leur position plus extrême sur l'axe 2, témoignant d'un museau plus allongé et d'une musculature masticatrice plus grêle. La taille des animaux continentaux est plus faible que celle des Mulots de la péninsule italienne. Enfin, il se confirme que les animaux de Porquerolles sont plus grands que ceux du continent. La tendance est moins nette pour ceux de Port-Cros.

### 2. Etude des patrons de restriction de l'ADN mitochondrial

Un total de 72 Mulots représentant 13 populations différentes a été analysé. La digestion de l'ADN mitochondrial par les endonucléases de

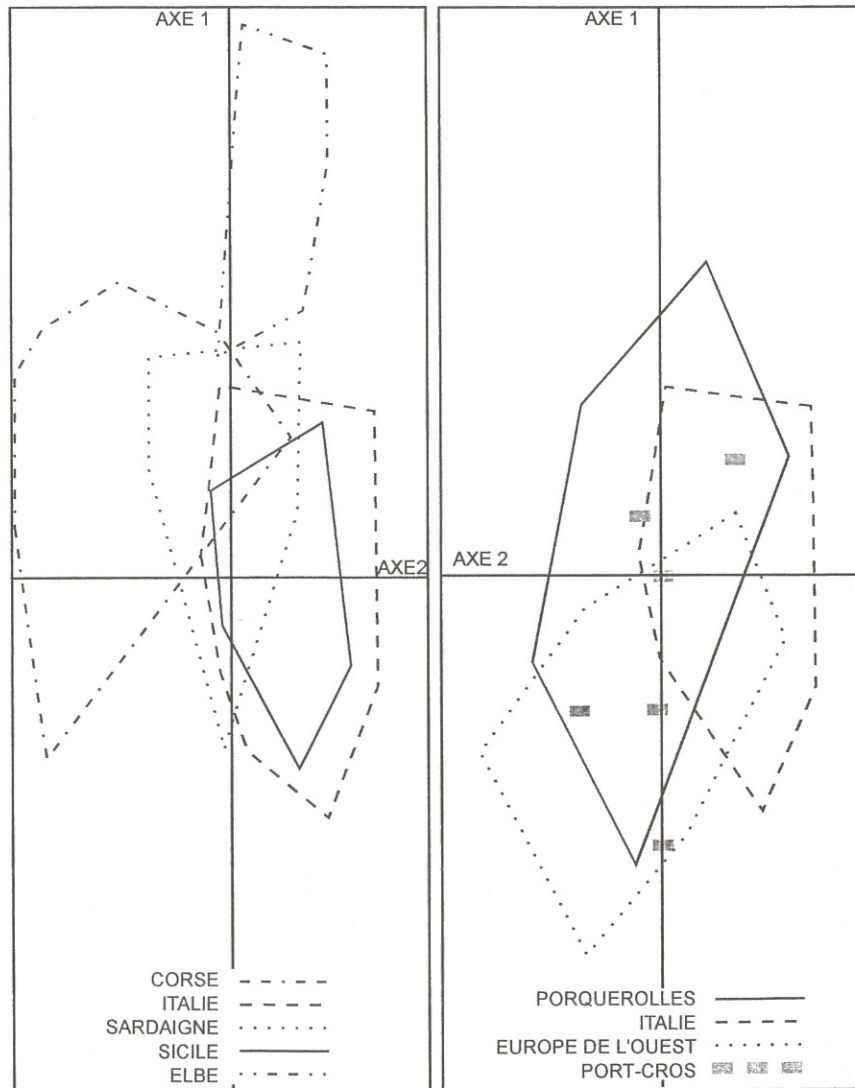


Fig. 3. – A gauche, polygones de dispersion des crânes de Mulots de l'île d'Elbe, de la péninsule italienne, de Corse, de Sardaigne et de Sicile dans le plan des deux premières composantes principales. Les groupes figurés à droite sont omis. A droite, polygones de dispersion des crânes de Mulots d'Europe de l'ouest (France, Espagne, Belgique), de Porquerolles, de Port-Cros et d'Italie péninsulaire dans le plan des deux premières composantes principales (les groupes représentés à gauche sont omis).

*On the left, Scatter polygons of the mice skulls from Elba, continental Italy, Corsica, Sardinia and Sicily in the space of the first two principal components (The groups presented on the right part are omitted). On the right, Scatter polygons of the mice skulls from western continental Europe (France, Spain, Belgium), Porquerolles, Port-Cros and continental Italy, in the space of the first two principal components (the groups presented on the left part are omitted).*

restriction *Hae III* et *Rsa I* a livré de 42 à 46 fragments d'ADN pour chaque individu. Ce nombre semble adéquat pour obtenir une bonne estimation de la divergence génétique au sein d'une même espèce. Les tableaux reprenant la taille de ces fragments sont disponibles sur demande au premier auteur.

Nous avons identifié 37 patrons de restriction différents. La plus grande divergence de séquences de nucléotides est de 3,37 % ( $F = 0,81$ ). Le dendrogramme UPGMA (fig. 4) résumant les divergences génétiques entre les clones identifiés,

montre clairement que les animaux espagnols sont très proches des Mulots de France et de Belgique (divergence génétique moyenne de 0,79 %). Les animaux des îles de Port-Cros et de Porquerolles sont également très similaires aux Mulots continentaux ouest européens (respectivement 1,3 % et 0,76 % de divergence). Ces dernières valeurs correspondent à celles trouvées au sein de populations du nord de l'Europe ( $p \approx 1\%$ ) (Tegelström & Jaarola, 1989; Van Rompaey, 1989) ou chez d'autres espèces de rongeurs (Brown & Simpson, 1981; Ferris *et al.*, 1983 a et b). Elles sont lar-



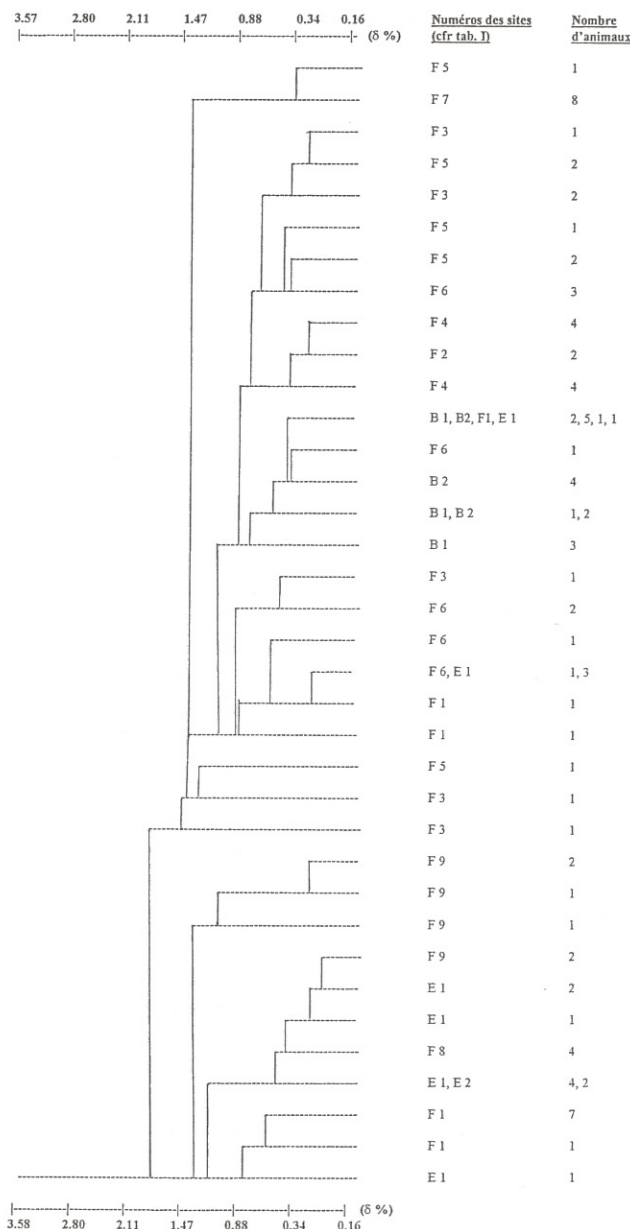


Fig. 4. — Dendrogramme UPGMA et répartition par localité des 37 patrons de restriction de l'ADN mitochondrial. La divergence de séquence de nucléotides (d%) a été calculée selon Nei et Li (1979). Le nombre d'animaux observés pour chaque patron de restriction est également représenté.

UPGMA cluster analysis dendrogram and geographical distribution of the 37 mtDNA identified clones. Nucleotide sequence divergence (d%) is calculated according to Nei & Li (1979). The number of animals observed for each restriction pattern is also represented.

gement inférieures aux valeurs communément observées entre sous-espèces qui sont de l'ordre de 4 à 5%. Entre espèces différentes, la divergence génétique atteint des valeurs de 9 à 12% (Tegelsröm & Jaarola, 1989; Ferris *et al.*, 1983 a).

## DISCUSSION

### 1. Structure génétique des Mulots d'Europe de l'ouest

Sur le plan génétique, nos résultats permettent de rattacher les populations de Catalogne espagnole au groupe «ouest européen» tel que nous l'avons défini et qui comprend notamment les Mulots de France, de Belgique, d'Allemagne, de Grande-Bretagne et de Scandinavie, à l'exclusion des animaux italiens et corses (Michaux *et al.*, 1996). Pour ce Rongeur, les Pyrénées ne joueraient donc pas le rôle de barrière biogéographique comme c'est le cas de la chaîne alpine. À l'est, le piémont pyrénéen montre des reliefs relativement peu escarpés et très densément boisés (maquis ou forêts de chênes sclérophylles sur les pentes, hêtraies en altitude), permettant ainsi de nombreux contacts entre les faunes forestières de la Péninsule Ibérique et de la France. La grande ressemblance génétique et morphologique de toutes les populations ouest-européennes pourrait s'expliquer par une recolonisation post-glaciaire de l'ouest et du nord de l'Europe, à partir de populations-refuges situées dans le sud de la France ou dans la Péninsule Ibérique. Cette hypothèse rejoint celles formulées pour expliquer la dispersion d'autres espèces de vertébrés comme l'Ours brun (*Ursus arctos*) (Taberlet & Bouvet, 1994), les Musaraignes *Sorex araneus* et *S. coronatus* (Taberlet *et al.*, 1994) et les Mésanges bleues (*Parus caeruleus*) (Taberlet *et al.*, 1992).

Au niveau de leur ADN mitochondrial, les animaux de Sicile sont nettement différenciés de tous les autres groupes européens étudiés. Ils sont également différents des Mulots d'Afrique du Nord (Tunisie), ce qui justifie leur maintien dans une sous-espèce distincte : *A. s. dichrurus* (Michaux *et al.*, soumis). La question de leur origine n'est cependant pas résolue.

Sur le plan morphométrique, les Mulots de Sicile sont semblables à ceux d'Italie péninsulaire et de Sardaigne, ce que Sara et Casamento (1995) avaient déjà mis en évidence. Ils concluaient cependant à une proximité plus importante avec les animaux de Sardaigne qu'avec ceux d'Italie continentale.

### 2. Gigantisme insulaire

Pour certains auteurs (Orsini & Cheylan, 1988; Libois *et al.*, 1993), les Mulots de Corse montrent un accroissement de la taille corporelle. Cependant, les points de comparaison qu'ils ont utilisés, situés en France continentale, n'étaient pas adéquats puisque nous avons montré que les Mulots corses appartiennent à un ensemble génétique dif-



férent (Michaux *et al.*, 1996). Sur le plan morphométrique, nos observations indiquent qu'il n'y a aucun accroissement de taille des animaux corses et sardes par rapport à leurs « parents » italiens. En revanche, sur Elbe et Porquerolles, une tendance très nette à l'accroissement de taille est perceptible, comme sur d'autres îles de faible superficie : Formentera (Sans Coma & Kahmann, 1977), Ibiza (Alcover & Gosalbez, 1988), Pantelleria (Felten & Storch, 1970) et Marettimo (Alcover & Gosalbez, 1988). Ce phénomène de gigantisme constaté sur des petites îles pourrait toutefois ne pas être général. En effet, les Mulots de l'île de Port Cros, pourtant isolés depuis au moins aussi longtemps que ceux de Porquerolles (distance génétique du même ordre de grandeur), ne semblent pas touchés par ce phénomène. La faiblesse de l'échantillon examiné ( $n = 7$ ) doit toutefois inciter à la prudence.

Les petites divergences génétiques observées entre les types mitochondriaux des Mulots de l'île d'Elbe et d'Italie d'une part (Michaux *et al.*, 1996) et ceux de Porquerolles et de France continentale d'autre part, tendent à montrer que le gigantisme présent en milieu insulaire ne résulterait pas d'une dérive génétique consécutive à un effet fondateur (Berry *et al.*, 1967), mais bien de variations de facteurs environnementaux. Ceux-ci joueraient toujours dans le même sens sur les îles de petite étendue et domineraient tôt ou tard l'influence d'un éventuel effet fondateur. Thaler (1973) et Angerbjörn (1986) attribuent le déterminisme de ce phénomène aux modifications de la pression de prédation et de la compétition interspécifique. Mais lequel de ces deux facteurs a-t-il été prépondérant dans l'augmentation de taille des animaux des petites îles ?

Sur les îles pour lesquelles nous disposons de renseignements suffisamment précis à la fois sur la morphologie du Mulot et sur les faunes de ses compétiteurs et de ses prédateurs (Tabl. I), nous constatons que les formes de grande taille n'ont été rapportées que d'îles de surface réduite. La compétition interspécifique y est moindre que celle existant dans les communautés continentales mais elle est du même ordre que celle qui s'exerce dans les grandes îles (Tabl. III) (Contoli *et al.*, 1988 a et b; Libois & Fons, 1990). En effet, les principaux concurrents du Mulot, le Rat noir et la Souris se trouvent sur toutes les îles où il vit. En outre, certaines d'entre elles, sont aussi colonisées par le Lérot, *Eliomys quercinus*, et le Rat brun, *Rattus norvegicus*. Toutefois, les densités du premier sont généralement très faibles comparées à celles du Rat noir et la répartition du second est toujours strictement limitée aux dépôts d'ordures et aux alentours immédiats des agglomérations. La faible interférence du Lérot avec le Mulot est illustrée par l'exemple de la Corse. Dans les milieux montagnards et subalpins où Rat

noir et Souris font défaut, les populations de Lérots sont plus denses qu'à faible altitude mais cela n'empêche pas les densités de Mulots d'y être plus importantes également (Orsini, 1981; Granjon et Cheylan, 1988; Orsini et Cheylan, 1988). Lérot et Rat brun n'interviennent donc que faiblement dans le niveau de concurrence interspécifique.

En revanche l'effet de la pression de prédation est nettement plus faible sur les petites îles que sur les grandes (Tabl. III), étant pratiquement du même ordre de grandeur sur ces dernières que sur le continent (Cheylan, 1983; Fons *et al.*, 1985; Contoli *et al.*, 1988 a et b; Orsini & Cheylan, 1988). Les Mulots de grande taille (Tabl. III) n'ont été rapportés que d'îles où l'on ne trouve au plus qu'une seule espèce de Carnivore sauvage : aucune à Marettimo, Porquerolles, Pantelleria et Formentera, la Martre (*Martes martes*) et la Genette (*Genetta genetta*) respectivement à Elbe et à Ibiza. Sur les autres îles considérées, il y a au moins 2 espèces de Carnivores spécialistes de petits Rongeurs au nombre desquelles figure toujours la Belette, *Mustela nivalis*. La diminution de la pression de prédation et, singulièrement, l'absence de la Belette semblerait ainsi jouer un rôle déterminant dans l'apparition de ce phénomène, du moins chez le Mulot. Dans les îles où la Belette est présente il a en effet avantage à rester plus petit : cela lui permet de se réfugier dans des endroits plus difficiles à atteindre par ce prédateur.

D'autre part, sur les petites îles où l'éventail des ressources alimentaires est nettement moins large et où la diversité d'habitats est plus faible, l'acquisition d'une taille plus grande constitue un avantage adaptatif certain dans la recherche de nourriture, dans la lutte pour un territoire ou pour un accès à la reproduction (Case, 1978; Angerbjörn, 1986). En pareille situation, un caractère aussi intéressant que le gigantisme peut être d'autant plus rapidement fixé que les effectifs d'une population sont faibles et que celle-ci est isolée sur une petite surface.

Cette hypothèse sur le déterminisme de l'accroissement de taille du Mulot serait évidemment confortée par l'examen de la situation d'autres îles où ce Rongeur est présent mais pour lesquelles des données morphométriques suffisantes ne sont pas disponibles : Port-Cros, Favignana, Gozo...

En conclusion, notre étude nous a permis de montrer que :

— les Mulots de Catalogne espagnole se rattachent, tant sur le plan génétique que morphométrique, aux Mulots nord-ouest européens. Les Pyrénées ne constituent pas une barrière biogéographique pour cette espèce, contrairement à la chaîne alpine qui sépare nettement les Mulots des groupes « nord-ouest » et « tyrrhénien » ;



Tabl. III. — Répartition des compétiteurs et des prédateurs du Mulot sur les îles ouest-méditerranéennes où la morphologie du Mulot a été étudiée. Données d'après Schenk (1976), Arnold & Burton (1978), Alcover & Gosalbez (1988), Bruno (1988), Libois & Fons (1990), Yeatman-Berthelot & Jarry (1994), Masseti & Amori (1995).

*Distribution of the competitors and predators of the wood mouse occurring on the west Mediterranean islands where information is available on the wood mouse morphometrics. Data after Schenk (1976), Arnold & Burton (1978), Alcover & Gosalbez (1988), Bruno (1988), Libois & Fons (1990), Yeatman-Berthelot & Jarry (1994), Masseti & Amori (1995).*

Îles	Compétiteurs										Prédateurs																
	Superficie (km <sup>2</sup> )	Apodemus de grande taille	<i>Eliomys quercinus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Rattus rattus</i>	<i>Mus domesticus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Genetta genatta</i>	<i>Felis silvestris</i>	<i>Martes martes</i>	<i>Mustela nivalis</i>	<i>Bubo bubo</i>	<i>Strix aluco</i>	<i>Asio otus</i>	<i>Athene noctua</i>	<i>Tyto alba</i>	<i>Buteo buteo</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Coluber viridiflavus</i>	<i>Coluber hippocrepis</i>	<i>Malpolon monspessulanus</i>	<i>Elaphe scalaris</i>	<i>Elaphe situla</i>	<i>Elaphe quatuorlineata</i>	<i>Elaphe longissima</i>	<i>Vipera aspis</i>	
Marettimo	12,1	✦			□	□									*	*	*	*	◆								
Porquerolles	12,5	✦			□	□									*	*	*	*			◆	◆					
Pantelleria	86	✦			□	□									*	*	*	*		◆							
Formentera	115	✦	□	□	□	□									*	*	*	*									
Elbe	224	✦	□	□	□	□			●			?		*	*	*	*	*	◆							◆	
Ibiza	541	✦		□	□	□		●				*		*	*	*	*	*									
Minorque	702		□	□	□	□			●	●		*		*	*	*	*	*			◆						
Majorque	3640		□	□	□	□		●	●	●		*		*	*	*	*	*									
Corse	8722		□	□	□	□	●	●	●	●		?	*	*	*	*	*	*	◆								
Sardaigne	23833		□	□	□	□	●	●	●	●		?	*	*	*	*	*	*	◆	◆							
Sicile	25460		□	□	□	□	●	●	●	●	*	*	*	*	*	*	*	*	◆			◆	◆	◆	◆	◆	

— en dépit de leurs caractéristiques génétiques qui les isolent à la fois des Mulots tyrrhéniens, nord-africains et nord-ouest européens, les Mulots de Sicile s'avèrent, sur le plan morphométrique, semblables à ceux d'Italie continentale et de Sardaigne;

— les phénomènes d'accroissement de taille observés sur les Mulots des petites îles semblent ne pas apparaître à la suite d'un effet fondateur mais bien traduire des adaptations aux conditions environnementales particulières aux îles, dont la diminution de la pression de prédation et singulièrement l'absence de la Belette serait le facteur le plus important. Il serait cependant téméraire d'extrapoler cette conclusion à d'autres espèces, particulièrement à des Insectivores ou à des Carnivores, car le contexte de prédation et de compétition dans lequel elles évoluent n'est pas le même.

REMERCIEMENTS — Nous tenons à remercier le Dr M.G. Filippucci qui nous a aimablement fourni une partie du matériel crânien utilisé lors de notre étude morphométrique. Nous remercions également le Dr M. Sara, L. Zanca, S. Kinet, F. Legros, E. Delooz, D. Nibes et J. Ninane pour leur aide dans le piégeage des animaux ou le maintien de ceux-ci en captivité. Nos plus vifs remerciements vont également au Prof. R. Matagne qui nous a accueilli dans son laboratoire de génétique, lors de notre étude de l'ADN mitochondrial. Nous remercions enfin le FNRS pour les crédits de mission accordés lors de nos différentes missions de piégeage en Méditerranée occidentale.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALCOVER J.A. & J. GOSALBEZ, 1988. Estudio comparado de la fauna de micromamíferos de las Islas Baleares y Pitiusas. *Bull. Ecol.* **19** (2-3) : 321-328.
- AMORI G. & M. MASSETI, 1995. Does the occurrence of predators on central Mediterranean islands affect the body size of micromammals. *Comm. 19<sup>e</sup> Coll. intern. Mammalogie, Banyuls/Mer*, 13-15 octobre 1995, *Vie Milieu* **46** (3/4) : 205-212.
- ANGERBJÖRN A., 1986. Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in Europe. *Oikos* **47** : 47-56.
- ARNOLD E.N. & J.A. BURTON, 1978. Tous les reptiles et amphibiens d'Europe en couleurs. Elsevier-Séquoia, Bruxelles, 271 p.
- BERRY R.J., 1973. Chance and change in British long-tailed field mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Zool. London* **170** : 351-363.
- BERRY R.J. & J.B. TRICKER, 1969. Competition and extinction : the mice of Foula, with notes of those of Fair Isle and St Kilda. *J. Zool. London* **158** : 247-265.
- BERRY R.J., D. EVANS & J. SENNIT, 1967. The relationships and ecology of *Apodemus sylvaticus* from the small isles of the Inner Hebrides, Scotland. *J. Zool. London* **152** : 333-346.
- BROWN G. & M. SIMPSON, 1981. Intra-and interspecific variation of the mitochondrial genome in *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* : restriction enzyme



- analysis of variant mitochondrial DNA molecules and their evolutionary relationships. *Genetics* **97** : 125-143.
- BRUNO S., 1988. Considerazioni sull'erpetofauna della Sicilia. *Bull. Ecol.* **19** (2-3) : 283-303.
- CASE T.J., 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* **59** : 1-18.
- 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.
- CHEYLAN M., 1988. Variabilité phénotypique du lézard des murailles (*Podarcis muralis*) sur les îles de la côte provençale, France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **43** : 287-321.
- CIRER A.M. & J.P. MARTINEZ-RICA, 1990. The polymorphism of *Podarcis pityusensis* and its adaptive evolution in the Mediterranean islands. *Herpetological Journal* **1** : 465-473.
- CONTOLI L., G. ALOISE & M.G. FILIPPUCCI, 1988 a. Sulla nicchia di *Tyto alba* ed *Athene noctua* nell'isola d'Elba (Toscana) in rapporto all'Italia Tirrenica. *Bull. Ecol.* **19** (2-3) : 367-373.
- CONTOLI L., G. ALOISE & M.G. FILIPPUCCI, 1988 b. Sulla diversificazione trofica di Barbagiani *Tyto alba* e Civetta *Athene noctua* in rapporto al livello diagnostico delle prede. *Avocetta* **12** : 21-30.
- CORBET G.B., 1978. The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review. British Museum, Cornell Univ. Press. London, 314p.
- FELTEN H. & G. STORCH, 1970. Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa. *Senckenberg Biol.* **51** : 159-173.
- FERRIS S.D., R.D. SAGE, C.M. HUANG, J.T. NIELSEN, U. RITTE & A.C. WILSON, 1983 a. Flow of mitochondrial DNA across a species boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **80** : 2290-2294.
- FERRIS S.D., R.D. SAGE, E.M. PRAGER, U. RITTE & A.C. WILSON, 1983 b. Mitochondrial DNA evolution in mice. *Genetics* **105** : 681-721.
- FONS R., M. CHEYLAN, J. OLIVIER, J.P. CLARA & TH. FONS, 1985. Contribution à la connaissance de la faune herpétologique des îles d'Hyères. Capture de *Coronella girondica* (Serpents, Reptilia) à Porquerolles (Var, Fr.). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, **11** : 185-186.
- GRANJON L. & G. CHEYLAN, 1990. Différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes. *Mammalia* **54** (2) : 213-231.
- GRANT P.R., 1985. The adaptive significance of some insular trends in island birds. *Evolution* **19** : 355-368.
- GUILLEMETTE J.G. & P.N. LEWIS, 1983. Detection of subnanogram quantities of DNA and RNA on native and denaturing polyacrylamide and agarose gels by silver staining. *Electrophoresis* **4** : 92-94.
- KAHMANN H. & J. NIETHAMMER, 1971. Die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) auf der Insel Elba. *Senckenberg Biol.* **52** : 381-392.
- KELLY P.A., 1982. An analysis of morphological variations in the field mouse *Apodemus sylvaticus* on some Irish islands. *Proc. Roy. Irish Acad.* **82B** : 39-51.
- LIBOIS R.M. et R. FONS, 1990. Le Mulot des îles d'Hyères : un cas de gigantisme insulaire. *Vie Milieu* **40** : 217-222.
- LIBOIS R.M., R. FONS & D. BORDENAVE, 1993. Mediterranean small mammals and insular syndrome : Biometrical study of the long-tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia-Muridae) of Corsica. *Bonn. Zool. Beiträge* **44** : 147-163.
- MARTIN J.L., 1992. Niche expansion in an insular bird community. *J. Biogeography* **19-4** : 375-381.
- MICHAUX J., 1990. Contribution à l'étude du phénomène d'insularité, la morphologie crânienne du mulot (*Apodemus sylvaticus*). *Mém. Lic. Sci. zool., Univ. Liège*, 60 p.
- MICHAUX J., SARA M. & LIBOIS R.M. Is the long-tailed field mouse of Sicily really a « true » species? Discussion about mtDNA restriction patterns and craniological differences. *Acta Theriologica*. (soumis).
- MICHAUX J.R., M.G. FILIPPUCCI, R.M. LIBOIS, R. FONS & R.F. MATAGNE, 1996. Biogeography and taxonomy of *Apodemus sylvaticus* in the Tyrrhenian region : enzymatic variations and mitochondrial DNA restriction pattern analysis. *Heredity* **76** : 267-277.
- MURBACH H., 1979. Zur Kenntnis von Inselpopulationen der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). *Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch.* **17** : 116-139.
- NEI M. & W.H. LI, 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **76** : 5269-5273.
- ORSINI P., 1981. Premiers échantillonnages de micro-mammifères en Provence. *Mammalia* **45** : 187-197.
- ORSINI P. & G.S. CHEYLAN, 1988. Les rongeurs de Corse : modification de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire. *Bull. Ecol.* **19** : 411-416.
- PALVA T.K. & T. PALVA, 1985. Rapid isolation of animal mitochondrial DNA by alkaline extraction. *FEBS Letters* **192** (2) : 267-270.
- PERRET P. & J. BLONDEL, 1993. Experimental evidence of an insular effect in the insular blue tits. *Experientia* **49** : 94-98.
- RAMALHINHO M.G. & M.L. MADUREIRA, 1982. Contribution to the knowledge of *Apodemus* Kaup in Portugal (Mammalia, Rodentia). *Arq. Museu Bocage*. **1** : 415-433.
- SANS-COMA V. & H. KAHMANN, 1977. Die Waldmaus der Pityuseninsel Formentera. *Säugetierk. Mitt.* **19** : 363-365.
- SARA M. & G. CASAMENTO, 1995. Morphometrics of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*, Mammalia, Rodentia) in the Mediterranean. *Boll. Zool.* **62/3** : 313-320.
- SCHENK H., 1976. Analisi della situazione faunistica in Sardegna. Uccelli e Mammiferi. In SOS fauna animali in pericolo in Italia, Edited by F. Pedrotti, WWF, Roma : 465-556.



- SOKAL R.R. & P.H.A. SNEATH, 1963. Principles of numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco, 359 p.
- TABERLET P. & J. BOUVET, 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **255** : 195-200.
- TABERLET P., A. MEYER & J. BOUVET, 1992. Unusual mitochondrial DNA polymorphism in two local populations of blue tit *Parus caeruleus*. *Molecular Ecology* **1** : 27-36.
- TABERLET P., L. FUMAGALLI & J. HAUSSER, 1994. Chromosomal versus mitochondrial DNA evolution : tracking the evolutionary history of the southwestern European populations of the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora). *Evolution* **48** (3) : 623-636.
- TEGELSTRÖM H., 1986. Mitochondrial DNA in natural populations : an improved routine for the screening of genetic variation based on sensitive silver staining. *Electrophoresis* **7** : 226-229.
- TEGELSTRÖM H. & M. JAAROLA, 1989. Genetic divergence in mitochondrial DNA between the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the yellow necked mouse (*A. flavicollis*). *Hereditas* **111** : 49-60.
- THALER L., 1973. Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche* **37** : 741-750.
- THALER L., 1983. Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. In : Modalités et rythmes de l'évolution. Edited by J. Chaline. CNRS, Paris, 327-335.
- THIBAUT J.C., 1992. Insularity effect on the raptors of Corsica. *Journal of Biogeography* **19** (4) : 363-373.
- VAN ROMPAEY J., 1989. Variatie en differentiatie van mitochondrial DNA in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) en *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834) (Mammalia, Rodentia) in West Europa. PhD Thesis, Univ. Antwerpenn, 166 p.
- VAN DER STRAETEN E. & B. VAN DER STRAETEN, 1977. Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* et d'*A. flavicollis* en Belgique. *Acta Zool. Pathol. Antwerpiensia* **66** : 169-182.
- YEATMAN-BERTHELOT D. & G. JARRY, 1994. Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France, 1985-1989. Société ornithologique de France, Paris, 776 p.

Reçu le 3 mai 1996 ; received May 3, 1996  
Accepté le 30 mai 1996 ; accepted May 30, 1996