

ACADEMIE DE MONTPELLIER
ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'AGRONOMIE DE MONTPELLIER

Thèse

présentée à l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier
Pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Discipline : Biologie des Populations et Ecologie
Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole doctorale : Biologie des systèmes intégrés, Agronomie - Environnement

Micromammifères, helminthes et insularité :
Evolution des traits d'histoire de vie du rat noir (Muridae)
et de deux musaraignes (Crocidae)
sur les îles ouest-méditerranéennes

par

Elodie MAGNANOU

Soutenue le 12 juillet 2005 devant le Jury composé de :

Mme Marie-Laure NAVAS, Professeur, ENSA Montpellier	Présidente du Jury
M. Joaquim GOSALBEZ, Professor Catedradico, Université de Barcelone	Rapporteur
M. Roland LIBOIS, Chargé de Cours, Université de Liège	Rapporteur
M. Carlos FELIU, Professor Catedradico, Université de Barcelone	Examineur
M. Bernard DELAY, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Directeur de thèse
M. Roger FONS, Directeur de Recherche, CNRS, Banyuls sur Mer	Directeur de thèse
M. Serge MORAND, Directeur de Recherche, CNRS, Montpellier	Invité

Remerciements

J'ai effectué ma thèse au Centre d'Ecologie Evolutive de Banyuls sur Mer, seul département terrestre au milieu d'un Océan de biologie marine... Quel meilleur contexte pour étudier l'évolution en milieu insulaire ?

Je souhaite exprimer ici mes très sincères remerciements aux nombreuses personnes qui, de près ou de loin, ont apporté leur contribution à l'élaboration de ce travail.

Messieurs Joaquim GOSALBEZ et Roland LIBOIS ont accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Je les remercie vivement, ainsi que les membres du Jury, pour l'honneur qu'ils me font et la confiance qu'ils m'ont ainsi manifestée.

Bernard DELAY a constamment soutenu ce projet, depuis la constitution du sujet jusqu'à sa réalisation finale. Je lui exprime toute ma gratitude pour le temps accordé, malgré un planning extrêmement chargé et le remercie d'avoir accepté de prendre part à mon jury.

J'exprime toute ma reconnaissance à Gilles BOEUF, pour son aide déterminante dans la réalisation de ce projet.

Je suis heureuse d'exprimer ma gratitude envers Roger FONS qui m'a fait confiance en me proposant ce sujet de thèse. Ceci m'a permis de pénétrer un domaine de recherche passionnant. Sa présence constante m'a soutenue tout au long de ces trois années.

Serge MORAND a bien voulu me co-diriger. Son entrain et son esprit bouillonnant d'idées sont toujours les bienvenus. Merci pour cette aide précieuse qui a enrichi mon travail.

Johan MICHAUX, a un temps, laissé de côté son mulot de prédilection pour se consacrer avec moi aux musaraignes. Depuis mon DEA, son enthousiasme m'a toujours soutenue, même dans les moments les plus critiques... J'ai trouvé en lui un ami fidèle.

Le chapitre sur les faunes parasites de micromammifères doit beaucoup à Carlos FELIU. Qu'il trouve ici l'expression de mes remerciements pour son immense gentillesse et sa disponibilité. Toute ma reconnaissance à l'ensemble de l'équipe de Parasitologie de la Faculté de Pharmacie de Barcelone. Sans Jordi TORRES, Jordi MIQUEL, Juan-Carlos CASANOVA et Alexis RIBAS, les missions de terrain et la découverte du monde des parasites n'auraient pas eu la même saveur. Agraïments a tots

Jack FALCON m'a accompagnée dans la découverte de l'endocrinologie et des rythmes biologiques. Il m'a accordé toutes les facilités nécessaires et m'a témoigné sa confiance en toutes circonstances. Il n'a pas ménagé sa peine pour

relire de façon critique et efficace certaines parties du manuscrit. Qu'il en soit remercié.

La lecture de l'ouvrage de référence « Biogéographie - Approche écologique et évolutive » de Jacques BLONDEL représente pour moi une phase importante de mon parcours de biologiste. Cette approche a attisé encore davantage tout l'attrait ressenti pour cette matière. De plus, je remercie très sincèrement Jacques BLONDEL pour l'intérêt qu'il a manifesté pour mon travail. Malgré ses nombreux engagements, il a toujours su se rendre disponible et répondre à mes questions.

Un très chaleureux merci à Claude COMBES pour la relecture attentive de certains articles et pour son aide indirecte au travers de son ouvrage « Interactions durables – écologie et évolution du parasitisme ».

Pour sa compétence, son amitié et son aide précieuse, je remercie Lilian HERAULT. Ses connaissances en électronique, en programmation et en informatique m'ont aidée à percer certains secrets de la vie des musaraignes.

Le travail consciencieux d'Aïcha DEKAR fut d'une aide déterminante pour la connaissance du cerveau des petites musaraignes. Ses passages à Banyuls ont été l'occasion de discussions enrichissantes qui m'ont transportée de l'autre côté de la Méditerranée.

Les équipes de l'ISEM et du CBGP m'ont accueillie chaleureusement lors de mes séjours montpelliérains. Tous ont facilité mon immersion. Je remercie plus particulièrement Pascale CHEVRET et Sylvie HART, toujours disponibles.

Mes remerciements s'adressent également aux différentes personnes qui, à des titres divers, m'ont épaulée pour le travail de terrain. Le Conservatoire Botanique de Porquerolles, la Réserve Naturelle des îles Medes, le Centre des Isards de Py et celui de Pirio en Corse ont facilité nos séjours. Ma reconnaissance toute particulière à David MORICHON, toujours prêt à rendre service, à Bettina LE PROUX pour son grand cœur. Elle et ses parents m'ont offert la découverte de leur Corse authentique.

J'associe à ces remerciements Jean-Marie LEROUX et Karine DJARI pour leur bonne humeur. Ils savent si bien simplifier les formalités administratives.

Les Services de l'Observatoire de Banyuls ont résolu tous mes petits problèmes matériels promptement et sans sourciller. Je remercie les personnels de la bibliothèque, de l'accueil, de l'administration, de la verrerie, du service Informatique et de l'atelier.

Sigurd BOLETZKY m'a accordé du temps pour relire consciencieusement mes manuscrits en anglais. Je le remercie pour sa disponibilité.

Merci à Francis RUBIO pour son aide en particulier lorsque l'animalerie ressemblait à une véritable nursery !

J'ai une pensée pour Francis Duran, présent à mes débuts au Centre d'Ecologie. Inge MEIEROFFER a comblé avec sérieux mes lacunes (pour ne pas dire mon ignorance) en allemand.

Mille mercis à tous les étudiants que j'ai croisés ou encadrés au cours de ma thèse. Valérie, Aurélie B, Marie, Elodie, Ana G, Julien, Noella, Ana A, Eliane, Muriel, Benoît, Elisabeth, Olivier, Aurélie G, Lucile, Taous, Hélène ont tous apporté de la bonne humeur et de la gaieté au Mas. Je garde aussi un excellent souvenir des deux promotions du DEA Biologie de l'Evolution et Ecologie venues en stage de début d'année à Banyuls. J'ai apprécié de participer à leur encadrement et de côtoyer leurs professeurs qui furent également les miens : Marie-Laure NAVAS, Eric GARNIER, Michel RAYMOND et Emmanuel DOUZERY.

Joseph TRAVE, Joseph GARRIGUE et Jean-André MAGDALOU sont des « colocataires » toujours enjoués. Leur passion et leur engagement dans la préservation de l'environnement sont communicatifs. Merci pour les agréables moments passés ensemble.

Je remercie Michael et Patricia FUENTES pour leur amitié indéfectible, leur humour, leur gentillesse et leur soutien.

Je garde un souvenir nostalgique de l'année passée en compagnie d'Agnès GUENIN, désormais Docteur vétérinaire. Elle est toujours prête à saisir les petits bonheurs de la vie et nous nous en sommes données à cœur joie.

Caroline NIEBERDING, ma complice, a rejoint sa Belgique natale. Mais, son espièglerie, son humour, son esprit critique m'ont réconfortée et emplie de joie lors des moments de doute. J'espère que nous renouvèlerons souvent nos escapades à la découverte du monde !

A mon amie de toujours, Marie DUPOUY, ma petite « prof » de français préférée, pour ses précieuses corrections à la virgule près !

De nombreuses petites musaraignes se sont prêtées de bonne grâce aux misères que je leur ai fait subir. Sans leur collaboration ce travail eut été impossible. Je les en remercie vivement !

Au-delà du simple cadre de cette thèse, je tiens aussi à témoigner mon attachement et mon affection à tous ceux qui ont eu confiance en moi depuis mes premiers pas dans la vie. Ils ont été de fidèles alliés et de précieux référents dans la construction de ma personnalité. Je remercie Christine AKTOUCHE, Danielle REVIRIEGO, Gérard PROMPT, Philippe REVEL-MOUROZ, Jean-Pierre BOUCHET.

Enfin et surtout, merci à ma famille. Ma grande sœur, Emmanuelle, à l'écoute et prête à me décrocher la lune. Léa, petite nièce si censée et sensible, professionnelle des gardes de musaraignes le week-end. Jean, toujours disposé à me faciliter la tâche. Mes grands-parents, Alfred et Andréa, si proches de la Nature. Pour Georges et Jean-Louis, quoi d'impossible du moment que leur nièce réalise son rêve de recherche ? Merci à ma mère pour sa force de caractère et à mon père pour sa compréhension.

Sommaire

Introduction.....	1
I. SITUATION DU SUJET.....	2
II. BIOGEOGRAPHIE INSULAIRE ET SYNDROME D'INSULARITE.....	3
A. <i>Qu'est-ce qu'une île ?</i>	3
B. <i>Le modèle de biogéographie insulaire</i>	4
1) Diversité spécifique.....	4
a La théorie de biogéographie insulaire	4
b Les alternatives.....	5
2) Dispersion, immigration et colonisation	7
a Dispersion et immigration	7
b Immigration et colonisation	7
c Les handicaps à la colonisation	8
3) L'homme bouleverse les règles classiques de dispersion	8
C. <i>Ajustements écologiques et évolution sur les îles</i>	9
1) Elargissement de la niche et utilisation du milieu.....	9
2) Changements morphologiques	10
a Compétition interspécifique	11
b Prédation.....	12
c Disponibilité des ressources	12
d Une évolution multifactorielle	13
3) Ajustements démographiques	14
a Densité des populations.....	14
b Traits relatifs à la reproduction et à la survie	15
4) Modifications comportementales	16
5) Adaptations physiologiques	16
6) Différenciation génétique, spéciation et endémisme.....	18
III. CADRE DE L'ETUDE	19
A. <i>Les îles du bassin méditerranéen occidental</i>	19
1) La Corse et la Sardaigne.....	20
2) Les îles Baléares.....	22
3) Les îles d'Hyères.....	24
4) Les stations continentales :.....	24
B. <i>Les modèles biologiques</i>	26
1) L'ordre des Insectivores : les musaraignes Crocidurinae.....	27
a La musaraigne étrusque <i>Suncus etruscus</i>	28
b La musaraigne des jardins <i>Crocidura suaveolens</i>	29
c La musaraigne musette <i>Crocidura russula</i>	32
2) Le rat noir <i>Rattus rattus</i>	33
C. <i>Problématique</i>	35

Première partie : Histoire des mammifères en Méditerranée occidentale.....38

I. RENOUELEMENT DE LA FAUNE MAMMALIENNE INSULAIRE	39
A. <i>Les îles tyrrhéniennes</i>	39
1) Une faune endémique au Pléistocène moyen.....	39
2) L'arrivée de l'homme au Néolithique	40
B. <i>L'archipel des Baléares</i>	41
C. <i>L'impact de l'homme sur la faune mammalienne</i>	42
II. ORIGINE DES POPULATIONS INSULAIRES DE MUSARAIGNES EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE	43
A. <i>Intérêt de la phylogéographie</i>	43
B. <i>Méthodes</i>	46
C. <i>Résultats – discussion</i>	48
1) <i>Crocidura russula</i>	48
a Structuration génétique en milieu continental.....	48
b La colonisation des îles	51
2) <i>Crocidura suaveolens</i>	52
a Structuration génétique en milieu continental.....	52
b La colonisation des îles	52
D. <i>Apport de la phylogéographie à la biologie insulaire</i>	54
1) Répartition allopatrique sur les îles.....	54
2) Gigantisme insulaire.....	55

Seconde partie : Parasitisme et syndrome d'insularité.....60

I. APPAUVRISSEMENT SPECIFIQUE, AUGMENTATION DES INTENSITES PARASITAIRES ET DES PREVALENCES.....	62
A. <i>Helminthofaune de Crocidura suaveolens</i>	62
B. <i>Helminthofaune de Crocidura russula</i>	64
C. <i>Helminthofaune de Rattus rattus</i>	67
D. <i>Conclusion</i>	70
II. ELARGISSEMENT DU SPECTRE D'HOTE SUR LES ILES	71
A. <i>Transfert latéral en milieu insulaire</i>	71
B. <i>La distomatose hépato-biliaire et le rat noir en Corse</i>	72
1) Le cycle biologique de <i>Fasciola hepatica</i>	72
2) Causes du transfert latéral	74
3) Le rôle épidémiologique du rat noir	78
III. BILAN	81

Troisième partie : Adaptations physiologiques83

I. REPONSES DU RAT NOIR A UNE INFESTATION PAR LA DOUVE DU FOIE	84
A. <i>Principaux résultats</i>	84
B. <i>Article 1 Physiological responses of insular wild black rat (Rattus rattus) to natural infection by the digenean trematode Fasciola hepatica</i>	87

II.	AJUSTEMENTS METABOLIQUES CHEZ LA MUSARAIGNE DES JARDINS	104
A.	<i>Principaux résultats</i>	<i>104</i>
B.	<i>Article 2 : Energy expenditure in Crocidurinae shrews (Insectivora): Is metabolism is a key component of the insular syndrome?</i>	<i>106</i>

Quatrième partie : Ajustements démographiques107

I.	INFLUENCE DE LA FASCIIOLOSE SUR LES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES DU RAT NOIR EN CORSE	108
A.	<i>Méthodes</i>	<i>109</i>
B.	<i>Résultats</i>	<i>110</i>
C.	<i>Discussion</i>	<i>111</i>
II.	REPRODUCTION, SURVIE ET SENESCENCE CHEZ LES MUSARAIGNES INSULAIRES	112
A.	<i>Les paramètres reproductifs.....</i>	<i>112</i>
B.	<i>Durée de vie et sénescence en milieu insulaire.....</i>	<i>116</i>
1)	La survie sur les îles	116
2)	La mélatonine.....	118
a	Synthèse	118
b	Effets	119
3)	Avantages du « modèle musaraigne ».....	119
a	Rythmes saisonniers.....	120
b	Rythmes journaliers.....	122
c	Durée de vie	122
4)	Objectifs	122
5)	Méthodes	123
a	Evolution des taux plasmatiques avec l'âge.....	123
b	Ultrastructure de la glande pinéale.....	124
c	Mélatonine et rythme d'activité	124
6)	Résultats	129
a	Evolution des taux plasmatiques avec l'âge.....	129
b	Ultrastructure de la glande pinéale.....	130
c	Mélatonine et rythme d'activité	135
7)	Bilan et perspectives.....	139
a	La fonction mélatoninergique	139
b	Mélatonine et vieillissement.....	140

Discussion - Conclusion.....143

I.	INTERACTIONS HOTE-PARASITE : <i>R. RATTUS</i> ET <i>F. HEPATICA</i> EN CORSE....	144
A.	<i>Analyse du transfert latéral.....</i>	<i>144</i>
B.	<i>Les conséquences sur le rat noir et la douve</i>	<i>145</i>
1)	Du point de vue de l'hôte	146
2)	Du point de vue du parasite.....	146
II.	MICROMAMMIFERES ET SYNDROME D'INSULARITE.....	148
A.	<i>La Corse : un micro-continent ?</i>	<i>149</i>
1)	Richesse spécifique	149
2)	Evolution des Rongeurs et Insectivores	149

a	Une évolution contraire à la prédiction	149
b	Des caractéristiques propres au syndrome d'insularité	151
B.	<i>Les petites îles ouest-méditerranéennes</i>	156
C.	<i>Le syndrome d'insularité : un réseau d'interactions complexes</i>	157
III.	PERSPECTIVES	159
A.	<i>Adaptations physiologiques en milieu insulaire</i>	159
1)	Chez <i>Rattus rattus</i>	159
2)	Chez <i>Crocidura suaveolens</i>	160
B.	<i>Biologie de la conservation</i>	160
Bibliographie		162

Introduction

I. Situation du sujet

La diversité du vivant et sa complexité ont toujours été au cœur des préoccupations des biologistes. Cette question revêt un intérêt tout particulier dans la mesure où nous traversons une crise d'extinctions majeure. Il devient ainsi fondamental d'évaluer les mécanismes à l'origine de cette diversité ainsi que les facteurs assurant sa pérennité. Les écologistes expliquent l'abondance et la distribution des organismes vivants non seulement par les interactions biotiques et abiotiques mais également par des facteurs spatiaux et temporels.

Comprendre les similitudes et les différences entre traits d'histoire de vie de populations ou d'espèces distinctes est l'un des enjeux de l'écologie évolutive. Pourquoi la sélection naturelle a-t-elle favorisé un patron particulier, un trait ou une série de caractères ? Comment peut-on définir l'ensemble des contraintes sélectives favorisant certains paramètres ? La théorie de l'évolution des traits d'histoire de vie est basée sur deux principes (Stearns, 1992 ; Roff, 1992). L'évolution d'un trait à des conséquences sur la valeur sélective de l'individu et cette évolution est contrainte par des compromis comme ceux entre reproduction et survie ou entre nombre et taille de la descendance (Begon *et al.* 1996). Ainsi, les principaux traits d'histoire de vie sont ceux ayant une influence directe sur la valeur sélective. Ils sont relatifs à la reproduction et à la survie. Mais, ils concernent aussi tout autre paramètre tel que la taille corporelle ou la physiologie, dès lors qu'ils ont une implication dans l'une ou l'autre des composantes de la valeur sélective (Futuyma, 1998).

Depuis Darwin et Wallace, la biologie insulaire est un champ d'exploration privilégié pour étudier l'évolution et quelques grands problèmes biogéographiques et écologiques. Etant donné que la superficie et le degré d'isolement des îles sont connus, elles représentent en quelque sorte des « expériences naturelles » : leur nature « close » et bien délimitée constitue un cadre quasi expérimental. Les assemblages d'espèces varient considérablement d'une île à l'autre. Ceci permet d'étudier les réponses écologiques et évolutives face à des pressions de sélection

différentes et d'identifier l'importance de la compétition, de la prédation et du parasitisme dans le façonnement des traits d'histoire de vie.

Le présent travail s'inscrit dans cette démarche de compréhension de l'évolution des traits d'histoire de vie des mammifères, en réponse à un environnement insulaire aux conditions biotiques et abiotiques modifiées.

II. Biogéographie insulaire et syndrome d'insularité

A. Qu'est-ce qu'une île ?

Tout espace naturel isolé d'autres espaces analogues par des étendues (marines ou terrestres) de structures différentes est « insularisé ». Ses traits et caractères relèvent alors de la biologie insulaire (Blondel, 1995).

Les îles « vraies » sont dites *océaniques* quand elles n'ont jamais été reliées au continent au cours de leur histoire géologique. C'est le cas de l'archipel des Açores ou des Galápagos par exemple, et plus généralement, de toutes les îles volcaniques des grandes chaînes sous-marines et des atolls. Les îles sont dites continentales, lorsqu'elles ont été reliées au continent (Grande-Bretagne, toutes les îles méditerranéennes) (Blondel, 1995).

Enfin, les îles d'habitat sont des espaces continentaux isolés d'autres habitats semblables par des barrières plus ou moins infranchissables : sommets de montagne, étangs, îlots boisés, villages. Les caractères écologiques et évolutifs liés à l'insularité sont plus difficiles à mettre en évidence sur ce dernier type d'île car les isolats sont souvent plus récents et les barrières ne permettent pas toujours une séparation nette des milieux. L'anthropisation croissante de l'espace naturel pousse cependant les biologistes à se pencher de plus en plus sur les conséquences de l'insularisation des habitats (Barbour & Litvaitis, 1993 ; Lomolino & Smith, 2003).

B. Le modèle de biogéographie insulaire

1) Diversité spécifique

a La théorie de biogéographie insulaire

Une loi classique d'écologie énonce une relation positive entre la richesse spécifique et la superficie. Plus l'échantillon considéré est petit, plus la diversité croît rapidement avec l'augmentation de la taille de l'échantillon. Plusieurs modèles aire-espèce semi logarithmiques ou logarithmiques ont été établis (*in* Blondel, 1995).

L'une des caractéristiques de la diversité biologique insulaire est que la richesse spécifique est moindre sur les îles que sur une aire continentale de superficie comparable. Mc Arthur et Wilson (1963, 1967) se sont penchés sur ces patrons de diversité sur les îles et ont énoncé la célèbre théorie de biogéographie insulaire.

Selon eux, la richesse spécifique instantanée d'une île est la résultante d'un équilibre entre taux de colonisation et taux d'extinction. Les variables du modèle sont la taille de l'île et sa distance à la source continentale (Figure 0.1). Des propagules sont issues de cette source sans discontinuer. Elles sont soumises à un double filtre avant de s'installer sur l'île : l'immigration, conditionnée par la capacité de dispersion de chaque espèce et la colonisation, fonction du cortège de taxa déjà présents sur l'île et d'autres composantes écologiques. Le taux d'immigration est constant alors que le taux de colonisation est inversement proportionnel au nombre d'espèces déjà implantées sur l'île. Le taux d'extinction est, quant à lui, une fonction croissante de ce même nombre.

Ainsi, la théorie de biogéographie insulaire est basée sur des principes simples. Les communautés insulaires sont en équilibre. La richesse spécifique ne dépend que de facteurs physiques tels que la taille de l'île et son degré d'isolement. Par ailleurs les espèces sont supposées équivalentes en terme de capacité colonisatrice et d'aptitude à maintenir des populations viables sur l'île.

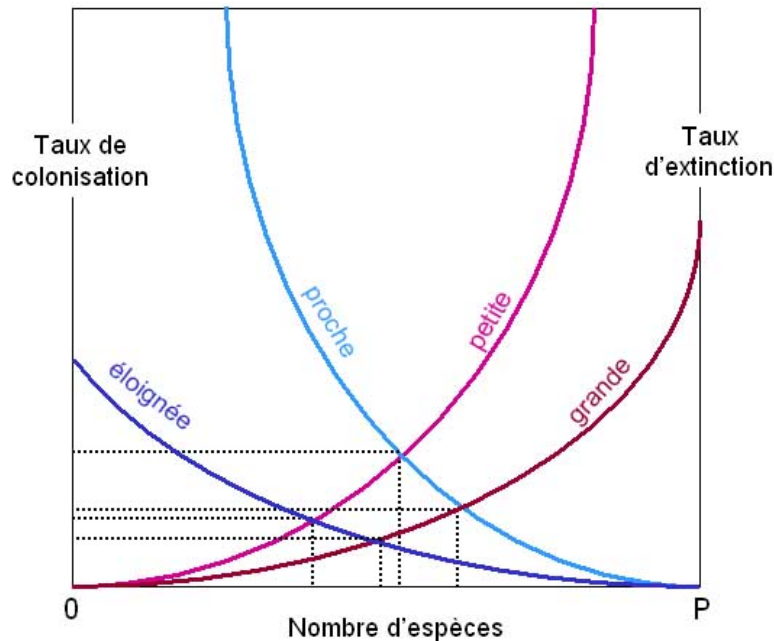


Figure 0.1: Richesse spécifique instantanée d'une île. Selon la théorie de biogéographie insulaire (Mc Arthur & Wilson, 1967), elle résulte d'un équilibre entre taux de colonisation et taux d'extinction. Les variables du modèle sont la taille de l'île et sa distance à la source continentale. A degré d'isolement identique, une grande île aura un taux d'extinction plus faible qu'une petite île (populations plus grandes, habitats plus variés). A superficie et diversité des habitats identiques, les taux d'immigration seront plus élevés sur une île proche que sur une île lointaine parce que le flux de propagules diminue avec la distance.

b Les alternatives

Les travaux précurseurs de Mc Arthur et Wilson (1963 ; 1967) ont longtemps été considérés comme un paradigme de biogéographie. Plus largement, ils ont fortement influencé les recherches menées en écologie et en biologie de la conservation de ces trente dernières années.

Récemment cependant, de plus en plus d'écologistes se sont interrogés sur l'utilité de ce paradigme pour l'écologie moderne (Brown & Lomolino, 2000 ; Lomolino, 2000a ; 2000b). Désormais, nous avons en effet une bien meilleure appréciation de la complexité de la nature grâce à de nombreuses études portant sur une grande variété d'échelles spatiales et temporelles. Ainsi, il paraît difficile d'admettre certains des pré-requis de la théorie de Mc Arthur et Wilson.

Il semble tout d'abord que les communautés insulaires ne soient pas en équilibre (Brown & Lomolino, 2000). De plus, il est nécessaire de prendre en compte les particularismes de chaque espèce face aux questions de spéciation, d'immigration et d'extinction (Brown & Lomolino, 2000). D'autres paramètres que le degré d'isolement de l'île et sa taille doivent être considérés : la diversité des

habitats, la stabilité de l'écosystème et les caractéristiques propres à chaque île (Fox & Fox, 2000 ; Azeria, 2004). Lomolino (2000a ; 2000b) invite les biogéographes à définir un nouveau paradigme. Il propose un concept simple qui prendrait en compte trois paramètres biogéographiques (extinction, colonisation, évolution). Le modèle considèrerait les variables agissant sur ces trois paramètres, inclurait les rétrocontrôles et tiendrait compte des particularités de chaque espèce.

Il apparaît donc plus approprié de rechercher une loi, certes plus complexe, mais qui se rapproche davantage des phénomènes naturels observés. Ainsi, de nombreux auteurs ont proposé des théories complémentaires ou critiqué les modèles existants.

Tout d'abord, Rose et Polis (2000) soulèvent le biais lié à l'évaluation de la richesse spécifique des îles. Celles-ci seraient moins isolées que supposé et la diversité souvent sous-estimée. Les recensements ne prennent en compte que les espèces résidentes et sous-évaluent les individus « erratiques ». En effet certaines îles font partie de l'aire de dispersion d'une espèce ou ne sont colonisées que lors d'une saison opportune (reproduction, hivernage...).

Lomolino (2000c) a défini le « small island effect » (SIE). Ce concept a été confirmé par divers travaux, parfois même sur les îles d'habitat (Lomolino & Weiser, 2001 ; Woinarski *et al.*, 2001 ; Lomolino & Smith, 2003). En dessous d'une certaine superficie, les petites îles possèdent une richesse spécifique qui n'est plus fonction de cette surface. Elle est davantage corrélée aux particularismes de chaque îlot comme les types d'habitats ou encore l'exposition aux tempêtes. La diversité biologique des îles de taille moyenne est en revanche plus prévisible. Elle dépend de facteurs écologiques tels que la diversité et la taille des habitats ainsi que de l'équilibre extinction/colonisation. Elle répond donc bien à la relation linéaire aire-diversité. Enfin, le nombre d'espèces présentes sur les grandes îles pourra atteindre des valeurs supérieures à la prédiction aire-espèce car ces superficies autorisent une spéciation sur place. La limite entre ces différentes catégories d'îles fluctue selon les besoins énergétiques et la capacité de dispersion des taxa ainsi que du degré d'isolement.

Anderson et Wait (2001) proposent quant à eux une autre théorie « Subsidized island biogeography » (SIB). Dans le cas où des îles, généralement de petite taille, bénéficient de l'apport de ressources extérieures, la richesse spécifique diffère de celle prédite par leur surface. Cette diversité sera fonction de la manière

dont la productivité de l'île est modifiée par cet apport de ressources extérieures (Barnet *et al.*, 2003).

McNab (1994 ; 2002) remarque à juste titre que la question du nombre d'espèces a souvent laissé de côté la question tout aussi fondamentale de l'identité des espèces présentes sur les îles. Là encore, il reste beaucoup à apprendre sur les caractéristiques indispensables à un taxon pour assurer sa survie en milieu insulaire.

2) Dispersion, immigration et colonisation

Les espèces présentes sur une île ont plusieurs origines possibles. Dans le cas d'îles continentales, les populations insulaires peuvent être constituées d'une fraction isolée du stock originel lors de la séparation de l'île et du continent (vicariance) (Vigne, 1987). Le processus d'insularisation terminé, les îles continentales, tout comme les îles océaniques, peuvent être colonisées par dispersion de certains taxa. Enfin, au-delà des colonisations naturelles il faut prendre en compte le facteur humain qui a indéniablement bouleversé les assemblages d'espèces insulaires du fait de l'exploitation du milieu et de l'introduction volontaire ou non de nombreuses espèces (Kirch, 1996).

a Dispersion et immigration

La richesse spécifique d'une île est fonction de nombreux facteurs entre autres historiques, géographiques, écologiques et humains. Nous venons de le voir, l'une des composantes principales est la distance de l'île au continent (Mc Arthur & Wilson, 1967). Cependant, les disparités des taux d'immigration peuvent être très grandes d'une île à l'autre. Les facteurs proximaux sont difficiles à évaluer, et les événements stochastiques doivent être pris en compte (ouragans, tornades, ...) (Blondel, 1995).

b Immigration et colonisation

Pour qu'une propagule survive à son arrivée sur l'île, elle doit impérativement rencontrer un habitat favorable afin de s'y établir. La topographie de l'île influence fortement sa richesse spécifique. Il existe une corrélation entre l'altitude maximale d'une île et la diversité de ses biotopes. Plus les milieux sont variés, plus la chance

est grande qu'une espèce trouve un habitat favorable (Fox & Fox, 2000 ; Azeria, 2004). La superficie de ce milieu doit également être suffisante pour établir une population viable. Enfin, selon la théorie de Mc Arthur et Wilson (1967), toute nouvelle espèce ne peut s'installer que si une espèce autochtone s'éteint.

c Les handicaps à la colonisation

Une théorie souvent admise suppose que les espèces les plus abondantes et les plus répandues sur le continent sont celles qui ont le plus de chances de coloniser une île. Sarà et Morand (2002) observent que les mammifères aux densités plus élevées que ne le prédisent leur taille corporelle sur le continent sont les plus aptes à coloniser une île et à y persister. Elles sont souvent plus généralistes et plus flexibles dans le choix de leur habitat (stratégie *r*). Les îles de l'Océan Indien sont, par exemple, davantage appauvries en rapaces spécialisés qu'en espèces généralistes (Thiollay, 1998).

A l'inverse, les chances sont plus réduites pour une espèce ayant une mauvaise capacité de dispersion, ou trop localisée sur le continent ou encore très spécialisée ce qui rendra les probabilités de trouver un habitat adéquat plus faibles (Sarà & Morand, 2002). Les mêmes contraintes existent pour les espèces de parasites qui doivent rencontrer sur l'île les différents hôtes et milieux nécessaires à leur cycle biologique. Ainsi, on observe, tout comme pour les espèces libres, un appauvrissement conséquent de la faune parasitaire en milieu insulaire (Thomas, 1953 ; Mas Coma & Feliu, 1984 ; Miquel *et al.*, 1996 ; Goüy de Bellocq *et al.*, 2003).

Enfin, certaines espèces ne pourront pas s'établir du fait d'une compétition diffuse exercée, à leur arrivée sur l'île, par les espèces déjà implantées (Mc Arthur & Wilson, 1967).

L'appauvrissement spécifique sur les îles est très différent selon les groupes. La réduction du nombre de prédateurs, en particulier, est drastique. Les pyramides trophiques sont écrasées avec un élargissement de la base et un étêtement de la pointe (Blondel, 1995).

3) L'homme bouleverse les règles classiques de dispersion

L'homme a joué un rôle fondamental dans l'apport de nouveaux taxa sur les îles, défiant les règles classiques de dispersion. Un grand nombre d'espèces ont été

introduites alors qu'elles n'auraient jamais pu atteindre certains territoires très isolés. Partout où l'homme a accosté sur une île, il a amené avec lui un cortège d'espèces nécessaires à son installation : plantes cultivées, espèces pastorales, chiens, gibier (Kirch, 1996). Il a également introduit à son insu de nombreuses autres espèces sauvages dont les micromammifères (Ruedi *et al.*, 1998 ; Haynes *et al.*, 2003 ; Mascheretti *et al.*, 2003) avec pour pire exemple l'extraordinaire expansion du rat, espèce généraliste qui a contribué à la disparition d'un grand nombre d'endémiques insulaires.

Les assemblages d'espèces sur les îles constituent un échantillonnage appauvri et aléatoire du pool d'espèces continentales. Déséquilibrés sur les plans trophiques et taxinomiques, ils sont disharmoniques (Blondel, 1995). Le relâchement subséquent des pressions de compétition et de prédation et la diminution du nombre d'espèces de parasites a certainement des conséquences sur les communautés, espèces et populations insulaires. L'utilisation de l'espace écologique, les interactions interspécifiques, l'organisation et le fonctionnement des peuplements et populations s'en trouvent modifiés.

C. Ajustements écologiques et évolution sur les îles

Chaque île possède des caractéristiques propres (situation géographique, géomorphologie, degré d'isolement, climat, flore, faune, influences humaines) qui façonnent ses écosystèmes. La grande diversité des paramètres en jeu ne permet pas d'élaborer une loi exacte pouvant être applicable à tous. Cependant, des traits majeurs du syndrome d'insularité ont été observés. Ils permettent ainsi de donner une définition générale de ce syndrome comme « *l'ensemble des modifications d'ordre morphologique, écologique, éthologique et génétique que présentent les systèmes vivants en situation d'isolement géographique et de confinement* » (Blondel, 1995).

1) Elargissement de la niche et utilisation du milieu

L'élargissement des niches en milieu insulaire est généralement attribué à un relâchement des pressions de compétition et à une accentuation de la compétition

intraspécifique (Scott *et al.*, 2003). Il est également nécessaire de considérer les facteurs d'abondance des ressources alimentaires. Les espèces spécialisées seraient les premières à pâtir d'une limitation des ressources (Lawlor, 1982). La rareté d'une composante de leur alimentation peut conduire la population insulaire à élargir sa niche alimentaire à une autre ressource (Palkovacs, 2003). Cette hypothèse reste valable dans le cas des îles d'habitat (Barbour & Litvaitis, 1993).

Bien qu'il existe des exceptions (*in* Blondel *et al.*, 1988), de nombreux exemples abondent dans la littérature, à la fois pour les reptiles, les oiseaux et les mammifères (Poitevin *et al.*, 1986 ; Cheylan, 1988 ; Wikelski & Wrege, 2000 ; Beauchamp, 2004). L'élargissement des niches se manifeste sur de nombreux traits : sélection de l'habitat (Blondel *et al.*, 1988 ; Granjon & Cheylan, 1990a ; Thiollay, 1998 ; Prodon *et al.*, 2002), exploitation des ressources alimentaires (Clevenger, 1993 ; Wikelski & Wrege, 2000), flexibilité du comportement et utilisation du temps (Poitevin, 1984 ; Granjon & Cheylan, 1990a).

L'élargissement de la niche écologique ne concerne pas seulement les espèces libres. Elle a également été constatée chez les helminthes parasites des mammifères (Mas Coma *et al.*, 1988 ; Théron & Pointier, 1995). Cet élargissement du spectre d'hôte a deux origines supposées. Avec l'appauvrissement spécifique des faunes insulaires, le nombre d'hôtes est réduit. Un changement de comportement de l'hôte ou du parasite peut provoquer un contact entre les deux espèces (Combes, 1995).

2) Changements morphologiques

La taille est un paramètre fondamental de la biologie d'un organisme. Elle est corrélée à beaucoup de traits d'histoire de vie comme l'âge à la maturité sexuelle, la fécondité et le poids de la portée, la densité et la taille des populations, le domaine vital et le territoire (Begon *et al.*, 1996).

Les changements de taille sur les îles ont été particulièrement bien documentés chez les espèces de vertébrés. Foster, (1964) fut le premier à analyser de manière systématique ces modifications morphologiques chez plusieurs ordres de mammifères. Il conclut que les Rongeurs deviennent géants sur les îles alors que les artiodactyles, lagomorphes et carnivores évoluent vers le nanisme. Van Valen (1973) nomme ce phénomène l'« island rule » et généralise cette loi en formulant que les

petites espèces deviennent géantes et les grandes naines. Bien entendu, il existe des exceptions (Granjon & Cheylan, 1990b ; Meiri *et al.*, 2004).

Trois facteurs principaux ont été fréquemment invoqués pour expliquer ces changements morphologiques : la modification de la disponibilité des ressources ainsi que le relâchement des pressions de compétition et de prédation. Ces trois forces auraient un effet direct sur la taille corporelle des nouveaux arrivants sur les îles.

a Compétition interspécifique

Deux espèces écologiquement proches ne peuvent pas coexister si leur taille est trop similaire. Un écart minimum est nécessaire entre les deux compétiteurs potentiels. Ainsi, les divergences morphologiques entre ces deux espèces sont plus marquées dans les zones de sympatrie qu'en allopatrie. Il s'agit d'un « déplacement de caractère » (voir revue *in* Dayan & Simberloff, 1998). La diminution de la richesse spécifique insulaire induit un relâchement de la pression de compétition interspécifique : de nombreuses espèces habituellement en sympatrie sur le continent se retrouvent en allopatrie sur les îles. *Apodemus argenteus* et *A. speciosus* par exemple, sont deux espèces compétitrices. Millien (2004) a montré que la petite espèce était affectée de gigantisme sur les îles japonaises, alors que la grande devenait naine. Ainsi, en situation d'allopatrie, les différences morphologiques sont plus ténues.

Le relâchement de la compétition interspécifique peut également induire, grâce à une modification de taille, un élargissement de la niche alimentaire (gamme des proies consommables). Cette hypothèse n'est valable que si la niche alimentaire est spécifique (Palkovacs, 2003). En posant l'hypothèse que l'écologie alimentaire est la force principale qui induit une évolution de la taille, pourquoi ne serait-ce pas uniquement les structures concernées qui évolueraient ? Il semble que chez les oiseaux en particulier cette stratégie soit privilégiée. Il n'est pas toujours possible de prédire l'évolution de la taille des oiseaux. En revanche, on note une augmentation de la taille du bec pour accéder à une gamme alimentaire plus diversifiée (Blondel, 2000 ; Cassey & Blackburn, 2004). Enfin, selon Palkovacs (2003), rien ne permet d'affirmer qu'il est plus avantageux de devenir généraliste plutôt que spécialiste, comme l'illustre parfaitement la radiation adaptative des fameux pinsons de Darwin.

b Prédation

Dans le cas d'une espèce de petite taille, les animaux évitent le prédateur en se dissimulant. Les individus les plus petits paraissent donc avantagés. Les grandes espèces fuient et, à l'inverse, ce sont souvent les grands spécimens qui sont favorisés. Ainsi en l'absence d'un grand nombre de prédateurs sur les îles, les petites espèces peuvent augmenter leur taille et les grandes devenir plus petites. Selon Palkovacs (2003), cette hypothèse semble vraisemblable pour les amphibiens, poissons et invertébrés mais ne l'est pas pour les mammifères ou les oiseaux pour lesquels la variation intraspécifique de taille est faible. Pourtant, des travaux ont attribué le gigantisme des populations insulaires de petits mammifères au relâchement de la prédation (Granjon & Cheylan, 1990b ; Michaux *et al.*, 2002).

Granjon & Cheylan (1990b) constatent que le rat noir accuse une réduction de taille en Sardaigne et en Corse, allant de ce fait à l'encontre de l'« Island rule ». Même si ces deux îles sont pourvues de moins d'espèces prédatrices, leur densité est plus élevée que sur le continent. Par ailleurs, le nombre de micromammifères proies y est plus réduit. Les prédateurs exercent donc des pressions plus fortes sur les espèces présentes. Ainsi, il est peut-être réducteur de considérer uniquement le nombre d'espèces prédatrices pour évaluer la pression de prédation en milieu insulaire et ses conséquences sur la taille corporelle.

c Disponibilité des ressources

L'évolution de la taille sur les îles est également fonction de l'abondance des ressources (Clegg & Owens, 2002). La disponibilité des ressources est liée à la façon dont elles doivent être partagées et, d'une certaine manière, à la compétition interspécifique (Palkovacs, 2003). Face à une limitation des ressources, Lawlor (1982) suggère que les micromammifères à régime alimentaire généraliste sont moins pénalisés que les spécialistes. Ainsi, les premiers évolueraient vers des tailles plus grandes et les seconds deviendraient nains, phénomène allant à l'encontre de la loi classique.

La modification de l'abondance des ressources sur les îles a souvent été invoquée pour expliquer la diminution de taille des grandes espèces. Le nanisme entraîne une diminution des dépenses énergétiques. A besoins équivalents, il permet

une augmentation des effectifs des populations insulaires, réduisant alors le risque d'extinction (McNab, 1994 ; 2002).

d Une évolution multifactorielle

L'abondance des ressources et l'intensité des pressions de compétition et de prédation sont fonction de la superficie de l'île et de son éloignement de la source continentale (Mc Arthur & Wilson, 1967). McNab (1994) considère que l'évolution de la taille est la résultante d'une corrélation entre la taille absolue de l'espèce et celle de l'île, c'est-à-dire une relation entre ressources nécessaires et ressources disponibles. Certains travaux ont donc montré que la taille d'un taxon évolue selon un modèle en cloche, en fonction de la superficie et du degré d'isolement (Heaney, 1978 ; Granjon & Cheylan, 1990b ; Michaux *et al.*, 2002). Ce modèle a rarement été testé chez des invertébrés. Palmer (2002) démontre que la taille des Ténébrionidés des Baléares évolue comme le suggère la prédiction. Sur les petites îles, le facteur limitant est la ressource alimentaire. Les individus ont une taille plus réduite, minimisant par conséquent les risques d'extinction. Sur les îles de taille moyenne, l'abondance des ressources autorise un accroissement de taille. Cette évolution confère des avantages en terme de stockage de l'énergie et de compétition intraspécifique. Dans le cas où l'équilibre entre disponibilité des ressources, compétition et prédation serait favorable, l'espèce pourrait atteindre son optimum de taille. Enfin, dans le cas des grandes îles, on retrouve quasiment les conditions continentales : des ressources abondantes, mais beaucoup d'espèces avec qui les partager.

Une manière légèrement différente d'aborder la question est de considérer que certaines pressions sélectives n'ont pas une influence directe sur la taille corporelle mais sur d'autres traits auxquels elle est sensible (âge et taille à la maturité) (Palkovacs, 2003). Ces paramètres sont fortement influencés par deux facteurs essentiels : la disponibilité des ressources et la mortalité extrinsèque. Lorsque la disponibilité des ressources diminue plus que ne décroît la prédation sur les îles, elle devient le facteur limitant. Alors, la taille corporelle diminue avec de faibles densités de population, une grande taille des portées, des œufs ou des nouveau-nés plus petits. Ce cas de figure concerne généralement les carnivores. Lorsque, par contre, la mortalité extrinsèque diminue davantage que la disponibilité des ressources, la densité des populations et la taille corporelle augmentent, avec

une diminution de fécondité et de plus grands œufs ou de plus grands nouveau-nés. C'est souvent le cas pour les herbivores (Molina-Borja & Rodriguez-Dominguez, 2004).

En conclusion, l'évolution de la taille en milieu insulaire n'est pas simplement fonction de la taille d'origine de l'espèce sur le continent. Elle dépend de la superficie de l'île et de son degré d'isolement. De même, elle est fonction de la position trophique et du taux métabolique du taxon. Enfin, elle est conditionnée par l'intensité et l'importance relative des forces sélectives du milieu isolé : pressions de prédation (mortalité extrinsèque), de compétition et abondance des ressources.

3) Ajustements démographiques

Bon nombre de travaux font état de profondes modifications de la démographie des populations des îles, notamment chez les mammifères (Alder & Levins, 1994 ; Fons *et al.*, 1997a), les oiseaux (Blondel *et al.*, 1988 ; 1992) ou les lézards (Rodda & Dean-Bradley, 2002 ; Molina-Borja & Rodriguez-Dominguez, 2004). Ils concernent essentiellement les paramètres de densité des populations, et ceux relatifs à la reproduction et la survie.

a Densité des populations

Il n'existe pas forcément de causalité directe entre l'appauvrissement de la richesse spécifique sur les îles et les densités plus élevées des espèces présentes. Ainsi, il est plus opportun de parler d'inflation des densités plutôt que de compensation par surdensité (Blondel, 1995). Alder et Levins (1994) estiment que les conditions climatiques plus stables sur les îles ou la diminution de la compétition interspécifique ont un impact mineur sur les densités des mammifères et qu'au contraire le relâchement de la prédation joue un rôle majeur.

Les densités varient selon la superficie de l'île et son éloignement du continent. L'augmentation des densités est plus flagrante pour des îles de petite taille et à degré d'isolement géographique élevé (Sullivan, 1977 ; Alder & Levins, 1994 ; Rodda & Dean-Bradley, 2002). Ce phénomène serait lié aux processus de dispersion plus limités dans ce cas de figure, réduisant de ce fait les possibilités de régulation

des populations. Cette inflation est d'autant plus accentuée que le syndrome d'insularité est marqué (Alder & Levins 1994).

Les risques d'extinction d'une population étant inversement proportionnels à son effectif, l'aptitude à établir des populations plus abondantes est un avantage sélectif. L'élargissement du spectre d'habitats occupés est un moyen supplémentaire de renforcement de l'abondance des populations. La causalité de l'augmentation des densités reste cependant obscure. Il est impossible de dire si elle est la cause ou la conséquence de l'élargissement des niches (Blondel, 1995).

Une fois encore, ces modifications ne sont pas l'apanage des espèces libres. Il existe également une inflation des intensités parasitaires en milieu insulaire. L'appauvrissement de l'helminthofaune pourrait en être la cause. De plus, la démographie des populations-hôte et celle des parasites sont intimement liées (Combes, 1995). Il est possible que l'inflation des densités des espèces libres ait des répercussions épidémiologiques.

b Traits relatifs à la reproduction et à la survie

Un certain nombre de traits d'histoire de vie touchant à la reproduction et à la survie sont modifiés en milieu insulaire : âge de la maturité sexuelle, taille et poids de la portée, saison de reproduction, survie (Blondel *et al.*, 1992 ; Alder & Levins, 1994 ; Fons *et al.*, 1997a ; Molina-Borja & Rodriguez-Dominguez, 2004).

La tendance habituellement observée sur les îles englobe, en parallèle d'une augmentation des densités, (1) une réduction de la durée de la saison de reproduction, (2) une augmentation de l'âge de la maturité sexuelle, (3) un allongement du temps de génération et (4) une réduction de la taille des portées (ou des couvées) avec (5) des jeunes plus gros à la naissance (Tamarin, 1977 ; Blondel *et al.*, 1992 ; Palkovacs, 2003). Dans la perspective d'un compromis entre fécondité et survie, l'interprétation traditionnelle est que cette baisse de fécondité est compensée par un surcroît d'investissement dans d'autres traits tels que l'aptitude à la compétition et la survie des adultes et des jeunes. Ainsi, la diminution de la mortalité intrinsèque, liée au coût de la reproduction, permet l'allongement de la durée de vie sur les îles (Promislow & Harvey, 1990 ; Alder & Levins, 1994). Il est également nécessaire de prendre en compte la mortalité extrinsèque. Celle-ci est liée aux agents de mortalité (prédation, parasitisme, climat...) et leur modification sur les îles peut aussi jouer un rôle dans l'allongement de la survie des populations

insulaires (Promislow & Harvey, 1990). L'évaluation de la survie des adultes impose des techniques de suivi lourdes et fastidieuses. Ainsi, peu d'études ont mis en évidence cette relation. Les seuls résultats connus ne confirment pas toujours le compromis reproduction/survie (Sullivan, 1977 ; Blondel *et al.*, 1992).

4) Modifications comportementales

Des modifications comportementales sont observées chez la plupart des vertébrés insulaires territoriaux. Elles comprennent une diminution de la taille des territoires (Roemer *et al.*, 2001) et une augmentation de leur chevauchement, la tolérance d'individus subordonnés, une diminution de l'agressivité intraspécifique et l'abandon de la défense territoriale (Blondel, 1995).

Cette tolérance des congénères va à l'encontre de ce qui est classiquement observé, en particulier chez les Rongeurs, dans le cas de fortes densités de population. En effet, l'inflation des densités s'accompagne généralement d'un stress social débouchant, la plupart du temps, sur une augmentation de l'agressivité interindividuelle (Granjon & Cheylan, 1990a).

Ces modifications comportementales pourraient être associées au coût de défense du territoire contre les prétendants et intrus. Si ces coûts deviennent trop élevés dans les populations très denses où les contacts intraspécifiques sont fréquents, il y aurait un avantage adaptatif à réduire l'agressivité et à réinvestir dans d'autres traits l'énergie ainsi économisée (McNab, 1994). En revanche, les animaux insulaires sont d'une extrême agressivité vis-à-vis d'étrangers (nouveaux arrivants) (Blondel, 1995).

5) Adaptations physiologiques

Les traits physiologiques d'un organisme résultent et sont intégrateurs de nombreux paramètres. L'évolution de la taille corporelle sur les îles a d'ailleurs souvent été attribuée à des contraintes métaboliques en relation avec de nouvelles disponibilités des ressources (Lawlor, 1982 ; McNab, 1994 ; 2002).

Si les ressources sont suffisamment abondantes sur l'île, une augmentation de la taille des petites espèces sera favorisée, tout en supposant que les autres forces sélectives permettent cette évolution (réduction du nombre de prédateurs et

de compétiteurs). L'augmentation de la taille confère, certes, des avantages en terme de compétition intraspécifique (Lawlor, 1982), mais apporte surtout de nombreux bénéfices au point de vue physiologique. Plus les individus sont grands, plus la zone de neutralité thermique est étendue et ainsi, plus les dépenses liées à la thermorégulation diminuent (Lawlor, 1982 ; Scott *et al.*, 2003). Un accroissement de taille améliore également le rendement de la locomotion (Lawlor, 1982). Ainsi, les pressions de sélection auraient tendance à favoriser les taux de métabolisme les plus élevés possibles compte tenu de la disponibilité des ressources, optimisant de ce fait le taux de croissance de la population (Lawlor, 1982).

Au contraire, plusieurs travaux ont montré que dans des conditions où les ressources sont limitées, les populations insulaires mettent en œuvre certaines adaptations afin de restreindre leurs besoins énergétiques (McNab 1994 ; 2000 ; 2002 ; Arends & McNab 2001 ; McNab & Bonaccorso 2001). Sur les îles océaniques du Pacifique, les râles (genre *Rallus*) font face à une diminution des ressources et à un relâchement des pressions de prédation. Ces oiseaux deviennent aptères et leur taille corporelle est réduite. Ces deux facteurs conjugués entraînent une diminution significative de leurs besoins énergétiques. Les espèces non volantes ont en effet un métabolisme de base réduit, égal à 80% de celui des espèces volantes (McNab, 1994). Cette stratégie permet, en association avec une diminution de la territorialité et une plus grande tolérance des congénères, de maintenir des densités de population plus élevées (McNab, 2002). Les canards du genre *Anas* réduisent eux aussi leur taille corporelle. Celle des individus insulaires équivaut à 84% voire seulement 49% de la taille des continentaux et entraîne, là encore, une réduction des besoins (McNab, 1994). Plus la superficie de l'île est petite, plus le poids corporel des pigeons du Pacifique diminue. Il existe donc une corrélation entre la taille de l'île et le métabolisme de l'oiseau. Pour les îles les plus petites, les besoins énergétiques correspondent seulement à 66% de ceux d'espèces continentales de même taille (McNab, 2000).

Face à une limitation des ressources, les stratégies des mammifères sont équivalentes à celles des oiseaux : les chauves-souris des petites îles de Papouasie Nouvelle Guinée deviennent naines. Ce patron de réduction du poids corporel est davantage marqué chez les femelles, et facilite peut-être la reproduction et le maintien des populations insulaires (McNab & Bonaccorso 2001).

Cependant, il semble que l'évolution des besoins énergétiques sur les îles ne soit pas uniquement la résultante de l'évolution morphologique observée. Les chauves-souris réduisent leur métabolisme de base de manière plus que proportionnelle à leur diminution de taille (McNab & Bonaccorso 2001). McCue et Lillywhite (2002) n'observent pas de changement des taux de métabolisme chez les serpents mais envisagent l'implication d'autres traits physiologiques ou comportementaux faisant face à cette limitation des ressources. Ce constat mérite d'être confirmé et les mécanismes sous-jacents analysés.

Enfin, au-delà des processus évolutifs mis en place une fois installées sur l'île, certaines espèces présentent déjà, avant leur arrivée, des traits avantageux pour la survie en milieu appauvri.

Les Rongeurs du continent américain au métabolisme le plus faible sont ceux consommant des végétaux (feuilles) et ceux à habitudes arboricoles. En revanche, les besoins énergétiques sont beaucoup plus élevés chez les espèces terrestres ou aquatiques. Les Rongeurs rencontrés sur les îles des Antilles sont tous consommateurs de feuilles et sont semi-arboricoles. Ils présentent les taux de métabolisme les plus faibles (Arends & McNab 2001). Ces espèces ont été probablement les plus aptes à survivre dans des conditions où les ressources sont limitées.

Les reptiles ectothermes sont capables de maintenir, à ressources équivalentes, des populations dix à vingt fois plus grandes que celles des mammifères de même taille (McNab, 1994). De ce fait, les grands reptiles ont souvent remplacé les mammifères omnivores et carnivores sur les îles (McNab, 2002).

6) Différenciation génétique, spéciation et endémisme

Lorsqu'une propagule immigrante réussit à coloniser une île, plusieurs facteurs peuvent expliquer qu'elle y évolue rapidement. D'une part, seul un petit nombre d'individus colonise l'île et son génome ne comporte qu'une fraction de la diversité génétique de la population source (effet de fondation) (Hinten *et al.*, 2003). La faiblesse des effectifs initiaux soumet également la population à une dérive génétique. Enfin, comme nous venons de le décliner pour de nombreux caractères,

les pressions de sélection exercées par le nouvel environnement font rapidement diverger les traits d'histoire de vie par rapport à la population mère (Blondel, 1995). Les modifications morphologiques (gigantisme) ont d'ailleurs parfois été attribuées à un effet de dérive génétique. L'hypothèse est progressivement écartée du fait de la multiplication des études génétiques (Granjon & Cheylan, 1990b) et parce que cette évolution de taille semble répondre à des pressions de sélection aujourd'hui mieux identifiées.

La différenciation phénotypique des populations insulaires peut être très rapide. Les oiseaux des îles du Pacifique deviennent non volants et nains en quelques millénaires (5000 – 15000 ans) (McNab, 2002). Malgré la présence récente des faunes mammaliennes des îles méditerranéennes, une variation phénotypique est déjà sensible sur la plupart des espèces, et l'endémisme subspécifique est élevé en Corse tout comme il l'est chez les oiseaux (Blondel, 1995). Là encore, l'hypothèse de compétition fut traditionnellement avancée pour expliquer les transformations évolutives observées sur les îles, notamment le phénomène de déplacement de caractère évoqué plus haut (Dayan & Simberloff, 1998 ; Millien, 2004).

La différenciation génétique est d'autant plus rapide que le taux d'immigration d'individus provenant de la source continentale est plus faible. Ainsi, le taux de divergence augmente avec l'isolement de l'île, il est inversement proportionnel à la capacité de dispersion du taxon (Palmer *et al.*, 1999).

III. Cadre de l'étude

A. Les îles du bassin méditerranéen occidental

Le bassin méditerranéen englobe environ 370 îles et îlots de taille supérieure à 0.1km². Trois cents d'entre elles sont de petites îles de superficie comprise entre 0.1 et 100km². Elles sont souvent proches de plus grandes îles ou du continent, territoires auxquels elles étaient rattachées jusqu'à la dernière transgression marine (Vigne, 1998).

Toutes les îles concernées par ce travail (Figure 0.2) doivent être considérées comme des îles continentales puisqu'elles ont été reliées au continent au cours de leur histoire géologique.



Figure 0.2 : Localisation des différentes régions continentales et insulaires ayant fait l'objet de sessions de capture. 1 : La Côte Vermeille (Pyrénées-Orientales), 2 : Porquerolles – Îles d'Hyères (Var), 3 : Corse, 4 : Sardaigne, 5 : Archipel des Baléares.

1) La Corse et la Sardaigne

L'histoire géologique de la Corse est intimement liée à celle de la Sardaigne. Les deux îles sont situées sur la même microplaque. Elles n'occupent leur position actuelle que depuis une vingtaine de millions d'années (début de la seconde moitié de l'ère tertiaire) du fait du déplacement en arc de cercle, d'ouest en est et d'une trentaine de degrés, de l'ensemble primitif corso-sarde (Palmieri, 2004).

La Corse est située à un carrefour géographique et historique dont les caractères, l'intérêt et le rôle ont été maintes fois soulignés. Elle est aussi une sorte de carrefour géologique, où se sont affrontées sans ménagements, une montagne ancienne et l'orogénèse alpine, ce qui explique la dualité naturelle, la complexité et l'originalité de l'île. C'est cette orogénèse particulièrement complexe qui a mis en place l'essentiel de son relief actuel (Palmieri, 2004).

Avec une altitude moyenne d'environ 568 m, la Corse est l'île la plus montagneuse du bassin méditerranéen occidental (Figure 0.3). Le Monte Cinto culmine à 2708 m. Située à 82 km de l'Italie continentale et seulement à 12 km de la Sardaigne, la Corse présente une superficie de 8721 km².

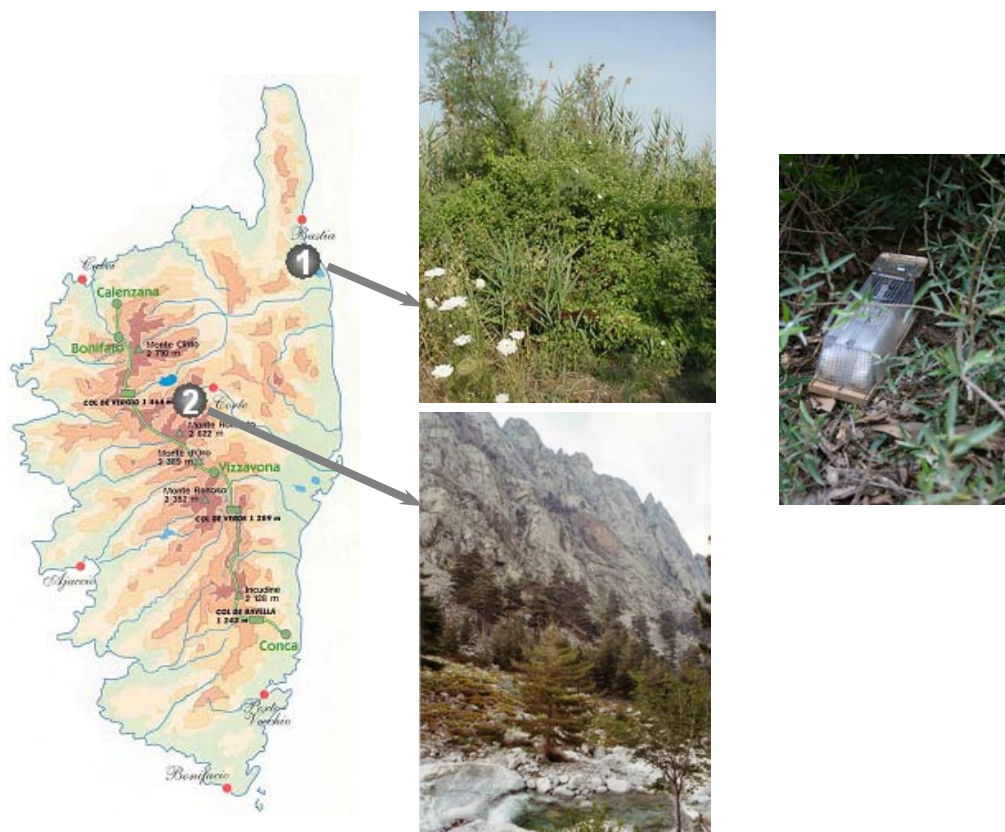


Figure 0.3 : La Corse a été extrêmement prospectée, à la recherche des Insectivores et Rongeurs étudiés. De nombreuses localités ont été échantillonnées, du littoral jusqu'à plus de 1000 mètres d'altitude. Par exemple - 1 : Roselière bordant l'étang de Biguglia poche de Bastia. La musaraigne des jardins et le rat noir y sont régulièrement rencontrés. 2 : Vallée de la Restonica au-dessus de Corté. *C. suaveolens* a été capturée jusqu'à 1600 mètres. Les pièges Firobin sont utilisés lors de ces sessions. Un appât à base de sardine à l'huile et de farine permet la capture des Rongeurs et des Insectivores (Clichés Magnanou).



Figure 0.4 : Carte de la Sardaigne et biotope de Fionni où *C. russula* a été capturée. Tout comme sur la côte Vermeille, les murettes de pierres sèches semblent favoriser la présence de la musaraigne (Cliché Libois)



La Corse est comprise dans la zone du climat typiquement méditerranéen. Le relief de l'intérieur de l'île présente les différents étages montagnard, subalpin et alpin. Tous ont été prospectés lors de nos nombreuses sessions de piégeage de micromammifères (Rongeurs et Insectivores) (Figure 0.3).

La Sardaigne est, par sa superficie (24 090 km²), la deuxième île de Méditerranée après la Sicile (Figure 0.4). Comme la Corse, la Sardaigne est essentiellement montagneuse. Avec un point culminant à 1834 m, son altitude moyenne est de 344 m. L'île ne possède pas de relief montagneux très haut à cause des longs processus d'érosion. Les plateaux rocheux ont une hauteur comprise entre 300 et 1000 mètres. La plaine principale est celle du Campidano et traverse l'île d'ouest en est, reliant les golfes d'Oristano et de Cagliari. Deux missions de terrain ont été effectuées sur l'île, à la recherche de *C. russula* (Figure 0.4).

2) Les îles Baléares

L'archipel des Baléares est constitué des îles de Majorque, Minorque, Ibiza, Formentera, Cabrera et une centaine de petits îlots (Figure 0.5). Les géographes distinguent les grandes Baléares (Gymnésires) : Majorque et Minorque, des petites Baléares (Pityuses) : Ibiza et Formentera. La faune et la flore de ces deux groupes d'îles différaient notablement avant l'arrivée de l'homme (Palmer *et al.*, 1999).

Majorque est la plus grande des îles de l'archipel avec une superficie de 3625 km². Les paysages de l'île sont contrastés. Une chaîne montagneuse la traverse du sud-ouest au nord-est. Elle protège ainsi des vents dominants la grande plaine centrale qui couvre les deux tiers de l'île. La sierra du sud est moins élevée que celle du nord.

Minorque est la seconde du point de vue de la superficie (701 km²). De forme allongée, elle s'étire d'est en ouest sur environ 50 km. Son plus haut sommet est le Monte Toro (358 m). Minorque se divise en deux régions bien distinctes : des petites collines au nord, des plaines au sud. L'île est parcourue de milliers de kilomètres de murettes de pierres sèches, qui délimitent les cultures.



Figure 0.5 : Archipel des îles Baléares situés au large de l'Espagne. Les grandes Baléares : Majorque et Minorque se distinguent des petites : Ibiza et Formentera.

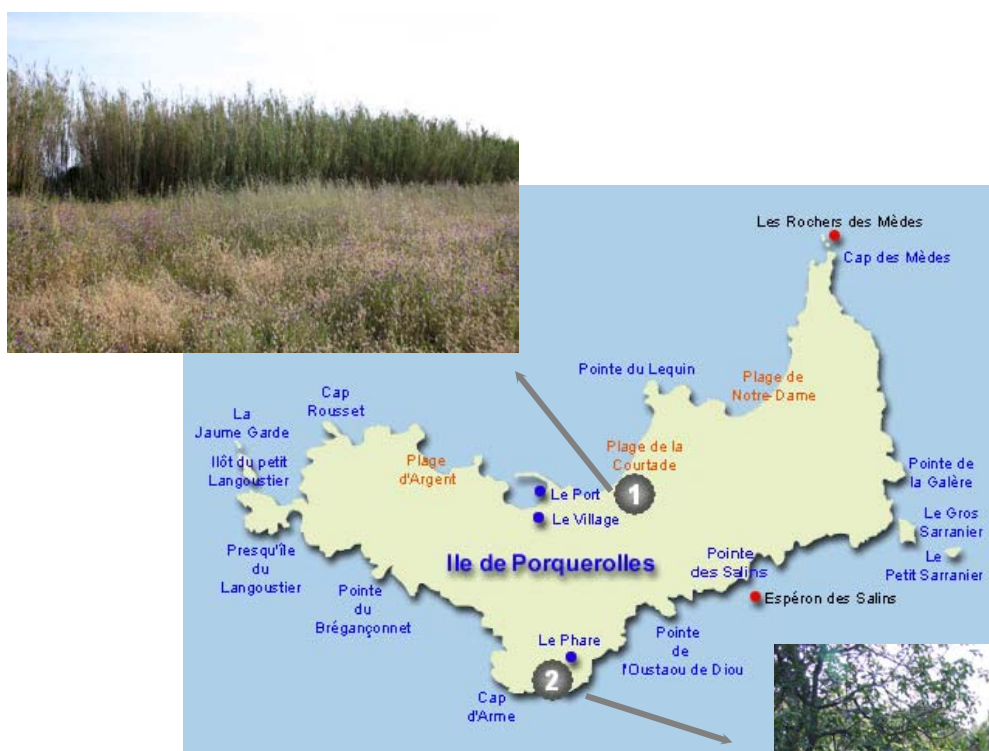


Figure 0.6 : Ile de Porquerolles située au large d'Hyères, sur la côte varoise. Exemple de deux stations de piégeage où nous avons capturé *Crocidura suaveolens* et *Rattus rattus* lors de la sessions de Mai 2004. 1 : Roselière proche du village de Porquerolles, 2 : station à proximité du phare au sud de l'île. La végétation, de type méditerranéen est dominée par les ronciers (*Clichés Magnanou*).

Ibiza, île principale des Pityuses, est la plus proche du continent. Elle présente un relief montagneux au sud-ouest et au nord-est. La plaine cultivée s'étend entre les deux massifs. C'est également dans cette zone que se situent les marais salants.

Formentera est la plus petite île habitée de l'archipel (23 km sur 17). Un détroit la sépare de sa voisine Ibiza. Son relief se limite à quelques collines ne dépassant pas 500m. Le nord de l'île est, lui aussi, couvert de marais salants.

3) Les îles d'Hyères

Cet archipel est issu du détachement d'une portion du Massif des Maures à l'ère tertiaire. Lors des glaciations du Pléistocène, les régressions marines créent des connections terrestres entre Port-Cros et le continent. Les derniers passages à gué remontent à 15 000 ans (Moutte 1980).

Les îles sont situées au large de la côte varoise, à quelques kilomètres d'Hyères (Figure 0.6). Elles comprennent quatre îles principales dont les altitudes n'excèdent pas 200 mètres. Porquerolles (125 km²), et l'île du Levant (99 km²) sont les plus grandes et les plus anthropisées. Port Cros (64 km²) est plus massive et davantage préservée. Sa végétation est dense et typiquement méditerranéenne. Elle fait l'objet d'une protection renforcée puisqu'elle bénéficie d'un statut de Parc National depuis 1963, tant pour ses faune et flore terrestres que marines.

4) Les stations continentales :

La Côte Vermeille (département des Pyrénées-Orientales) est caractérisée par des chaînes de collines escarpées relativement élevées se prolongeant jusqu'à la mer. Ces collines appartiennent aux derniers contreforts du massif des Albères, constitués de schistes Précambriens et Cambriens, plus ou moins grossiers, décapés par l'érosion et traversés par des filons de quartz (*in* Fons, 1975).

Les flancs sont le plus habituellement occupés par des vignobles exploités ou abandonnés, avec ça et là de petits bosquets de chênes verts, de chênes-lièges et quelques oliveraies. Les terrasses de cultures abandonnées sont reconquises par le maquis, végétation xérophile typiquement méditerranéenne, dans un laps de temps plus ou moins long (Figure 0.7).

La présence, liée aux pratiques culturelles locales, de murets en pierres sèches non cimentées, a sans doute favorisé l'abondance des Crocidurinae concernées par notre travail.



Figure 0.7 : A - Station de piégeage située sur la commune de Cerbère (Pyrénées-Orientales). Les terrasses de vigne abandonnées ont été progressivement reconquises par un maquis xérophile. L'exposition, le type de végétation, la présence de murettes en pierres sèches apportent les conditions favorables à la présence des musaraignes. Nous y avons régulièrement capturé la pachyure étrusque et la musaraigne musette.

B – Piège d'interception utilisé pour les trois espèces de Crocidurinae. C'est le seul dispositif qui permet la capture de la pachyure. Une boîte cylindrique métallique est enfoncée au ras du sol contre le muret. Lors de ses déplacements, la musaraigne tombe dans le piège, non appâté, situé sur son passage.

(Clichés Magnanou)

B. Les modèles biologiques

Les modèles retenus sont les micromammifères Insectivores et Rongeurs et plus particulièrement les trois musaraignes *Suncus etruscus*, *Crocidura suaveolens* et *Crocidura russula* ainsi que le rat noir *Rattus rattus*. Ces quatre espèces complémentaires présentent de multiples avantages dans le cadre de ce thème de recherche.

Ces mammifères sont présents à la fois sur un grand nombre d'îles méditerranéennes et sur le pourtour continental, préalable indispensable à toute étude comparative (Mitchell Jones *et al.*, 1999). Ils sont répertoriés sur des îles à superficie et degré d'isolement différents, ce qui permet d'étudier l'influence de ces deux paramètres sur l'évolution des espèces en milieu isolé.

Les capacités naturelles de dispersion des micromammifères non volants sont limitées. Ainsi, l'appauvrissement des peuplements en condition insulaire est plus prononcé que pour d'autres groupes (Blondel, 1995). Les pressions sélectives, ayant un impact déterminant dans l'évolution des populations insulaires, seraient différentes d'un groupe à l'autre. La prédation jouerait un rôle crucial chez les mammifères alors que la compétition interspécifique constituerait une force majeure chez les oiseaux (Alder & Levins, 1994). Les mammifères permettent donc d'aborder l'insularité sous un angle complémentaire aux travaux menés sur ce dernier groupe.

Les archives fossiles sont abondantes pour les mammifères et retracent de manière fiable l'histoire des peuplements insulaires. L'archéozoologie apporte des éléments concernant la date d'arrivée des différentes espèces sur les îles ainsi que leur évolution jusqu'à nos jours (morphologie, densité de population, occupation du territoire et préférences écologiques) (Vigne & Marinval Vigne, 1990 ; Vigne, 1992).

Les Insectivores se singularisent des Rongeurs en terme de niche alimentaire, de spectre parasitaire, de métabolisme énergétique, ou encore de rythme biologique (Fons & Saint Girons, 1976 ; Mas Coma, 1977 ; Fons, 1988 ; Gliwicz & Taylor, 2002). Notre approche porte sur ces deux ordres et permet donc d'envisager les mécanismes relatifs à l'évolution en milieu insulaire au travers de deux perspectives complémentaires.

Certains travaux menés chez ces trois espèces ont déjà mis en évidence des particularismes propres aux populations insulaires : modifications de taille (Granjon &

Cheyland, 1990b ; Poitevin *et al.*, 1987), changements écologiques (Cheyland, 1988 ; Poitevin *et al.*, 1987), ajustements démographiques (Fons *et al.*, 1997a). L'helminthofaune des Rongeurs et Insectivores a été étudiée comparativement en conditions continentale et insulaire et démontre que le contexte épidémiologique diffère entre les deux milieux (Mas Coma & Feliu, 1984 ; Casanova *et al.*, 1996 ; Miquel *et al.*, 1996). Ces études soulignent qu'il existe bien des adaptations propres aux individus insulaires, en réponse à de nouvelles forces sélectives et que celles-ci méritent d'être davantage explorées.

Enfin, les techniques de capture, d'élevage et de reproduction des différents modèles biologiques sont éprouvées et maîtrisées. Cette compétence du laboratoire d'accueil constitue un atout considérable. Nous pouvons ainsi envisager une gamme d'expérimentations plus vaste que celle habituellement utilisée sur le terrain : études métaboliques fines, suivis des paramètres démographiques (survie et reproduction).

1) L'ordre des Insectivores : les musaraignes Crocidurinae

Les insectivores sont les plus anciens de tous les euthériens. Leur lignée a donné naissance à de nombreux ordres tels que les Chiroptères ou les Primates. L'ordre des insectivores rassemble des taxa très diversifiés aux traits archaïques ou spécialisés. Dans le monde, les insectivores sont seulement absents en Amérique du Sud, sur le continent australien et en Antarctique. En Europe, ils sont représentés par trois familles : Erinaceidae (hérissons), Talpidae (taupes et desmans) et Soricidae (musaraignes) (Fons, 1988). Les Soricidae se subdivisent en deux sous-familles : les Crocidurinae et les Soricinae. Ces deux unités systématiques se distinguent sur bien des points (biologie de la reproduction, physiologie, répartition, comportement social, ...) (Genoud, 1988).

Sur les douze genres appartenant à la famille des *Soricidae*, quatre sont représentés en Europe : *Sorex* et *Neomys* (*Soricinae*), *Crocidura* et *Suncus* (*Crocidurinae*). Il existe neuf espèces de musaraignes en France continentale. Trois seulement vivent en milieu méditerranéen. Ce sont la musaraigne ou pachyure étrusque (*Suncus etruscus* - Savi, 1822), la musaraigne des jardins (*Crocidura suaveolens* - Pallas, 1811) et la musaraigne musette (*Crocidura russula* - Hermann, 1780) (Saint Girons *et al.*, 1979). Ces trois espèces sont élevées et se reproduisent régulièrement à l'animalerie du Centre d'Ecologie Evolutive.

Les musaraignes ont un museau allongé et pointu qui porte de longues vibrisses faciales, organes tactiles toujours en mouvement. Leurs yeux très petits sont souvent dissimulés par le pelage. Ce sont des animaux microphthames. Des glandes cutanées latérales dégagent une odeur musquée caractéristique, beaucoup plus marquée chez les mâles, surtout pendant la période d'activité sexuelle. Les femelles possèdent trois paires de mamelles inguinales. Pour ces trois espèces, la saison de reproduction s'étale de février-mars à septembre-octobre. Après une période de gestation de 27 à 28 jours, la femelle met bas de 2 à 6 jeunes. La lactation dure en moyenne 21 jours (Fons, 1988).

Actives toute l'année, les musaraignes sont fondamentalement crépusculaires et nocturnes. Leur régime alimentaire est essentiellement animalivore (Crustacés, Arthropodes, Myriapodes). Canova & Fasola (1993) affirment que les végétaux occupent une part non négligeable de leur alimentation. Pourtant, elles refusent toute nourriture végétale dans nos élevages. Les musaraignes consomment occasionnellement de petits vertébrés (Ophidiens : *Elaphe scalaris*, Sauriens : jeunes *Psammotromus algerus* ou *Lacerta lepida*) Magnanou & Fons, 2003).

a La musaraigne étrusque *Suncus etruscus*

La musaraigne étrusque occupe une large portion de la région Paléarctique Sud, depuis le Portugal et le Maroc, jusqu'en Arabie, Asie Mineure, Caucase, Turkménistan et Tadjikistan. Elle est également présente au Népal et au sud-ouest de la Chine. De petites musaraignes *Suncus* sont décrites dans les régions du sud du Sahara. Celles découvertes à Madagascar et aux Comores appartiennent peut-être à la même espèce *Suncus etruscus* (Mitchell Jones *et al.*, 1999).

En Europe, la distribution de la pachyure se restreint au bassin méditerranéen, en incluant quelques îles (Corse, Sardaigne, Porquerolles) (Fons *et al.*, 1993). Les individus de Sardaigne appartiennent à la sous-espèce *S. e. pachyurus* et sont plus grands que ceux du sud de l'Europe (Mitchell Jones *et al.*, 1999).

La musaraigne étrusque se limite aux régions pour lesquelles les températures estivales dépassent les 20°C de moyenne. Elle préfère des oliveraies et vignes abandonnées et affectionne particulièrement les cultures extensives en terrasses de pierres sèches non cimentées. Elle est également présente dans les maquis bas et les chênaies et pinèdes claires. *S. etruscus* évite les dunes de sable et les forêts denses ainsi que les cultures intensives mais elle est présente dans les

jardins et les vieilles villes. Elle est recensée de 0 à plus de 1000 mètres d'altitude pour les vallées les plus ensoleillées (Fons, 1970 ; 1975 ; Fons *et al.*, 1980).

Avec un poids corporel de 1.5 à 2.5 grammes chez l'adulte, la pachyure se distingue par sa petite taille (Figure 0.8). *S. etruscus* est le plus petit mammifère terrestre au monde. Cette particularité lui impose des contraintes énergétiques fortes (ratio surface/volume défavorable). Ainsi, ses paramètres physiologiques sont parmi les plus élevés chez les mammifères. Son rythme cardiaque moyen est de $835 \pm 107 \text{ min}^{-1}$ avec des valeurs maximales qui peuvent atteindre $1093 \pm 235 \text{ min}^{-1}$. Les mouvements respiratoires correspondent à 661 ± 93 par minute. La capacité de transport de l'oxygène est très élevée, elle aussi, avec un nombre de globules rouges dépassant les $18 \times 10^6 \mu\text{L}^{-1}$ de sang (Bartels *et al.*, 1978 ; Jurgens *et al.*, 1996 ; Fons *et al.*, 1997b). Elevée en animalerie, la musaraigne étrusque a servi, au cours de notre travail, de point de comparaison pour des études physiologiques entreprises chez les populations continentales et insulaires de Crocidurinae.

b La musaraigne des jardins *Crocidura suaveolens*

L'aire de distribution de *Crocidura suaveolens* est très étendue. Elle couvre une grande partie de la région Paléarctique Sud (en dessous du 54^{ème} parallèle) depuis la côte atlantique jusqu'au Japon. Elle a été décrite en Israël, Arabie Saoudite, Asie Mineure, au Caucase, au Kirghizistan, et au-delà vers l'est, en Corée du Nord et du Sud, à Taiwan et dans les basses terres du nord-est de la Chine (Mitchell Jones *et al.*, 1999).

En Europe, l'aire de répartition de la musaraigne des jardins est discontinue. Elle est présente au nord-ouest de la péninsule ibérique et sur toute la façade ouest de la France. On la retrouve également du sud de la France jusqu'en Italie et aux Balkans, en Europe Centrale et de l'Est et au nord, jusqu'en Pologne. Elle est absente de Grande Bretagne (Mitchell Jones *et al.*, 1999).

Figure 0.8 : Musaraigne étrusque *Suncus etruscus*. La pachyure mesure de 35 à 52 millimètres. Son pelage est gris brun sur le dessus et pâle dessous. Elle possède de grandes oreilles et de longs poils dépassant le pelage, notamment sur la queue et le museau. Sa dentition comporte trente dents dont quatre unicuspidés supérieures (Cliché Heuclin).



Figure 0.9 : Musaraigne des jardins *Crocidura suaveolens*. Comme les autres Crocidures, sa fourrure est de couleur variable sur le dos, grise à brun roux, plus ou moins foncée (presque noire pour les animaux de Corse). Le ventre grisâtre, est plus clair sans ligne de démarcation (Cliché Magnanou).



Figure 0.10 : Musaraigne musette *Crocidura russula*. Le corps est brun grisâtre avec, sur le dos, des poils à l'extrémité rousse. Le ventre est légèrement plus clair sans toutefois montrer une ligne de séparation très nette. Les oreilles, nettement visibles, ont un pavillon très large. La queue, relativement longue, est légèrement bicolore et parsemée de poils plus longs que ceux de la fourrure. Ce caractère propre aux Crocidurinae, permet de différencier la Musette du Carrelet (*Sorex araneus*). De plus, les vingt-huit dents sont totalement blanches (Cliché Magnanou).

Sa présence est rapportée sur vingt et une îles méditerranéennes dont les principales sont la Corse, Elbe, Minorque, Porquerolles, Lesbos, Chypre et la Crète (Vesmanis & Hutterer, 1980 ; Poitevin & Bayle 1995). La musaraigne des jardins est également répertoriée sur les îles atlantiques, Scilly et Channel et dans certaines îles de Russie et de Corée (Iwasa *et al.*, 2001 ; Sheremet'ev, 2002 ; Calmet *et al.*, 2004).

C. suaveolens (Figure 0.9) est polymorphique aux plans morphologique et génétique, les deux paramètres pouvant varier indépendamment. De ce fait, un grand nombre de sous-espèces ont été décrites, en particulier sur les îles. Toutefois, le statut de ces taxa mérite souvent d'être confirmé (Mitchell Jones *et al.*, 1999).

En Europe de l'Est et du Nord, ainsi qu'à haute altitude, la musaraigne est synanthropique. Elle vit, particulièrement en hiver, près des maisons, dans les jardins et les parcs. Dans la partie ouest et sud de l'Europe, elle occupe au contraire une grande variété d'habitats. Elle évite les forêts denses mais est abondante dans les haies, les vignes, les oliveraies, sur les dunes littorales et dans les amas de pierres en région montagneuse (Mitchell Jones *et al.*, 1999). En milieu méditerranéen, elle affectionne les terrasses de pierres sèches abandonnées et les maquis. Présente entre 0 et 1600 mètres d'altitude, elle devient rare au-dessus de 1000m (Fons & Saint Girons, 1980).

Parfois abondante localement, elle est beaucoup moins représentée lorsqu'elle est sympatrique avec *Crocidura russula*. Il semble que la musaraigne des jardins ait été remplacée par la musaraigne musette du fait d'une exclusion compétitive (Poitevin *et al.*, 1986).

Les populations insulaires de musaraigne des jardins se distinguent souvent de leurs congénères continentaux par leur grande taille (Poitevin *et al.*, 1987 ; Sheremet'ev, 2002, Fons & Magnanou, 2004). *C. suaveolens* est affectée de gigantisme sur les îles concernées par notre étude : Porquerolles, la Corse et Minorque. Cette différenciation morphologique a longtemps induit les systématiciens en erreur. Les populations insulaires de musaraigne des jardins ont tout d'abord été assimilées à *C. russula*. Les données génétiques ainsi que les analyses de faune parasitaire ont permis plus récemment de clore le débat (Catalan & Poitevin, 1981 ; Mas Coma, communication personnelle). Poitevin *et al.* (1986) constatent également un élargissement de la niche écologique des individus insulaires portant sur de nombreux aspects : habitat, régime alimentaire et utilisation du temps. Poitevin (1984) constate que, nocturne sur le continent, *C. suaveolens* peut chasser jour et

nuit en Corse. Cette moindre stéréotypie comportementale pourrait être associée aux moindres risques de prédation, ce qui autorise un relâchement de la vigilance et un assouplissement des techniques d'évitement des prédateurs. Fons, *et al.* (1997a) ont démontré une diminution de fécondité des populations de Corse et de Porquerolles dont le nombre de jeunes par portée atteint respectivement 2.6 et 3.0 contre 4.6 en moyenne sur le continent. Ces différences se maintiennent après trois générations au laboratoire. Ce résultat suggère que ces modifications ne sont pas simplement dues à la plasticité phénotypique mais qu'il existe un certain déterminisme génétique (Fons *et al.*, 1997a).

c La musaraigne musette *Crocidura russula*

La musaraigne musette (Figure 0.10) est présente en région Paléarctique occidentale et en Afrique du Nord (Tunisie, Algérie et Maroc). En Europe, elle occupe la péninsule ibérique, la France, le Benelux, l'Allemagne. Sa limite de distribution atteint, à l'est, les régions ouest de la Suisse et de l'Autriche. Elle est absente des îles britanniques et du sud des Alpes (Mitchell Jones *et al.*, 1999). La musaraigne musette est beaucoup plus homogène aux plans génétique et morphologique que *C. suaveolens* (Catalan *et al.*, 1988).

Certaines populations d'Asie Mineure et d'Europe orientale ont longtemps été rattachées à la musaraigne musette mais appartiennent en réalité à *C. suaveolens* (Kefelioglu & Tez, 1999). L'aire de répartition de *C. russula* est en fait beaucoup plus limitée que supposé précédemment.

C. russula est répertoriée sur certaines îles atlantiques et Channel. En Méditerranée, elle est beaucoup moins représentée que *C. suaveolens* et n'est présente que sur quatre îles : la Sardaigne, Pantelleria, Ibiza et la Meda Gran (Province de Gérone, Espagne) (Mas Coma & Feliu, 1977 ; Poitevin & Bayle 1995).

Dans les régions du nord de l'Europe et en altitude, la musaraigne musette est fortement associée à l'homme et vit près des habitations et dans les jardins. Ce commensalisme est plus prononcé encore en hiver (Ehinger *et al.*, 2002). Elle est présente en montagne jusqu'à 1500 à 2000 mètres (Fons *et al.*, 1980 ; Ehinger *et al.*, 2002). En région méditerranéenne, elle occupe une grande diversité de biotopes mais préfère les milieux ouverts ou semi-ouverts. Nous l'avons régulièrement capturée dans les maquis à cistes, bruyères, ajoncs et lavandes et dans les zones cultivées des Pyrénées-Orientales. Elle est écologiquement plus généraliste que *C.*

suaveolens mais affectionne tout autant les terrasses en pierres sèches (Poitevin *et al.*, 1986). L'espèce est assez commune sur toute son aire de distribution et peut atteindre des densités élevées en région méditerranéenne.

Les populations de *C. russula* d'Ibiza se distinguent de celles de la péninsule ibérique : augmentation de taille corporelle, coloration plus foncée (Alcover & Gosalbez, 1988), différenciation génétique prononcée (Catalan *et al.*, 1988). Les individus sardes se distinguent également de ceux du continent européen et ont été élevés au rang de sous-espèce (Mitchell Jones *et al.*, 1999). Quelques études décèlent également une diminution de fécondité sur les îles (Kahmann & Einlechner, 1959 ; Gosalbez *et al.*, 1984).

2) Le rat noir *Rattus rattus*

Présentant des traits primitifs, les Rongeurs possèdent cependant des caractères très évolués. Ils constituent un formidable exemple de radiation adaptative. Les adaptations à la vie aquatique, endogée, rupicole ou arboricole ont permis aux Rongeurs de coloniser tous types de milieux.

Six familles ont été répertoriées en France dont les Muridae qui comptent quatre genres : *Apodemus*, *Mus*, *Micromys* et *Rattus*.

Le rat noir *Rattus rattus* (Figure 0.11) est originaire de l'Asie du Sud-Est. Il apparaît en Palestine à la fin du Paléolithique puis dans toute la Méditerranée au Néolithique. Il envahit l'Europe du Nord à la suite de la conquête romaine car l'implantation de villes et de villages permet à ce Rongeur tropical de résister au froid de l'hiver. Le rat est aujourd'hui présent dans la majorité des pays d'Europe, à l'exception de la Scandinavie. Ses populations déclinent progressivement sur les îles britanniques où il est confiné à quelques ports et îles. Si le rat noir est rare en Europe Centrale, il est probablement éteint en Slovaquie. Très fortement commensal en Europe atlantique et centrale, il est abondant en région méditerranéenne, où le climat plus clément, lui permet de vivre en dehors des habitations voire dans les zones cultivées et les forêts littorales (Fayard *et al.*, 1984 ; Mitchell Jones *et al.*, 1999).

Ce micromammifère nocturne est essentiellement frugivore. Son régime alimentaire est composé de végétaux et plus particulièrement de baies du maquis : olives, arbrouses, glands et pignons. Le reste de son alimentation est

composé d'arthropodes de gastéropodes et de myriapodes dont il est friand. Les vertébrés sont peu attaqués (Fayard *et al.*, 1984).

Ses principaux prédateurs sont les petits carnivores, les rapaces et l'homme. Ce dernier le détruit pour les dégâts qu'il provoque en agriculture comme pour son rôle dans la transmission de certaines pathologies humaines et animales.

Dans nos élevages en laboratoire, la durée de reproduction du rat s'étale de mi-mars à mi-novembre. Après 27 à 28 jours de gestation, la femelle met bas de 5 à 10 jeunes. La fécondité est plus élevée dans les zones où le rat est commensal de l'homme.

Le rat noir est présent sur un grand nombre d'îles et îlots méditerranéens (îles de Provence, Archipel des Baléares et des îles d'Hyères, Corse et ses îlots, Sardaigne, Sicile, ...). Il est souvent le seul micromammifère présent lorsque la faible superficie de l'île ne permet pas à d'autres espèces de s'installer (Cheylan, 1988 ; Palmer & Pons, 2001). Comme ce fut le cas pour les musaraignes, des travaux antérieurs ont mis en évidence, chez le rat noir des îles de Méditerranée, un certain nombre d'adaptations écologiques, morphologiques, comportementales et démographiques propres aux milieux isolés. L'espèce, commensale sur le continent, élargit sa niche écologique en milieu insulaire. Le Rongeur est abondant sur les îles de la côte provençale et en Corse où il vit jusqu'à 1000 mètres d'altitude à l'état sauvage (Cheylan, 1988). De plus, Granjon et Cheylan (1990b) observent des changements de taille corporelle fonction de la superficie de l'île et des forces sélectives qui y règnent.



Figure 0.11 : Rat noir *Rattus rattus*. Ce Muridé pèse entre 145 et 285 grammes. Sa queue, plus longue que le corps, est charnue, écailleuse et dépourvue de poils. Ses oreilles bien développées sont glabres et plus longues que celles du rat gris *Rattus norvegicus*. La

fourrure est peu épaisse. La couleur du pelage varie du noir uniforme au brun-gris à ventre blanc (*Cliché Magnanou*).

C. Problématique

Connaître l'histoire des peuplements mammaliens permet de mieux cerner leur évolution en milieu insulaire. L'archéozoologie apporte des réponses quant à la date d'arrivée des populations sur les îles et aide à identifier la rapidité des changements observés. Cependant, cette discipline, ne fournit aucune information sur l'origine géographique des populations insulaires. Cette donnée est pourtant un préalable indispensable à toute étude comparative. En effet, afin de pouvoir affirmer que certaines modifications sur les îles sont liées au syndrome d'insularité, il est nécessaire de comparer les populations insulaires aux populations continentales source. Cette démarche assure de ne prendre en compte que les adaptations propres au milieu insulaire (Petren & Case, 1997 ; Gould & Mc Fadden 2004). La phylogéographie est une discipline qui permet de connaître la structuration spatiale des lignées génétiques d'un organisme et par conséquent, la provenance géographique des populations présentes sur les îles (Avice, 2000 ; Michaux *et al.*, 2003). Le premier objectif de ce travail est de déterminer l'origine géographique des populations des îles ouest-méditerranéennes de *Crocidura russula* et de *Crocidura suaveolens*, celle de *R. rattus* étant déjà connue (Cheylan *et al.*, 1998). L'étude est basée sur le séquençage d'une large portion du gène mitochondrial cytochrome b d'individus provenant des différentes îles et du pourtour méditerranéen continental.

La majorité des travaux qui tentent de comprendre les forces évolutives à l'origine des changements observés en milieu insulaire négligent l'influence des parasites. Or, un nombre croissant d'études démontre leur implication dans l'évolution des espèces libres. Le rôle des parasites est prouvé à divers niveaux : traits d'histoire de vie, démographie, diversité génétique, comportement, compétition (revue in Combes, 1995). Les faunes parasitaires sont modifiées sur les îles (Mas Coma & Feliu, 1984 ; Casanova *et al.*, 1996 ; Miquel *et al.*, 1996 ; Goüy de Bellocq *et al.*, 2002) et ces changements pourraient avoir des conséquences sur les mammifères hôtes. Avant toute chose, nous dresserons un bilan détaillé de la faune parasitaire du Rongeur (*Rattus rattus*) et des Insectivores (*C. russula* et *C.*

suaveolens) concernés par notre étude afin d'envisager, dans un second temps, les conséquences sur certains traits de vie de ces mammifères. Ce travail portera plus particulièrement sur les endoparasites (helminthes). Les helminthes sont mieux connus et plus faciles à récolter et à identifier que les protozoaires, les bactéries ou les virus. Des recensements existent déjà concernant ce type de parasites sur les îles. Ces analyses permettront de compléter les données acquises sur le terrain et aideront à établir les patrons de richesses, intensités parasitaires et prévalences insulaires. Enfin, l'impact des helminthes sur la biologie et l'évolution des hôtes est avéré (Connors & Nickols, 1991 ; Kristan & Hammond, 2000 ; 2001).

L'environnement insulaire impose de nouvelles contraintes aux populations qui s'y installent. Les forces sélectives liées à la compétition, à la prédation, à l'abondance des ressources et au parasitisme sont modifiées (Alder & Levins, 1994 ; Blondel, 1995 ; Hochberg, 2001). La physiologie a certainement été moins étudiée que d'autres traits de vie des populations insulaires. Elle constitue pourtant un point central de la biologie des organismes et intègre les nombreuses contraintes auxquelles ils doivent faire face. Nous souhaitons donc tester l'hypothèse selon laquelle les micromammifères insulaires développent des adaptations physiologiques, en réponse à de nouvelles forces sélectives. Ces ajustements seront étudiés au travers de la dépense énergétique au repos chez *Rattus rattus* et *Crocidura suaveolens*. Nous analyserons les résultats à la lumière des modifications de charge parasitaire du rat et des changements morphologiques de la musaraigne en conditions insulaire.

Enfin les paramètres démographiques des mammifères évoluent eux aussi sur les îles. L'investissement dans la reproduction est réduit (diminution de la fécondité) (Blondel *et al.*, 1992 ; Fons *et al.*, 1997a). Dans la perspective d'un compromis entre reproduction et survie, les auteurs prédisent de ce fait un allongement de la durée de vie (Alder & Levins, 1994). D'autre part, les causes de mortalité extrinsèque seraient plus faibles sur les îles, conséquence du relâchement des pressions parasitaires et de prédation. Le taux de sénescence s'ajuste en réponse aux mortalités extrinsèques subies en conditions naturelles (Ricklefs & Scheuerlein 2001). Ainsi, nous mettrons à l'épreuve l'hypothèse d'un vieillissement différentiel chez les musaraignes en milieu continental et insulaire avec un ralentissement du taux de sénescence sur les îles.

Ce dernier point sera basé sur l'étude de la mélatonine. Le signal mélatoninergique diminue avec l'âge des mammifères (Pang *et al.*, 1990 ; Touitou *et al.*, 1998). Cette hormone constitue donc un outil précieux pour quantifier le vieillissement des musaraignes. Nous tenterons de mettre en évidence le rôle concret de la mélatonine dans les processus de sénescence, rôle souvent suggéré mais jamais clairement démontré (Erren *et al.*, 2003).

*Première partie : Histoire
des mammifères en
Méditerranée*

I. Renouveaulement de la faune mammalienne insulaire

A. Les îles tyrrhéniennes

1) Une faune endémique au Pléistocène moyen

Comme nous l'avons vu, le massif corso-sarde s'est séparé du continent français par une lente dérive, il y a au moins 15 millions d'années (Oligocène – Miocène). Les mammifères installés sur ce micro-continent se sont trouvés isolés de leurs congénères provençaux. Les rares fossiles de cette époque, découverts en Sardaigne, montrent que ces espèces, effectivement proches de leurs contemporaines continentales, différaient totalement de celles que l'on connaît actuellement sur l'île (Noblet, 1987).

La Corse et la Sardaigne appartiennent à la même microplaque. Au cours des temps géologiques et jusqu'à une date assez récente, elles n'ont formé qu'un seul et même territoire. En effet, elles sont séparées par le détroit des Bouches de Bonifacio, large de 12 kilomètres où les fonds marins n'ont jamais excédé 100 mètres de profondeur. A chaque pléniglaciaire du Pléistocène, les régressions marines ont établi des connexions entre les deux îles. Ainsi, Corse et Sardaigne doivent être considérées comme le même bloc insulaire et la faune ancienne doit être étudiée conjointement (Vigne, 1987).

Ce bloc est isolé du continent depuis la fin de la crise Messinienne (5 Millions d'années – Pliocène), date de la première vague d'immigration mammalienne sur la Corse et la Sardaigne. Des failles de plus de 2000 mètres de profondeur ont ensuite séparé le bloc des côtes françaises et espagnoles. Seule une zone entre les îles de Toscane et le Cap Corse a permis des connexions temporaires avec le continent au Mindel ou au Gunz (Pléistocène moyen). Ce dernier passage à gué correspond à la seconde vague d'immigration mammalienne (Vigne, 1987). Cependant, peu d'espèces ont participé à ce processus de colonisation. Plusieurs explications peuvent être avancées : un bras de mer aurait subsisté et l'émersion n'aurait été que de courte durée, limitant les possibilités des espèces à dispersion lente. De plus, rien ne prouve qu'une fois sur place les mammifères colonisateurs aient trouvé les conditions environnementales favorables à leur survie (Vigne, 1987).

A partir du Pléistocène Supérieur et jusqu'à l'arrivée de l'homme, les mammifères de Corse et de Sardaigne ont évolué en vase clos. Aucune donnée n'atteste, pour cette période, de l'arrivée de nouveaux mammifères sur les îles.

Entre 20 000 et 10 000 BP (before present), la faune de Corse et de Sardaigne est appauvrie. Vigne (1987 ; 1992) note la présence de 6 taxa corso-sardes :

- *Cynotherium sardous* (Carnivore - *Canidae* de la taille d'un renard)
- *Prolagus sardus* (Lagomorphe - *Leporidae* de la taille d'un rat)
- *Rhagamys orthodon* (Rongeur - *Muridae*)
- *Microtus* (ou *Tyrrhenicola*) *henseli* (Rongeur - *Arvicolidae*)
- *Megaloceros cazioti* (Artiodactyle - *Cervidae*)
- *Cyrraonix major*, apparenté à une loutre (Carnivore - *Mustelidae*)
- *Episoriculus* (ou *Nesiotites*) *similis* uniquement en Sardaigne (Insectivore - *Soricidae*)
- *Episoriculus corsicanus* seulement en Corse (Insectivore *Soricidae*).

2) L'arrivée de l'homme au Néolithique

En l'espace de 10 000 ans, la Corse et la Sardaigne voient disparaître l'ensemble de leur faune mammalienne endémique. Quatorze espèces de mammifères non-volants les remplaceront en Corse par exemple. Ce sont des mammifères écologiquement généralistes et liés ou favorisés par l'homme. Il ne peut en aucun cas s'agir de dispersion naturelle. Le transport accidentel ou volontaire des espèces par l'homme est dorénavant démontré (Vigne, 1987 ; 1992 ; Vigne & Villié, 1995).

La colonisation humaine s'effectue, en Corse comme en Sardaigne, à l'époque Pré-Néolithique (9000 BP) (Vigne, 1998). Les hommes découvrent la faune mammalienne endémique, mais *Megaloceros cazioti* a déjà disparu de Corse alors qu'il est toujours présent en Sardaigne (Vigne, 1992). A son arrivée, l'homme est un chasseur cueilleur. L'économie de production agropastorale n'apparaît que mille ans plus tard et ne fera que s'intensifier (Vigne, 1987). Ainsi, les premiers animaux domestiques font leur apparition dès 7000 BP : cochon (*Sus scrofa domesticus*),

mouton (*Ovis aries*), chèvre (*Capra hircus*) et plus tard chien (*Canis familiaris*) et vache (*Bos taurus*) (Vigne, 1992). Les premières traces du hérisson (*Erinaceus europaeus*), du loir (*Glis glis*) et du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) remontent au milieu du Néolithique (6000 – 5000 BP). L'homme entretenait, en Corse notamment, d'étroites relations culturelles (cynégétiques, ...) avec certaines de ces espèces (Fons & Magnanou, 2004).

Le nombre de taxa augmente notablement avec l'intensification des transports maritimes à l'âge de Bronze (2500 BP). Ce sont des micromammifères introduits accidentellement : la souris domestique (*Mus domesticus*), le lérot (*Eliomys quercinus*), les deux musaraignes *Crocidura suaveolens* et *Suncus etruscus* et un peu plus tard le rat noir (*Rattus rattus*) (Vigne & Marinval Vigne, 1991 ; Vigne, 1992).

Les mammifères endémiques disparaissent les uns après les autres. Les grosses espèces (*Rhagamys*, *Microtus* et *Prolagus*) sont les premières à s'éteindre, chassées et consommées par l'homme. Les plus petites cohabiteront avec *Homo sapiens* pendant plus de 8000 ans. La réduction de leurs effectifs s'explique par la prédation des chiens, la compétition avec les espèces introduites et l'anthropisation croissante du milieu. C'est finalement la vague massive de déforestation et la présence du rat noir qui causera leur perte entre la période romaine et aujourd'hui (Vigne, 1987 ; 1992 ; Vigne & Valladas, 1996, Vigne, 1998).

A l'inverse, les espèces favorisées par l'homme voient leurs effectifs croître au fil de l'anthropisation de la Corse. Vigne et Marinval Vigne (1990) ont suivi l'évolution de la répartition de *C. suaveolens*. Ils constatent une augmentation brutale de son abondance et de sa distribution sur l'île, contemporaine de l'activité humaine croissante. Les pratiques culturelles (murets de pierres sèches) ont joué en faveur des deux musaraignes introduites.

B. L'archipel des Baléares

L'histoire de la faune mammalienne des îles Baléares se rapproche notablement de celle de la Corse et de la Sardaigne.

La faune est appauvrie à la fin du Pléistocène supérieur et seules trois espèces sont présentes (Vigne, 1987 ; 1998) :

- *Nesiotites* (ou *Episoriculus*) *idalgo* (Insectivore *Soricidae*)

- *Hypnomys morpheus* (Rongeur – Gliridae)
- *Myotragus balearicus* (Artiodactyle – Caprinae).

L'homme colonise Majorque autour de 8000 BP (Vigne, 1998). Il cohabite avec les trois mammifères endémiques. L'insectivore *Nesiotites* est une fois de plus la première espèce à s'éteindre vers 5900 BP (Vigne, 1987). *Myotragus* est progressivement domestiqué entre 5800 et 4000 BP (Bover & Alcover, 2003). Les espèces endémiques (*Hypnomys* et *Myotragus*) finissent par disparaître autour de 3400 BP.

L'homme arrive plus tardivement à Minorque (4000 BP) car l'île est plus petite et plus éloignée du continent.

Comme pour la Corse et la Sardaigne, les mammifères endémiques des Baléares disparaissent du fait de plusieurs facteurs conjugués liés à l'homme : diminution de l'habitat, compétition et prédation accrues. Ainsi, en accord avec Bover et Alcover (2003), on peut penser que les causes d'extinction ne sont pas dues, comme cela avait été supposé, aux aléas climatiques du postglaciaire.

La cohabitation entre les espèces endémiques et l'homme est beaucoup plus courte que sur les îles tyrrhéniennes. Les Baléares sont plus petites et leur relief est moins accidenté. La colonisation et l'anthropisation du milieu se sont donc effectuées plus rapidement, au détriment des mammifères endémiques (Vigne, 1987)

C. L'impact de l'homme sur la faune mammalienne

Chaque île a une histoire particulière, fonction de sa position géographique, de sa géomorphologie, de la faune, de la flore et des influences culturelles. Pour autant, l'évolution de la faune mammalienne en Méditerranée peut être résumée par quelques grandes caractéristiques communes.

Au cours du Pléistocène Supérieur et de l'Holocène, les mammifères insulaires ont évolué en vase clos. Ces faunes possédaient les caractéristiques bien connues des peuplements insulaires. Elles étaient pauvres et dysharmoniques. La plupart des petites espèces étaient affectées de gigantisme (*Prolagus*, *Episorculus*). A l'inverse, les grosses espèces présentaient une réduction importante de leur taille (*Megaloceros* ou *Myotragus*, éléphants et hippopotames) (Vigne, 1987 ; 1992 ; 1998).

L'homme arrive au plus tôt entre 9000 et 8000 BP et ne tarde pas à introduire, volontairement ou non, des mammifères domestiques et sauvages. Les pressions de chasse et le bouleversement des écosystèmes insulaires entraînent la disparition progressive des endémiques, parfois au terme de 7 millénaires de cohabitation. La rapidité d'extinction dépend du délai d'anthropisation, lui-même fonction de la superficie de l'île et de son relief.

L'histoire de la faune mammalienne insulaire n'est absolument pas comparable à celle des reptiles, des amphibiens, ou des oiseaux. Pour ces derniers groupes, l'influence de l'homme est beaucoup moins prononcée puisqu'ils occupent une place mineure dans les civilisations, tant aux plans économique que symbolique (Vigne, 1998).

Aucun des mammifères aujourd'hui présents en Corse, n'est endémique au niveau spécifique. Cette faune est plus riche que la prédiction de Mc Arthur & Wilson (1967). Ainsi, elle est supposée sursaturée (Vigne, 1992).

Dans le cas de la colonisation naturelle, le succès d'une espèce est fonction de ses capacités de dispersion. Ici à l'inverse, cette aptitude n'est pas primordiale. L'homme a introduit un biais. Vigne (1998) constate que les espèces présentes sur l'ensemble des îles du bassin méditerranéen ont des caractéristiques communes : elles sont, soit commensales (*Mus*, *Rattus*, *Acomys*), soit anthropophiles (*Crocidura*, *Suncus*, *Apodemus*, *Eliomys*, *Glis*) ou encore utilisées comme gibier (*Cervus*, *Dama*, *Lepus*, *Oryctolagus* et même *Vulpes*). Au contraire, aucune des espèces anthropophobes (*Neomys*, *Sorex*, *Marmotta*, *Rupicapra*) ni considérées par l'homme comme des compétiteurs (*Canis lupus*, *Lynx*) ou comme des ravageurs (*Talpa*, et la majorité des *Mustelidae*) n'a participé à la vague d'immigration de l'Holocène.

II. Origine des populations insulaires de musaraignes en Méditerranée occidentale

A. Intérêt de la phylogéographie

L'archéozoologie apporte des éléments précieux concernant la succession des faunes mammaliennes sur les îles méditerranéennes. Ainsi, il est possible de dater l'arrivée des espèces actuellement présentes sur les îles entre le début du

Néolithique et l'époque romaine (Vigne & Marinval Vigne, 1990 ; Vigne, 1992). Cependant, cette approche ne permet pas de déterminer l'origine continentale de ces populations. L'analyse des faunes parasites suggère parfois l'affinité des individus insulaires avec une certaine région continentale (Mas Coma et Feliu, 1984). L'étude des critères morphologiques peut également fournir certains indices. Vigne et Marinval Vigne (1990) estiment que la taille des premières musaraignes recensées en Corse est proche de celles des individus italiens et concluent ainsi à une origine romaine. Toutefois, il est nécessaire de rester prudent. En effet, nous sommes face à une colonisation d'origine humaine et non à une dispersion naturelle. Le continent source n'est peut-être pas le littoral proche et les processus de colonisation ont pu s'effectuer à partir d'une région beaucoup plus lointaine. L'étude de la structuration génétique d'une espèce sur son aire de distribution demeure le moyen le plus précis de déterminer l'origine des populations des îles.

Avec l'essor des techniques de biologie moléculaire, il est désormais possible d'étudier de manière fiable la structure génétique des taxa infraspécifiques. Discipline de la biogéographie, la phylogéographie tente de comprendre quels sont les processus historiques à l'origine de la distribution actuelle des lignées génétiques des organismes (Avice, 2000). Ainsi, les études portant sur l'origine des populations insulaires de diverses régions du globe se sont multipliées ces dernières années. Elles portent sur la flore (Panero *et al.*, 1999 ; Valcarcel *et al.*, 2003) les insectes (Emerson *et al.*, 2000 ; Cianchi *et al.*, 2003), les reptiles (Carranza *et al.*, 2001) et divers ordres de mammifères (Rongeurs : Cheylan *et al.*, 1998 ; Hinten *et al.*, 2003 ; Michaux *et al.*, 1996 - Carnivores : Yoder *et al.*, 2003 - Ongulés : Nagata *et al.*, 1999 – Insectivores : Iwasa *et al.*, 2001 ; Ohdachi *et al.*, 2003 ; Vogel *et al.*, 2003).

Plusieurs patrons généraux se dégagent de ces travaux. La faune et la flore présentes sur les îles sont très souvent génétiquement appauvries. Cette diminution de diversité est encore plus marquée pour les taxa endémiques et pourrait expliquer les plus grands risques d'extinction encourus par ces espèces (Frankham, 1995 ; 1997). L'origine des taxa insulaires est variée : dispersion naturelle pour les espèces aux meilleures aptitudes (Ribera *et al.*, 2003 ; Juste *et al.*, 2004), colonisation lors de passages à gué entre île et continent (Nagata *et al.*, 1999) ou introduction humaine (Haynes *et al.*, 2003 ; Mascheretti *et al.*, 2003). Plusieurs modes de colonisation ont parfois été utilisés par une même famille d'espèces : certaines musaraignes du genre

Crocidura ont d'abord rallié la Malaisie par dispersion naturelle puis d'autres ont été introduites par l'homme (Ruedi *et al.*, 1998).

En Europe, comme partout ailleurs dans le monde, l'impact de l'homme sur les faunes insulaires est maintenant clairement établi, pour les milieux atlantiques comme méditerranéens (Vigne, 1992 ; Haynes *et al.*, 2003 ; Mascheretti *et al.*, 2003). L'origine continentale des individus insulaires de quelques espèces de Rongeurs est élucidée (Michaux *et al.*, 1996 ; 1998 ; Cheylan *et al.*, 1998). Concernant les Insectivores, Vogel *et al.* (2003) ont étudié le lien phylogénétique entre les différentes espèces endémiques de musaraignes du genre *Crocidura* de Sicile et des Canaries. Cependant, l'origine continentale de *C. russula* et de *C. suaveolens*, toutes deux introduites par l'homme dès le Néolithique Inférieur, est restée imprécise jusqu'à récemment.

Pourtant, la connaissance de l'origine et des voies de colonisation des populations insulaires de musaraignes permettrait de mieux comprendre leur surprenante répartition sur les îles de Méditerranée occidentale. Comment expliquer que *Crocidura suaveolens* occupe la Corse, Minorque, Porquerolles et Elbe et que *C. russula* soit présente en Sardaigne et à Ibiza ? Les préférences écologiques expliquent-elles ce patron (Catalan *et al.*, 1988) ?

Toutes les études montrant une évolution des traits de vie des musaraignes en milieu insulaire se basent sur une comparaison avec le continent proche (Poitevin *et al.*, 1987 ; Fons *et al.*, 1997a). Or, comme le soulignent Gould. & Mc Fadden (2004) pour le gigantisme, il est indispensable d'effectuer, en préalable, une phylogénie ou une phylogéographie avant de conclure qu'un taxon est géant du fait de son évolution en milieu insulaire. L'un des meilleurs exemples de l'apport de la phylogéographie dans ce domaine est le cas du mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* en Corse. Les populations insulaires ont longtemps été considérées comme géantes par rapport à la France continentale (Libois *et al.*, 1993). Le mulot corse provient d'Italie. Les individus italiens sont plus grands et forment un groupe génétique distinct de ceux de France. De ce fait, le Rongeur n'est pas affecté de gigantisme en Corse s'il est comparé à sa population continentale d'origine (Michaux *et al.*, 1996). En revanche, les mulots de Port-Cros et d'Elbe ont bien évolué vers une augmentation de taille en réponse aux nouvelles forces sélectives rencontrées sur les îles.

Enfin, la connaissance de la diversité génétique des populations insulaires peut mettre en lumière des colonisations multiples, goulots d'étranglements ou effets de fondations éventuels. Ce contexte génétique peut avoir des répercussions sur l'évolution des populations en milieu insulaire (Frankham, 1997).

B. Méthodes

Notre travail porte à la fois sur des populations continentales et insulaires de musaraigne des jardins et de musaraigne musette. Vingt individus ont été analysés provenant du sud de l'Espagne et de Sardaigne pour *C. russula*, de Corse, de Minorque, de Porquerolles et d'Elbe pour *C. suaveolens* (Figure 1.1, Tableau 1.1).

Les échantillons de deux espèces ont été conservés dans l'alcool. L'extraction, l'amplification et le séquençage de 1173 et 1168 paires de bases pour *C. russula* et *C. suaveolens* respectivement ont été effectués comme suit. L'ADN total est extrait grâce au kit DNeasy Tissue Kit 250 Qiagen. Les PCR sont réalisées en utilisant les amorces LCrC1 (5'- CTATTCCTAGCTATACACTA -3') et HCrC1 (5'- CAATTATACTTGTAACGGGTATG -3') pour *C. russula* et L14841 (5'- TCAAACATCTCATCATGATGAAA -3') et H159155 (5'- TCATCTCCGGTTTACAAGAC -3') pour *C. suaveolens* (d'après Fumagalli *et al.*, 1996 modifié).

Les amplifications ont été effectuées à l'aide d'un thermocycleur Labover PTC100 selon 35 cycles (30 s à 94°C, 45 s à 50°C et 1 min 30 s à 68°C) et un cycle d'extension finale de 10 min à 68°C. Les produits de PCR ont été purifiés par l'utilisation de colonnes Amicon Ultra free DA (Millipore). Le séquençage automatique a été réalisé avec un séquenceur Megabase à 96 capillaires.

Les séquences obtenues sont alignées manuellement avec le programme ED du logiciel MUST (Philippe, 1993). Les sites non séquencés pour certains individus ainsi que les ambiguïtés de lecture ont été codés comme caractères manquants.

Les calculs de diversité nucléotidique et haplotypique ont été effectués au sein des principaux groupes génétiques grâce au programme DnaSP (Rozas & Rozas, 1999).

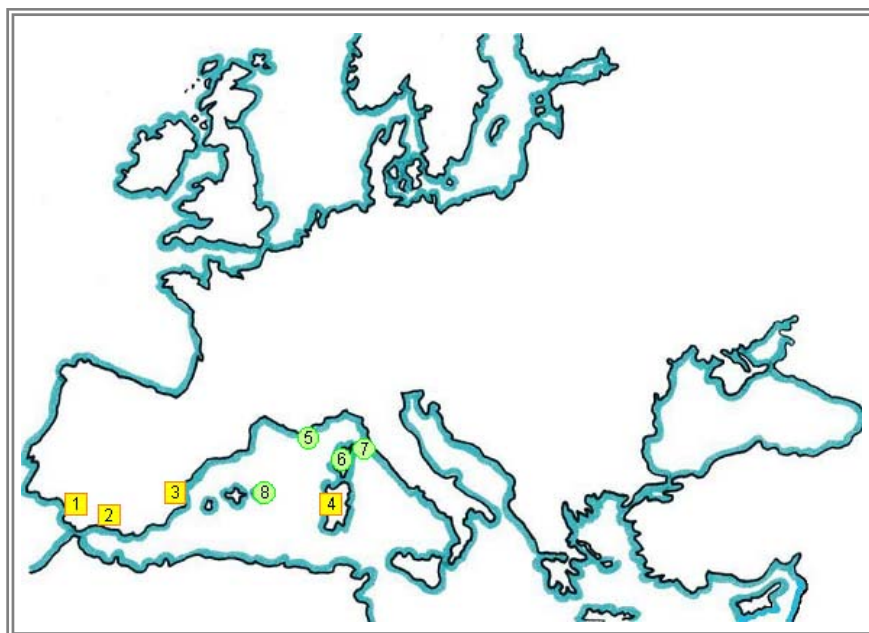


Figure 1.1 : Localisation des stations échantillonnées pour les deux espèces de musaraignes en milieu continental et insulaire : □ *Crocidura russula*, ○ *C. suaveolens*.

Origine géographique		Identifiant de la localité	Nombre d'individus	N° d'identification des tissus
Pays	Région/ville			
<i>Crocidura russula</i>				
Espagne	Donana	□ 1	1	200
	Sierra Nevada	□ 2	3	131 – 132 - 133
	Valencia	□ 3	2	188 - 189
Italie	Sardaigne	□ 4	3	129 – 130 - 196
<i>Crocidura suaveolens</i>				
France	Porquerolles	○ 5	3	12 – 221 - 222
	Corse	○ 6	3	14 – 207 – 217
Italie	Elbe	○ 7	1	218
Espagne	Minorque	○ 8	4	119 -121 – 124 - 126

Tableau 1.1 : Recensement des localités échantillonnées et du nombre de musaraignes étudiées pour chaque région continentale et insulaire concernées.

C. Résultats – discussion

Nos résultats présentés ici devaient être intégrés à un échantillonnage plus vaste qui couvrirait un plus grand nombre de localités continentales. La collaboration mise en place n'est finalement pas effective. Nos données, basées sur un nombre moins important d'échantillons, permettent toutefois, confortées par la littérature existante, de tirer quelques enseignements.

1) Crocidura russula

a Structuration génétique en milieu continental

La connaissance de l'histoire biogéographique des populations continentales est indispensable pour comprendre l'origine des individus insulaires.

En ce qui concerne les populations continentales de musaraigne musette, trois sous-espèces sont communément admises : *C. r. russula* en Europe, *C. r. yebalensis* au Maroc et *C. r. agilis* en Tunisie. En milieu insulaire, *C. r. ichnusae* est présente en Sardaigne, *C. r. ibicensis* à Ibiza et *C. r. cossyrensis* à Pantelleria (petite île au large de la Sicile) (Mitchell Jones *et al.*, 1999) (Figure 1.2). *C. r. russula* et *C. r. yebalensis* sont très homogènes génétiquement et il existe un cline morphologique de l'Espagne à l'Allemagne (Sarà & Vogel, 1996). Catalan *et al.* (1988) remarquent en Europe une corrélation entre différenciation génétique et distance géographique.

Le caryotype et les isoenzymes montrent que la sous-espèce de Tunisie forme un groupe bien distinct de celui rassemblant les populations marocaines et européennes. Il existe également un cline morphologique entre Maroc et Tunisie avec une interruption en Algérie (*in* Lo brutto *et al.*, 2004).

Lo Brutto *et al.* (2004) et Cosson *et al.* (2005) confirment la présence de deux lignées de musaraigne musette. Ils estiment leur séparation entre 2 millions d'années et 500 000 ans. Les bouleversements climatiques du Pléistocène ont eu des conséquences directes sur la faune du Maghreb et expliquent la séparation entre les deux groupes marocains et tunisiens.

Les populations européennes de musaraigne musette se rattachent au groupe marocain (Lo brutto *et al.*, 2004 ; Cosson *et al.*, 2005). La musaraigne musette est

présente en Europe depuis 4500 à 5500 ans. Elle aurait été introduite involontairement par l'homme (Poitevin *et al.*, 1986). Les données de Lo brutto *et al.* (2004) et de Cosson *et al.* (2005) étayent cette hypothèse et invalident ainsi les suppositions de Dobson (1998) qui envisageait une colonisation de l'Europe vers l'Afrique du Nord.

La colonisation récente de nouveaux territoires ainsi qu'une expansion rapide des populations devraient laisser entrevoir des patrons phylogéographiques caractéristiques (Avisé, 2000). Nos données portant sur les populations de l'extrême sud de l'Espagne s'avèrent utiles et complémentaires aux études récentes (Lo brutto *et al.*, 2004 ; Cosson *et al.*, 2005). Sur les 6 individus analysés, 2 haplotypes sont mis en évidence. Seulement 8 sites sont polymorphiques sur les 774 sites informatifs. La diversité haplotypique s'élève ainsi à $0,333 \pm 0,215$ et la diversité nucléotidique est très faible ($0,00345 \pm 0,00222$) (Tableau 1.2). Cosson *et al.* (2005) ont eux aussi analysé la diversité génétique de la même portion du cytochrome b mais pour des individus plus au nord en Europe. La diversité nucléotidique et haplotypique des 23 individus analysés est nulle. Ainsi, les populations du sud de l'Espagne que nous avons analysées sont les plus diversifiées de toutes et l'appauvrissement génétique n'a fait que s'accroître lors de l'expansion des musaraignes vers le nord. Leur diversité reste cependant bien inférieure à celle décrite au Maroc (Lo brutto *et al.*, 2004).

Ce cline de diversité génétique confirme une colonisation récente et une expansion rapide des populations à partir d'un petit nombre d'individus (Avisé, 2000). La corrélation entre distance géographique et distance génétique va également dans le sens de cette théorie (Catalan *et al.*, 1988). L'hypothèse d'un processus de vicariance lors de la séparation Europe-Maghreb à la fin de la crise Messinienne peut être définitivement exclue.

		Nombre d'individus	Sites informatifs	Nombre d'haplotypes	Sites polymorphiques	Diversité haplotypique	Diversité nucléotidique
<i>C. russula</i>	Sud Espagne	6	797	2	8	0,333 ± 0,215	0,0034 ± 0,0022
	Sardaigne	3	833	0	0	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
	Corse	3	950	0	0	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
<i>C. suaveolens</i>	Minorque	4	950	0	0	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
	Porquerolles	3	950	3	11	1.000 ± 0.272	0.007 ± 0.0021

Tableau 1.2 : Nombre de sites polymorphiques, d'haplotypes et diversités nucléotidique et haplotypique détectées pour différentes régions pour les deux espèces de musaraignes *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens*.

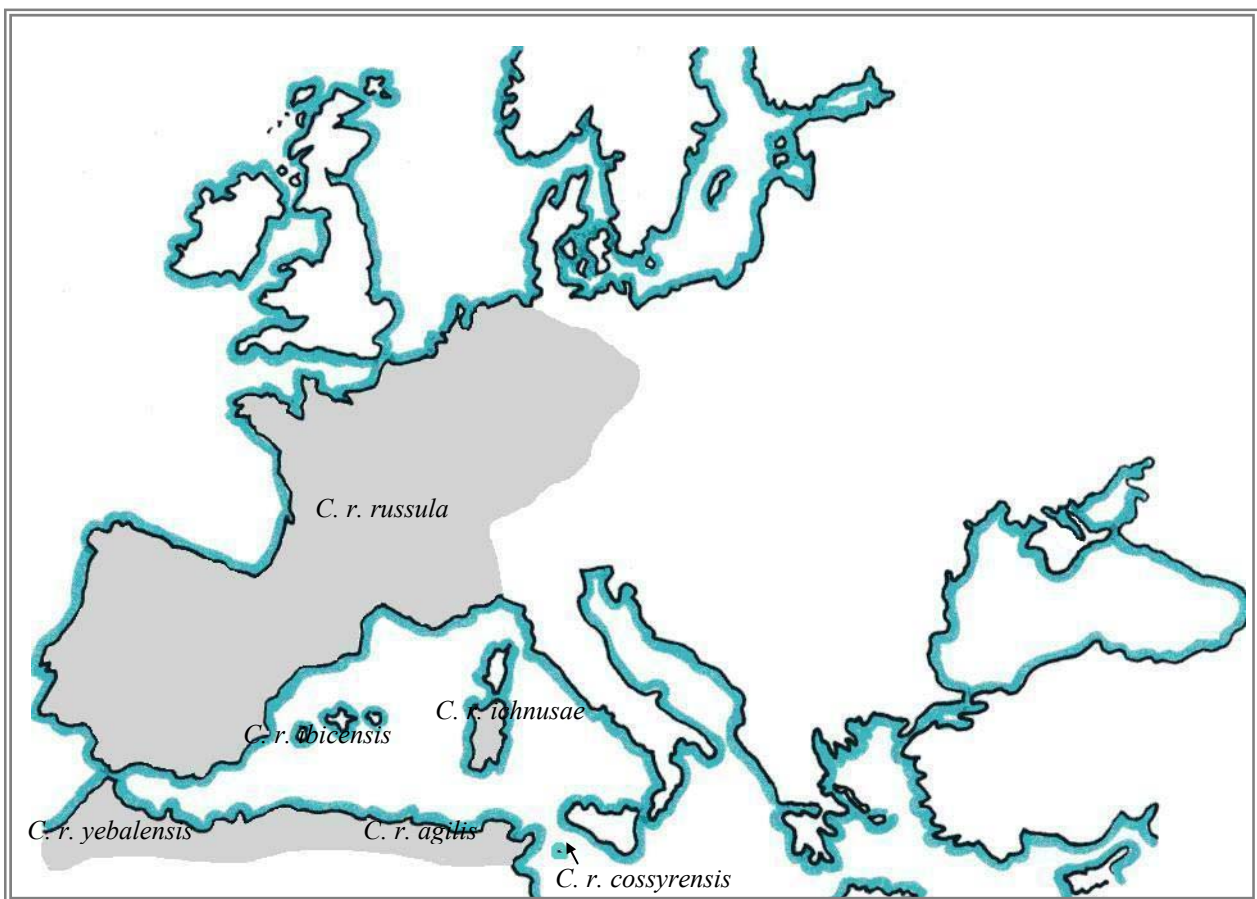


Figure 1.2 : Carte de répartition géographique de *Crocidura russula* et distribution des différentes sous-espèces continentales et insulaires. D'après Mitchell Jones et al. (1999) et Lo Brutto et al. (2004).

Compte tenu de leurs dernières analyses génétiques, Lo Brutto *et al.* (2004) suggèrent la révision du statut de certaines sous-espèces. Ils recommandent d'élever *C. r. agilis* au rang d'espèce en incluant *C. r. cossyrensis* et *C. r. ichnusae*.

b La colonisation des îles

Les trois populations insulaires d'Ibiza, de Sardaigne et de Pantelleria se rattachent au groupe tunisien (Lo Brutto *et al.*, 2004 ; Cosson *et al.*, 2005). Les données parasitologiques laissent déjà présager d'une origine nord-africaine des musaraignes d'Ibiza. Les communautés d'helminthes insulaires ont en effet de plus fortes affinités avec le Maghreb qu'avec l'Europe continentale (Mas Coma & Feliu, 1984).

Les individus sardes que nous avons analysés correspondent tous au même haplotype et ne mettent en évidence aucune diversité génétique au sein de l'île (Tableau 1.2). La présence de l'espèce en Sardaigne comme à Pantelleria et à Ibiza est attribuée à l'homme. Les petits mammifères Rongeurs et Insectivores ont été accidentellement introduits lors des échanges commerciaux intenses en Méditerranée (Vigne, 1992). Bien qu'il soit nécessaire d'améliorer l'échantillonnage, il n'est pas surprenant que la diversité génétique soit faible sur les îles. L'installation de l'espèce s'est probablement effectuée à partir d'un petit nombre d'individus, induisant un goulot d'étranglement conséquent.

Selon Lo Brutto *et al.* (2004), la divergence génétique des musaraignes de Pantelleria par rapport au continent est moins marquée que chez les individus sardes. La Sardaigne est plus éloignée des côtes africaines que ne l'est Pantelleria. De plus, la date d'arrivée des populations sur les îles peut être un facteur explicatif. Les premiers fossiles de *C. russula* datent de 4000 ans à Pantelleria contre 8000 ans en Sardaigne. La date d'introduction de la musaraigne musette à Ibiza n'est pas connue (*in* Lo Brutto *et al.*, 2004 et Cosson *et al.*, 2005).

Certains auteurs avaient déjà souligné des différences à plusieurs niveaux entre *C. russula* d'Ibiza et celle de l'Espagne proche : composition et fréquence allélique (Catalan *et al.*, 1988), morphologie et coloration du pelage (Alcover & Gosalbez, 1988). Le statut des sous-espèces insulaires mérite probablement d'être revu à la lumière de leur origine géographique. Le faible degré de différenciation entre les individus de Pantelleria et de la population-source indique que la lignée insulaire devrait être rattachée à la sous-espèce tunisienne *C. r. agilis* (Lo Brutto *et al.*, 2004). Il en est probablement de même pour la Sardaigne et Ibiza.

2) Crocidura suaveolens

a Structuration génétique en milieu continental

La musaraigne des jardins est largement distribuée en Europe et au-delà jusqu'au Japon. Elle est moins homogène génétiquement et morphologiquement que *C. russula* (Catalan *et al.*, 1988). Un certain nombre de sous-espèces ont été décrites sur les îles méditerranéennes essentiellement du fait de la grande taille des individus : *C. s. cymensis* en Corse, *C. s. balearica* à Minorque, *C. s. canaeae* en Crète, *C. s. cypra* à Chypre (Mitchell Jones *et al.*, 1999) (Figure 1.3).

L'espèce est subdivisée en trois grands groupes génétiques dans la région Paléarctique occidentale. Le premier comprend les populations de la péninsule ibérique et de la France. Le second englobe l'Italie, l'Autriche et la Grèce. Le dernier correspond au Moyen-Orient (Israël et Turquie) (*in* Catalan *et al.*, 1988). Il est certainement nécessaire d'élargir l'analyse à l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce pour comprendre son histoire biogéographique. Cependant, les péninsules du sud de l'Europe ont pu jouer le rôle de refuge lors des glaciations du Quaternaire, entraînant ainsi la différenciation de l'espèce (Taberlet *et al.*, 1998 ; Michaux *et al.*, 2003).

b La colonisation des îles

Les populations insulaires de Corse et Minorque se rattachent au groupe du Moyen-Orient, tandis que celles de Porquerolles ont de fortes affinités avec l'ouest de l'Europe et celles d'Elbe avec l'Italie (données non publiées). Catalan *et al.*, 1988) avaient déjà constaté en Corse, la présence d'un allèle propre à l'Europe orientale.

Les diversités haplotypique et nucléotidique sont nulles pour la Corse et pour Minorque (Tableau 1.2). La présence de *C. suaveolens* sur ces îles est attribuée à l'homme (Vigne & Marinval Vigne, 1990), ce qui étaye l'hypothèse d'une colonisation récente à partir d'un petit nombre d'individus.

En revanche, la diversité génétique des individus de Porquerolles est plus élevée (Tableau 1.2). Un nombre plus important de musaraignes pourraient avoir colonisé l'île compte tenu de la proximité du continent.

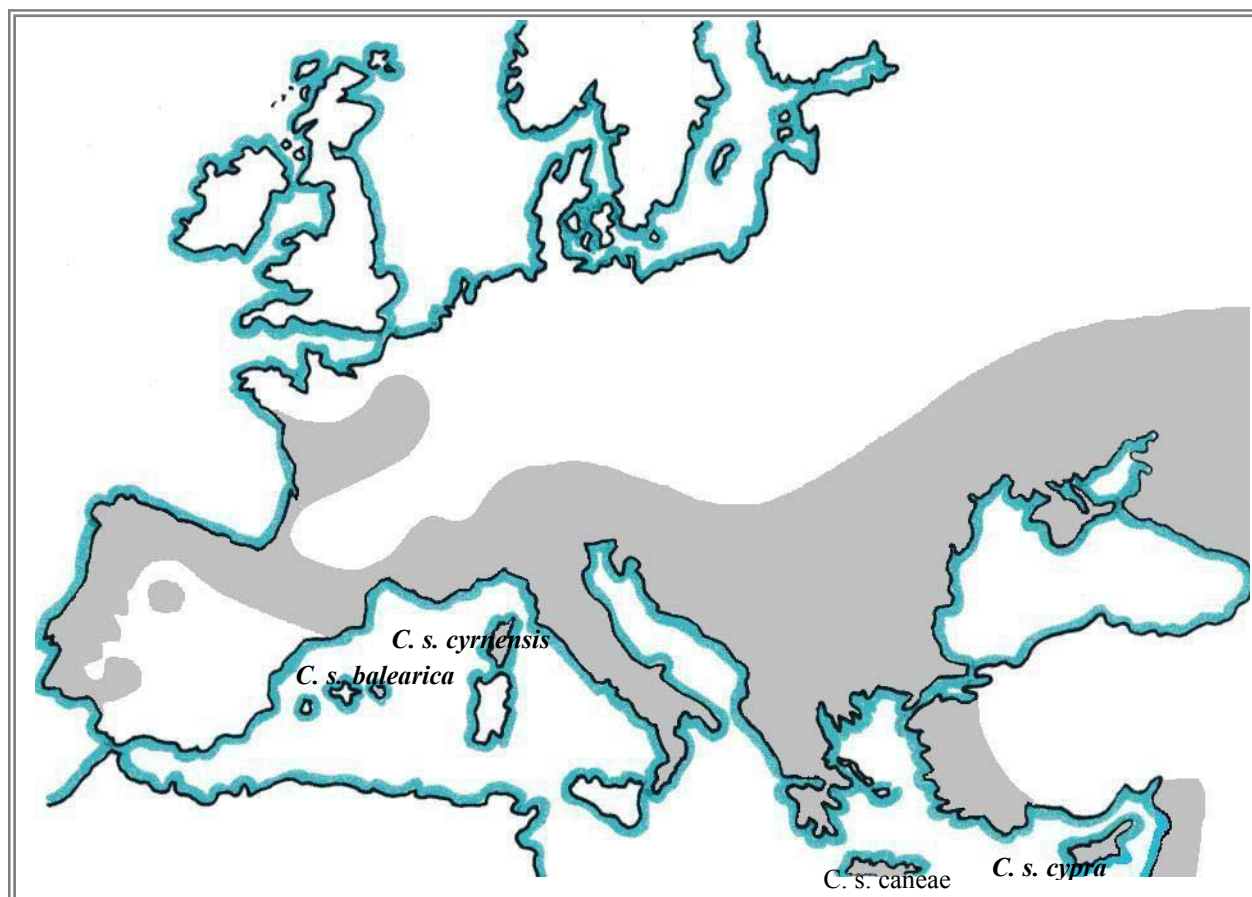


Figure 1.3 : Carte de répartition de la musaraigne des jardins *Crocidura suaveolens* en région Paléarctique occidentale et distribution des différentes sous-espèces insulaires. *C. s. cymensis* est présente en Corse, *C. s. balearica* à Minorque, *C. s. canaeae* en Crète, et *C. s. cypra* à Chypre. D'après McDonald & Barrett (1993) et Mitchell Jones et al. (1999).

D. Apport de la phylogéographie à la biologie insulaire

Lorsque les phénomènes de dispersion naturelle sont à l'origine de la colonisation des îles, la population-source provient généralement du littoral proche. Toutes les espèces de micromammifères, considérées dans le présent travail, ont été introduites accidentellement par l'homme. Ce processus ne fait donc pas appel aux capacités intrinsèques de dispersion de chaque espèce ni à la configuration géographique et historique de chaque île (proximité du littoral, connexions temporaires avec le continent ...). Les phénomènes de colonisation doivent donc être envisagés à plus longue distance et le degré d'isolement de l'île est, de fait, largement conditionné par les échanges commerciaux.

1) Répartition allopatrique sur les îles

Les populations des petites îles proches du continent comme Porquerolles et Elbe seront exclues du raisonnement suivant. Comme nous l'avons vu, leur colonisation a certainement eu lieu à partir des côtes voisines et l'implication de l'homme n'est pas clairement mise en évidence.

Il est intéressant de noter que chaque population insulaire des principales îles (Sardaigne, Ibiza, Corse, Minorque) est originaire d'une région continentale où *C. russula* et *C. suaveolens* sont en allopatrie. En effet, il est maintenant démontré que la musaraigne musette est absente du Moyen-Orient alors que la musaraigne des jardins y est présente (Kefelioglu & Tez, 1999) et inversement pour l'Afrique du Nord. Par ailleurs, Poitevin et Bayle (1995) constatent que *C. suaveolens* est plus abondante sur les îles méditerranéennes que *C. russula* (21 îles contre 4) et expliquent ce phénomène par l'arrivée récente de la musaraigne musette en Europe.

Toutes ces îles méditerranéennes ont servi pendant des siècles de relais commerciaux et furent au carrefour de diverses civilisations. Les Carthaginois ont régulièrement séjourné à Ibiza et en Sardaigne. Les Grecs et les Phéniciens ont établi des comptoirs en Corse et à Minorque (Luciani, 2004). Chacun de ces peuples a ainsi pu introduire *C. russula* et *C. suaveolens* sur leurs îles respectives.

Cependant, si les quatre îles ont été successivement sous l'influence de diverses cultures, pourquoi précisément ces espèces ont-elles colonisé ces îles avec ces points de départ continentaux ?

Le succès colonisateur d'une espèce dépend de multiples facteurs. Il est fonction du nombre d'individus qui parviennent jusqu'à l'île et par conséquent de la survie des animaux lors de leur transport accidentel par bateau. Les conditions environnementales, une fois sur place, jouent bien sûr un rôle primordial. Aussi, Catalan *et al.* (1988) attribuent-ils la répartition des musaraignes à leurs affinités écologiques : *C. suaveolens* occupe préférentiellement les îles les plus humides (Corse, Minorque) tandis que *C. russula* est inféodée aux îles plus arides (Sardaigne, Ibiza). Par ailleurs, les populations insulaires sont connues pour être réfractaires à toute nouvelle invasion (Mc Arthur & Wilson, 1967). Il est fort probable que la musaraigne des jardins soit arrivée sur des îles où la musaraigne musette était déjà présente, et inversement. Leur installation a été impossible du fait d'une compétition interspécifique forte. Mais il est aussi envisageable que la même espèce ait été introduite par vagues successives à partir de régions continentales distinctes. La Corse par exemple, a longtemps été sous influence romaine (Francalacci *et al.*, 2003). La musaraigne des jardins, présente en Italie, aurait ainsi pu être introduite sur l'île. L'étude plus systématique d'un grand nombre de localités par île permettrait de mettre à l'épreuve l'hypothèse de colonisations multiples. Cette hypothèse sera testée prochainement. Dans cette perspective, nous avons soigneusement échantillonné de nombreuses stations corses couvrant la majorité du territoire, du niveau de la mer jusqu'à 1600 mètres d'altitude. Le cytochrome b reste l'outil adapté pour répondre à cette question.

2) Gigantisme insulaire

Les études morphologiques et génétiques précédemment menées chez les musaraignes se basaient sur des comparaisons entre populations insulaires et populations continentales proches (Poitevin *et al.*, 1987 ; Alcover & Gosalbez, 1988 ; Catalan *et al.*, 1988). Elles concluaient en particulier que la musaraigne des jardins de Corse et de Minorque montre une augmentation de taille notable sur les îles (gigantisme) par rapport aux individus continentaux français ou espagnols. Or, ces

populations insulaires sont originaires du Moyen-Orient, groupe génétique distinct de celui de l'ouest de l'Europe. Ces travaux attribuaient ainsi les différences observées au syndrome d'insularité alors qu'elles résultent peut-être de la différenciation continentale de *C. suaveolens*.

Afin de vérifier si les musaraignes sont réellement affectées de gigantisme sur les îles, il est primordial de comparer leur morphologie à leur population continentale source. Cette démarche garantit de ne prendre en compte que l'évolution propre au milieu insulaire (Petren & Case, 1997 ; Gould. & Mc Fadden 2004).

Les résultats présentés dans le tableau 1.3 résument les mesures corporelles obtenues au cours du présent travail pour les populations de France continentale, de Porquerolles, de Corse, et de Minorque. Les valeurs relatives aux musaraignes du Moyen-Orient sont tirées de la littérature (Tohme & Tohme, 1983).

	Effectif	Poids	Oreille	Queue	Tête et corps	Pied post	Pied ant
France	14	4.67 ± 0.62	6.30 ± 0.5	32.79 ± 2.72	57.79 ± 3.56	11.46 ± 0.47	6.55 ± 0.54
Porquerolles	17	7.21 ± 0.54	6.91 ± 0.63	39.27 ± 3.17	63.977 ± 2.99	12.15 ± 0.58	7.35 ± 0.48
Moyen-Orient	2	7.76 ± 1.77	7.75 ± 1.77	35.75 ± 1.06	54.50 ± 3.54	12.25 ± 0.35	/
Corse	28	6.76 ± 1.13	7.96 ± 0.73	46.80 ± 3.05	66.63 ± 4.73	13.04 ± 0.96	7.51 ± 0.23
Minorque	13	7.85 ± 0.83	8.00 ± 1.02	44.27 ± 2.51	69.31 ± 3.26	12.19 ± 0.88	/

Tableau 1.3 : Moyennes et écarts types de différentes mensurations : poids en grammes, oreille, tête et corps, tête, pied postérieur et inférieur en millimètres pour des populations continentales et insulaires de *Crocidura suaveolens*. Les données de France continentale, de Porquerolles, de Corse et de Minorque proviennent du présent travail, celles du Liban (Moyen-Orient) sont extraites de Tohme & Tohme (1983).

Les analyses statistiques ont été effectuées sur les mesures de tête et corps. En effet, la base de données est plus complète pour ces valeurs que pour les autres critères de taille. L'ANOVA non paramétrique (Kruskal Wallis) montre qu'il existe une influence significative de la provenance géographique des musaraignes sur leurs mensurations ($p < 0.0001$). Les individus les plus petits proviennent du Moyen-Orient et de France continentale alors que les populations insulaires ont des mensurations plus grandes (Tableau 1.4).

	Nombre	Somme rangs	Moyenne rangs
Moyen Orient	2	19,000	9,500
France continentale	14	251,500	17,964
Porquerolles	17	735,000	43,235
Minorque	13	833,000	64,077
Corse	28	936,500	33,446

Tableau 1.4 : Test de rang de Kruskal Wallis avec pour variable l'origine géographique des populations de musaraignes.

Les études précédentes montraient déjà que les musaraignes de Porquerolles sont affectées de gigantisme lorsqu'elles sont comparées à leurs congénères de France continentale (Poitevin *et al.*, 1987, Fons *et al.*, 1997a). Notre analyse phylogéographique met en évidence que les populations de cette île proviennent du littoral proche. Cette comparaison morphologique s'avère donc tout à fait justifiée. La taille de *C. suaveolens* a bien augmenté sur Porquerolles du fait du confinement et des forces sélectives propres au milieu insulaire (Test Bonferroni et Dunn, $p < 0.005$) (Tableau 1.5).

	Différence de moyenne	Diff critère	Valeur de p
<i>France / Porquerolles</i>	-6,185	4,084	<0,0001
<i>France / Corse</i>	3,846	3,704	0,0036
<i>France / Minorque</i>	-11,522	4,358	<0,0001
France / Moyen-Orient	3,286	8,553	0,2691
<i>Moyen-Orient / Porquerolles</i>	-9,471	8,459	0,0018
<i>Moyen-Orient / Minorque</i>	14,808	8,595	<0,0001
<i>Corse / Minorque</i>	-7,676	3,798	<0,0001
Moyen-Orient / Corse	7,132	8,282	0,0149
Corse / Porquerolles	-2,338	3,479	0,0223
<i>Minorque / Porquerolles</i>	5,337	4,169	0,0004

Tableau 1.5 : Test de Bonferroni et Dunn déterminant deux à deux si les différences de taille sont significatives entre populations de musaraignes provenant de diverses localités. Les différences significatives sont signalées en italique ($p < 0.005$).

La morphologie des individus de Corse et de Minorque a, elle aussi, toujours été comparée à celle des populations de l'Europe de l'Ouest (France et Espagne).

Cette région correspond pourtant, nous le savons désormais, à un groupe génétique distinct de celui à l'origine de la colonisation des îles. Les données morphologiques de *C. suaveolens* au Moyen-Orient sont limitées (Tohme & Tohme, 1983). Toutefois, elles ne remettent pas en cause le gigantisme des populations de Minorque (Tableau 1.5). La différence de taille n'est pas significative entre populations de Corse et du Liban, bien que les individus insulaires soient bien plus grands (Test Bonferroni et Dunn) (Tableau 1.5). Ce résultat s'explique probablement par la faible taille de l'échantillon du Moyen-Orient. Bien qu'il soit nécessaire de procéder à des mesures complémentaires pour *C. suaveolens* de cette région, nous pensons que les musaraignes corses sont affectées de gigantisme par rapport à leur population continentale d'origine. En effet, les données archéologiques étayent cette hypothèse du gigantisme insulaire. Vigne et Marinval Vigne (1990) ont suivi l'évolution métrique de *C. suaveolens* depuis sa date d'arrivée en Corse. Ils constatent une augmentation brutale de sa taille, contemporaine de l'intensification de l'anthropisation du milieu.

L'augmentation de taille apparaît plus marquée à Minorque qu'en Corse par rapport au continent-source. Ce patron n'est pas surprenant. Bon nombre d'auteurs ont mis en évidence que le gigantisme est plus prononcé sur les îles les plus petites, pour lesquelles la faune de compétiteurs et de prédateurs est davantage appauvrie (Heaney, 1978 ; Michaux *et al.*, 2002).

En conclusion, les analyses phylogéographiques apportent des éléments de réponse concernant le patron de répartition des musaraignes *C. russula* et *C. suaveolens* en Méditerranée occidentale. La connaissance de l'origine des populations insulaires ne semble pas remettre en question le gigantisme des musaraignes de Porquerolles, de Corse et de Minorque.

Les données moléculaires pourraient également permettre de connaître la structuration des populations insulaires. Granjon et Cheylan (1990b) et Cheylan *et al.* (1998) remarquent une forte structuration génétique du rat noir en Corse. Ils interprètent le phénomène à la lumière du morcellement des populations expliqué par le relief escarpé de l'île. En ce qui concerne les musaraignes et selon nos résultats, le cytochrome b semble être un gène à évolution trop lente pour laisser apparaître de grandes différences entre individus des îles. Nous pourrions utiliser la région de contrôle de l'ADN mitochondrial ou les microsatellites, outils révélés

opportuns chez les deux crocidures pour une étude au niveau populationnel (Ehinger *et al.*, 2002 ; Calmet *et al.*, 2004). Ces résultats permettront de révéler s'il existe une différenciation des populations depuis leur arrivée sur les îles.

*Seconde partie :
Parasitisme et syndrome
d'insularité*

▪ *Rappel des objectifs*

Encore récemment, les ouvrages sur l'écologie tout comme ceux sur l'évolution n'accordaient au parasitisme qu'une place mineure. Les écologistes et les spécialistes des sciences de l'environnement développent aujourd'hui une réflexion plus profonde sur le rôle des parasites dans l'évolution du vivant. Ceux-ci ne sont plus seulement perçus comme une autre forme de vie. Ils sont désormais pris en compte dans tous les champs d'investigation de la biologie et de l'écologie.

Les parasites apportent des réponses relatives à l'écologie générale (régime alimentaire, chaînes trophiques, compétition interspécifique des espèces libres) à la systématique et à la zoogéographie (Mas Coma & Feliu, 1984 ; Fons *et al.*, 1987)

Par ailleurs, leur rôle est de plus en plus considéré dans les questions touchant à la régulation démographique des populations d'hôtes (Keymer, 1980 ; Gregory 1991), à la circulation de l'énergie dans les réseaux alimentaires (Connors & Nickol, 1991 ; Kristan & Hammond, 2000), au comportement (Fox & Hudson, 2001), à la compétition ou à la prédation entre espèces (Hudson *et al.*, 1992 ; Newborn & Hudson, 1992), au maintien de la diversité génétique ou encore aux processus de spéciation (Combes, 1995).

Le présent travail tente de s'inscrire dans une approche globale des processus évolutifs en milieu insulaire dans laquelle les parasites doivent être considérés comme des acteurs incontournables de la biologie et de l'évolution des hôtes.

Ce chapitre a pour objectif de présenter un état des connaissances sur les modifications des communautés parasitaires en situation d'isolement géographique et plus particulièrement pour quelques espèces de micromammifères et leurs helminthes sur les îles ouest-méditerranéennes. Ce préalable permettra d'envisager par la suite les conséquences d'éventuels changements d'helminthofaune sur les traits de vie et les paramètres de la valeur sélective de leurs hôtes micromammifères.

I. Appauvrissement spécifique, augmentation des intensités parasitaires et des prévalences

En milieu insulaire, les faunes dites libres sont caractérisées par une réduction spécifique très marquée. Il existe, de la même manière, un appauvrissement de la diversité parasitaire, ce dernier phénomène découlant du premier (Thomas, 1953 ; Mas Coma & Feliu, 1984). En effet, lors de l'arrivée sur les îles, les espèces libres apportent avec elles leur cortège d'espèces parasites. Si les populations hôtes parviennent à s'installer sur l'île, reste alors aux parasites à trouver les conditions favorables à leur survie. Selon la complexité du cycle biologique d'un parasite, il est impératif que celui-ci trouve sur place à la fois les divers hôtes intermédiaires et l'hôte définitif nécessaires ainsi que, dans certains cas, les paramètres environnementaux indispensables au succès d'une phase libre.

A. Helminthofaune de *Crocidura suaveolens*

Les travaux portant sur la faune parasitaire de *Crocidura suaveolens* en Europe sont sporadiques et Jiménez Piqueras (1992) présente une bonne revue de l'état des connaissances sur cette espèce (Tableau 2.1). Les données helminthologiques portent sur les populations des îles de Porquerolles, Corse et Minorque. Du fait de la faible densité de la musaraigne des jardins sur le bassin méditerranéen occidental, les études parasitaires sont succinctes et il reste probablement un grand nombre d'espèces de parasites à identifier sur le continent.

On recense à Minorque un Trématode, trois Cestodes, cinq Nématodes et un Acanthocéphale (Esteban Sanchis, 1983). L'appauvrissement des Cestodes pour lesquels la musaraigne constitue l'hôte intermédiaire est très marqué (*Mesocostoides sp. larvae* ou *Joyeuxiella pasqualei larvae* par exemple). Ceci s'explique par la diminution sur l'île du nombre d'hôtes définitifs, mammifères carnivores et rapaces, prédateurs de micromammifères. En Corse, où cette réduction du nombre de prédateurs est moins prononcée, il existe de fait une plus grande richesse de ce type de Cestodes. Nous avons eu l'occasion de capturer, à plusieurs reprises, des musaraignes infestées par des centaines de larves de *Mesocostoides sp.* (Figure 2.1). *C. suaveolens* est parasitée en Corse par un Trématode, quatre Cestodes et

quatre Nématodes. Le pourcentage d'infestation global est très élevé (87.2% des individus) même si les prévalences des Trématodes restent faibles (3.5%) (Jiménez Piqueras, 1992).

Les seuls parasites rencontrés à ce jour chez les musaraignes de Porquerolles sont les Cestodes. L'un d'entre eux est d'ailleurs une espèce propre à cette île : *Hymenolepis manchei* (Jiménez Piqueras, 1992) (Tableau 2.1).

Le spectre parasitaire de *Crocidura suaveolens* est d'autant plus large que l'île qu'elle occupe est grande et diversifiée en terme d'habitats. Ainsi, l'helminthofaune corse présente bien les caractéristiques classiques des faunes parasitaires insulaires (appauvrissement spécifique et augmentation des intensités parasitaires). Cependant ces changements sont moins marqués que sur des îles plus petites comme Minorque ou Porquerolles.



Figure 2.1 : Fortes intensités parasitaires observées chez une musaraigne des jardins (*Crocicidura suaveolens*) capturée à Bonifacio en Corse. Les larves de *Mesocestoïdes* (Cestode) envahissent massivement toute la cavité générale de l'animal (Clichés Fons).

Helminthofaune de <i>Crocidura suaveolens</i>				
	France	Corse	Minorque	Porquerolles
Trématodes	2	2	1	0
<i>Brachylaima</i> sp. aff. <i>simoni</i>	X	X		
<i>Brachylaima</i> sp. (métacer)	X	X		
<i>Plagiorchis</i> sp.			X	
Cestodes	0	4	3	4
<i>Cladotoenia globifera</i> larvé			X	
<i>Joyeuxiella pasqualei</i> larvé		X		
<i>Hymenolepis manchei</i>				X
<i>Hymenolepis tiara</i>		X	X	X
<i>Hymenolepis brusatae</i>		X	X	X
<i>Hymenolepis</i> sp.		X		
<i>Pseudhymenolepis</i> sp.				X
Nématodes	3	4	5	0
<i>Aonchotheca helvetica</i>		X		
<i>Parastrongyloides winchesi</i>			X	
<i>Longistriana confusa</i>		X	X	
<i>Acuariidae</i> gen. sp.		X		
<i>Acuariidae</i> larvé indet.			X	
<i>Capillaria exigua</i>	X			
<i>Capillaria soricicola</i>	X	X	X	
<i>Capillaria incrassata</i>	X			
<i>Capillaria</i> sp. aff. <i>exigua</i>			X	
Acanthocéphales	1	0	1	0
<i>Centrorhynchus appendiculatus</i>	X			
<i>Acanthocephala</i> larvae quistes			X	
Nombre d'hôtes	/	141	> 49	/
Nombre de parasites	6	10	10	4

Tableau 2.1 : Bilan de la faune parasitaire de différentes populations continentales et insulaires de *C. suaveolens* d'après une compilation des données obtenues par Esteban Sanchis (1983) pour Minorque et Jiménez Piqueras (1992) pour toutes les localités.

B. Helminthofaune de *Crocidura russula*

La musaraigne musette est plus répandue en Europe de l'Ouest que la musaraigne des jardins (Poitevin *et al.*, 1986). Le recensement de la faune parasitaire de *Crocidura russula* continentale a ainsi fait l'objet de travaux plus approfondis, en particulier pour la péninsule ibérique.

Mas Coma (1977), Mas Coma & Gallego (1977) et Torres (1988) signalent la présence de sept Trématodes, six Cestodes et neuf Nématodes chez *Crocidura russula* en Espagne (Tableau 2.2).

A ce bilan de la faune parasitaire continentale, nous ajoutons les données du présent travail portant sur le littoral méditerranéen français (Pyrénées-Orientales). Nous nous sommes attachés à effectuer un recensement précis de la faune tout au long de l'année (environ 10 individus par mois). Grâce à l'analyse de 142 musaraignes (Tableau 2.2), nous souhaitons déterminer s'il existe des différences de charge parasitaire entre les saisons. Cette approche originale permettra de déterminer si les modifications de faunes parasitaires observées entre île et continent ne sont pas biaisées par la période d'échantillonnage. A l'heure actuelle, la détermination des helminthes au niveau spécifique n'est pas achevée. Cependant, nous constatons déjà au niveau générique certaines variations saisonnières des prévalences et intensités parasitaires. Nous ne sommes pas encore en mesure d'interpréter ces données qui apporteront certainement un nouvel éclairage sur la faune parasitaire des musaraignes.

En ce qui concerne l'helminthofaune insulaire, l'appauvrissement spécifique sur l'île d'Ibiza est notable avec la présence de deux Trématodes, de six Cestodes, de sept Nématodes et d'un Acanthocéphale. Certaines espèces pourtant très répandues en Europe continentale sont limitées à quelques localités sur Ibiza. C'est le cas du Nématode *Parastrongyloides winchesi*. D'autres espèces sont totalement absentes (Mas Coma & Feliu, 1984 ; Mas Coma *et al.*, 2000) (Tableau 2.2). Ce phénomène n'est pas surprenant, à la lumière des études phylogéographiques récentes, puisqu'il est désormais avéré que les populations nord-africaines de *C. russula* sont à l'origine de la colonisation de l'île (Lo Brutto *et al.*, 2004 ; Cosson *et al.*, 2005). De ce fait, on trouve sur Ibiza certaines espèces de parasites propres au Maghreb : *Brachylaima simoni*, *Gongylonema* sp. aff., ou encore *Trichosomoidinae* sp. L'affinité de l'helminthofaune d'Ibiza avec l'Afrique du Nord est aussi répertoriée pour d'autres espèces hôtes (Fons *et al.*, 1987)

Helminthofaune de <i>Crocidura russula</i>				
	Espagne	France	Ibiza	Medas
Trématodes	7	0	2	1
<i>Pseudoleucochloridium soricis</i>	X			
<i>Nephrotrema truncatum</i>	X			
<i>Platynosomum soricis</i>	X			
<i>Postorchigenes gymnesicus</i>	X			
<i>Maritrema</i> sp.	X			
<i>Levinsemiella</i> sp.	X			
<i>Brachylaima simoni</i>			X	
<i>Brachylaima</i> sp.	X		X	X
Cestodes	6	4	6	3
<i>Mesocestoides</i> sp larvé		X		
<i>Joyeuxiella pasqualei</i> larvé			X	
<i>Cladotaenia globifera</i>	X			
<i>Hymenolepis scalaris</i>	X			X
<i>Hymenolepis pistillum</i>	X		X	X
<i>Hymenolepis raillieti</i>	X			
<i>Hymenolepis tiara</i>	X	X	X	
<i>Hymenolepis</i> sp.	X	X	X	
<i>Pseudhymenolepis redonica</i>	X	X	X	X
Nématodes	9	9	7	4
<i>Liniscus incrassatus</i>	X	X	X	X
<i>Aonchotheca europea</i>	X	X	X	
<i>Calodium splenaecum</i>	X			X
<i>Calodium soricicola</i>	X	X		
<i>Trichosomoides</i> sp.			X	
<i>Parastrongyloides winchesi</i>	X	X	X	X
<i>Gongylonema</i> sp. aff <i>soricis</i>		X	X	
<i>Acuaria</i> sp. larvé			X	
<i>Capillaria exigua</i>	X			
<i>Capillaria oesophagicola</i>		X		
<i>Capillaria hepatica</i>		X		
<i>Capillaria</i> sp. aff. <i>exigua</i>	X	X	X	X
<i>Paracrenosoma combesi</i>	X	X		
<i>Longistriata confusa</i>	X			
Acanthocéphales			1	
<i>Centrorhynchus appendiculatus</i>			X	
Nombre d'hôtes	> 526	142	> 101	45
Nombre de parasites	22	13	16	8

Tableau 2.2: Bilan de la faune parasitaire de différentes populations continentales et insulaires de *C. russula* d'après une compilation des données obtenues par Mas Coma & Gallego (1977) ; Mas Coma (1977) et Torres (1988) pour l'Espagne, Esteban Sanchis

(1983) ; Mas Coma & Feliu (1984) ; Mas Coma *et al.* (2000) pour Ibiza, Mas Coma *et al.* (1984) pour Medes et le présent travail pour la France continentale.

La pauvreté en helminthes est encore plus remarquable sur La Meda Gran (Archipel des îles Medas) où l'on ne retrouve que trois Cestodes et quatre Nématodes alors que sur le littoral catalan proche, le spectre parasitaire de *C. russula* compte trois Trématodes, cinq Cestodes et sept Nématodes (Mas Coma & Feliu, 1977 ; Mas Coma *et al.*, 1984). La très faible diversité des habitats de cette petite île aride et rocailleuse de 15 hectares est à l'origine de la diminution du nombre d'espèces d'helminthes. Toutefois, la présence de parasites hétéroxènes (Cestodes) dont l'hôte intermédiaire est un invertébré s'explique par la proximité du continent (1km) qui facilite la colonisation de l'île par les arthropodes.

C. Helminthofaune de *Rattus rattus*

Un nombre assez faible de parasites a été recensé en Afrique du Nord, probablement du fait de la petite taille de l'échantillon (Jiménez Piqueras, 1992). Des études plus complètes rapportent sur le continent européen trois Trématodes, cinq Cestodes et treize Nématodes chez le rat noir (Mas Coma & Gallego, 1977 ; Feliu, 1980) (Tableau 2.3).

Basées sur l'analyse de 187 individus, les données de la littérature établissent le bilan de la faune parasitaire du rat noir en Corse. Nous y avons ajouté 55 rats analysés lors de nos différentes sessions de piégeage effectuées sur l'île aux mois de novembre et de juin. Ainsi, le spectre parasitaire de *R. rattus* en Corse compte quatre Trématodes, six Cestodes, huit Nématodes et deux Acanthocéphales (Milazzo *et al.*, 2003). L'île possède l'helminthofaune la plus riche parmi toutes celles recensées. Le patron déjà décrit dans le cas de la faune parasitaire de *C. suaveolens* se retrouve ainsi chez le Rongeur. Le pourcentage global d'infestation est élevé et atteint 86% (Jiménez Piqueras, 1992). Certaines espèces peu représentées sur le continent deviennent très abondantes au sein des populations hôtes corses : *Plagiorchis* sp. (Trématode), *Microphallus* sp. (Trématode), *Echinoparyphium recurvatum* (Trématode). Le Nématode *Mastophorus muris* quant à lui atteint parfois des intensités parasitaires très élevées avec plusieurs individus par estomac de rat (Figure 2.2). L'espèce dominante est le Nématode *Syphacia muris* et

la sub dominante est le Digène *Fasciola hepatica*. Le cas particulier de cette dernière espèce, rencontrée uniquement chez le rat noir en Corse, sera abordé plus largement par la suite.

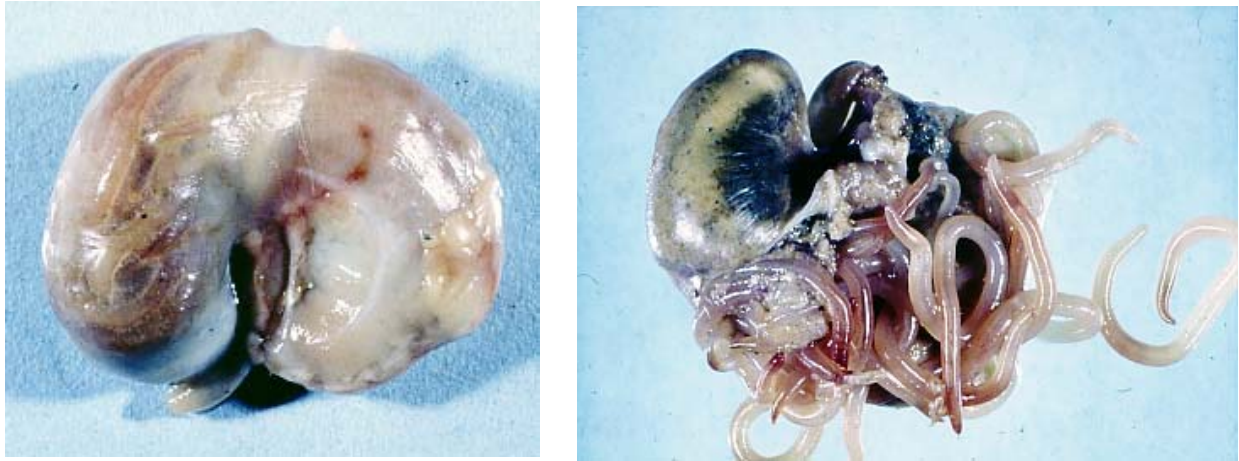


Figure 2.2 : Fortes intensités parasitaires rencontrées chez un rat noir (*Rattus rattus*), capturé sur l'île Lavezzi (Archipel des Lavezzi, sud de la Corse). L'estomac distendu (à gauche) montre dès son incision (à droite) la présence de nombreux spécimens du Nématode *Mastophorus muris* (Clichés Fons).

Pour les îles de taille plus réduite telles que Formentera, Ibiza, Porquerolles, Levant, Port-Cros, Minorque ou Majorque, l'appauvrissement significatif du nombre d'espèces est caractéristique des milieux insulaires avec une augmentation des prévalences et des charges parasitaires (Mas Coma & Gallego, 1977 ; Esteban Sanchis, 1983 ; Mas Coma & Feliu, 1984 ; Jiménez Piqueras, 1988 ; 1992 ; Miquel *et al.*, 1996) (Tableau 2.3).

Les patrons de richesse en helminthes sont difficiles à interpréter chez le rat noir. Il faut chercher d'autres causes explicatives que celles inhérentes à la taille de l'île et à son degré d'isolement ou celles relatives au cycle biologique des parasites. Cette complexité se retrouve chez d'autres espèces, elles aussi fortement liées à l'homme (Goüy de Bellocq *et al.*, 2002). L'origine des populations insulaires de *Rattus rattus* permettrait peut-être de mieux interpréter les patrons observés. Cheylan *et al.* (1998) déduisent de leurs analyses génétiques que les rats de Corse, de Sardaigne et de leurs îlots satellites proviennent d'Italie contrairement aux individus de l'Archipel d'Hyères qui se rattachent en partie à la France. Il serait donc nécessaire d'établir les patrons de faune parasitaire insulaire comparativement au continent source.

Helminthofaune de <i>Rattus rattus</i>										
	Esp	Afr nord	Corse	Ibiza	Form	Major	Min	Porq	Port- Cros	Levant
Trématodes	3	0	4	1	2	2	1	1	0	0
<i>Brachylaima spp.</i>	X		X	X	X	X	X	X		
<i>Dollfusinus frontalis</i>					X					
<i>Corrigia vitta</i>			X							
<i>Corrigia sp.</i>			X							
<i>Fasciola hepatica</i>			X							
<i>Plagiorchis sp.</i>	X									
<i>Microphallus sp.</i>						X				
<i>Echinopariphium recurvatum</i>	X									
Cestodes	5	2	6	1	2	3	4	5	2	2
<i>Taenia taeniaeformis</i> larvé			X				X	X	X	X
<i>Hydatigena taeniaeformis</i>	X	X	X				X	X		
<i>Mesocostoides sp.</i> larvé			X		X					
<i>Hymenolepis straminea</i>	X		X			X	X			
<i>Hymenolepis diminuta</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hymenolepis fraterna</i>	X					X		X		
<i>Hymenolepis sp.</i> Indet			X					X		
<i>Hymenolepis sp.</i> Corpusculaire	X									
Nématodes	13	9	11	7	6	9	9	8	2	2
<i>Trichuris muris</i>	X	X	X	X	X	X	X			
<i>Aonchotheca muris</i>								X	X	
<i>Aonchotheca annulosa</i>	X		X			X		X		
<i>Capillaria hepatica</i>	X						X			
<i>Capillaria sp.</i>			X					X		
<i>Calodium hepaticum</i>	X		X			X		X		
<i>Eucoleus gasticus</i>	X									
<i>Trichosomoides crassicauda</i>	X		X				X			
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>							X			
<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>	X		X					X		
<i>Syphacia sp.</i>	X									
<i>Syphacia muris</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X
<i>Aspiculurus tetraptera</i>	X	X	X	X		X				
<i>Heterakis spumosa</i>	X	X	X				X			
<i>Gongylonema neoplasticum</i>		X				X				
<i>Gongylonema sp.</i> larvé							X			
<i>Strongyloides ratti</i>	X									
<i>Streptopharagus kussati</i>		X		X	X			X		
<i>Mastophorus muris</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Cyathospirura seurati</i>					X					

<i>Physaloptera getula</i>	X			X						
<i>Physaloptera</i> sp.				X				X		
<i>Rictularia proni</i>				X			X	X		
<i>Nematoda</i> gen sp. Larvae	X			X						
Acanthocéphales	0	0	2	0	0	0	13	0		
<i>Moniliformis moniliformis</i>	X									
<i>Acanthocephala</i> gen. Sp. Larvae	X									
Nombre d'hôtes	/	/	242	> 34	/	113	65	> 48	14	7
Nombre de parasites	21	11	18	9	10	15	27	14	4	4

Tableau 2.3 : Bilan de la faune parasitaire de différentes populations continentales et insulaires de *R. rattus* d'après une compilation des données obtenues par Mas Coma & Gallego (1977) et Jiménez Piqueras (1992) pour l'Espagne (Esp) ; Jiménez Piqueras (1992) pour L'Afrique du Nord (Afr Nord); Jiménez Piqueras (1992) et le présent travail pour la Corse ; Mas Coma & Feliu (1984) et Mas Coma *et al.* (2000) pour Ibiza ; Mas Coma & Gallego (1977) et Mas Coma & Feliu (1984) pour Formentera (Form) ; Esteban Sanchis (1983) et Jiménez Piqueras (1988) pour Majorque (Maj) ; Esteban Sanchis (1983) pour Minorque (Min) ; Jiménez Piqueras (1992) et Miquel *et al.* (1996) pour Porquerolles (Porq) ; Miquel *et al.* (1996) pour Port-Cros et Levant et une revue de plusieurs localités par Milazzo *et al.* (2003).

D. Conclusion

Les observations qui viennent d'être détaillées, ainsi que celles obtenues sur d'autres îles et d'autres espèces-hôtes, permettent de dégager certaines conclusions générales.

Qu'il s'agisse d'îles océaniques ou continentales, l'appauvrissement en helminthes, l'augmentation des prévalences et des intensités parasitaires restent du même ordre dès l'instant où les mammifères, introduits par l'homme, ont colonisé l'île récemment (Casanova *et al.*, 1996). On retrouve également, pour les ectoparasites cette fois, de très fortes intensités parasitaires chez d'autres vertébrés insulaires. Hurtrez Bousses *et al.* (1999) l'ont signalé pour la mésange bleue en Corse.

Tout comme pour les espèces libres, il existe une relation entre la richesse parasitaire et la taille de l'île ainsi qu'avec la distance la séparant du continent. La richesse en invertébrés et vertébrés, la diversité des biotopes insulaires et la stabilité de l'écosystème doivent également être pris en compte. Les Cestodes et les Nématodes sont présents dans les îles les plus petites et les prévalences sont d'autant plus fortes que la surface de l'île diminue. Les Trématodes et les Acanthocéphales surviennent au contraire quand la surface augmente et prennent

plus ou moins le relais des précédents (Jiménez Piqueras, 1992 ; Goüy de Bellocq *et al.*, 2002 ; 2003 ; Mas Coma *et al.*, 1984 ; 2000).

Un certain nombre d'études s'accordent à montrer que l'installation d'une espèce sur une île est largement conditionnée par son cycle biologique. Face à un peuplement insulaire appauvri, Thomas (1953), Goüy de Bellocq *et al.*, (2003) et bien d'autres, constatent que les espèces de parasites à cycle direct (monoxènes) sont favorisées par rapport aux hétéroxènes qui nécessitent la présence d'au moins deux hôtes. Goüy de Bellocq *et al.* (2003), dans une étude portant sur des îles continentales et insulaires, remarquent l'appauvrissement en Digènes et Cestodes aux cycles indirects.

Mais la présence/absence des hôtes intermédiaires et définitifs ne constitue pas le seul facteur limitant l'implantation d'un helminthe sur une île. A Ibiza par exemple, les hétéroxènes sont abondants, favorisés par une faune vertébrée et invertébrée riche. En outre, on constate un appauvrissement voire une absence de parasites pour lesquels une phase du cycle de vie est libre. Il sont dits géohelminthes et dépendent des conditions extérieures du milieu à leur stade larvaire. L'explication réside dans l'origine de la plupart de ces parasites : ces helminthes proviendraient d'Afrique du Nord où l'environnement est particulièrement inhospitalier. Dans ces régions arides, les espèces qui dépendent le moins possible des conditions extérieures sont favorisées (Mas Coma & Feliu, 1984). Ainsi, l'origine continentale des parasites apporte de nouveaux éléments de compréhension. Les fortes intensités parasitaires constatées sur les îles jouent, elles aussi, un rôle crucial. Mas Coma *et al.* (2000) considèrent que l'installation d'un helminthe peut s'avérer impossible du fait de la forte compétition interspécifique qui règne sur l'île.

II. Elargissement du spectre d'hôte sur les îles

A. Transfert latéral en milieu insulaire

Un parasite peut exploiter, à partir d'un certain moment de son évolution, une espèce hôte qu'il n'exploitait pas auparavant : c'est un transfert latéral (Combes, 1995).

Mas Coma et Feliu (1984) ont observé sur Ibiza des changements d'hôtes : certains parasites infestent des mammifères inhabituels. Les deux Nématodes *Gongylonema brevispiculum* et *Streptopharagus kutassi* ont été décrits respectivement chez le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* et le rat noir *Rattus rattus* insulaires. Pourtant, sur le continent dont ils sont originaires (Afrique du Nord), ces parasites sont rencontrés quasi exclusivement chez les Gerbillidés.

En Guadeloupe (Archipel des Caraïbes), le spectre d'hôte de *Schistosoma mansoni*, parasite anthropophile, s'est élargi au rat noir (voir revue détaillée par Théron & Pointier, 1995). Le parasite se développe correctement et se reproduit chez son nouvel hôte définitif. Le Rongeur joue donc un rôle incontestable dans l'épidémiologie de la maladie. Deux phénomènes conjugués peuvent expliquer ce transfert. Tout d'abord, une partie de l'île est caractérisée par l'absence d'habitations et d'activité humaine. Le parasite est donc dépourvu d'hôte définitif sur cette zone forestière. Ensuite, le rat noir n'est plus strictement anthropophile mais a élargi sa niche aux milieux forestiers et d'eau douce. Dans ces conditions, il est en contact avec le parasite (Théron & Pointier, 1995).

La grande douve du foie *Fasciola hepatica* est un parasite habituel des animaux domestiques. Parmi les mammifères sauvages, seuls les lagomorphes, les Marsupiaux et les Cervidés sont reconnus comme hôtes-réservoirs de la fasciolose (Spratt & Presidente, 1981; Menard *et al.*, 2000; Shimalov & Shimalov, 2000; Rondelaud *et al.*, 2001). Pourtant en Corse, le rat noir et la souris domestique *Mus domesticus* ont été régulièrement rencontrés porteurs de *Fasciola hepatica* (Mas Coma *et al.*, 1988). Cet élargissement du spectre d'hôte au rat noir fait l'objet d'études détaillées dans le présent travail. Elles visent à déterminer si le rat noir constitue un nouvel hôte définitif pour la douve et à évaluer les conséquences de cette parasitose sur le mammifère, en relation avec le syndrome d'insularité.

B. La distomatose hépato-biliaire et le rat noir en Corse

1) Le cycle biologique de *Fasciola hepatica*

La grande douve du foie *Fasciola hepatica* est un ver plat (Plathelminthe – Digène) qui, comme bon nombre de parasites (Combes, 1995), utilise la transmission par consommation en s'insérant dans une chaîne alimentaire conduisant à son hôte.

La douve nécessite un milieu aquatique pour sa transmission lors de ses phases libres. Son hôte intermédiaire est un gastéropode d'eau douce et son hôte définitif un vertébré (Figure 2.3). Le spectre d'hôtes définitifs de *F. hepatica* est très large. Il englobe certains oiseaux et mammifères sauvages mais touche essentiellement le bétail et l'homme. Les prévalences varient selon les espèces et les régions du globe (Hurtrez Bousses *et al.*, 2001). La distomatose hépato-biliaire est présente dans une soixantaine de pays. Elle constitue par conséquent un problème vétérinaire et de santé publique en tant que parasitose alimentaire (Mas Coma & Bargues, 1997). Son cycle biologique est marqué par une absence de rythme d'activité. Il n'existe donc pas de rythme d'émergence (Combes, 1995).

Les douves sont hermaphrodites. Chaque ver mature produit des oeufs qui sont libérés dans les canaux biliaires de l'hôte. Ils sont rejetés dans le milieu naturel avec les fèces. Entraînés dans l'eau, les oeufs libèrent un embryon qui nage à l'aide de cils vibratiles. Ce premier stade larvaire est appelé miracidium (Hurtrez Bousses *et al.*, 2001).

Attiré par chimiotropisme, le miracidium recherche son hôte intermédiaire. Il s'agit le plus souvent de la limnée tronquée (*Lymnaea truncatula* - gastéropode dulçaquicole) (Kalbe *et al.*, 1997). Le miracidium pénètre dans la cavité respiratoire du mollusque, se fixe à la paroi et subit des modifications qui le transforment en sporocyste. La phase de reproduction asexuée s'amorce alors, à l'issue de laquelle des dizaines de rédies sont produites.

Celles-ci percent les parois du sporocyste et se répandent dans les tissus du gastéropode, notamment le foie où elles grossissent. Ces larves engendrent des cercaires reconnaissables à la présence d'une queue.

Ces cercaires sortent des rédies par leur orifice de ponte, perforent les tissus du mollusque pour gagner l'eau où elles nagent, telles de minuscules têtards (0,3mm). Les cercaires s'enkystent ensuite sur la végétation aquatique et deviennent des métacercaires. Cette dernière forme larvaire constitue le stade infestant de la douve du foie. Collée aux feuilles des végétaux aquatiques, la larve est ingérée par les hôtes définitifs, généralement des ruminants (Hurtrez Bousses *et al.*, 2001).

Les métacercaires libèrent alors le juvénile de la grande douve du foie dans le duodénum de l'hôte définitif. Pour atteindre le site des parasites adultes, la jeune douve traverse la paroi intestinale, le péritoine, la capsule de Glisson, le parenchyme

hépatique et s'installe finalement dans le canal biliaire. Elle devient adulte en 3 mois environ. L'adulte est de forme elliptique et mesure de 2 à 3 cm de long. Muni de ventouses, il peut vivre en grand nombre chez l'hôte parasité : jusqu'à plusieurs centaines chez les animaux domestiques. La douve cause des infections chroniques qui peuvent durer plusieurs années. Elle engendre des nécroses du parenchyme hépatique, des inflammations des canaux biliaires et conduit parfois à leur obstruction (Chen & Mott, 1990 ; Mas Coma & Bargues, 1997).

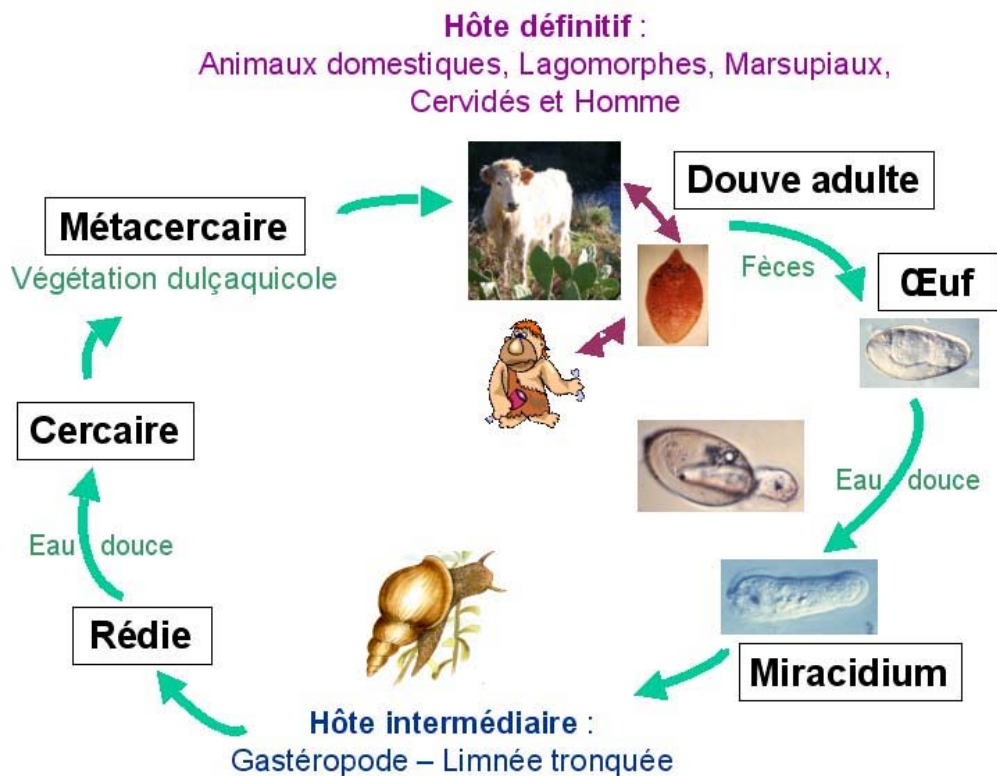


Figure 2.3 : Cycle biologique de la grande douve du foie *Fasciola hepatica*. Le parasite a besoin de la présence d'un hôte intermédiaire (mollusque - gastéropode), d'un hôte définitif (vertébré) et d'un milieu dulçaquicole pour sa phase libre.

2) Causes du transfert latéral

Combes (1995) propose trois types d'évènements dits écologiques pouvant conduire à un transfert latéral :

- il se produit une immigration d'espèces, jusqu'alors absentes dans l'écosystème où vit le parasite et ce dernier se trouve ainsi devant de nouvelles niches « potentielles » à exploiter.

- la disparition d'une autre espèce de parasite libère une niche chez une espèce hôte déjà présente dans l'écosystème. Ce cas de figure est difficile à mettre en évidence.
- une espèce présente dans l'écosystème modifie son comportement par suite de sa propre évolution et ce changement de comportement la met en contact avec les stades infestants du parasite.

Or, les populations d'animaux insulaires sont caractérisées par des comportements particuliers : densités plus fortes, territoires plus restreints, agressivité diminuée, accroissement des interactions entre les individus de même espèce, élargissement de la niche écologique et alimentaire (Blondel, 1995).

Analysons quelles sont les éventuelles relations entre ces changements de comportements et le cas de l'élargissement du spectre d'hôte de la douve au rat noir en Corse.

Le rat noir est omnivore et commensal sur le continent. Il élargit sa niche écologique en milieu insulaire probablement du fait du relâchement de la pression de compétition interspécifique. En conséquence, *R. rattus* devient sauvage. Sa niche alimentaire, bien que très large, s'oriente vers un régime végétarien (Cheylan, 1988). Le rat colonise tous types de milieux insulaires et demeure le micromammifère le plus abondant (observation personnelle). De plus, en Corse, un grand nombre de prairies humides naturelles sont utilisées comme pâturage la majeure partie de l'année. Ces espaces sauvages sont localisés dans les basses plaines et à proximité des étangs, au sein de l'étage meso-méditerranéen inférieur. La pente est faible ou nulle et le substrat correspond à des alluvions. Ces basses plaines subissent une alternance hygrophytique saisonnière avec une très forte imbibition de l'automne au printemps. Les éleveurs remédient à la sécheresse estivale en irriguant (Paradis, 2004). Ces sites constituent par conséquent des habitats favorables à l'installation de populations de limnées et de rats tout au long de l'année. Le Rongeur est ainsi mis en présence des stades infestants de la douve du foie et peut potentiellement être contaminé.

Sur le continent au contraire, on ne rapporte que quelques cas sporadiques de douve chez le rat (Li, 1952 ; Molan & Hussein, 1988), probablement parce que les deux protagonistes sont rarement en contact. La dernière hypothèse proposée par

Combes (1995), basée sur un changement de comportement, pourrait donc être privilégiée.

Quel que soit l'évènement à l'origine de l'élargissement du spectre, la possibilité du transfert est dépendante d'une ouverture conjointe du filtre de rencontre et du filtre de compatibilité (Combes, 1995). Dans le cas de la douve du foie, deux hypothèses sont a priori recevables (Figure 2.4).

- *Le transfert immédiat* : si le filtre de compatibilité est ouvert lorsque s'ouvre le filtre de rencontre (par suite du changement de comportement), le transfert peut se produire aussitôt. Dans ce cas, l'hôte tendra à devenir de plus en plus résistant à son nouveau parasite.
- *Le transfert par sélection* : il s'agit d'un cas particulier où s'ouvre le filtre de rencontre alors que le filtre de compatibilité n'est pas ouvert. Dans ce cas, une pression de sélection considérable s'exerce sur les parasites, de sorte que tout mutant qui sait être compatible est puissamment sélectionné. La virulence du parasite augmente avec le temps.

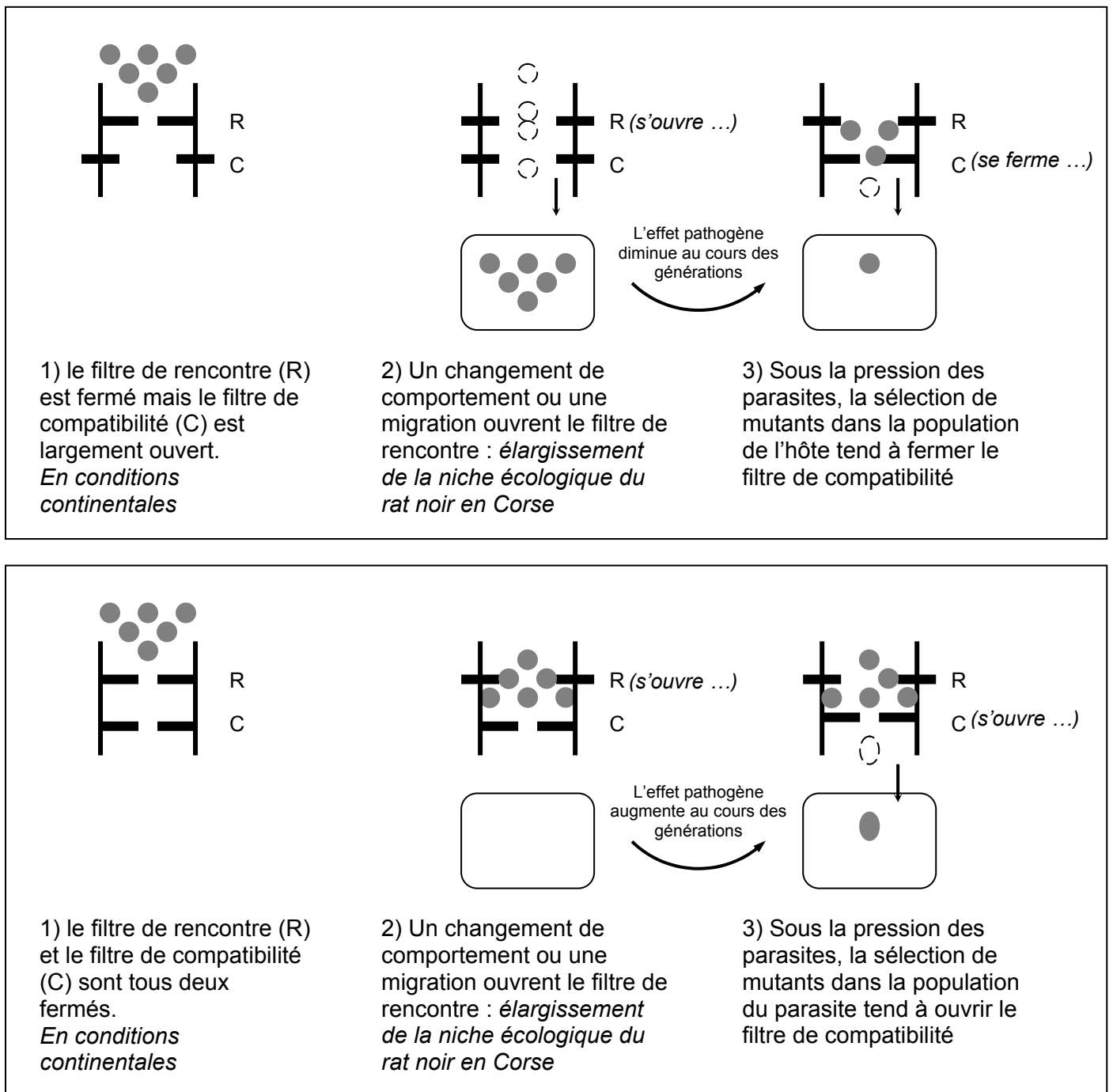


Figure 2.4: Le transfert latéral et ses conséquences :

- *Premier scénario (en haut) transfert immédiat* - le filtre de compatibilité est grand ouvert quand s'ouvre le filtre de rencontre ; il peut avoir tendance à se fermer par la suite.
 - *Deuxième scénario (en bas) transfert par sélection* - le filtre de compatibilité est fermé quand s'ouvre le filtre de rencontre ; il peut s'ouvrir sous l'influence de la sélection.
- D'après Combes (1995), adapté au cas de la distomatose hépatobiliaire chez le rat noir en Corse.

3) Le rôle épidémiologique du rat noir

L'hôte définitif de la douve du foie est un vertébré : presque toujours un mammifère, parfois un oiseau (Hurtrez Bousses *et al.*, 2001). Comme nous l'avons déjà mentionné, la douve du foie parasite essentiellement les animaux domestiques. Les principaux hôtes définitifs sauvages sont les lagomorphes, les marsupiaux et les Cervidés (Spratt & Presidente, 1981; Menard *et al.*, 2000 ; Shimalov & Shimalov, 2000 ; Rondelaud *et al.*, 2001). Quelques familles de Rongeurs sont considérées comme des hôtes occasionnels (Sciuridés, Castoridés, Capromyidés) (Menard *et al.*, 2000 ; Shimalov & Shimalov, 2000 ; Menard *et al.*, 2001 ; Rondelaud *et al.*, 2001). Les Muridés ne sont que très rarement porteurs de la douve (Li, 1952 ; Molan & Hussein, 1988).

La capture régulière en Corse de souris domestiques *Mus domesticus* et plus particulièrement de rats noirs *Rattus rattus* infestés par la douve constitue donc un phénomène inhabituel (Mas Coma *et al.*, 1988). Cette découverte ouvre la voie à un certain nombre d'interrogations concernant le rôle épidémiologique du rat noir. *R. rattus*. Doit-il être considéré comme un réservoir ou comme une impasse parasitaire pour *F. hepatica* ?

Qu'il s'agisse de la souche murine ou bovine, les études électrophorétiques ont démontré qu'il n'existait que quelques différences dans les profils enzymatiques de la douve corse comparativement au continent. Ces différences entrent dans la variabilité intrapopulationnelle classique et la douve corse appartient bien à l'espèce *Fasciola hepatica* (Pascual *et al.*, 1990).

Les rats noirs corses et la souche albinos de *R. norvegicus* ont été infestés expérimentalement par la souche bovine corse de *Fasciola hepatica*. Ces travaux démontrent que *R. rattus* offre la meilleure réceptivité au parasite. De plus, seul le rat noir autorise le développement et la reproduction du Digène. Les œufs émis par les fèces du rat permettent au parasite de poursuivre son cycle biologique (*in* Valero *et al.*, 1998). *R. rattus* peut donc être considéré comme un hôte capable de disséminer la maladie.

Reste à déterminer si cette infestation est localisée dans le temps et dans l'espace et si le rat joue un rôle important dans la propagation de la distomatose.

La recherche systématique sur l'ensemble de la Corse de rats noirs porteurs du Digène a permis de recenser six foyers d'infestation (Figure 2.5). Les stations ont toutes des caractéristiques communes : elles offrent des conditions favorables à la fois pour *R. rattus* et *L. truncatula* et sont fréquemment pâturées par le bétail. Un suivi plus approfondi du foyer de référence, à l'embouchure du Fango (Figure 2.6), a permis de déterminer les prévalences et intensités parasitaires de la douve chez le rat. Au cours des dix sept années concernées par ce suivi, 223 rats ont été capturés dont 131 étaient porteurs de 1 à 12 douves. La prévalence est de 58 % en moyenne et oscille entre 35 et 90% (Figure 2.7). L'intensité d'infestation moyenne est de 3,5 douves par hôte.

Les rats ont été capturés à différentes périodes de l'année et il n'existe aucune influence de la saison sur les prévalences observées (G-test ddl=3, $G^2=3.16$, $p=0.37$). Ce phénomène s'explique probablement par le fait que, comme nous l'avons dit, les éleveurs pallient la sécheresse estivale en irriguant (Paradis, 2004). Ainsi, les prairies sont maintenues humides toute l'année et il n'y a pas d'interruption dans le cycle biologique de la douve.

D'après l'ensemble de ces résultats, nous pouvons conclure que *R. rattus* est un hôte habituel de la douve du foie en Corse. L'hypothèse d'une impasse parasitaire peut être écartée.

Les prévalences sont très élevées par rapport à celles habituellement connues pour un Digène parasite de mammifères (Ribas *et al.*, 2005). Ces valeurs pourraient apporter les premiers éléments de réponse pour trancher entre les deux hypothèses proposées par Combes (1995) concernant les filtres de compatibilité et de rencontre. Les résultats laissent supposer que le scénario d'un transfert immédiat est le plus probable. Le filtre de rencontre s'est ouvert du fait de l'élargissement de la niche écologique et alimentaire de *R. rattus* en Corse. Le filtre de compatibilité serait quant à lui déjà ouvert : les rats ne présenteraient pas de résistance intrinsèque à ce nouveau parasite. Ceci expliquerait l'abondance de la douve au sein des populations hôte. Au fil de l'évolution conjointe des deux espèces, le filtre de compatibilité se refermerait avec une augmentation progressive de la résistance du Rongeur. Le phénomène actuellement observé correspond à un état où le filtre de compatibilité est encore largement ouvert.



Figure 2.6 : Station de référence de l'embouchure du Fango. La végétation est caractéristique des milieux humides avec comme essence dominante l'ajonc aigu *Juncus acutus*. La prairie est régulièrement pâturée par les bovins (Cliché Magnanou).

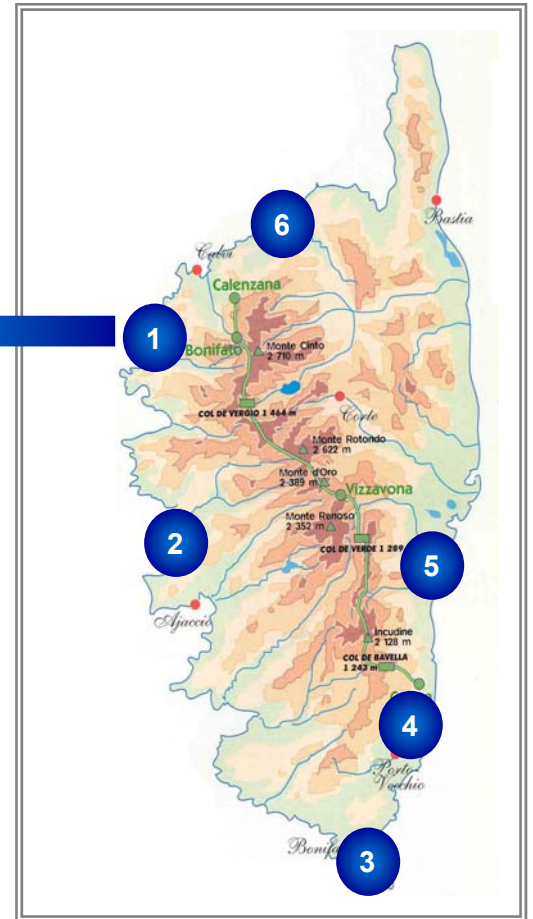


Figure 2.5 : Localisation des six foyers d'infestation recensés en Corse pour lesquels les rats noirs ont été régulièrement rencontrés porteurs de *Fasciola hepatica* : (1) embouchure du Fango (Galéria), (2) Cargèse, (3) Canali (Bonifacio), (4) Porto-Vecchio, (5) Ghisonaccia et (6) Ostriconi (Ile Rousse). Ces six localités présentent toutes des caractéristiques communes. Ce sont des prairies humides, utilisées comme pâturage une grande partie de l'année. Elles offrent les conditions favorables à la présence du rongeur, du gastéropode et du digène.

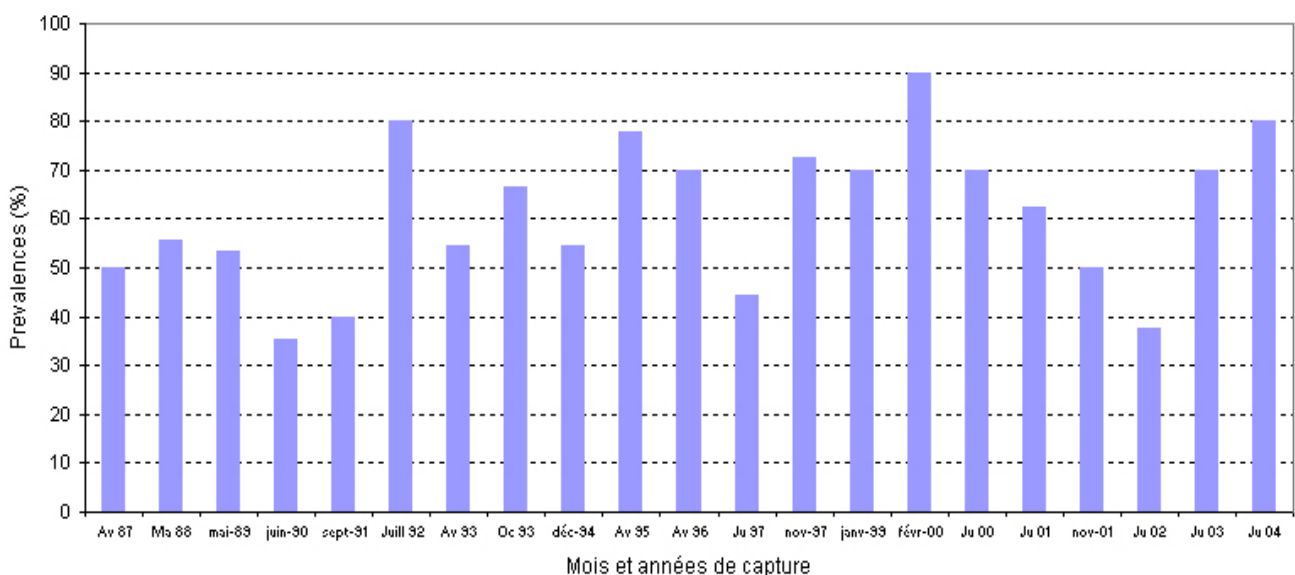


Figure 2.7 : Evolution des prévalences de la grande douve du foie chez le rat noir au cours des dix sept années de suivi de la station de référence de l'embouchure du Fango. La prévalence moyenne est de 58 % et oscille entre 35 et 90%.

Afin de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse il serait pertinent d'envisager des infestations expérimentales de rats noirs continentaux. Elles permettraient de comparer leur résistance à celle des populations corses et de déterminer si cette espèce possède ou non une résistance intrinsèque à la douve du foie.

III. Bilan

Pour une même espèce d'hôte, le parasitisme diffère entre la population d'une île et les populations du continent voisin, et diffère également entre populations d'îles dissemblables. Les différences portent sur le nombre et l'identité des espèces de parasites, mais aussi sur leurs prévalences ou intensités, et même sur la spécificité (Mas Coma & Feliu, 1984 ; Mas Coma *et al.*, 1988).

La richesse spécifique est fonction de la taille de l'île et de son degré d'isolement. Par ailleurs, le type de cycle joue un rôle prépondérant : les meilleurs colonisateurs sont les helminthes à cycle direct, mais également, les helminthes hétéroxènes à deux hôtes chez lesquels l'hôte intermédiaire est un arthropode. Les plus mauvais colonisateurs sont les helminthes hétéroxènes à trois hôtes qui nécessitent des milieux aquatiques pour leur transmission (revue dans Combes, 1995).

Par conséquent, les pressions qu'exercent les parasites sur les populations d'hôtes qui colonisent des îles changent de nature par rapport au continent. Ceci peut être d'une grande importance pour comprendre l'évolution des espèces libres en milieu insulaire. Les parasites peuvent en effet amplifier ou diminuer les processus de régulation et modifier la compétition et/ou la prédation entre différentes espèces-hôte (Gregory, 1991 ; Hudson *et al.*, 1992 ; Newborn & Hudson, 1992).

La diminution des pressions parasitaires aurait d'ailleurs pour première conséquence un affaiblissement de la résistance des espèces hôtes au fil de leur évolution en milieu isolé. Il existe en effet de nombreux exemples d'extinction d'espèces insulaires décimées par des maladies souvent apportées par l'homme et ses espèces satellites. (Frankham, 1998). La diminution de la richesse parasitaire constituerait une source de vulnérabilité supplémentaire pour les populations insulaires hôte (Hochberg, 2001). Certains travaux novateurs ont d'ailleurs tenté de

mettre en évidence des différences dans la réponse immune des populations insulaires comparativement à leurs congénères continentaux (Seddon & Baverstock, 1999 ; Goüy de Bellocq *et al.*, 2005)

Les travaux mentionnés ici ouvrent la voie à de nouvelles études en écologie, car l'intervention de la pression des parasites dans la colonisation des îles et le rôle qu'ils peuvent y jouer ont été quasi-ignorés jusqu'à ce jour. En effet, le rôle possible du parasitisme n'a été que rarement pris en considération dans les théories concernant le peuplement des îles.

*Troisième partie :
Adaptations
physiologiques*

- *Rappel des objectifs*

Les populations insulaires se caractérisent par certains ajustements physiologiques en réponse à de nouvelles contraintes environnementales (McNab 1994 ; 2000 ; 2002 ; Arends & McNab 2001 ; McNab & Bonaccorso 2001).

Ces adaptations répondent parfois à une limitation des ressources en milieu insulaire et vont de pair avec une réduction de taille, l'apparition d'espèces aptères chez les oiseaux et une tolérance accrue des congénères (McNab, 2002). Lorsque les ressources sont moins limitées, les individus les plus grands sont favorisés au sein d'une population, optimisant ainsi le rendement de la locomotion et les dépenses énergétiques de base (Lawlor, 1982). Dans les deux cas, le relâchement de la pression de prédation est un facteur central, sans lequel certains ajustements ne pourraient pas se mettre en place (McNab, 1994).

Nous souhaitons tester cette hypothèse d'une modification des besoins énergétiques chez deux populations insulaires.

En Corse, le rat noir *Rattus rattus* est infesté par la grande douve du foie *Fasciola hepatica*. Les helminthes sont connus pour avoir des conséquences sur la physiologie de leur hôte (Kristan & Hammond 2000, 2001). Quelle est l'influence de cette parasitose inhabituelle sur les besoins énergétiques du Rongeur ?

La musaraigne des jardins est affectée de gigantisme sur les îles. Cette modification morphologique est-elle accompagnée de changements métaboliques selon une relation allométrique, ou existe-il des ajustements physiologiques indépendants de l'évolution de la taille corporelle ?

I. Réponses du rat noir à une infestation par la douve du foie

A. Principaux résultats

Le rôle des parasites est de plus en plus pris en compte pour comprendre les traits de vie des espèces libres, leur démographie, leur diversité (Lanciani 1975 ; Schall 1983 ; Hudson *et al.*, 1992). Il est maintenant reconnu que l'infestation du rat noir par la douve du foie en Corse n'est pas un phénomène occasionnel. Nous

venons en effet de démontrer qu'il s'agit véritablement d'un cas habituel, régulièrement rencontré sur l'île avec une prévalence élevée. De ce fait, cette parasitose mérite toute notre attention et ses conséquences sur la biologie de l'hôte doivent être envisagées. L'impact de l'infestation par la fasciolose sera évalué au travers de deux traits de vie : les besoins énergétiques dans un premier temps, et dans le chapitre suivant, la fécondité de l'hôte.

Certaines études se sont penchées sur les conséquences métaboliques de la charge parasitaire ou de l'infestation par un parasite chez l'hôte vertébré. S'il existe des travaux sur les oiseaux (Connors & Nickol, 1991 par exemple), ceux concernant les mammifères restent rares (Hammond *et al.*, 2002 ; Kristan, 2002 ; Kristan & Hammond 2000 ; 2001 ; 2003).

Kristan & Hammond (2000) ont démontré le coût énergétique non négligeable associé à la réponse immune et aux dommages physiques causés par un Nématode (*Heligmosomoides polygyrus*). La quantification de ce coût devient particulièrement pertinente dans le cas de l'élargissement de la niche de *F. hepatica* à un nouvel hôte. Ce phénomène unique dans l'épidémiologie du Digène doit en effet avoir des conséquences à la fois pour le parasite et pour son hôte mammifère dans un contexte où les interactions entre le rat noir et la douve sont très récentes et laissent supposer que les contraintes sont encore fortes pour les deux espèces. La grande douve du foie induit des infections chroniques qui peuvent durer des mois voire des années (Dan *et al.*, 1981 ; Smithers, 1982 ; Mas Coma & Bargues, 1997) et imposer ainsi une demande énergétique constante sur son hôte. Nous avons évalué, grâce à des mesures respirométriques, la dépense énergétique de rats noirs sauvages corses porteurs et non porteurs de douve *Fasciola hepatica*.

Nos mesures de taux de métabolisme au repos sont en accord avec celles également obtenues chez le rat noir *Rattus rattus* par Hussein (1991). Les analyses GLM mettent en évidence que l'infestation par la douve du foie est le facteur influençant le plus significativement la dépense énergétique du rat noir. Ainsi, quels que soient la température ambiante et le sexe de l'hôte, les individus porteurs de douve ont des besoins supérieurs à ceux des individus non porteurs du Digène. Par ailleurs, le coût métabolique lié au parasitisme est d'autant plus élevé qu'il survient en même temps qu'une demande de thermorégulation forte lorsqu'on s'éloigne de la zone de neutralité thermique.

De plus, il semble exister un effet différentiel de la charge parasitaire sur le poids de l'hôte selon le sexe de celui-ci : les femelles pèsent significativement moins que les mâles lorsqu'elles sont porteuses de douve. Ce constat mériterait d'être confirmé par un échantillonnage plus large et des analyses plus fines portant sur d'autres paramètres physiologiques (masse corporelle en relation avec la masse grasseuse, poids relatif des organes, ...). Ceci permettrait de déterminer comment les femelles réallouent leur énergie et dans quelle mesure le coût lié au parasitisme pourrait entraîner des compromis, en particulier en terme de reproduction.

Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour expliquer le coût énergétique lié à l'infection parasitaire. La douve du foie provoque des nécroses du parenchyme hépatique, entraîne une inflammation des canaux biliaires, obstrue leur lumière (Chen & Mott, 1990 ; Mas Coma & Bargues, 1997). Kristan & Hammond (2000, 2001) suggèrent que les parasites intestinaux réduisent la capacité digestive de leur hôte en limitant l'assimilation du glucose au niveau des villosités intestinales. Dans le même ordre d'idée, la douve pourrait aussi affecter la fonction de la vésicule biliaire et du foie et diminuer ainsi le rendement digestif. De plus, la réponse immunitaire de l'hôte qui assure sa survie est coûteuse au plan énergétique. Cette réponse, ainsi que l'investissement associé à la réparation des tissus lésés, entraînent un bouleversement des priorités au sein de l'organisme, parfois au détriment de la fonction de thermorégulation (Lochmiller & Deereberg, 2000).

Toutefois, nous observons une augmentation des besoins énergétiques bien supérieure à ce qui fut rapporté dans la littérature : l'augmentation moyenne de la consommation s'élève à 56% contre 9% pour (Kristan & Hammond, 2000, 2001). Les Rongeurs Muridae (rat noir et souris domestique) constituent les plus petits hôtes définitifs connus pour la douve. Il en résulte un grand nombre d'adaptations du parasite à son nouvel hôte. On note une réduction de la taille corporelle de la douve au stade adulte ainsi que de celle de ses œufs. Le parasite est enroulé sur lui-même dans le canal biliaire de l'hôte et n'habite que le canal principal, plus large (Valero *et al.*, 1996, 1998, 2002). Il existe donc un certain nombre de contraintes fortes auxquelles doit faire face le parasite. Il ne paraît pas surprenant qu'il en soit de même pour son hôte et que ce dernier subisse une hausse considérable de ses besoins énergétiques.

La douve du foie est probablement arrivée en Corse avec le cortège d'espèces domestiques amenées par l'homme dès le Néolithique. Vigne (1992) date l'arrivée du mouton (*Ovis aries*), de la chèvre (*Capra hircus*) et de la vache (*Bos taurus*) à -7000 ans. L'introduction accidentelle du rat est plus tardive, il y a environ 2000 ans. Les interactions entre les deux espèces sont donc récentes. La prévalence de la douve chez le rat atteint des valeurs anormalement élevées. Il est rare en effet de trouver des prévalences de Digène aussi fortes chez des micromammifères (Ribas *et al.*, 2005). Ce constat pourrait illustrer une résistance encore faible du rat. Les données métaboliques confirmeraient cette hypothèse avec des contraintes physiologiques très fortes pour *R. rattus*.

B. Article 1 Physiological responses of insular wild black rat (*Rattus rattus*) to natural infection by the digenean trematode *Fasciola hepatica*

Soumis à *Parasitology Research*

Physiological responses of insular wild black rat (*Rattus rattus*) to natural infection by the digenean trematode *Fasciola hepatica*

E. MAGNANOU¹, R. FONS¹, C. FELIU², and S. MORAND³

1 Centre d'Ecologie Evolutive
UMR 7628 CNRS – Université Pierre et Marie Curie
Observatoire Océanologique de Banyuls sur Mer – Laboratoire Arago
BP 44
66 651 Banyuls sur mer Cedex - France

2 Unitat de Parasitologia
Facultat de Farmacia
Universitat de Barcelona
Avinguda Joan XXIII s/n
08028 Barcelona - Spain

3 CBGP (Centre de Biologie et de Gestion des Populations)
Campus International de Baillarguet
CS 30 016
34988 Montferrier sur Lez Cédex – France

Institution where the work was carried out :

Centre d'Ecologie Evolutive
UMR 7628 CNRS – Université Pierre et Marie Curie
Observatoire Océanologique de Banyuls sur Mer – Laboratoire Arago
BP 44
66 651 Banyuls sur mer Cedex - France

Running title : Effects of *Fasciola hepatica* on *Rattus rattus* physiology

Correspondence author :

Elodie MAGNANOU
Centre d'Ecologie Evolutive
UMR 7628 CNRS – Université Pierre et Marie Curie
Observatoire Océanologique de Banyuls sur Mer – Laboratoire Arago
BP 44
66 651 Banyuls sur mer Cedex – France
magnanou@obs-banyuls.fr

Summary

Some well-known changes are observed in mammalian and parasite communities on islands when compared to their mainland relatives. Wild black rat *Rattus rattus* is infected by the liver fluke *Fasciola hepatica* on Corsica because of the host ecological niche widening. This report constitutes the only example of a murid rodent that play an important epidemiological role for the Fascioliasis. We investigated the influence of such unusual parasite infection on black rat physiology by measuring its oxygen consumption at different temperatures. Black rat energy requirements are influenced by body mass, ambient temperature, and by parasite infestation. The influence of the presence of *F. hepatica* was more pronounced for cold temperatures. The mean increase of 56% in oxygen requirements for infected rats is extremely high, indeed unexpected according to previous knowledge. These high physiological constraints may be explained by the recent confrontation of the two species.

Key words :

Corsica

Ecological niche expansion

Insular syndrome

Liver fluke

Muridae

Oxygen consumption

Resting metabolic rate

Rodent

Introduction

Fascioliasis is a disease caused by trematode species belonging to the genus *Fasciola* (liver flukes), it includes important parasite species for both economic and public health perspectives. A wide range of domestic animals are infested by *Fasciola hepatica*. Wild mammals can also be affected by Fascioliasis, and some of them are known to serve as reservoir hosts: Lagomorpha, Marsupialia and Cervidae (Spratt & Presidente, 1981; Menard *et al.*, 2000; Shimalov & Shimalov, 2000; Rondelaud *et al.*, 2001). Only wild rodents (Sciuridae, Castoridae, Capromyidae) may constitute exceptional definitive hosts (Menard *et al.*, 2000; Shimalov & Shimalov, 2000; Menard *et al.*, 2001; Rondelaud *et al.*, 2001). Some reports of murid rodents such as *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* as occasional liver fluke hosts throughout the world have so far been recorded (Li, 1952; Molan & Hussein, 1988). Our previous studies on the French Mediterranean island of Corsica demonstrated the existence of natural liver fluke infection in two wild murid rodents: the black rat *R. rattus* and the house mouse *Mus domesticus* (Mas-Coma *et al.*, 1988). From an epidemiological point of view, experimental studies confirmed that *R. rattus* may play an important role in the transmission of the disease on this island (Mas-Coma *et al.*, 1988; Valero *et al.*, 1998; 2002).

A cascade of changes in ecology, demography, morphology, genetics, and behaviour occurs among and within insular populations and communities. This set of changes is often called insular syndrome (Blondel, 1995 ; Magnanou *et al.*, in press). The syndrome also concerns parasite species and communities. Several studies showed a decrease in parasite species richness, an increase in parasitic intensities and a widening of parasite niches (lateral transfer) on islands (Mas-Coma & Feliu, 1984; Mas-Coma *et al.*, 2000, Goüy de Bellocq *et al.*, 2002; 2003). The observation of black rats infected by the liver fluke on Corsica constitutes a good example of parasite niche expansion on islands (see also Théron & Pointier (1995) for the case of *Schistosoma mansoni* and black rat in Guadeloupe).

Several studies reported the effect on body mass and physiology of sub-lethal helminth parasites on vertebrate hosts (Connors & Nickol, 1991 ; Kristan & Hammond, 2000 ; 2001). These parasites can reside in their host for weeks, months or years causing a chronic infection. The costs associated with the immune

responses and the physical damages caused by parasites may alter energy allocation in parasitized animals and, if energy is limited, may result in a physiological trade-off (Kristan & Hammond, 2000). The trematode *F. hepatica* can be considered as a parasite involving a chronic infection (Dan *et al.*, 1981 ; Smithers, 1982 ; Mas-Coma & Bargues, 1997). Because chronic infections with sub-lethal parasites impose a constant energetic demand on their hosts, the costs must be carefully considered, particularly in the case of the infection of black rat by liver fluke. This rodent constitutes a new host for this trematode in relation to an insular syndrome that may affect both the host and the parasite. Our aim was to investigate the influence of *F. hepatica* on black rat energy expenditure. Thus, we measured oxygen consumption of wild black rats from Corsica naturally infected or uninfected by the liver fluke.

Materials and Methods

Study animals

Previous surveys performed on Corsica during several years allowed to identify six main localities where rats are usually infested by the liver fluke (Fons & Magnanou, 2004).

Infected and uninfected rats were all trapped during a single trapping episode in order to avoid season effect. Rats were collected during three days, using Firobin traps. Firobin traps were made of wire netting with a wooden base. The bait (sardines in oil with flour and water) was placed on a catch that activated the closing. Eighty traps were used for each locality.

A total of 18 adult and non reproductive wild black rats *R. rattus* were used in our experiments, 11 (7 males and 4 females) were naturally infected by the liver fluke *F. hepatica* and 7 were uninfected (3 males and 4 females). Naturally infected wild black rats were all captured from two of the six main localities where the infestation occurs: the mouth of the Fango River (Galéria), and Bonifacio - North West and South Corsica respectively (Fons & Magnanou, 2004).

Rats were individually housed in cages at an ambient temperature of $21 \pm 2^{\circ}\text{C}$ with a 12L:12D light: dark regime. Water and a balanced commercial rodent diet,

which did not modify mammal parasite load, were provided *ad libitum*. The diet was supplemented with fruits.

The presence of *F. hepatica* was evaluated by the detection of eggs in faeces, carried out by the Kato-Katz technique. All rats were killed after taking physiological measurements in order to confirm the infection by the digenean.

Metabolism measurements

Measurements were carried as soon as possible following capture in order to reduce the effects of captivity on the animals.

Runs were conducted during daylight hours when rats were generally less active. Animals were deprived of food six hours before the beginning of experiments. No food and water were provided during measurements. Rats were thus in a postabsorptive condition.

Oxygen consumptions (VO_2) were measured every $3\pm 0.1^\circ\text{C}$ for ambient temperatures (T) ranging from $+3$ to $+33^\circ\text{C}$, using a closed circuit respirometer (Bargeton's device). Animals were weighed to 0.1g using a Sartorius balance before and after each run.

Rats were placed in a small cage situated in a 1L metabolic chamber where the oxygen concentration was maintained at a constant level. Oxygen is consumed by the animal and the expired carbon dioxide is immediately removed using Sodic Lime RP Normapur (Prolabo). A burette containing water is connected to the metabolic chamber. When animals consumed oxygen, a decrease in gas pressure occurs. According to communicating vessels principle, an equal amount of water flows from the burette to the water container connected to the chamber to replace the oxygen. Thus, oxygen consumption can be read from the water level in the burette.

The respirometer was submerged in a constant temperature water bath maintained at the experimental temperature (T) with ice or with a thermal resistor (see details in (Fons and Sicart, 1976; Bartels et al., 1979; Jurgens et al., 1996).

20 to 30 minutes were provided to allow the animals to become accustomed to the situation and the chamber to equilibrate. Then, runs were performed approximately during one hour and oxygen consumption was measured every 7.5 minutes. Experimental temperature was recorded every one minute. In order to measure only resting metabolism, measures were excluded if the animal was active.

Two to 4 runs were performed for each animal and each temperature. VO_2 ($\text{ml.g}^{-1}.\text{hr}^{-1}$) was converted into mass specific energy expenditure ($\text{J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$) assuming $1\text{ml O}_2 = 20.08 \text{ J}$.

Statistical analysis

Repeatability was assessed using ANOVA with individuals as factor and mass specific energy expenditure as dependent variable.

We performed General Linear Modelling analyses to investigate the effect of parasitism on (1) mass specific energy expenditure, taking into account potential contributing variables such as temperature and host sex, and on (2) host body mass, taking into account the potential effect of host sex. MANOVA were performed on each factor and their interactions, using Wilk's lambda statistic, for choosing the most contributing to the overall effect.

Results

A total of 335 oxygen consumption measures were performed for different temperatures: 204 for uninfected *Rattus rattus* and 132 for infected *R. rattus*.

There is no individual effect of on mass specific energy consumption ($p>0.05$), i.e. good repeatability, allowing to conduct GLM on all measurements.

Effect of parasitism on energy expenditure

A first GLM analysis relating mass specific energy consumption to (1) temperature, (2) parasitism by Fasciolasis, and (3) host sex was globally significant ($p<0.0001$), but sex was not a significant factor ($p>0.1$). A second GLM relating mass specific energy expenditure to temperature and parasitism by *F. hepatica* was statistically significant (Table 1, $p<0.0001$) with a R^2 of 52.5%. Both temperature and parasitism and the interaction term were significant (Table 2, all $p<0.01$). Multivariate ANOVA on each factor showed that the most significant factor is the parasite infection (Wilk's lambda = 0.670, $p<1.10^{-13}$).

The influence of *F. hepatica* was more pronounced for cold temperatures, with greater differences in oxygen consumptions measured at 3°C between infected and uninfected rats than at higher temperatures. For example, infected rats

consumed $40.28 \pm 7.79 \text{ J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$ compared to $21.89 \pm 8.19 \text{ J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$ for uninfected ones at 3°C whereas their mean requirements were $16.02 \pm 2.90 \text{ J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$ and $10.05 \pm 4.19 \text{ J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$ respectively at 30°C (Fig 1).

Effect of parasitism on body weight

A GLM relating body mass to sex and parasitism by *F. hepatica* was statistically significant (Table 3, $p < 0.0001$) with a R^2 of 21.8%. Both factors and the interaction term were significant (Table 4, all $p < 0.002$). Multivariate ANOVA on each factor showed that the most significant factor was the interaction between sex and parasitism (Wilk's lambda = 0.935, $p < 1.10^{-5}$). Females were more strongly affected by parasitism than males (Fig.2).

Discussion

Measurements of energy requirements were achieved on inactive, postabsorptive, and nonreproductive adult rats during daylight hours. As *R. rattus* is mainly night active (Figala, 1965), runs were performed during their inactive dial phase. We measured oxygen consumption over a wide range of temperatures rather than in a thermoneutral environment. Thus, we can not consider these measurements as a measure of basal metabolic rate (BMR) but rather as a measure of resting metabolic rate (RMR). Values of oxygen consumption are consistent with those obtained by Hussein (1991) who investigated, in Egyptian black rat *Rattus rattus*, the resting metabolic rate for temperatures ranging from 10 to 40°C .

Our results show that RMR is higher for infected rats whatever the ambient temperatures. Kristan & Hammond (2000; 2001) also reported an increase in RMR for *Mus musculus* infected by *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) compared to uninfected mice. Moreover, we found that differences in mass specific energy expenditure between infected and uninfected rats were maximum at the lowest experimental temperature of 3°C where thermoregulation constraints are also maximum, far from rat thermoneutral zone which correspond approximately to 30°C (Hussein, 1991). Physiological effects caused by the parasite are less important for

conditions close to the thermoneutral zone. This suggests that the stress caused by parasites is especially significant when the infection co-occurs with another unusually high energetic demand such as cold exposure. Thus, parasitism may reduce resistance of black rats to cold.

Our results also suggest a differential effect of parasitism on body mass according to host sex. Females weighed significantly less when they were infected by this trematode parasite. This needs to be confirmed using a larger sample, and operating experimental infection in order to determine how infected females reallocate energy and if this reallocation is at the expense of reproduction.

The insular syndrome and parasitism

Previous studies on the island of Corsica demonstrated the existence of natural liver fluke infection in two wild murid rodents, and especially in *R. rattus* (Mas-Comas *et al.*, 1987; 1988; Valero *et al.*, 1998; 2002). Changes in mammals' life-history traits on islands may explain the infection by *F. hepatica*. While typically commensal and omnivorous on the mainland, the black rat becomes wild (less human-associated) and markedly herbivorous on islands (Cheylan, 1988). The black rat colonizes all kinds of insular biotopes, thanks to its great phenotypic plasticity and especially to its diet which is extremely varied but fundamentally vegetarian. *R. rattus* is the most abundant of micro mammals that occur on Corsica. It represents an extreme case of insular enlarging of a mammal ecological niche. The infection by *F. hepatica* appears to be related to these changes in ecological characteristics and feeding behaviour of the black rat. Moreover, in Corsica numerous natural zones are used as pasture for cattle and sheep, constituting good habitats for both *R. rattus* and the first intermediate snail host. This explains why this murid parasitism occurs in several localities in Corsica (Fons & Magnanou, 2004).

Fasciola infection and extreme physiological responses

The infection by *F. hepatica* seems to induce host physiological adjustments. Several hypotheses have been proposed to explain the energetic cost of parasitism. Kristan & Hammond (2000; 2001) demonstrated that the presence of an intestinal helminth decreases the intestinal glucose transport capacity. Likewise, bile duct inflammations and necroses of liver tissues due to *Fasciola* infection have been

reported. The parasite alters the function of the gall bladder and ducts and reduces digestion capacity (Chen & Mott, 1990; Mas-Coma & Bargues, 1997).

Immunity is one of the major physiological mechanisms regulating host survival. Even if it is difficult to measure metabolic costs of maintaining a competent immune system, it has become increasingly clear that infection induces shift in a metabolic priorities towards those associated with immunity (including the necessity of repairing wounded tissues). Maintaining efficient immunological defences is costly within trade-offs with other nutrient demanding processes such as thermoregulation (Lochmiller & Deerenberg, 2000).

Murids constitute the smallest natural definitive hosts known for the liver fluke. Their small size may account for the numerous constraints and adaptations reported for the digenean. Parasite eggs shed by murids are smaller than those shed by naturally infected cattle (Valero *et al.*, 2002). The biometric study of the parasite revealed that adult body size (at sexual maturity) is smaller in wild Corsican black rat than in *Bos taurus* (Valero *et al.*, 1996). Finally liver fluke must coil up in the bile duct of murids whereas they do not coil in other definitive hosts (Valero *et al.*, 1998: 2002). These phenomena illustrate the constraints faced by *F. hepatica* when infecting the black rat. Our results show that the black rat must also face unusually high physiological constraints with a high increase in oxygen requirements for infected rats: a mean increase of 56% compared to 9% as reported in Kristan & Hammond (2000, 2001). Energy requirements may reflect such unexpected values because this infection is unusual both for the host and the parasite.

Cattle and sheep were introduced by man to Corsica some 7 000 years ago. *Rattus rattus* was also brought by man to this island but a few centuries later (Vigne, 1992). From an evolutionary point of view, interactions between the liver fluke and the murid host are quite recent with feeble co-adaptation. This could account for the high constraints that are observed both for the parasite and the host.

The interaction between the black rat and the liver fluke is an especially relevant model to investigate the evolution of both host resistance and parasite virulence. At this stage of the co-evolution of the two species, our physiological study seems to indicate that the virulence of *F. hepatica* has still not been counter-selected and that *R. rattus* resistance is still low. Further experiments dealing with crossed

infestation between mainland and Corsican hosts and parasites should help us understanding this phenomenon.

References

- Blondel J (1995) *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson, Paris
- Chen MG & Mott KE (1990) Progress in assessment of morbidity due to *Fasciola hepatica* infection: a review of recent literature. *Tropical Diseases Bulletin* 87, 1-38.
- Cheylan G (1988) Les adaptations écologiques à la survie de *Rattus rattus* dans la îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'Ecologie* 19, 417-426.
- Connors VA & Nickol BB (1991) Effects of *Plagiorhynchus cylindraceus* (Acanthocephala) on the energy metabolism of adult starlings, *Sturnus vulgaris*. *Parasitology* 13, 395-402.
- Dan M Lichteinstein D, Lavochkin J, Stavorowsky M, Jedwab M & Shibolet S. (1981) Human Fascioliasis in Israel, an imported case. *Israel Journal of Medical Science* 17, 430-432.
- Figala J (1965) Differences in the rhythm of activity in black rats (*Rattus rattus*) and brown rats (*Rattus norvegicus*). *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae* 29, 70-84.
- Fons R & Magnanou E (2004) Processus évolutifs liés à l'insularité: le cas des micromammifères et de leurs helminthes parasites en Corse. In *Encyclopaedia Corsicae*, vol. 1-Le Milieu Naturel, pp. 418-455.
- Fons R & Sicart R (1976) Energy metabolism in 2 Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) and *Crocidura russula* (Herman, 1780) (Insectivora, Soricidae). *Mammalia* 40, 299-311.
- Goüy de Bellocq J, Morand S & Feliu C (2002) Patterns of parasite species richness of Western Palaearctic: micro-mammals: island effects. *Ecography* 25, 173-183.
- Goüy de Bellocq J, Sarà M, Casanova JC, Feliu C & Morand S (2003) A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe. *Parasitology Research* 90, 64-70.

Hussein HK (1991) Effect on temperature and body size on the metabolic rate of the egyptian house mouse *Mus musculus* and the roof rat *Rattus rattus*. Journal of Islamic Academy of Sciences 4, 249-252.

Kristan DM & Hammond KA (2000) Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology. Journal of Experimental Biology 203, 3495-504.

Kristan DM & Hammond, KA (2001) Parasite infection and caloric restriction induce physiological and morphological plasticity. American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology 281, R502-10.

Li SY (1952) On the new host, black rat, of *Fasciola hepatica*. Journal of Parasitology 28, 88.

Lochmiller RL & Deerenberg, C (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? Oikos 88, 87-98.

Magnanou E, Fons R, Blondel J, Morand S (in press) Energy expenditure in Crocidurinae shrews (Insectivora): Is metabolism a key component of the "insular syndrome"? Comparative Biochemistry and Physiology A.

Mas Coma S & Bargues MD (1997) Human liver flukes: a review. Research and Reviews in Parasitology 57, 145-218.

Mas Coma S, Fons R, Feliu C, Bargues MD, Valero, MA. & Galan-Puchades T (1988) Small mammals as natural definitive hosts of the liver fluke *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: Fasciolidae); a review and two new records of epidemiologic interest on the island of Corsica. Rivista de Parasitologia 5, 73-78.

Mas Coma S, Esteban JG, Fuentes MV, Bargues MDV & Galan-Puchades MT (2000) Helminth parasites of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic island of Eivissa (Balearic Archipelago). Research and Reviews in Parasitology 60, 41-49.

Mas Coma S & Feliu C (1984) Helminthfauna of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic islands. In *The Pityusic islands*, (ed. Kubbier, H. Monographie. Biologicae), pp. 469-525. Junck, h.v. Publishers, The Hague

Mas Coma S, Fons R, Feliu C, Bargues MDV, Valero MA & Galan-Puchades MT (1987) Conséquences des phénomènes liés à l'insularité dans les maladies parasitaires. La grande douve du foie (*Fasciola hepatica*) et les Muridés en Corse). Bulletin Société neuchâteloise sciences naturelles 110, 57-62.

Menard A, Agoulon A, L'Hostis M, Rondelaud D, Collard S & Chauvin A (2001) *Myocastor coypus* as a reservoir host of *Fasciola hepatica* in France. *Veterinary Research* 32, 499-508.

Menard A, L'Hostis M, Leray G, Marchandeau S, Pascal M, Roudot N, Michel V & Chauvin A (2000) Inventory of wild rodents and lagomorphs as natural hosts of *Fasciola hepatica* on a farm located in a humid area in Loire Atlantique (France). *Parasite* 7, 77-82.

Molan AL & Hussein MM (1988) A general survey of blood and tissue parasites of some rodents in Arbil province, Iraq. *Acta Pathologica Microbiologica et Immunologica Scandinavica* 3, 47-49.

Rondelaud D, Vignoles P, Abrous M & Dreyfuss G (2001) The definitive and intermediate hosts of *Fasciola hepatica* in the natural watercress beds in central France. *Parasitology Research* 87, 475-478.

Shimalov VV & Shimalov VT (2000) Findings of *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758 in wild animals in Belorussian Polesie. *Parasitology Research* 86, 527.

Smithers SR (1982) Fascioliasis and other trematode infections. In *Immunology of Parasitic diseases* (ed. Cohen, S. & Warren, K. S.), pp. 608-621. Oxford Blackwell Scientific Publications.

Spratt DM. & Presidente PJ (1981) Prevalence of *Fasciola hepatica* infection in native mammals in south eastern Australia. *Australian Journal of Experimental Biology & Medical Science* 59, 713-21.

Théron A & Pointier JP (1995) Ecology, dynamics, genetics and divergence of Trematode populations in heterogeneous environments: the model of schistosoma mansonii in the insular focus of Guadeloupe. *Research and Reviews in Parasitology* 55, 49-64.

Valero MA, Marcos MD, Fons R & Mas Coma S (1996) *Rattus rattus* (Rongeur, Muridae) réservoir de la fasciolose en Corse: étude comparative de populations naturelles de *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: Fasciolidae) adultes, chez le rat noir et les bovins. *Vie Milieu* 46, 379-380.

Valero MA, Marcos MD, Fons R & Mas Coma S (1998) *Fasciola hepatica* development in the experimentally infected black rat *Rattus rattus*. *Parasitology Research* 84, 188-194.

Valero MA, Panova M, Comes AM, Fons R & Mas Coma S (2002) Patterns in size and shedding of *Fasciola hepatica* eggs by naturally and experimentally infected murid rodents. *Journal of Parasitology* 88, 308-13.

Vigne JD (1992) Zooarcheology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Review*. 22, 87-96.

Tables

Table 1 : ANOVA for mass specific energy expenditure (general model), with temperature, parasitism and interaction term as independent factors.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Model	17122,90	21	815,378	16,46	0,0000
Residual	15455,60	312	49,5372		
Total (corrected)	32578,50	333			

Table 2 : ANOVA Type 3 for mass specific energy expenditure with temperature, parasitism and interaction term as independent factors.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Temperature	7810,61	10	781,061	15,77	0,0000
Parasitism	7610,80	1	7610,8	153,64	0,0000
Temperature x Parasitism	1201,82	10	120,182	2,43	0,0086
Residual	15455,60	312	49,5372		
Total (corrected)	32578,50	333			

Table 3 : ANOVA for host body mass (general model), with host sex, parasitism and interaction term as independent factors.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Model	39839.90	3	13280.00	30.74	0.0000
Residual	142583.00	330	432.07		
Total (corrected)	182423.00	333			

Table 4 : ANOVA for host body mass with host sex, parasitism and interaction term as independent factors.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Sex	36186.30	1	36186.30	83.75	0.0000
Parasitism	4645.27	1	4645.27	10.75	0.0012
Sex x Parasitism	9919.91	1	9919.91	22.96	0.0000
Residual	142583.00	330	432.07		
Total (corrected)	182423.00	333			

Figures

Fig 1 : Effect of ambient temperature ($^{\circ}\text{C}$) on mass specific energy expenditure ($\text{mean} \pm \text{SE J.g}^{-1}\text{hr}^{-1}$) adjustments to parasite infection.

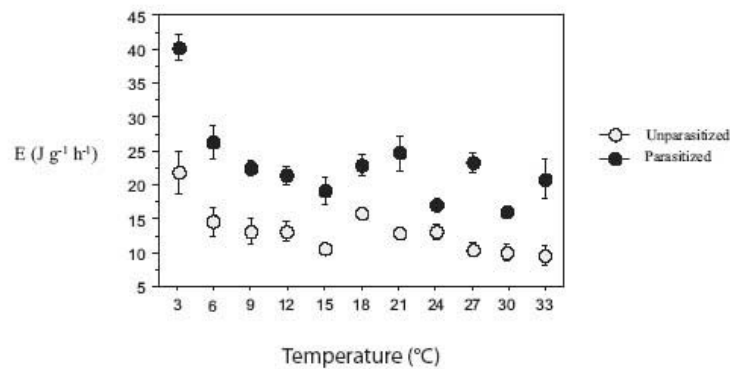
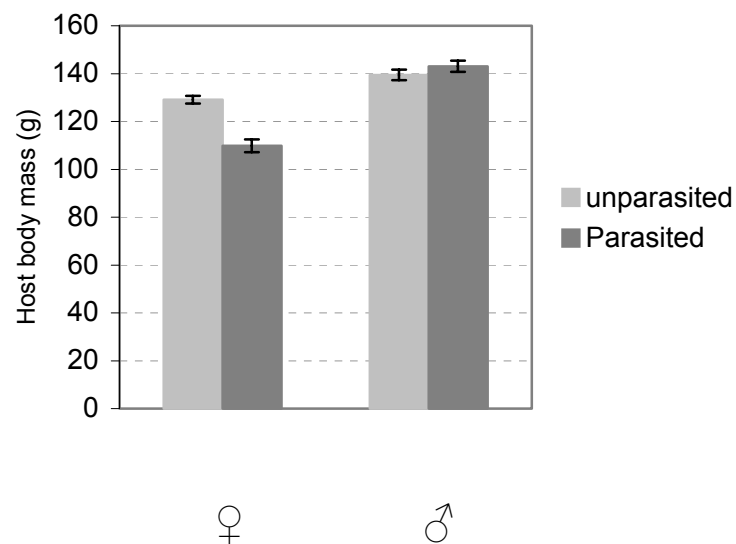


Fig. 2 : Histogram of Rat's body mass ($\text{mean} \pm \text{SE}$) in relation to sex and parasitism by *Fasciola hepatica*. Results show a differential effect of parasitism on body mass according to host sex.



II. Ajustements métaboliques chez la musaraigne des jardins

A. Principaux résultats

Le métabolisme énergétique d'une espèce est fonction de multiples paramètres tels que la productivité de son habitat (Corp *et al.*, 1999), son régime alimentaire, la masse relative de ses organes (White & Seymour, 2003), sa phylogénie (Genoud, 1988) et bien sûr sa taille corporelle (West *et al.*, 2003).

Les populations insulaires de musaraigne des jardins *Crocidura suaveolens* se distinguent de leurs congénères continentales par un accroissement de leur taille. Les individus de Porquerolles et ceux de Corse sont affectés de gigantisme. De plus, en l'absence d'un grand nombre d'espèces d'invertébrés sur les îles, source de nourriture, *C. suaveolens* a élargi sa gamme de proies consommables (Poitevin *et al.* 1987). De nouvelles pressions sélectives ont induit un cortège de réponses évolutives propres aux individus insulaires. Comme le suggère McNab (1994, 2002) il est fort probable qu'à l'ensemble de ces modifications écologiques, démographiques, comportementales et génétiques s'ajoutent des adaptations physiologiques à la vie sur les îles. Nous avons choisi de comparer, par rapport au continent, les réponses métaboliques de deux populations de musaraignes provenant d'îles à superficie et degré d'isolement distincts : Porquerolles et Corse. La quantification des paramètres physiologiques de *Crocidura suaveolens* continentale et insulaire est replacée dans un cadre plus général. La comparaison est élargie à deux autres espèces de musaraignes Crocidurinae : *Crocidura russula* et *Suncus etruscus*. L'analyse sera ainsi plus robuste et permettra de mieux cerner les causes explicatives des phénomènes observés sur les îles (Garlan, & Adolph, 1994).

Les mesures de taux de métabolisme au repos (Resting Metabolic Rate – RMR) de *Crocidura russula*, *C. suaveolens*, et *Suncus etruscus* sont en accord avec la littérature portant sur les Crocidurinae (Gebczynsky, 1971 ; Fons & Sicart, 1976 ; Sparti & Genoud, 1989 ; Brown *et al.*, 1997). Nous observons également des cas de torpeur (hypothermie réversible) chez les trois espèces, de même que pour les

populations insulaires de *C. suaveolens*. Ce comportement est propre à cette sous-famille de musaraignes. Elle assure une réduction des besoins énergétiques lors des phases d'inactivité circadienne ou lorsque les conditions environnementales sont défavorables (basses températures, absence de nourriture) (Nagel, 1989).

Les dépenses énergétiques des deux crocidures et de *Suncus etruscus* répondent à la température ambiante de la même manière que tous les mammifères (Knudsen & Kilgore, 1990 ; Ellison & Skinner, 1991 ; Aujard *et al.*, 1998). Les besoins sont minima entre 29 et 35°C dans la zone de neutralité thermique et deviennent de plus en plus élevés lorsqu'on s'en éloigne. Par ailleurs, plus l'espèce est petite, plus sa consommation augmente rapidement lorsque la température diminue. Cette réponse différentielle aux températures froides peut prendre part à la compréhension de l'aire de distribution de chaque espèce.

La comparaison de trois espèces de taille différente permet de confirmer que, plus l'espèce est petite, plus sa dépense énergétique par gramme est élevée alors que les besoins totaux sont plus faibles. Là encore, la relation allométrique liant taille et métabolisme est respectée chez les musaraignes.

Les différences de taille corporelle observées entre populations continentales et insulaires de musaraigne des jardins influencent la dépense d'énergie par gramme d'animal de la même manière que pour la relation interspécifique décrite précédemment. Les individus continentaux (4.5g) consomment plus par unité de poids que ceux de Porquerolles (6g) qui eux-mêmes ont des dépenses supérieures à ceux de Corse (8g).

En revanche, malgré leur gigantisme avéré, les populations insulaires gardent les mêmes besoins énergétiques totaux que leurs congénères continentaux plus petits. Ainsi, la relation liant taille du corps et dépense énergétique totale n'est plus respectée (McNab, 1999). McNab et Bonaccorso (2001) notent également que les adaptations métaboliques de chauves-souris insulaires ne correspondent pas à leur évolution morphologique.

Notre étude ne constitue qu'un préalable et bien d'autres analyses seront nécessaires à la compréhension des mécanismes sous-jacents autorisant ces ajustements physiologiques sur les îles. Nous pouvons toutefois avancer quelques hypothèses. L'élargissement de la niche alimentaire de *C. suaveolens* sur les îles pourrait induire des modifications en terme d'activité locomotrice ou d'efficacité et de

rendement alimentaire (Poitevin, 1984 ; Poitevin *et al.*, 1987). Par ailleurs, les modifications de charge parasitaire chez les musaraignes insulaires ont été largement décrites (Esteban Sanchis, 1983 ; Jiménez Piqueras, 1992). Il est fort probable que les parasites induisent des changements dans la physiologie de l'hôte, tant sur plan des dépenses énergétiques que sur la capacité de digestion (Kristan & Hammond, 2000).

Les causes évolutives de ces modifications sont d'ordres multiples. Le gigantisme et les modifications physiologiques de *C. suaveolens* pourraient s'expliquer par une absence de compétition avec *C. russula*, mais également par une réduction des pressions de prédation et une modification de l'abondance des ressources sur les îles. L'importance relative de ces trois facteurs est à prendre en considération.

C. suaveolens a été introduite en Corse par l'homme il y a 2500 ans (Vigne & Marinval Vigne, 1990). Ainsi, quelles que soient les forces sélectives à l'origine de ces ajustements, les adaptations morphologiques et métaboliques sont très rapides. Ce constat corrobore les données de McNab (1994 ; 2002) portant sur les oiseaux non volants des îles océaniques.

B. Article 2 : Energy expenditure in Crocidurinae shrews (Insectivora): Is metabolism is a key component of the insular syndrome?

Accepté à *Comparative Biochemistry and Physiology*

Voir Annexe

*Quatrième partie :
Ajustements
démographiques*

- *Rappel des objectifs*

Un certain nombre de travaux font état des modifications démographiques que développent les populations en situation d'isolement géographique (Sullivan, 1977 ; Tamarin, 1977 ; Blondel *et al.*, 1992). Les peuplements insulaires comportent un paradoxe : les meilleurs colonisateurs sont les espèces généralistes à bon pouvoir de dispersion et à fécondité élevée (stratégie « r ») alors que les conditions de vie sur les îles sélectionnent des caractères inverses (stratégie « K »). Alder et Levins (1994) prédisent que ce glissement évolutif englobe une inflation des densités, une diminution de la dispersion, de la durée de la saison de reproduction et de la fécondité, une maturité sexuelle moins précoce et une augmentation de la durée de vie.

Nous envisageons les conséquences de la fasciolose sur les traits d'histoire de vie (fécondité) du rat noir (*Rattus rattus*). La douve est présente chez le Rongeur seulement en Corse. Cette parasitose est la conséquence des modifications comportementales et écologiques du rat en relation avec le syndrome d'insularité. Ses conséquences sur la biologie de l'hôte méritent donc d'être analysées.

La fécondité de *Crocidura suaveolens* et de *C. russula* est plus faible en Corse et à Porquerolles par rapport au continent (Kahmann & Einlechner, 1959 ; Gosalbez *et al.*, 1984 ; Fons *et al.*, 1997a).

Par ailleurs certains travaux assurent que les causes de mortalité extrinsèque sont réduites sur les îles (Alder & Levins, 1994 ; Blondel, 1995 ; Hochberg, 2001). Ce phénomène aurait des conséquences sur les taux de sénescence des populations insulaires (Ricklefs & Scheuerlein 2001). Nous testerons donc l'hypothèse d'un allongement de la durée de vie sur les îles et d'un ralentissement des taux de sénescence chez la musaraigne des jardins.

I. Influence de la fasciolose sur les paramètres démographiques du rat noir en Corse

Nous avons mis en évidence que l'infestation du rat noir par la douve du foie est un cas fréquent en Corse. Les prévalences sont élevées. Plusieurs foyers

d'infestation ont été recensés avec la présence régulière du Digène chez le Rongeur, quelle que soit la saison. Le rat noir peut ainsi jouer potentiellement le rôle d'hôte réservoir.

Les parasites ont un impact sur les traits d'histoire de vie de leurs hôtes tels que la fécondité ou la survie (Munger & Karasov, 1991 ; Albon *et al.*, 2002). Dans la mesure où nous nous trouvons face à un transfert latéral, il est particulièrement intéressant de quantifier les effets de la douve du foie sur les traits de vie du rat. Pour ce faire, nous avons comparé la fécondité des rats infestés par la douve à celle de rats non porteurs. Cette étude aidera à déterminer si le rat noir constitue réellement un bon hôte pour la douve du foie.

A. Méthodes

L'évaluation de l'impact de la douve du foie sur la fécondité du rat est menée sur des individus sauvages naturellement infestés par le Digène. L'étude est replacée dans un cadre plus général : le nombre de jeunes par portée de rats corses non infestés ou infestés par la douve sera comparé à celui d'autres îles et stations continentales.

Chaque campagne d'échantillonnage sur les îles ou sur le continent dure au minimum quatre jours pour chaque localité. Les micromammifères sont capturés à l'aide de pièges Firobin. Tous les rats porteurs de douve proviennent de l'un des six foyers d'infestation définis plus haut (seconde partie, II, B).

De retour au laboratoire, les rats sont placés isolément dans des cages au sol grillagé. Les fèces sont récupérées dans un plateau. Les conditions d'élevage sont identiques à celles décrites dans l'article 1. La technique de Kato Katz permet de connaître les individus porteurs du Digène *Fasciola hepatica*. Une fois les individus sains et infestés identifiés, les rats sont placés en couple. Les rats continentaux et ceux provenant d'autres îles que la Corse sont tous non porteurs de douve. Pour les rats corses, nous procédons à diverses combinaisons : (1) mâle et femelle sains, (2) mâle et femelle infestés ou (3) l'un des deux seulement est infesté.

Les rats sont maintenus en animalerie jusqu'à leur mort naturelle. La présence de *Fasciola hepatica* est alors toujours confirmée par autopsie.

B. Résultats

Au total, 384 portées ont été obtenues pour des couples provenant du littoral méditerranéen français (Pyrénées Orientales), des îles d'Hyères, de Corse (infestés ou non par la douve), des archipels satellites de Corse (Cerbicales et Lavezzi) et des Açores (îles océaniques atlantiques) (Tableau 4.1).

Il n'existe pas de différence de la taille de la portée quelle que soit la combinaison des couples porteurs de douve (♂ infesté ♀ saine / ♂ sain ♀ infestée / ♂ et ♀ infestés) (test de Mann Whitney $p=0.05$, significativité pour $p<0.05/n$ avec $n=23$, nombre de tests). En revanche dès l'instant où l'un des rats du couple est infesté (ou les deux) la fécondité diffère de celle des congénères corses sains (test de Mann Whitney $p < 0.0023$) (Tableau 4.2).

Certaines différences inter-îles dans le nombre de jeunes par portée sont significatives. Les rats des îles d'Hyères présentent une fécondité qui se singularise de celle de toutes les autres îles méditerranéennes et des Açores. Quelle que soit l'île concernée, le nombre de jeunes par portée est toujours plus faible par rapport au continent (Tableau 4.2).

	Corse				Hyères	Lavezzi	Cerbicales	Açores	Continent
	♂ et ♀ infestés	♂ infestés ♀ saines	♂ sains ♀ infestées	♂ et ♀ sains					
Nombre de portées	36	43	42	91	47	35	15	23	51
Nombre de nouveau-nés	138	173	164	398	263	140	52	83	383
Taille de la portée	$3,8 \pm 0.9$	$4,0 \pm 0.7$	$3,9 \pm 0.7$	$4,3 \pm 1.1$	$5,6 \pm 1.2$	$4,0 \pm 0.6$	$3,4 \pm 0.5$	$3,6 \pm 0.7$	$7,5 \pm 1.0$

Tableau 4.1 : Nombre de portées, nombre total de nouveau-nés et taille moyenne de la portée \pm erreur standard obtenus pour des couples provenant de différentes localités continentales et insulaires.

		Corse		Hyères	Lavezzi	Cerbicales	Açores	Continent
		♂ et/ou ♀ infestés	♂ et ♀ sains					
Corse	♂ et/ou ♀ infestés	/	0,0012	<0,0001	0,720	0,0330	0,071	<0,0001
	♂ et ♀ sains		/	<0,0001	0,033	0,0013	0,0014	<0,0001
	Hyères			/	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
	Lavezzi				/	0,018	0,045	<0,0001
	Cerbicales					/	0,710	<0,0001
	Açores						/	<0,0001
	Continent							/

Tableau 4.2 : Test de Mann Whitney mettant en évidence les différences de la taille de la portée de rats provenant du continent et de différentes îles méditerranéennes et atlantiques. Les différences significatives sont représentées en italique ($p < 0.0023$, valeur significative avec correction de Bonferroni).

C. Discussion

En Corse, le nombre moyen de jeunes par portée des rats infestés correspond à 84% de celui des rats non porteurs de douve. La présence du Digène induit donc une diminution de fécondité de 16%. Comme cela a déjà été démontré, le parasitisme a un effet néfaste sur la fécondité de l'hôte et peut, à terme, déstabiliser sa dynamique démographique (Munger & Karasov, 1991 ; Hudson *et al.*, 1992 ; Albon *et al.*, 2002).

Au-delà de la réduction de la fécondité, le parasite pourrait affecter bien d'autres traits relatifs à la reproduction : âge à la maturité sexuelle, taux de gestation dans la population, saison de reproduction, nombre de portées par saison. Nous démontrons que l'impact du parasite sur la taille de la portée est considérable mais l'effet réel de la fasciolose est peut-être encore davantage marqué que ne l'illustrent nos résultats.

La taille des portées n'est pas significativement différente selon que le mâle, la femelle ou les deux sont infestés par la douve. Cependant, le nombre moyen de jeunes par portée est plus faible pour les couples où les deux rats sont infestés et à l'inverse la fécondité augmente pour les couples où, seul le mâle est porteur de la douve. Les couples dont la femelle est la seule parasitée produisent des portées de taille intermédiaire.

L'influence du sexe du parent infesté, bien que non significative, est digne d'intérêt. Le maintien du système immunitaire et la réparation des tissus lésés est coûteux et se fait certainement au détriment d'autres fonctions physiologiques (Lochmiller & Deereberg, 2000). Nos études métaboliques suggèrent que la présence de la douve du foie chez le rat a davantage d'impact chez les femelles que chez les mâles (diminution de la masse corporelle). Par ailleurs, l'investissement dans la reproduction est bien plus conséquent pour les femelles que pour les mâles. Tous deux font face à un compromis entre coût lié au parasitisme et coût associé à la reproduction. Cependant, ce compromis a certainement des conséquences bien plus marquées sur le rendement de reproduction des femelles que sur celui des mâles.

Les travaux à venir devraient s'intéresser au poids corporel des nouveau-nés, selon que le père ou la mère est infesté par le Digène. L'infestation des femelles pourrait induire une réduction du poids des jeunes à la naissance.

En parallèle de l'impact de la douve du foie sur la fécondité du rat, nos analyses illustrent une diminution de fécondité du rat noir insulaire. Ce phénomène est commun à toutes les îles océaniques et continentales. Bien que les rats insulaires ne manifestent pas tous les mêmes adaptations morphologiques selon les îles (gigantisme ou nanisme) (Granjon & Cheylan, 1990b), il est intéressant de noter que toutes les populations insulaires, à des degrés divers, ont réduit leur fécondité.

R. rattus a été introduit par l'homme aux Açores comme en Méditerranée. L'évolution à la baisse du nombre de jeunes par portée a donc été très rapide.

II. Reproduction, survie et sénescence chez les musaraignes insulaires

A. Les paramètres reproductifs

La capacité de reproduction d'un individu est fonction d'un ensemble de traits tous corrélés entre eux : âge de la maturité sexuelle, durée de gestation, taille de la portée, âge du sevrage des jeunes, intervalle entre deux portées, durée de la saison de reproduction, durée de vie. Chez les mammifères, ces paramètres sont influencés par de multiples facteurs dont les principaux sont la taille corporelle, la taille du

cerveau, le taux de métabolisme, la densité des populations et les taux de mortalité, (Promislow & Harvey, 1990 ; Alder & Levins, 1994).

Certains travaux constatent, en parallèle, d'autres modifications démographiques, une diminution de fécondité chez les mammifères insulaires (*in* Alder et Levins, 1994) et attribuent plus particulièrement cette évolution des traits d'histoire de vie à une diminution des taux de mortalité (Palkovacs, 2003).

Cette section fait le bilan des données disponibles et de nos observations personnelles sur la biologie de la reproduction des musaraignes en conditions continentale et insulaire.

- **Saison de reproduction**

Alder et Levins (1994) prédisent une diminution de la durée de la saison de reproduction en milieu insulaire.

Les nombreuses sessions de piégeage organisées en Corse montrent que la saison de reproduction de la musaraigne des jardins s'étale de mars-avril à septembre-octobre (ces données sont confirmées dans nos élevages). A cette période, de nombreuses femelles sont capturées gestantes ou lactantes et les mâles montrent tous les signes d'activité sexuelle (testicules développés, odeur forte). Nos observations ne mettent en évidence aucune modification de la saison de reproduction chez la musaraigne des jardins de Corse par rapport au continent (Vlasak, 1989).

- **Taille de la portée**

Plusieurs travaux se sont penchés sur la fécondité des deux espèces de musaraigne sur les îles méditerranéennes. Le nombre de jeunes par portée a été étudié en Corse (Fons *et al.*, 1997a), à Porquerolles (Fons *et al.*, 1997a), Minorque (Mas Coma, communication personnelle) et sur les îles Scilly (Rood, 1965) pour *C. suaveolens* ; en Sardaigne (Kahmann & Einlechner, 1959), à la Meda Gran (Gosalbez *et al.*, 1984) et à Ibiza (Alcover, 1979) pour *C. russula*. Tous les auteurs soulignent une diminution de fécondité des populations insulaires par rapport au continent. Au contraire, la fécondité des musaraignes continentales est stable quelle que soit la région géographique échantillonnée. Vlasak (1989) et Fons *et al.* (1997a), s'accordent par exemple sur le nombre de jeunes par portées de populations tchèques et françaises de *C. suaveolens*. Elles appartiennent pourtant à deux

lignées génétiques distinctes et sont associées à des contraintes environnementales différentes. Les comparaisons existantes entre îles et continent ne portent pas obligatoirement sur les populations continentales à l'origine des lignées insulaires. Toutefois, la fécondité en milieu continental est stable et toujours plus élevée que sur les îles.

- **Poids des nouveau-nés**

Le poids des nouveau-nés est corrélé négativement à la taille de la portée. Ces deux traits sont soumis à un compromis. Ainsi, quelle que soit la taille de la portée, le poids des nouveau-nés au total reste le même. Seul l'investissement en temps diffère car la conception de jeunes plus gros est plus longue (Promislow & Harvey, 1990).

La musaraigne des jardins illustre bien ce compromis. La diminution de fécondité en Corse conduit à une augmentation de la taille des jeunes à la naissance qui sont deux fois plus gros que ceux du continent. Toutefois, le poids total de la portée reste le même. Le nombre moyen de jeunes par portée en Corse est de 2.6 pour un poids de 0.9 à 1.0g contre 4.6 petits en moyenne d'un poids de 0.42 à 0.65g sur le continent (Fons *et al.*, 1997a).

Selon Hart et Begon (1982), le rapport poids de la portée - poids de la mère est un bon estimateur pour comparer l'énergie allouée à la reproduction entre populations distinctes. Les musaraignes de Corse sont bien plus grosses que celles du littoral méditerranéen français (6 à 13g contre 3 à 5.4g). Ainsi, le poids de la portée correspond à 50% du poids de la mère sur le continent et à 18 % en Corse (Fons *et al.*, 1997a). L'hypothèse d'une diminution de l'investissement dans la reproduction des musaraignes de Corse est donc envisageable (Hart & Begon, 1982).

- **Soins aux jeunes**

Les élevages mis en place lors de ce travail permettent de décrire en détail les principales étapes du développement post-natal des nouveau-nés de *C. suaveolens* corse.

Jour 1 - Les jeunes naissent nus et aveugles. La peau ridée, d'une couleur rosée, laisse entrevoir les organes. Le conduit auditif est obturé et les pavillons externes de l'oreille sont repliés et collés. Les lèvres sont soudées, seule une petite

ouverture vers l'avant leur permet de téter. Les vibrisses faciales et caudales sont visibles. Les nouveau-nés ne tiennent pas sur leurs pattes, et se reposent sur le ventre. Ils se déplacent à peine, en rampant.

Jour 2 - La peau demeure rosée mais teintée de noir par la mélanine. Sur la tête, la structure des pariétaux est apparente.

Jour 3 - La peau a un aspect de moins en moins rosé. Les petits poussent des cris audibles.

Jour 4 - Les jeunes sont toujours aveugles mais la couleur rosée du tégument a presque disparu. La peau est noirâtre sur les pattes, la tête, le corps et la queue.

Jour 6 - Les cris sont plus forts. La peau est désormais noire. Les yeux et les oreilles sont toujours fermés mais la bouche est maintenant bien ouverte. Ils se déplacent sans traîner l'abdomen.

Jour 7 - Le corps a un aspect velouté. Il devient possible de sexer les jeunes surtout les femelles, dont les mamelles inguinales sont facilement repérables. Jusqu'au 7 - 8^{ème} jour, la mère porte les petits dans la gueule pour les déplacer.

Jour 8 - Les petits et la mère se déplacent en formant une caravane. Ce procédé de déplacement intervient avec l'ouverture du méat acoustique. Ils peuvent alors détecter les bruits provoquant leur fuite. Un jeune mord la femelle au niveau de la queue. Le deuxième jeune s'accroche de la même façon à celui qui le précède et ainsi de suite, formant alors une file indienne avec autant de « wagons » qu'il y a de petits. Cette façon de se déplacer est spécifique aux musaraignes Crocidurinae.

Jour 9 ou 10 - Les yeux sont ouverts. Le corps montre un pelage luisant très foncé par rapport aux adultes. Les déplacements hors du nid s'intensifient.

Jour 14 - Les jeunes commencent à se nourrir seuls en complément de la tétée. Ils ne seront complètement sevrés que le 21^{ème} jour suivant la naissance. Ils ont alors pratiquement atteint leur taille adulte. L'unique différence réside dans l'aspect de la fourrure plus soyeuse et lustrée.

La durée de la lactation et des différentes étapes du développement post-natal des jeunes musaraignes corses est identique à ce qui fut observé pour les populations continentales de musaraigne des jardins (Vlasak, 1989). La durée des soins aux jeunes n'est pas modifiée. Elle est en accord avec les observations obtenues pour d'autres Crocidurinae.

A la lumière de l'ensemble des données exposées ici, nous pouvons conclure que les populations insulaires de musaraignes Crocidurinae se singularisent de leurs congénères continentales par une diminution de fécondité. Les données disponibles chez *C. suaveolens* montrent que cette stratégie est associée, à une augmentation du poids corporel des jeunes. Par ailleurs, le rapport poids de la portée - poids de la mère diminue et illustrerait une baisse de l'investissement dans la reproduction.

B. Durée de vie et sénescence en milieu insulaire

1) La survie sur les îles

La théorie des traits d'histoire de vie suppose que les organismes font face à un compromis entre reproduction et survie. Dans la mesure où la diminution de fécondité a été démontrée pour un certain nombre de groupes sur les îles, quelques travaux ont tenté de mettre en évidence, pour corollaire, un allongement de la survie. Ces études sont rares et mettent parfois en lumière des patrons différents (Sullivan, 1977 ; Tamarin, 1977 ; Blondel *et al.*, 1992 ; Alder et Levins, 1994).

Le cas particulier de la mésange bleue en Corse illustre les difficultés et les biais liés à l'évaluation de la survie en milieu naturel. Des modifications démographiques ont été soulignées pour la population de Corse (inflation des densités, et diminution du nombre de jeunes par portée) mais aucune différence dans la survie des adultes des populations insulaires n'est visible (Blondel *et al.*, 1988 ; 1992). Certains points peuvent expliquer ce résultat. La survie est corrélée positivement à la taille corporelle et celle des mésanges corses est plus réduite que sur le continent. Les nichoirs utilisés pour les suivis limitent les risques de prédation et de parasitisme au nid et atténuent ainsi les différences de mortalité des jeunes entre île et continent. La dispersion est différente en Corse et le nombre d'oiseaux émigrants diffère certainement entre les deux régions du suivi. Le compromis entre survie et reproduction implique bien d'autres paramètres que le nombre de jeunes par portée et la survie des adultes. La survie des jeunes a certainement une importance cruciale. Enfin, cette étude comparative ne peut pas être extrapolée à un autre point continental ou corse et se limite aux conditions strictes des milieux considérés (Blondel *et al.*, 1988).

Ce travail montre que, lors des études de terrain, une multitude de paramètres entre en considération pour l'évaluation de la survie. Les causes profondes des patrons observés sont difficiles à distinguer. Promislow et Harvey (1990) assurent que, si l'on exclut la taille corporelle, la force principale qui régit l'évolution des traits d'histoire de vie des mammifères est la mortalité. Si la mortalité augmente, la maturité sexuelle survient plus tôt, la taille de la portée est élevée avec des jeunes plus petits à la naissance. Mais, ce phénomène est circulaire : selon les stratégies adaptatives choisies, les taux de mortalité sont accrus ou diminués. La mortalité est tantôt une cause, tantôt une conséquence de l'évolution des traits de vie (Promislow & Harvey, 1990). Pour s'affranchir de cette question les auteurs proposent de distinguer mortalité intrinsèque et extrinsèque. La mortalité intrinsèque est fonction de l'investissement fourni dans la reproduction (Promislow & Harvey, 1990). Elle augmente également avec l'âge, comme conséquence du vieillissement (Ricklefs & Scheuerlein, 2001). La mortalité extrinsèque correspond aux facteurs environnementaux tels que la prédation le parasitisme, l'absence de nourriture ou encore les aléas climatiques (Promislow & Harvey, 1990). Ricklefs et Scheuerlein (2001) estiment que la mortalité extrinsèque est tellement élevée dans la nature que très peu d'individus survivent assez longtemps pour subir les conséquences délétères du déclin de leurs fonctions physiologiques. Ainsi, les patrons de vieillissement ne sont observés que dans les populations naturelles protégées des facteurs de mortalité extrinsèque.

En milieu insulaire on estime que les facteurs de mortalité extrinsèque sont réduits (*in* Blondel, 1995 et Hochberg, 2001), autorisant peut-être un allongement de la durée de vie. De plus, chez les musaraignes insulaires, l'investissement dans la reproduction semble moins important que sur le continent. Ce dernier point pourrait limiter les facteurs de mortalité intrinsèque. Enfin, la taille corporelle est plus grande sur les îles, laissant supposer un possible allongement de la durée de vie potentielle (Alder & Levins, 1994).

Avec l'âge, les coûts liés à la réparation des dysfonctionnements physiologiques sont supérieurs aux avantages sélectifs liés à l'augmentation de la probabilité de survie (les bénéfices sont estimés en terme de succès reproducteur). La sénescence serait la résultante de ce compromis (Futuyma, 1998). Ainsi, dans un environnement où les taux de mortalité intrinsèque et extrinsèque diminuent, la sélection naturelle pourrait favoriser les musaraignes à durée de vie plus longue et

aux meilleures aptitudes à vieillir (Promislow & Harvey, 1990 ; Ricklefs & Scheuerlein, 2001).

Nous souhaitons donc tester l'hypothèse d'un vieillissement différentiel entre populations continentales et insulaires de musaraignes avec pour supposition une sénescence ralentie sur les îles. Nous avons décidé d'évaluer ce vieillissement en conditions de captivité. Ce procédé possède deux atouts. C'est seulement au laboratoire que s'exprime la durée de vie potentielle et que les processus de vieillissement sont apparents (Ricklefs & Scheuerlein, 2001). Par ailleurs, il permet de s'affranchir de la multitude de variables impliquées dans les suivis de terrain.

2) La mélatonine

a Synthèse

La mélatonine est un dérivé de la sérotonine, principalement produite de nuit par la glande pinéale (Chan *et al.*, 1990 ; Pang *et al.*, 1990). L'alternance du jour et de la nuit (cycle de 24 h) synchronise le rythme de production. Le contrôle de ce rythme fait intervenir une voie nerveuse complexe (Figure 4.1). L'information lumineuse, captée par la rétine, synchronise l'activité rythmique endogène des horloges circadiennes localisées dans les noyaux suprachiasmatiques de l'hypothalamus (NSC). L'information rythmique est ensuite transmise aux noyaux paraventriculaires, puis aux ganglions cervicaux supérieurs, lesquels envoient une innervation noradrénergique vers la glande pinéale. La libération nocturne de noradrénaline stimule des récepteurs adrénergiques (α et β). Il s'en suit une activation de l'arylalkylamine *N*-acétyltransférase (AANAT) qui catalyse la conversion de sérotonine en *N*-acétylsérotonine. Cette dernière est convertie en mélatonine *via* l'hydroxyindole-*O*-méthyltransférase (HIOMT) (Touitou *et al.*, 1998 ; Klein *et al.*, 1997 ; Falcón, 1999).

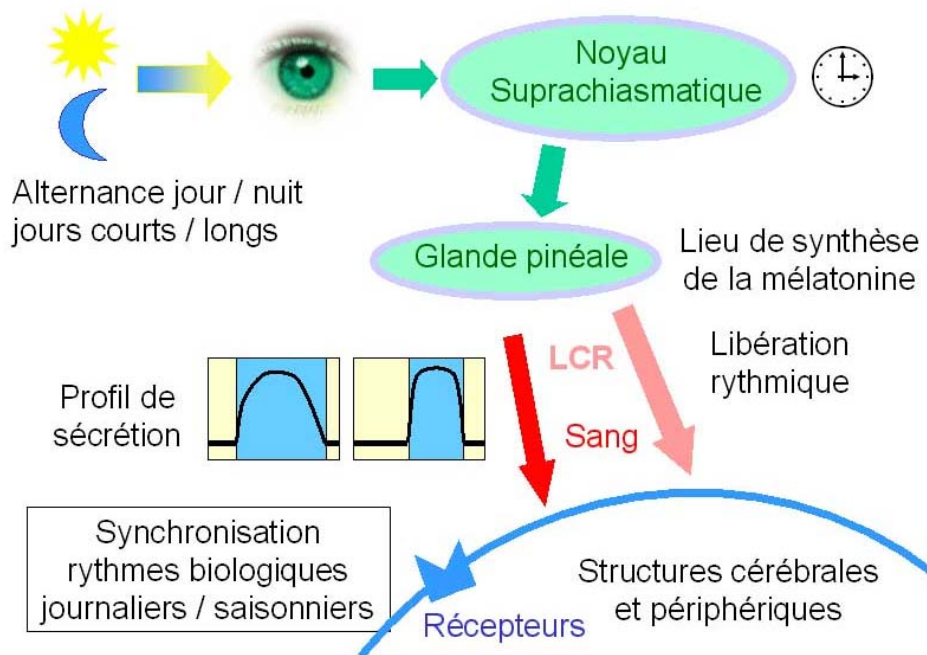


Figure 4.1 : La mélatonine est une hormone dont la production est rythmée par l'alternance du jour et de la nuit. Cette synthèse est contrôlée par une voie nerveuse complexe. LCR = liquide céphalo-rachidien.

b Effets

Les effets de la mélatonine sont multiples. Elle est impliquée dans la synchronisation de comportements, de métabolismes et de régulations physiologiques à périodicité journalière (activité locomotrice, cycles de veille/sommeil, température corporelle) ou annuelle (reproduction, renouvellement du pelage). Une partie de ces effets s'exerce *via* les récepteurs MT1 et MT2 fortement exprimés dans les NSC. La mélatonine module le système immunitaire et possède des propriétés antioxydantes et anticancéreuses (Touitou *et al.*, 1998 ; Parmar *et al.*, 2002 ; Erren *et al.*, 2003). Une hypothèse a été avancée selon laquelle un dysfonctionnement des horloges circadiennes et de leur signal mélatoninergique pourrait causer prématurément cancer et vieillissement (Erren *et al.*, 2003). Au cours du vieillissement le rythme de sécrétion de la mélatonine baisse progressivement et une désynchronisation des activités rythmiques apparaît (Saint Girons & Fons, 1978).

3) Avantages du « modèle musaraigne »

Les musaraignes Crocidurinae sont extrêmement rythmées, à la fois aux plans

journalier (activité, température corporelle) et saisonnier (mue, reproduction). Leur second atout principal est de maintenir, en captivité, ces étapes de vie au même moment que dans la nature. Les Changements de pelage, l'activité rythmique, la thermorégulation et la reproduction sont altérés lors de la sénescence (Fons, 1988).

a Rythmes saisonniers

Crocidura russula et *C. suaveolens* présentent deux changements saisonniers de pelage par an soit quatre mues distinctes au cours de leur vie (Figure 4.2). Le premier a lieu de mai à septembre, selon la période de naissance. Il s'agit du remplacement de pelage juvénile par le premier pelage d'été. Cette mue se dirige de la queue vers la région inguinale. Lors de la deuxième mue, le pelage du premier été est remplacé par celui du premier hiver. Cette mue progresse du dos vers le ventre (Figure 4.3). Elle a lieu d'août à décembre. La troisième mue, entre février et mai se traduit par le remplacement du pelage du premier hiver par celui du second été. La progression se fait de la tête vers la queue. La quatrième mue donne le pelage du deuxième hiver (Lopez-Fuster *et al.*, 1986). Il s'agit d'un changement de pelage diffus, sans direction précise. Les poils deviennent humides et gras, collés en pinceaux (Figure 4.4). Fons (1974a) qualifie ce changement de pelage de mue sénile ou mue d'automne avortée. Au-delà du mois d'août, rares sont les individus rencontrés dans la nature porteurs de ce pelage. En effet, très peu de musaraignes survivent à leur second été (Jeanmaire-Besançon, 1986). En revanche, les individus captifs peuvent vivre beaucoup plus longtemps. Pour autant, cette mue qui perdure plusieurs mois, n'arrive jamais à terme (Fons, 1974a ; observation personnelle).

Dans la nature comme en captivité, la saison de reproduction s'étale de mars-avril à septembre-octobre. Les mâles ont des testicules bien développés et dégagent une odeur musquée caractéristique. Bon nombre de femelles capturées à cette période sont lactantes ou gestantes (Fons, 1988 ; observation personnelle).

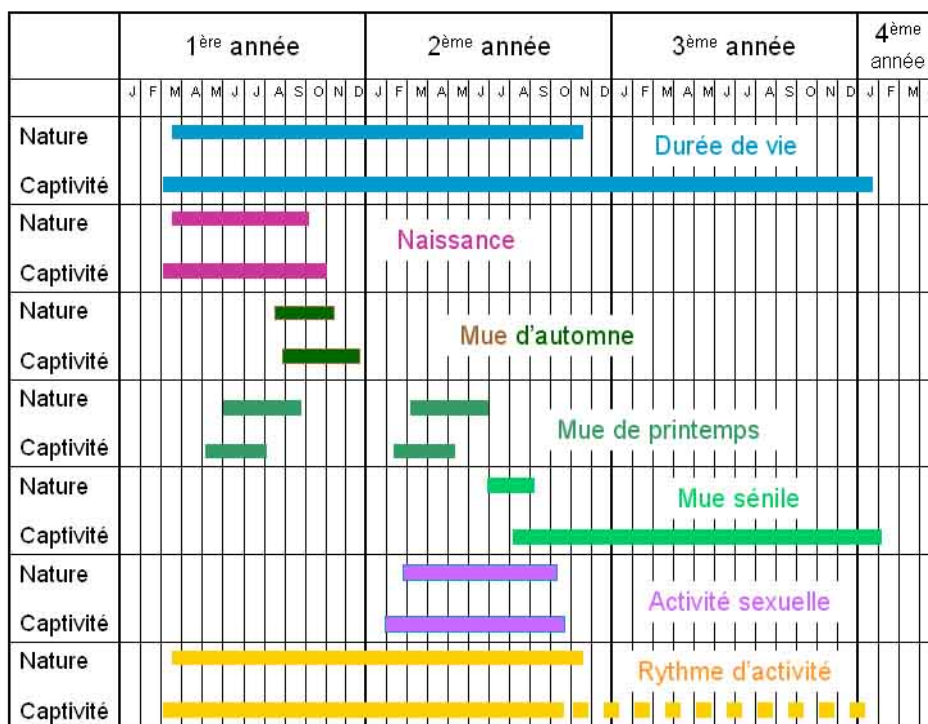


Figure 4.2 : Chronologie des étapes de vie des crocidures. Dans la nature comme en captivité certains états biologiques et physiologiques interviennent aux mêmes périodes.



Figure 4.3 : Premier changement de pelage d'automne d'une jeune *Crocidura russula*. Son pelage juvénile, court, clair et soyeux, est remplacé par un pelage d'hiver, long et foncé. Le front de mue est nettement visible et se déplace de la queue vers la tête (Cliché Magnanou).

Figure 4.4 : Les musaraignes âgées se singularisent par leur pelage gras, d'apparence humide. Le cliché présente une pachyure étrusque âgée de 18 mois (Cliché Magnanou).



b Rythmes journaliers

Durant la première année de vie, et en toute saison, les musaraignes présentent une activité polyphasique, fondamentalement crépusculaire et nocturne et un rythme de la température corporelle à hypothermie diurne (Fons & Saint Girons, 1976 ; Vogel *et al.*, 1981). Par la suite, les vieux individus manifestent une grande irrégularité. Actifs jour et nuit, ils sont arythmiques (Saint Girons & Fons, 1978). Ce comportement modifié joue vraisemblablement un rôle dans l'élimination des vieux individus dans la nature (thermorégulation défaillante et plus grande susceptibilité aux prédateurs).

c Durée de vie

Dans la nature, la durée de vie des musaraignes *C. russula* et *C. suaveolens* est estimée à 16 - 18 mois (Fons, 1988). Grâce au critère de l'abrasion dentaire, Jeanmaire-Besançon (1986) évalue l'âge de musaraignes musette sauvages. Seulement 0.4% de la population considérée atteint l'âge de 27 mois.

La longévité est considérablement accrue en captivité (Figure 4.2). La durée de vie potentielle est alors atteinte. Les musaraignes vivent fréquemment jusqu'à 28 voire 32 mois. Les premiers signes de vieillissement se manifestent cependant au même âge que dans la nature (désynchronisation des activités rythmiques journalières et saisonnières) (Fons, 1988 ; observation personnelle). Ainsi, au laboratoire, la vieillesse bénéficie d'un allongement.

Les processus de sénescence peuvent alors être suivis aisément chez les musaraignes en captivité. De plus leur durée de vie est suffisamment courte pour permettre des études rapides. Les musaraignes constituent donc un modèle pertinent et unique pour étudier les modalités du vieillissement chez les mammifères.

4) Objectifs

Dans un premier temps, il s'agit de rechercher si les musaraignes maintiennent leur fonction mélatoninergique avec l'âge. Pour ce faire, nous avons étudié au cours de la vie des musaraignes, les profils de sécrétion de la mélatonine plasmatique et la structure de la glande pinéale pour les deux espèces *Crocidura suaveolens* et *Crocidura russula*.

Compte tenu du rôle dévolu à la mélatonine, il était intéressant de déterminer si l'hormone joue un rôle actif dans les processus de sénescence des musaraignes. Ainsi, nous avons suivi les étapes du vieillissement chez des individus complétés en mélatonine comparativement à des groupes témoin. Ce suivi est basé sur l'évolution du rythme nycthéral de l'activité locomotrice, reconnu comme dégradé avec le vieillissement (Saint Girons & Fons, 1978).

Si nous mettons en évidence l'implication concrète de la mélatonine dans les processus de vieillissement, cette hormone pourra être considérée comme un outil réellement pertinent pour quantifier l'évolution de la sénescence en milieu insulaire. Afin d'aboutir à l'objectif premier de ce travail, l'étude sera alors élargie aux populations insulaires et continentales de *C. russula* et *C. suaveolens* respectivement.

5) Méthodes

Il est très difficile voire impossible d'évaluer l'âge des musaraignes dans la nature. Nous avons donc mis en place un lourd dispositif d'élevage et de reproduction en captivité. *Crocidura russula*, la plus abondante sur la Côte Vermeille, est aussi celle des trois espèces de musaraignes dont la reproduction est la mieux maîtrisée. La musaraigne musette continentale constitue donc la population de référence pour les études préliminaires engagées. Une seconde population, *Crocidura suaveolens* de Corse, est déjà incluse dans les analyses. Tous les individus considérés dans le présent travail proviennent des élevages du Centre d'Ecologie. Seule la première génération de musaraignes nées au laboratoire est utilisée (parents sauvages) afin d'éviter au maximum l'évolution des populations en captivité. Les techniques d'élevage sont identiques à celles décrites dans l'article 2 (Figure 4.5).

a Evolution des taux plasmatiques avec l'âge

Des prélèvements en phases diurne (16h) et nocturne (22h - temps universel) sont effectués pour chacune des tranches d'âge.

Du fait de la petite taille des musaraignes et de la quantité de sang nécessaire au dosage, il est indispensable d'euthanasier l'animal lors des prélèvements sanguins. Après décapitation, le sang est immédiatement recueilli dans des tubes

héparinés. Après ouverture de la boîte crânienne, la glande pinéale et le cerveau sont extraits. Une à deux épiphyses par tranche d'âge sont destinées à une étude ultrastructurale. Les autres prélèvements sont congelés à -80°C.

Le sang est placé à +4°C pendant 4 heures. Il est ensuite centrifugé à température ambiante 20 min à 2500 tours/min afin d'en extraire le plasma. Il est ensuite stocké à -20°C. Les dosages sont réalisés grâce au kit Elisa (IBL, Hambourg).

b Ultrastructure de la glande pinéale

Les glandes pinéales sont fixées par immersion dans une solution de glutaraldéhyde à 1% et de paraformaldéhyde à 0.5% dans un tampon phosphate Sorensen 0.1M pH 7,4, durant une nuit à 4°C. Après rinçages dans le tampon, les pièces sont post-fixées au tetroxyde d'osmium à 1% dans le tampon Sorensen 0.1M pendant 1h30 à température ambiante. Enfin, les tissus sont déshydratés dans l'oxyde de propylène et inclus dans l'Araldite.

Des coupes semi-fines (1µm) sont effectuées pour chaque échantillon, colorées au bleu de méthylène et à l'azur II selon Richardson *et al* (1960). Enfin des coupes ultra-fines (500Å) sont réalisées à l'aide d'un ultramicrotome contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb (Reynolds, 1963), et enfin observées au microscope électronique à transmission HITACHI 7500. Les prises de vue sont effectuées à l'aide d'une caméra haute résolution AMT Advantage.

c Mélatonine et rythme d'activité

▪ *Implants*

Les implants sont fabriqués grâce à des tubes médicaux de diamètre extérieur 1.96mm et de diamètre intérieur 1.47 mm (Dow Corning, Silastic, Medical Grade Tubing, Lyon). La longueur du tube implanté est fonction de la quantité de mélatonine désirée. Pour les musaraignes (poids corporel compris entre 8 et 12g), la quantité de mélatonine recommandée est de 5mg. Ceci impose la fabrication d'implants de 5mm de longueur (Maurel, Communication personnelle).

Après découpe des tubes à la longueur souhaitée, l'une des extrémités est bouchée avec une colle silicone (CAF 4, Rhodorsil Silicones, Saint Fons). Le tout doit sécher pendant 12 heures à l'étuve à +37°C. Les tubes sont ensuite remplis de mélatonine jusqu'à obtention de la quantité souhaitée (N-acetyl 1-5-

methoxytryptamine, Sigma). Un cône de pipette sert d'entonnoir. La seconde extrémité est alors obturée avec la même colle et le tube est à nouveau placé 12 heures à l'étuve à +37°C.

Les implants placebos sont uniquement constitués du tube silicone vide, bouché à ses deux extrémités.

Le jour de l'expérimentation, les implants sont désinfectés grâce à un passage bref dans l'alcool à 90° et sont ensuite immergés dans du liquide physiologique. Les musaraignes sont anesthésiées au gaz par l'allotane. Leur pelage est désinfecté à l'alcool autour de la zone concernée et « peigné » afin de laisser entrevoir la peau. A l'aide d'un porte implant, la puce de mélatonine est placée en position sous-cutanée entre les deux omoplates. La zone lésée est ensuite désinfectée avec de la Bétadine. L'animal se réveille rapidement. Il est placé en observation pendant 24 heures, dans des conditions aussi stériles que possible.

- *Rythme d'activité*

Notre dispositif permet d'enregistrer, sans interruption ni perturbation extérieure, le rythme nyctéméral de l'activité locomotrice spontanée de chaque animal pour l'ensemble de la période d'expérimentation qui peut durer plusieurs mois.

Les musaraignes sont placées en condition de photopériode naturelle. La température est tamponnée mais proche des variations saisonnières.

L'influence de l'implant de mélatonine est observée sur des animaux âgés de 12 mois et plus. En effet, la phase de vieillesse n'intervient chez les musaraignes qu'au terme d'environ 14 à 16 mois de vie (Fons, 1988). A ce stade, l'activité locomotrice devient progressivement arythmique. Nous implantons donc les individus avant que cette phase de sénescence ne survienne et leur rythme est suivi jusqu'à leur mort naturelle. L'efficacité de l'implant est estimée à 3 mois (Maurel, communication personnelle). Les animaux sont donc réimplantés régulièrement. L'expérimentation prend fin lorsque toutes les musaraignes du lot expérimental ont disparu.

Trois groupes de musaraignes sont suivis simultanément :

- le premier est constitué des individus témoins. Il comprend des musaraignes *Crocidura russula* continentales, population de référence mais aussi des *C. suaveolens* de France continentale, de Porquerolles et de Corse.

- le second comprend les *C. russula* porteuses d'un implant diffusant un taux constant de mélatonine dans l'organisme.
- le troisième correspond aux musaraignes musette ayant un implant placebo.

Chaque individu est placé dans un terrarium individuel équipé d'un nid de plâtre à labyrinthe, reconstituant l'habitat naturel de la musaraigne (Fons, 1974b) (Figure 4.6). L'ouïe et l'odorat des crocidures est très développé. Avant de s'engager réellement hors du nid, elles sortent le museau à plusieurs reprises afin de détecter toute odeur ou mouvement extérieurs. Une seule fourche optique placée à l'entrée du nid assimilerait ces mouvements de la trompe à une sortie. Afin de contourner le problème, chaque nid est équipé de deux fourches optiques parallèles séparées de 2cm (Figure 4.7). Les musaraignes sont inactives lorsqu'elles sont au nid et actives à l'extérieur (observation personnelle). La fréquence horaire des entrées/sorties reflète bien l'état d'activité de l'animal.



Figure 4.5 : Les conditions propices à la reproduction des musaraignes sont strictes. L'espace doit être suffisant (terrariums d'environ 50x30x70). Les nids sont constitués de mousse et protégés par un tunnel de liège. La nourriture des femelles gestantes et lactantes est régulièrement complétée en grillons (*Clichés Magnanou*).

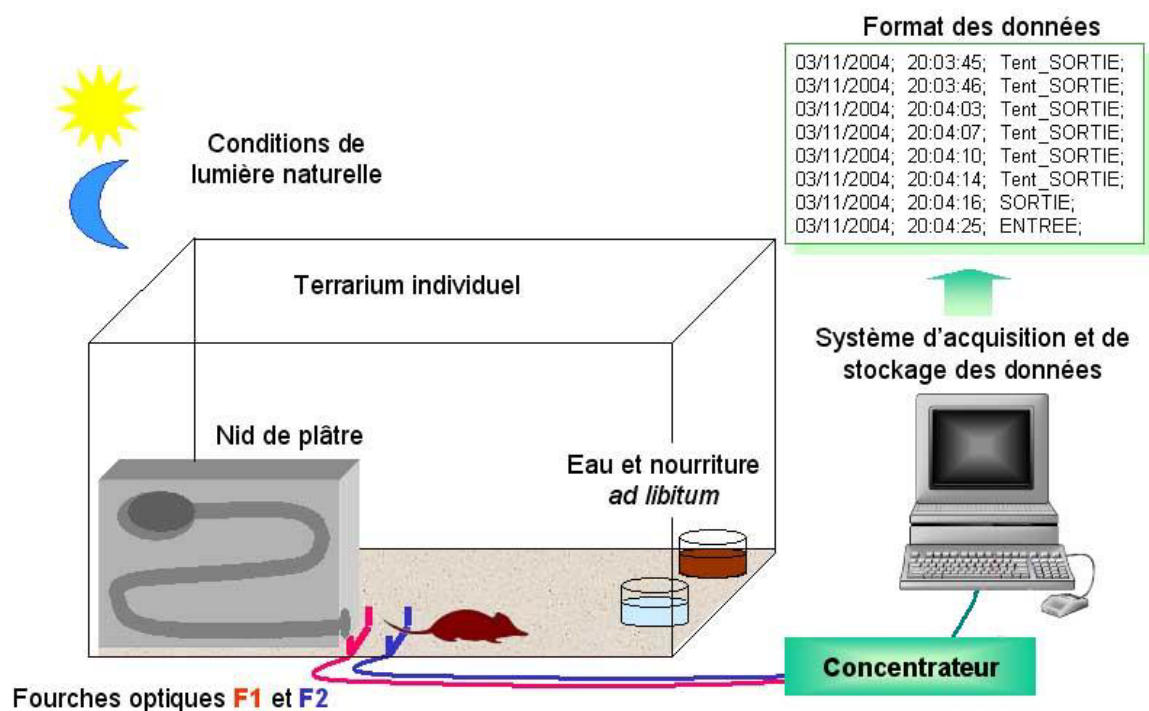


Figure 4.6 : Représentation schématique d'un terrarium individuel et du dispositif d'acquisition du rythme d'activité. Vingt nids (soit 40 fourches) peuvent être gérés simultanément.

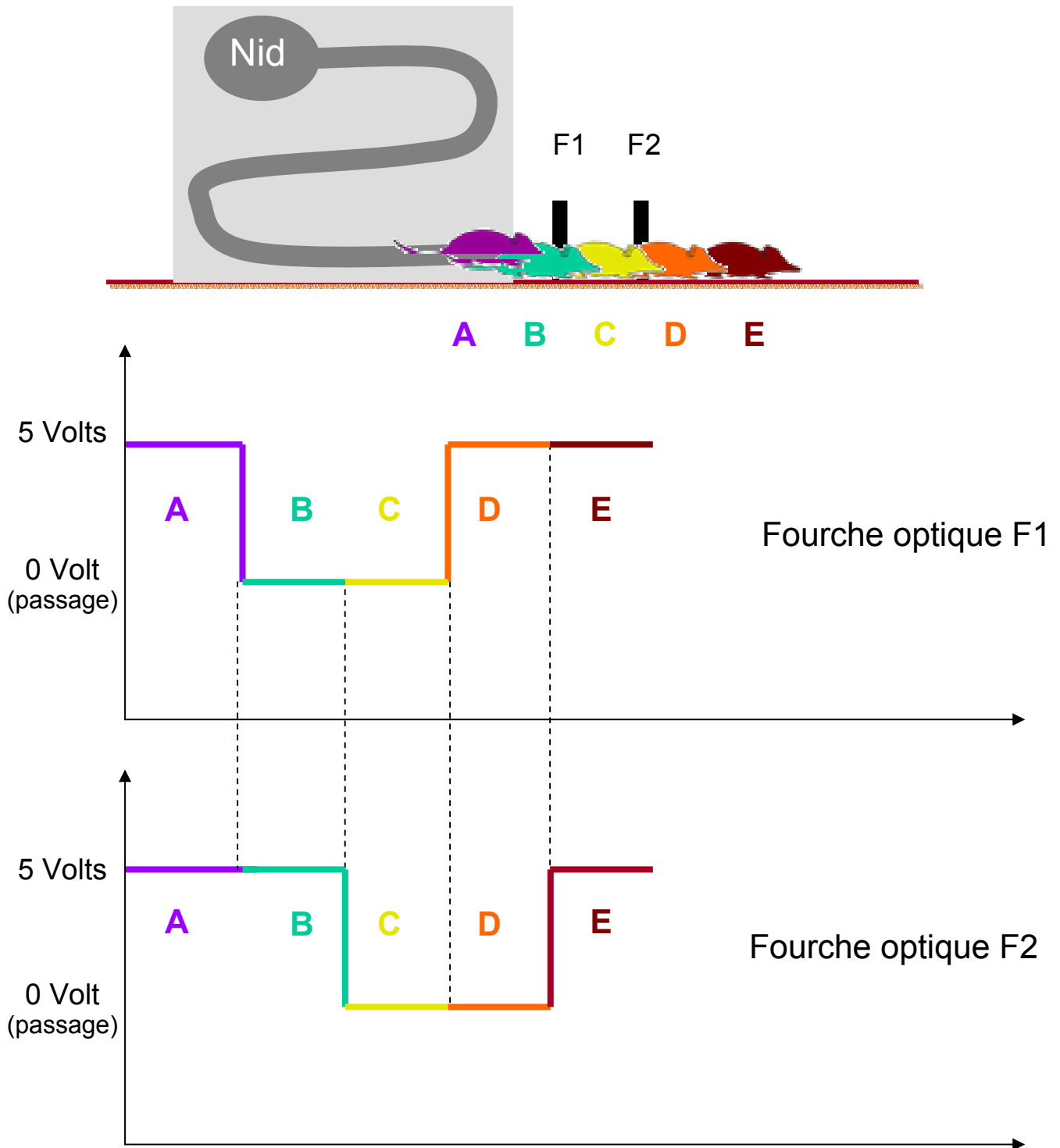


Figure 4.7 : Principe de l'algorithme discernant les sorties réelles des tentatives. Pour identifier une sortie effective de la musaraigne, le second capteur doit être coupé. Si le premier signal (F1) s'interrompt alors que le second est toujours activé (F2) par la présence de l'animal, la musaraigne est réellement sortie du nid. Au contraire, si F2 cesse d'indiquer une présence avant F1, la musaraigne a reculé. Il s'agit alors d'une tentative de sortie. Le protocole est le même pour les entrées et les tentatives d'entrées.

Nous avons évalué, selon l'âge, l'indice de dégradation du rythme d'activité des individus témoins et implantés. Cet indice est basé sur la comparaison entre le profil d'activité nycthémerale de référence d'individus jeunes et celui de la musaraigne considérée au jour j . Il est modélisé comme suit :

$$D_A(j) = \frac{\sum_{h=0}^{24} |f_{Rj}(h) - f_A(h)|}{24}$$

Avec :

24

D_A : indice de dégradation de la musaraigne A

R : musaraigne de référence

f : fréquence horaire des entrées/sorties

j : jour considéré

h : heure

Vingt nids sont suivis simultanément, soit 40 capteurs lus en continu. Tous les capteurs des nids sont reliés à un concentrateur (multiplexeur) qui permettra à l'ordinateur de sélectionner quel capteur il souhaite lire. L'acquisition des données se fait suivant un algorithme particulier permettant de discerner les tentatives d'entrée ou de sortie des passages réels. L'acquisition s'effectue sans interruption sur plusieurs mois. Les données sont stockées sous forme de base de données consultable par requêtes (date, nid,...). MySQL est le système de gestion de base de données choisi.

6) Résultats

a Evolution des taux plasmatiques avec l'âge

L'échantillonnage couvre des individus âgés de 1 à 32 mois. Les dosages concernent 21 *Crocidura russula* continentales pour les points nuit et 22 pour le jour.

La production de mélatonine suit un rythme journalier : les taux plasmatiques diurnes sont nettement inférieurs aux taux nocturnes. Les valeurs nocturnes accusent une réduction de plus en plus marquée avec l'âge pour rejoindre, à 32 mois, les valeurs des taux diurnes (Figure 4.8).

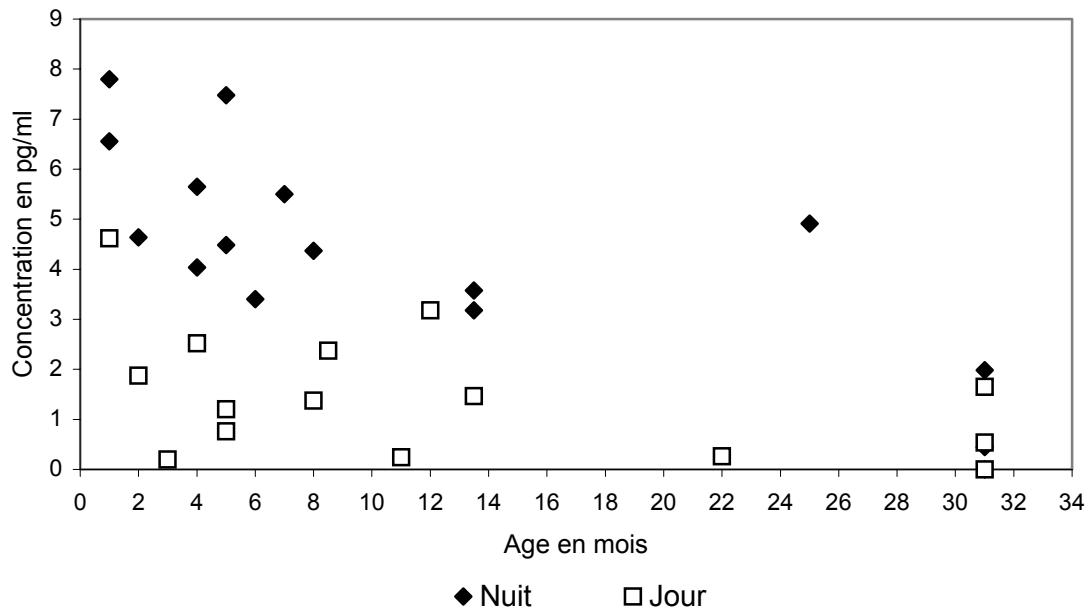


Figure 4.8 : Evolution des taux plasmatiques de mélatonine chez des musaraignes *C. russula* âgées de 1 à 32 mois. Les taux plasmatiques diurnes sont toujours bas. Au contraire, les concentrations nocturnes sont élevées chez les jeunes et chutent avec l'âge.

b Ultrastructure de la glande pinéale

Le parenchyme pinéal de *C. russula* compte deux types de pinéalocytes : les pinéalocytes clairs de type I et les pinéalocytes sombres de type II (Figure 4.9.A). De 4 à 11 mois, les contours cellulaires sont bien délimités. Ce niveau d'organisation n'est plus observé à 26 mois: des débris cellulaires semblent se détacher, riches en mitochondries et de larges plages intercellulaires apparaissent (Figure 4.10.A et B) .

Chez les individus jeunes, les pinéalocytes de type I sont caractérisés par un cytoplasme et un noyau clairs et des organites cytoplasmiques bien développés : appareil de golgi, mitochondries, réticulum endoplasmique (RER) épais, plusieurs petits dictyosomes, souvent associés à de longues vacuoles claires (Figure 4.9.A et C). A 11 mois, les corps cellulaires sont déjà moins riches en organites et en vacuoles claires qui apparaissent plus petites. Cette évolution est encore plus remarquable à 26 mois.

Les pinéalocytes de type II possèdent un cytoplasme plus dense que les pinéalocytes de type I. De plus, l'espace périnucléaire est davantage dilaté. On note la présence de réticulum endoplasmique de transition (Figure 4.9.A).

Les deux types de pinéalocytes possèdent des corps denses (lysosomes tertiaires). Chez les pinéalocytes clairs, ces corps denses sont souvent associés à des vacuoles, et parfois à des globules lipidiques (Figure 4.9.D). Ces vacuoles sont elles-même fréquemment retrouvées à proximité de globules lipidiques confluants, dans l'aire golgienne des deux types de cellules (Figure 4.9.C). Pinéalocytes clairs et sombres se caractérisent également par des prolongements effilés et tortueux, riches en microfilaments, qui ne sont plus observés à 26 mois (Figure 4.10.A et B). Les terminaisons bulbueuses des pinéalocytes de type I renferment souvent des mitochondries et des vacuoles larges (Figure 4.9.B). Ces vacuoles sont toujours présentes à 11 mois dans les prolongements mais se raréfient dans les corps cellulaires des deux types de pinéalocytes. Les vacuoles sont de moins en moins abondantes avec l'âge et les seuls organites encore représentés en nombre à 26 mois sont les mitochondries.

Pour des individus âgés de 4 mois, des fibres amyéliniques se terminent dans les espaces interstitiels, au contact des corps cellulaires des pinéalocytes de type I. Cette innervation est importante. Au fil du vieillissement, on remarque un envahissement par des fibres myéliniques (musaraigne de 26 mois) (Figure 4.10.A).

A 4 mois, et de manière encore plus marquée à 11 mois, les espaces périvasculaires et interstitiels sont comblés par du collagène. Ce dernier se situe toujours à proximité des cellules interstitielles productrices.

Dès le quatrième mois, on note l'apparition de quelques concrétions intracellulaires dans les pinéalocytes de type I et II. A 11 mois, ces concrétions augmentent en nombre, fréquence et taille. Elles sont présentes à la fois dans les corps cellulaires et dans les prolongements. Elles sont souvent associées à des globules lipidiques, des corps denses ou des vacuoles. Les concrétions sont encore plus fréquentes et volumineuses à l'âge de 26 mois (Figure 4.10.B) où elles apparaissent souvent associées à des globules lipidiques ou à des vacuoles.

L'ensemble des observations détaillées ci-dessus est résumé dans le Tableau 4.3.

4 mois		11 mois	26 mois
Organisation générale parenchyme pinéal	Pinéaloctes type I et II Contours cellulaires nets Innervation par fibres amyéliniques	Aspect du parenchyme conservé	Organisation habituelle perdue : - Détachement lambeaux cellulaires - Larges plages intercellulaires Innervation accrue par fibres myéliniques
Pinéaloctes clairs (P I)	- Cytoplasme et noyau clairs - organites cytoplasmiques abondants ⇒ cellules les plus actives au niveau métabolique.	- réduction nombre et taille vacuoles claires - organites réduits ⇒ cellules déjà moins actives	- moins abondants - P I beaucoup moins actifs
Pinéaloctes ombres (P II)	- Cytoplasme dense - espace périnucléaire dilaté - Réticulum de transition - Mitochondries du même aspect que celles des P I		- plus abondants - plus actifs que les P I
P I et P II	- Corps denses (lysosomes tertiaires) - Prolongements effilés et tortueux, riches en microfilaments - terminaisons bulbeuses avec mitochondries et vacuoles larges	- Toujours des vacuoles dans les prolongements - Moins de vacuoles dans les corps cellulaires	- Raréfaction des vacuoles - Absence de terminaisons bulbeuses - Seuls organites abondants : les mitochondries
Les associations	<u>Dans les P I :</u> - vacuoles + corps denses <u>Dans les P I et P II</u> - Globules lipidiques + vacuoles - Parfois globules lipidiques + corps denses		- Encore plus d'associations globules lipidiques et vacuoles
Concrétions intracellulaires	- quelques concrétions dans P I et P II	- Augmentation nombre / fréquence / taille - A la fois dans corps cellulaires et prolongements - Association avec globules lipidiques / corps denses / vacuoles	- Encore plus fréquentes et plus volumineuses - Toujours associées à globules lipidiques et vacuoles

Tableau 4.3 : Bilan de l'évolution structurale de la glande pinéale avec l'âge

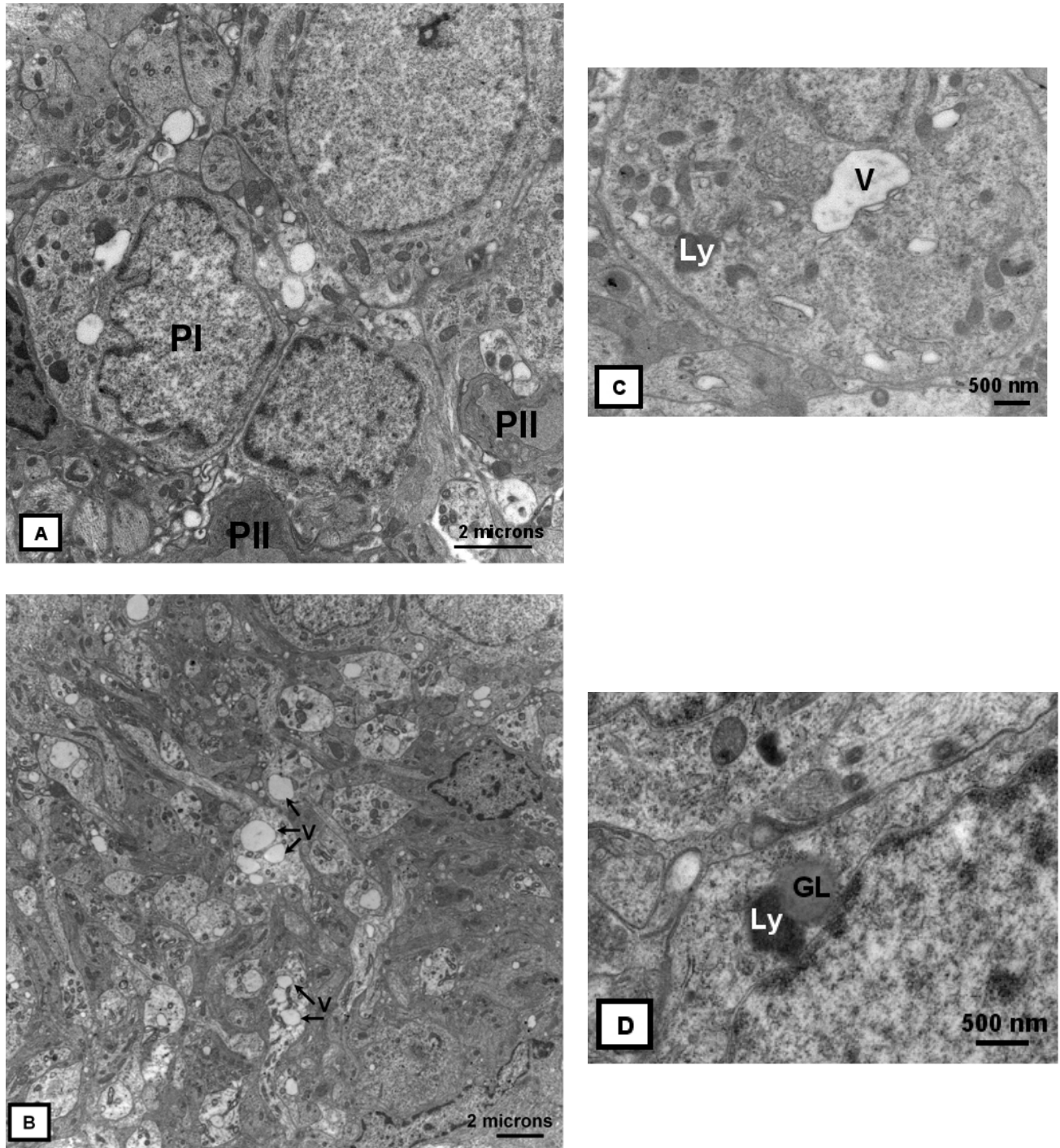


Figure 4.9 : Principales caractéristiques du parenchyme pinéal d'une musaraigne *C. russula* âgée de 4 mois. **A** = Organisation générale de la zone des corps cellulaires. Les deux types de pinéaloctes clairs (PI) et sombres (PII) se distinguent nettement. **B** = Zone des terminaisons bulbeuses. Les terminaisons des pinéaloctes clairs se distinguent de celles des sombres par l'abondance de larges vacuoles (V). **C** = Organites intracellulaires des pinéaloctes : les vacuoles claires (V) se situent à proximité du golgi. On remarque la présence de lysosomes (Ly). **D** = Les images d'association entre les globules lipidiques (GL) et les lysosomes (Ly) sont fréquentes dans les PI (Clichés Dekar).

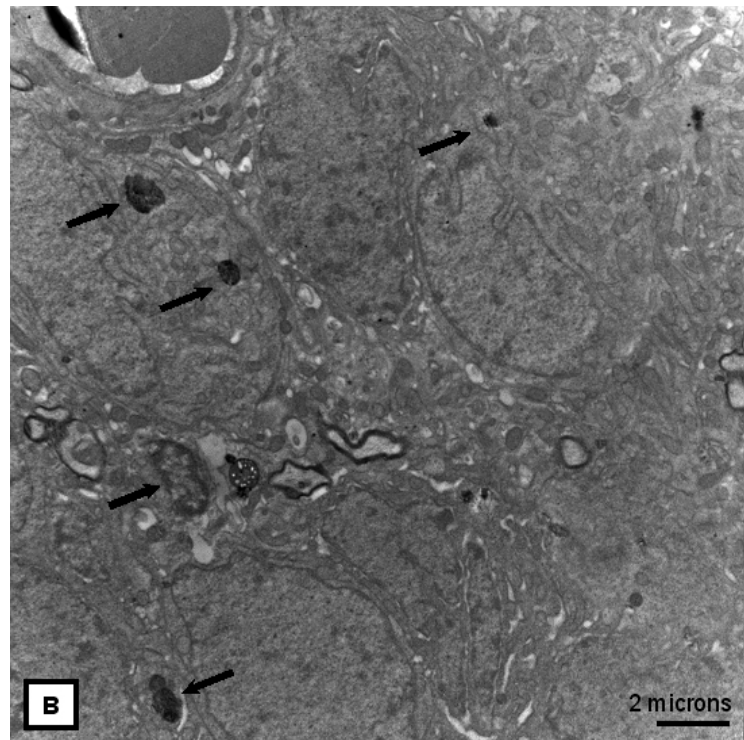
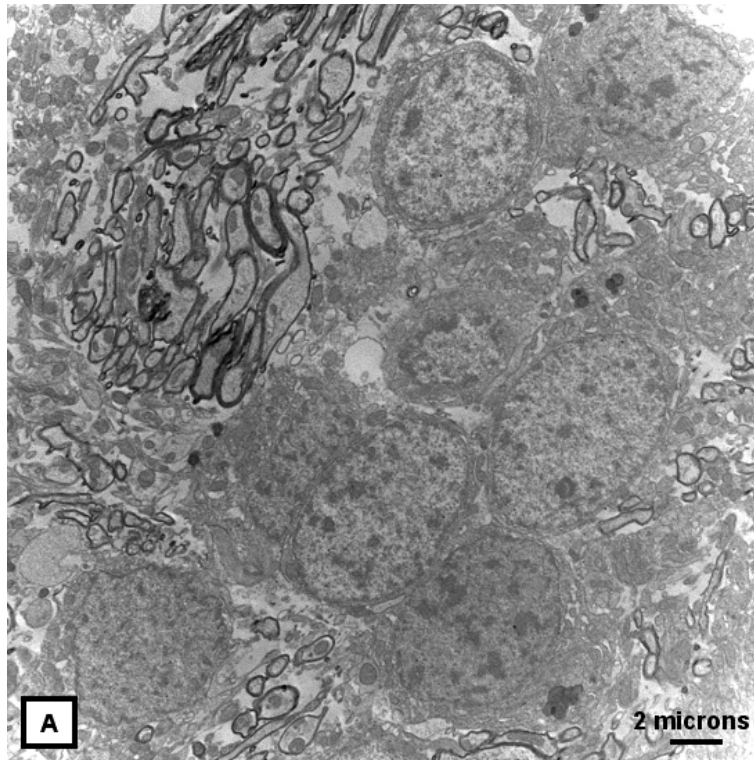


Figure 4.10 : Principales caractéristiques du parenchyme pinéal d'une musaraigne *C. russula* âgée de 26 mois. **A** = Le parenchyme a perdu son organisation classique. Les contours cellulaires ne sont plus nettement délimités. On note la présence de grandes plages intercellulaires et de larges vacuoles. Les fibres myéliniques sont abondantes (en haut à gauche). **B** = Les concrétions intracellulaires sont nombreuses et de plus en plus représentées avec l'âge (Clichés Dekar).

c Mélatonine et rythme d'activité

Deux expérimentations ont été réalisées. L'une a débuté en septembre 2003, l'autre en novembre 2004. Le suivi des deux lots est toujours en cours (mai 2005). Le jour 1 correspond au début de la première expérimentation (22 septembre 2003) et ainsi de suite jusqu'à aujourd'hui. Les deux lots expérimentaux aboutissent aux mêmes conclusions. Nous présentons ici les résultats du premier groupe portant sur 3 placebos et témoins et 7 musaraignes implantées en mélatonine.

Les musaraignes musette témoins et implantées montrent, à 12 mois, un rythme d'activité polyphasique, fondamentalement crépusculaire et nocturne, avec un pic unique d'activité diurne. Lors du maximum d'activité nocturne, le nombre de sorties oscille entre 34 et 37 par heure. Les variations inter-individuelles sont très faibles. Ce profil correspond à celui observé pour des individus plus jeunes. Aucun signe de vieillissement (marqué par une apparition de l'arythmie) n'est alors visible (Figure 4.11).

Chez les individus témoins (avec implant placebo), le rythme se dégrade rapidement et, à 17 mois, l'augmentation des sorties diurnes est déjà visible. Le nombre maximal de sorties nocturnes chute de 36.33 ± 1.53 à 11 ± 2.65 . Au-delà, et jusqu'à 30 mois, l'arythmie est de plus en plus marquée. Le nombre de sorties est équivalent quel que soit le moment de la journée et oscille autour de 5 par heure. Les variations inter-individuelles sont plus grandes. La diminution des sorties nocturnes n'est pas compensée par l'augmentation des sorties diurnes (Figure 4.11). En conséquence, le nombre total de sorties sur la journée décroît parallèlement à l'apparition de l'arythmie. Les musaraignes de 12 mois effectuent 180.33 ± 10.97 sorties contre 91.00 ± 12.73 sur 24 heures à 30 mois. L'indice de dégradation des musaraignes témoins évolue selon deux phases distinctes : une forte augmentation entre 12 et 18 mois puis, une phase de stabilisation, une fois le seuil de saturation atteint. (Figure 4.12)

A l'inverse, les individus implantés maintiennent un rythme d'activité fondamentalement crépusculaire et nocturne bien plus longtemps que les musaraignes témoins. A l'âge de 30 mois, il est encore possible de discerner les phases d'activité nocturne (pics de 14.50 ± 2.12 sorties par heure) et diurnes (1 à 6 sorties selon l'heure) (Figure 4.11). Le nombre total de sorties diminue avec l'âge,

mais reste pour autant bien plus élevé à 30 mois que chez les individus témoins du même âge (106.00 ± 12.73). Ainsi, la courbe de dégradation du rythme des musaraignes implantées diffère de celle des musaraignes non implantées ou placebo (Figure 4.12). La pente de la courbe est beaucoup plus faible et son profil est fortement influencé par les événements d'implantation : l'indice de dégradation accuse un infléchissement notable à chaque complémentation en mélatonine (jours 241 et 395).

Le rythme d'activité d'une musaraigne implantée se dégrade systématiquement plus tard que celui d'un individu témoin. Les différences d'indices de dégradation s'élèvent à environ 4 mois. Nous estimons que la phase de vieillesse dure entre 14 et 16 mois en captivité. Grâce à la mélatonine, le ralentissement du vieillissement correspond à environ un quart de cette phase.

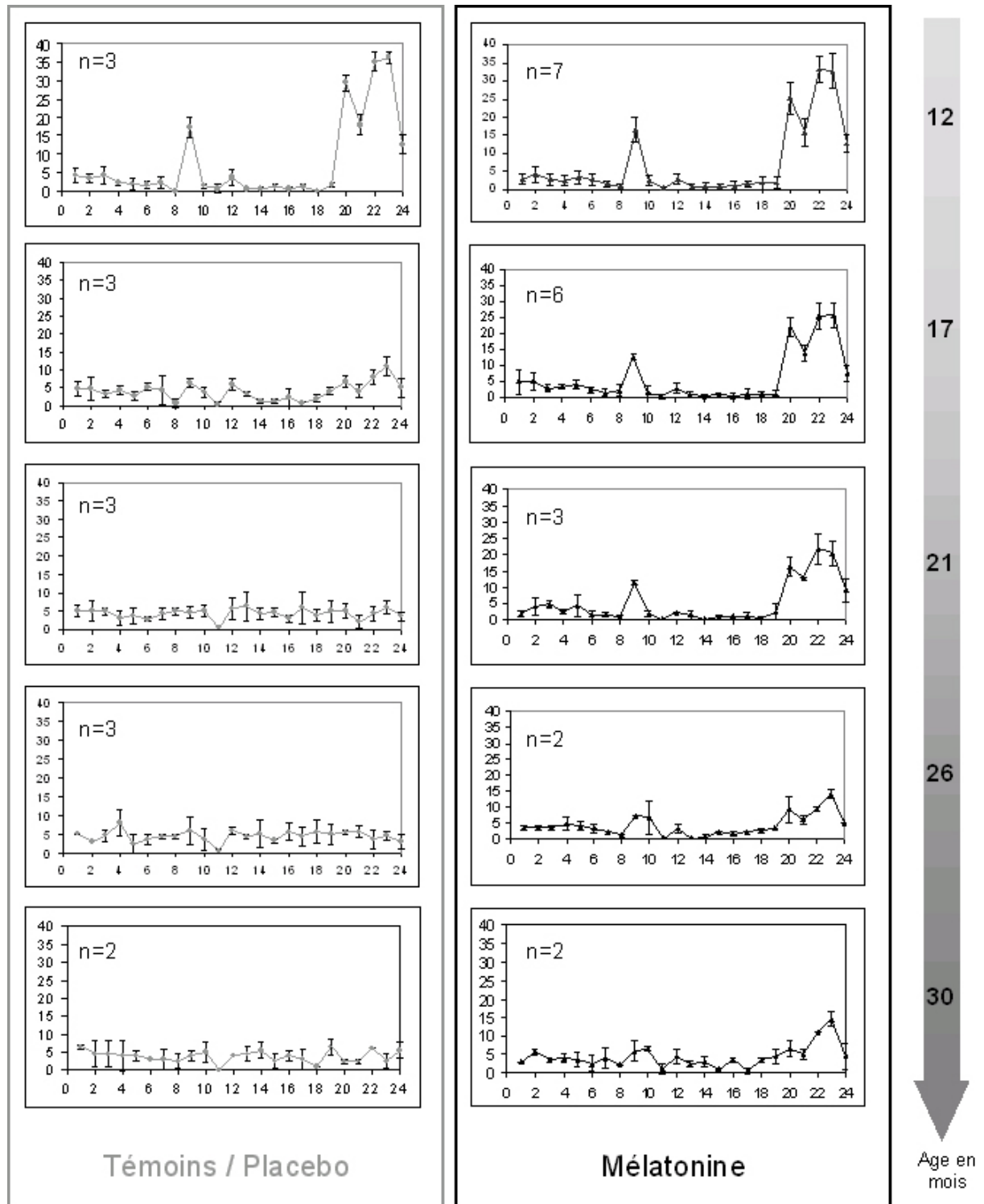


Figure 4.11 : Moyennes et écarts types des fréquences horaires des entrées / sorties des deux lots expérimentaux (musaraignes témoins et implantées). Les deux groupes ont été suivis de l'âge de 12 mois jusqu'à 30 mois. Les individus témoins perdent très rapidement toute rythmicité alors que le rythme des musaraignes implantées est encore observé à 30 mois.

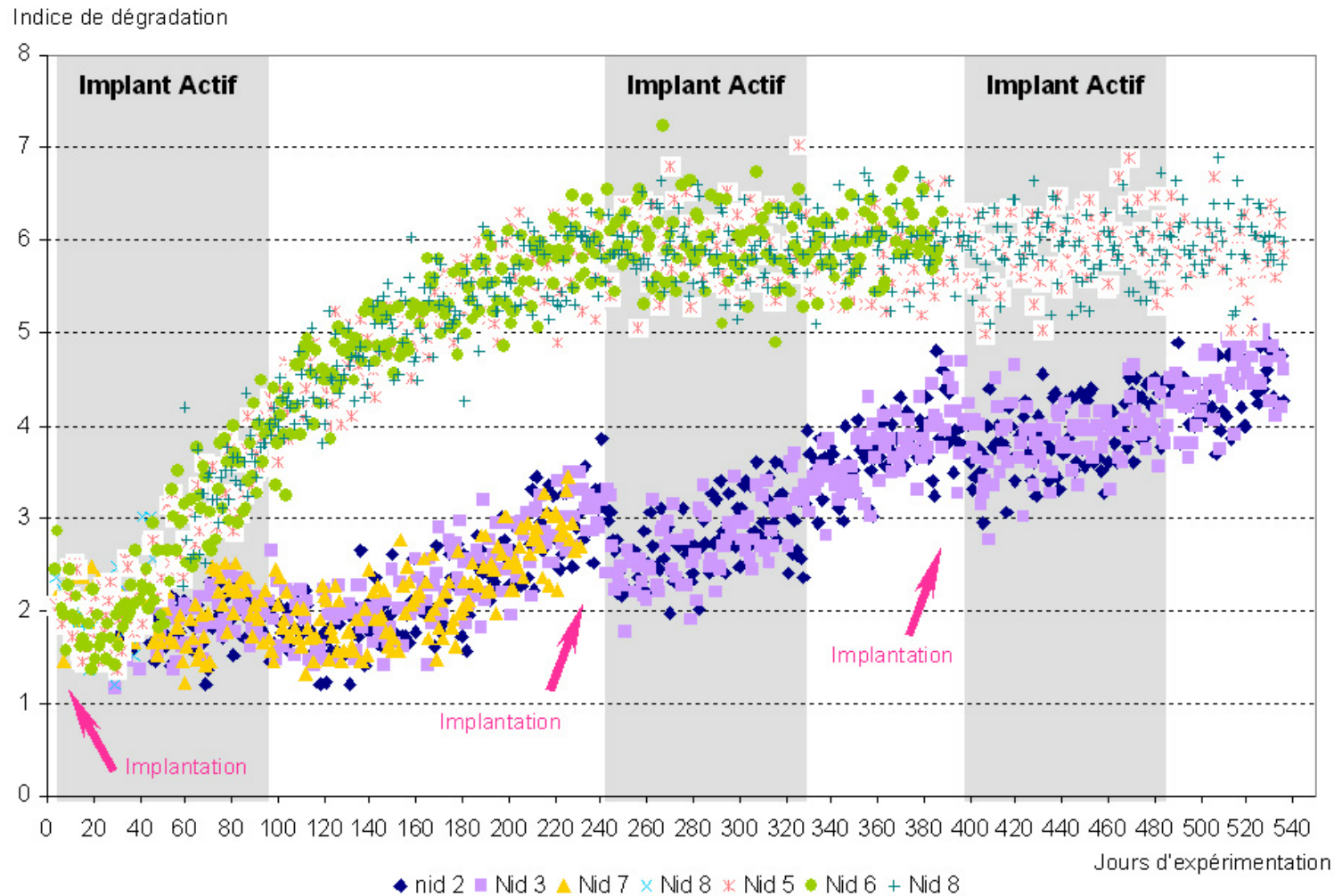


Figure 4.12 : Evolution de l'indice de dégradation selon l'âge et selon le traitement. L'indice des musaraignes témoins augmente rapidement dès 12 mois pour atteindre très vite un seuil de saturation. A l'inverse, celui des musaraignes implantées augmente beaucoup plus lentement. Chaque implantation induit un infléchissement notable de la courbe. La validité de l'implant est estimée à trois mois (Maurel, communication personnelle).

7) Bilan et perspectives

a La fonction mélatoninergique

L'évolution avec l'âge du rythme journalier de sécrétion de la mélatonine chez *Crocidura russula* est en accord avec les données de la littérature (Pang *et al.*, 1990 ; Toutiou *et al.*, 1998 ; Zhao *et al.*, 2002 ; Magri *et al.*, 2004). La défaillance de l'une ou l'autre des composantes de la voie nerveuse impliquée dans la synthèse de la mélatonine pourrait être à l'origine de ce vieillissement (rétine, glande pinéale, NCS, connexions nerveuses) (Skene & Swaab, 2003).

Concernant les populations corses de *Crocidura suaveolens*, les résultats préliminaires semblent illustrer une absence de rythmicité de la production de mélatonine (résultats non détaillés ici). Le rat noir et la musaraigne des jardins de Corse, micromammifères nocturnes, étaleraient leur activité sur 24 heures avec davantage de sorties diurnes. (Poitevin, 1984 ; Granjon & Cheylan, 1990a). Cette moindre stéréotypie comportementale s'expliquerait par les fortes densités de population en milieu insulaire et par la réduction de la pression de prédation. Il conviendra d'approfondir les analyses afin de vérifier cette tendance.

L'organisation générale du parenchyme pinéal des jeunes *C. russula* est proche de celle décrite pour d'autres mammifères, et en particulier des primates (par opposition aux Rongeurs) (Reiter *et al.*, 1976 ; Boya & Calvo, 1984).

Les pinéaloctes de type I sont extrêmement actifs au plan métabolique (réticulum gonflé, golgi, ...) et semblent, pour les jeunes individus en tous cas, plus actifs que les pinéaloctes de type II. La diminution de cette activité, sensible à 11 mois, est encore plus marquée à 26 : moins de prolongements cellulaires et d'organites impliqués dans les réactions métaboliques. De plus, les cellules perdent leur unité et les membranes se désagrègent. Ainsi, la fonction sécrétrice de l'épiphyse semble diminuer au cours du vieillissement.

Nous observons l'apparition de concrétions intracellulaires avec l'âge. Une fois formées, elles migrent hors de la cellule, entraînant sa rupture (Humbert & Pevet, 1995). Ce phénomène pourrait expliquer la perte de l'organisation habituelle du parenchyme avec le détachement de nombreux lambeaux cellulaires.

La multiplication du nombre de concrétions au cours du vieillissement est bien documentée (Diehl, 1978 ; Humbert & Pevet, 1995 ; Mori *et al.*, 2003). Le réseau lymphatique du tissu pinéal est limité, la circulation des fluides y serait donc réduite. Les concrétions résulteraient d'une accumulation, avec l'âge, de débris organiques intracellulaires agrégés à des éléments minéraux (Diehl, 1978). Nous avons observé de nombreuses images d'association entre les concrétions et des globules lipidiques ou des vacuoles. Selon Humbert et Pevet (1995), les vacuoles, globules lipidiques et mitochondries accumulent beaucoup de potassium et de calcium et seraient impliquées dans la formation des concrétions. Le collagène semble d'autant plus abondant dans les espaces interstitiels que les musaraignes sont âgées. Certains auteurs arrivent à la même constatation et estiment qu'il pourrait, lui aussi, jouer un rôle dans l'apparition des concrétions (Boya & Calvo, 1984 ; Humbert *et al.*, 1997).

Bien que la perte de fonction mélatoninergique et l'accumulation de concrétions dans l'épiphyse aient lieu en parallèle, aucun lien de causalité n'a pour l'instant été établi entre les deux phénomènes (Touitou *et al.*, 1998). Pour autant, nos résultats soulignent, chez la musaraigne, la perte du signal mélatoninergique avec l'âge. Comme le suggèrent Magri *et al.* (2004), nous pouvons ainsi considérer que la mélatonine constitue un bon marqueur du vieillissement biologique des musaraignes.

b Mélatonine et vieillissement

Un certain nombre d'études rendent compte de l'influence de la mélatonine sur le rythme d'activité des mammifères (Laakso *et al.*, 1995 ; Marumoto *et al.*, 1996a ; 1996b ; Schuhler *et al.*, 2002) mais les travaux se limitent souvent à des suivis portant sur de courtes durées avec une administration périodique de l'hormone (Isobe *et al.*, 2002). Notre dispositif présente l'avantage considérable d'enregistrer le rythme d'activité des musaraignes pendant plusieurs mois, sans discontinuer et sans perturbation.

Comme pour d'autres musaraignes Crocidurinae, le rythme d'activité de *Crocidura russula* est fondamentalement crépusculaire et nocturne (Fons & Saint Girons, 1976 ; Vogel *et al.*, 1981). Lorsque les musaraignes vieillissent, elles deviennent progressivement arythmiques. Ces données confirment certains résultats préliminaires (Fons & Saint Girons, 1978). L'indice de dégradation illustre bien que ce processus débute autour de 13 mois et ne cesse de s'intensifier jusqu'à 18 mois. Au-delà de cet âge, les musaraignes sont désormais totalement arythmiques et

l'indice de dégradation atteint un seuil de saturation. Ce phénomène n'est probablement jamais observé chez des individus sauvages, certainement morts avant d'atteindre ce niveau de sénescence.

Les musaraignes abaissent leur température corporelle lors des phases de repos diurne. Cette stratégie d'hypothermie réversible assure une réduction des besoins énergétiques. Rythme d'activité et thermorégulation sont donc probablement corrélés. L'arythmie des vieux individus reflète peut-être la perte des fonctions de régulation de la température. S'ils ne sont plus en mesure de limiter leurs besoins (baisse de la température corporelle), ils doivent alors s'alimenter de manière régulière jour et nuit. La relation de cause à conséquence peut être envisagée en sens inverse. Avec l'apparition de l'arythmie, les vieux animaux augmentent les dépenses liées à la locomotion et à la thermorégulation.

La complémentation en continu par de la mélatonine réduit considérablement l'apparition des signes de vieillissement (arythmie de l'activité nyctémérale). L'effet de l'implant est flagrant. A chaque nouvelle complémentation, l'indice de dégradation diminue et illustre en quelque sorte une récupération partielle du rythme. Sur l'ensemble de l'expérimentation, la mélatonine amortit la dégradation. A 30 mois, aucune des musaraignes implantées n'a atteint un niveau d'arythmie aussi élevé que celui des individus témoins. La mélatonine permet un allongement de la phase de vie adulte, une entrée beaucoup plus tardive dans la phase de sénescence et un ralentissement du taux de vieillissement.

L'hormone pourrait aussi avoir une incidence sur les dépenses énergétiques journalières des musaraignes. Dans l'avenir, il sera pertinent d'envisager les effets de la mélatonine sur la saison de reproduction et les changements de pelage des crocidures.

Certains travaux ont déjà étudié l'effet d'une complémentation continue en mélatonine sur divers paramètres (Maurel *et al.*, 1989 ; Ben Saad & Maurel, 2001 ; Marumoto *et al.*, 1996b). Marumoto *et al.* (1996b) ont par exemple montré que des rats implantés synchronisaient mieux que les témoins leur rythme d'activité aux changements de cycles lumière/obscurité. Mais, à notre connaissance, aucun n'a mis en évidence, comme nous l'avons fait, que la mélatonine retardait des phénomènes de désynchronisation journalière associés à la sénescence. Nos résultats constituent

donc une avancée considérable dans la compréhension de l'incidence de la mélatonine sur le vieillissement.

Marqueur du vieillissement, la mélatonine s'avère être impliquée dans les processus de désynchronisation caractéristiques de phases de sénescence. A terme, cette hormone permettra ainsi de tester l'hypothèse d'un vieillissement différent sur les îles. La comparaison des profils de sécrétion en milieux continental et insulaire aidera à déterminer si les musaraignes présentent un taux de sénescence différentiel face à de nouvelles contraintes environnementales.

Au-delà des études liées à l'insularité, les perspectives du présent travail doivent être envisagées à un niveau beaucoup plus large. Dans une société où l'espérance de vie ne cesse de croître, tout un chacun rêve d'une qualité de vie meilleure et de repousser les signes de l'âge... la mélatonine serait-elle la solution miracle ?

Discussion - Conclusion

Les chapitres de ce travail abordent les changements observés sur les îles à la fois pour les mammifères et pour leurs helminthes parasites. Ces modifications sont déclinées sous plusieurs aspects : morphologie, génétique, parasitofaune, physiologie, démographie.

Nous nous attacherons, dans cette dernière partie, à mettre en lumière l'ensemble des interactions existantes entre ces différentes composantes du syndrome d'insularité.

I. Interactions hôte-parasite : *R. rattus* et *F. hepatica* en Corse

A. Analyse du transfert latéral

Plusieurs évènements peuvent conduire à un transfert latéral. Dans le cas présent, les manifestations du syndrome d'insularité chez le Muridae sont vraisemblablement à l'origine de ce phénomène. En l'absence de la majorité de ses compétiteurs, le rat noir a en effet élargi sa gamme alimentaire et sa niche d'habitat en Corse (Cheylan, 1988). Le chevauchement du régime alimentaire des hôtes habituels et du nouvel hôte est souvent la cause explicative. Théron (1975) a montré que le trématode *Parabascus lepidotus*, parasite habituel de chauves-souris, se développe chez le mulot sylvestre *A. sylvaticus*, simplement par suite d'une convergence de son régime, partiellement insectivore. Au-delà du régime alimentaire, l'habitat est également une composante fondamentale dans ce processus de transfert. Le rat noir corse vit dans des milieux favorables à la présence de la limnée et au développement de la grande douve du foie. Les adaptations du Rongeur sur l'île induisent une promiscuité écologique avec tous les « protagonistes » du cycle du Digène et créent ainsi les conditions favorables au transfert.

A la lumière des fortes prévalences observées pour les six foyers d'infestation recensés en Corse, nous avons retenu l'hypothèse d'un transfert immédiat (Combes, 1995). Ce cas de figure suppose une compatibilité de l'hôte et de son parasite, une fois le filtre de rencontre ouvert. Les données archéozoologiques supposent que le

rat est arrivé il y a 2000 ans en Corse, après l'installation de la majeure partie des animaux domestiques (Vigne, 1992 ; 1998). L'interaction entre le parasite et le mammifère remonte donc tout au plus à deux millénaires. Le temps d'évolution nécessaire au rat pour ajuster sa niche écologique aux nouvelles contraintes environnementales insulaires doit être soustrait à ce délai. Par ailleurs, le transfert n'a pas lieu immédiatement après le contact entre les deux espèces : Bell et Burt (1991) parlent de « Substantial time-lag ». Le délai serait important entre le changement de comportement et l'occurrence du transfert. Ainsi, il est incontestable que l'interaction entre la douve et le rat est récente.

Les rats sauvages porteurs de la grande douve du foie peuvent survivre plusieurs années en captivité (observation personnelle). Nous pouvons extrapoler ce constat aux conditions naturelles et supposer que la virulence de la douve n'est pas suffisamment élevée pour tuer son hôte à court-terme. Bien que le nombre de jeunes par portée soit plus réduit pour les couples où au moins l'un des parents est infesté, la douve n'empêche pas non plus le rat de se reproduire. Quant au nouvel hôte, il permet au Digène de boucler son cycle biologique. Tous ces arguments, ajoutés aux fortes prévalences observées, permettent d'affirmer que *Rattus rattus* a une implication concrète dans l'épidémiologie de *F. hepatica*. Il existe potentiellement une relation à long terme pour le système hôte-parasite considéré. Il s'agit donc bien d'un transfert et non d'un transfuge. En effet ce dernier cas de figure concernerait une interaction dont l'avenir n'est pas garanti et pour laquelle les probabilités de spéciation du parasite sont minimales (Combes, 1995).

B. Les conséquences sur le rat noir et la douve

Dans l'hypothèse où le filtre de compatibilité est ouvert au moment de la rencontre entre le parasite et l'hôte, la théorie prédit que l'effet pathogène est extrêmement élevé. Ainsi, les individus-hôte les plus sensibles sont éliminés, au détriment des parasites les plus virulents. Au fil de l'évolution conjointe des deux espèces, la sélection naturelle aurait donc tendance à favoriser les hôtes les plus résistants et les parasites les moins virulents (Combes, 1995). Ce processus est contre-balançé par deux phénomènes. La contre-sélection de la virulence a lieu tant

qu'elle n'a pas d'incidence sur le succès reproducteur du parasite. L'hôte le plus résistant est favorisé tant que le coût lié à cette résistance n'est pas supérieur aux bénéfices associés.

Dans la perspective de cette théorie, nos résultats permettent-ils d'estimer la virulence de la douve et l'état de résistance du rat ?

1) Du point de vue de l'hôte

L'impact de la douve sur les dépenses énergétiques du rat noir est considérable. Le métabolisme au repos des rats infestés augmente en moyenne de 56% par rapport à celui des rats non porteurs de douve. Les données bibliographiques soulignent en effet une augmentation des besoins énergétiques bien plus faible : 9% en moyenne pour Kristan et Hammond, (2000 ; 2001) dans le cas de l'interaction souris-Cestode.

L'augmentation des besoins énergétiques du rat, en réponse à l'infection, pourrait correspondre au coût lié à la défense immune (Lochmiller & Deereberg, 2000). Cependant, du fait du contact récent entre les deux espèces, et selon la théorie exposée par Combes (1995), la résistance des rats noirs est faible et leur défense immune peu efficace. Ainsi, les coûts énergétiques observés seraient plutôt le reflet des dommages directs causés par le parasite : nécroses du parenchyme hépatique, obstruction de la lumière et inflammation du canal biliaire principal.

Nos résultats sur la fécondité des rats parasités vont dans le même sens que les analyses métaboliques. Ils illustrent une fois de plus la virulence du Digène et les dommages qu'il occasionne chez le rat. Le parasite joue très certainement un rôle non négligeable dans la démographie des populations du Rongeur.

2) Du point de vue du parasite

Combes (1995) propose quatre types d'évènements post-transfert.

- Le nouvel hôte s'insère dans le cycle sans autre conséquence que d'augmenter numériquement le spectre d'hôtes.
- Le nouvel hôte s'insère dans le cycle en modifiant sa dynamique (par exemple en permettant une explosion démographique du parasite).
- Le nouvel hôte prend la place de l'hôte originel.

- Le nouvel hôte provoque une divergence génétique entre populations du parasite aboutissant à une spéciation de type alloxénique.

L'un de ces événements peut-il correspondre au cas de l'élargissement du spectre d'hôte de la grande douve chez le rat noir ?

Le spectre d'hôtes de *F. hepatica* varie considérablement selon les régions du globe. Hôte occasionnel en Europe, le cochon par exemple, devient le second réservoir de la maladie sur l'Altiplano bolivien (Mas Coma & Bargues, 1997). La susceptibilité à la fasciolose et la réponse immune diffèrent notablement d'une espèce à l'autre. Ce phénomène imposerait des pressions de sélection différentes sur le parasite (Sorci *et al.*, 2003) et, à terme, induirait une spéciation sympatrique (ou alloxénique) de la douve. Certains arguments vont en effet dans le sens d'une différenciation du Digène selon le type d'hôte définitif rencontré. (Hurtrez Bousses *et al.*, 2001).

- *Arguments génétiques* : La variabilité génétique de la glutathiose-S-transférase est plus grande chez les douves parasites des ovins ou bovins et plus faible chez celles des Rongeurs (*in* Hurtrez Bousses *et al.*, 2001).
- *Constatations morphologiques* : Abrous *et al.* (1998) ont démontré que la taille des œufs émis par la douve diffère selon l'hôte définitif. Ceux provenant de douves infestant les ovins et bovins sont plus gros que ceux des douves de Lagomorphes ou de Rongeurs sauvages.
- *Observations physiologiques* : La composition ionique des douves de bovins diffère de celle des douves d'ovins (*in* Hurtrez Bousses *et al.*, 2001).
- *Preuves épidémiologiques* : Le succès des infestations expérimentales de limnées diffère selon la provenance des miracidiums. Les prévalences chez le gastéropode sont plus élevées lorsque les œufs ont été récoltés chez les ovins et bovins que chez les lagomorphes (Rondelaud & Dreyfuss, 1995).

Les trois derniers types de changements détaillés ici sont peut-être uniquement l'expression de la plasticité phénotypique de l'helminthe. Des études génétiques plus poussées permettront de résoudre cette question. Notons cependant que la douve se caractérise par une certaine variabilité selon les hôtes définitifs considérés.

La différenciation des parasites selon l'hôte a été également observée dans le cas de la schistosome en Guadeloupe. Le parasite a élargi son spectre d'hôte au rat noir sur l'île. Théron et Pointier (1995) remarquent la coexistence de deux

populations de *Schistosoma mansoni*, l'une adaptée à l'homme, l'autre au Muridae. Elles se distinguent sur différents points : morphologie des œufs, fréquences alléliques et chronobiologie des cercaires. Les pressions exercées par un milieu hétérogène (deux hôtes) conduit, là encore, à un processus de spéciation alloxénique et sympatrique. Bien que l'isolation des deux groupes ne soit pas achevée (il existe des phénotypes intermédiaires), il est intéressant de souligner la rapidité du phénomène. *R. rattus* et *S. mansoni* ne sont en effet en contact que depuis 400 ans (Théron & Pointier, 1995).

Ce dernier exemple rassemble des conditions semblables à celles que nous connaissons dans le cas de la douve du foie et du rat noir en Corse. Il s'agit là aussi d'un transfert latéral récent en milieu insulaire. D'une part, nous venons de le voir, la douve a tendance à exprimer une certaine variabilité selon les hôtes définitifs considérés (*in* Hurtrez Bousses *et al.*, 2001). D'autre part, cette différenciation peut s'avérer rapide chez les Trématodes (Théron & Pointier, 1995). Ainsi, nous proposons que l'hypothèse de Combes (1995) selon laquelle le nouvel hôte provoque une divergence génétique entre populations du parasite est recevable dans le cas de la douve et du rat en Corse.

Quelques données préliminaires paraissent étayer cette supposition. La taille de la douve adulte et de ses œufs est réduite chez le rat par rapport à celle des bovins de Corse (Valero *et al.*, 1996 ; 2002). Là encore, il reste à démontrer que cette observation ne résulte pas de la variabilité phénotypique du Digène.

II. Micromammifères et syndrome d'insularité

L'évolution des traits de vie des mammifères en milieu insulaire est la résultante de multiples interactions entre les espèces et leur environnement. Nous tentons ici de décrypter leurs adaptations à la lumière de la multitude des facteurs impliqués. Les Figures 5.1, 5.2 et 5.3 exposent un bilan de ces interactions, inévitablement complexes.

A. La Corse : un micro-continent ?

1) Richesse spécifique

L'appauvrissement de la faune corse est certes évident par rapport au continent, mais moins marqué que pour d'autres îles de plus petite taille. Les différences de richesse inter-îles se font moins ressentir pour les Rongeurs et les Insectivores que pour les espèces prédatrices. Ainsi, il existe effectivement en Corse une diminution de la compétition interspécifique chez les micromammifères mais la pression de prédation reste plus prononcée que sur les îles d'Hyères ou sur les Cerbicales et Lavezzi (Granjon & Cheylan, 1990a ; b ; Michaux *et al.*, 2002).

Cette richesse relative de la faune libre, associée à une grande diversité des milieux corses, a pour conséquence une certaine abondance de l'helminthofaune des micromammifères. La diminution du nombre d'helminthes du rat et de la musaraigne des jardins est ainsi moins prononcée en Corse que sur l'archipel des Baléares ou des îles d'Hyères. Le particularisme de la parasitofaune corse est la prolifération d'espèces telles que des larves du Cestode *Mesocetoïdes* dans la cavité générale de *C. suaveolens* ou du Nématode *Mastophorus muris* dans l'estomac de *Rattus rattus*. L'augmentation des intensités parasitaires semble être propre aux systèmes insulaires. Ce phénomène est attribué à l'appauvrissement spécifique en helminthes. L'élargissement du spectre d'hôte de la douve du foie au rat noir est aussi un cas propre à la Corse. Il n'est pas, à notre sens, la conséquence d'un appauvrissement spécifique de l'helminthofaune corse mais correspond davantage au changement de comportement du rat.

Tout en étant uniques, les caractéristiques faunistiques de la Corse se rapprochent de celles du continent. Quelles sont, en réponse, les adaptations mises en place par les micromammifères Rongeurs et Insectivores ?

2) Evolution des Rongeurs et Insectivores

a Une évolution contraire à la prédiction

Les rats corses sont les seuls, avec ceux de Sardaigne, à manifester une réduction de taille par rapport au continent-source italien (Granjon & Cheylan, 1990b ; Cheylan *et al.*, 1998). Ce patron va à l'encontre de la prédiction classique de

l'évolution de la taille des Rongeurs en milieu insulaire (Foster, 1964 ; Van Valen, 1973). En Corse, huit espèces prédatrices sont présentes (Granjon & Cheylan, 1990b). Même si ce chiffre reste inférieur à celui du continent, l'augmentation des densités de prédateurs pourrait compenser cette diminution qualitative. Par ailleurs, certains carnivores réorientent leur régime alimentaire en milieu insulaire du fait de l'appauvrissement spécifique des proies. Sur le continent, la belette *Mustela nivalis* consomme essentiellement des campagnols. En l'absence de Microtidae en Corse, elle se reporte sur les Muridae (Granjon & Cheylan, 1990b). Ainsi, sur l'île, la pression de prédation irait à l'encontre d'une augmentation de la taille des rats noirs (Granjon & Cheylan, 1990b).

En Corse, d'autres constatations vont dans le sens d'un maintien de pressions de prédation analogues à celle observées sur le continent. Sur le littoral méditerranéen (Espagne, France et Italie), *Rattus rattus* est essentiellement arboricole et ses nids sont aériens. Chez les micromammifères, la localisation des nids est soumise à forte sélection. Elle est conditionnée par les pressions de prédation et de compétition inter et intraspécifique. Sur toutes les îles étudiées par Granjon et Cheylan (1990a) le rat nidifie au sol, sauf en Corse. La persistance de ce comportement nettement arboricole du rat noir suggère donc le maintien de pressions de sélection analogues à celles existant sur le continent. Les auteurs estiment une fois de plus, que la prédation demeure forte en Corse, alors que la compétition interspécifique y apparaît assez nettement moindre.

La taille corporelle des musaraignes doit être comparée entre des populations insulaires dont la provenance géographique est identique. Minorque et Corse sont alors des îles comparables. Il semble, d'après nos données, que *C. suaveolens* de Corse soit affectée de gigantisme dans une moindre mesure que sa congénère de Minorque. Les données helminthologiques montrent que l'appauvrissement en helminthes pour lesquels la musaraigne des jardins est hôte intermédiaire est moins marqué en Corse qu'à Minorque. Cette constatation suppose donc la présence d'un plus grand nombre de prédateurs de *C. suaveolens* en Corse que sur d'autres îles. Là encore, il faut être vigilant quant à l'évaluation de la pression de prédation exercée sur la musaraigne. il est primordial de prendre en considération les modifications éventuelles de comportement alimentaire pouvant contrebalancer certaines absences prédatrices en milieu insulaire. *Tyto alba*, exercerait par exemple

une pression beaucoup plus importante sur les espèces présentes en Corse qu'elle ne le fait sur le continent (musaraignes étrusque, des jardins, mulots sylvestre, souris domestique et rat noir).

Un autre micromammifère, le mulot sylvestre, garde la même taille en Corse que sur le continent (Michaux *et al.*, 1996). La prédation serait le principal facteur interdisant une augmentation de la taille (Michaux *et al.*, 2002).

La taille corporelle est un paramètre central de la biologie d'un organisme. Elle est sujette à de nombreuses influences : optimisation des dépenses énergétiques, disponibilité des ressources, compétition inter et intraspécifique, taux de mortalité, densité des populations... (Figure 5.1). Bien entendu, cette multitude de paramètres mérite d'être considérée, sans quoi les mécanismes à l'origine de l'évolution de la taille seraient évalués de manière simpliste. Pour autant, il semble que la pression de prédation joue un rôle de premier plan dans l'évolution morphologique des micromammifères sur les îles. Nous rejoignons en ce sens les prédictions de Palkovacs (2003). Il estime que l'abondance des ressources est le facteur limitant la taille des prédateurs alors que les pressions de prédation contraignent l'évolution de celle des proies. L'abondance des prédateurs en Corse, conjointement à d'autres forces sélectives, pourrait limiter voire interdire l'apparition du gigantisme des micromammifères insulaires.

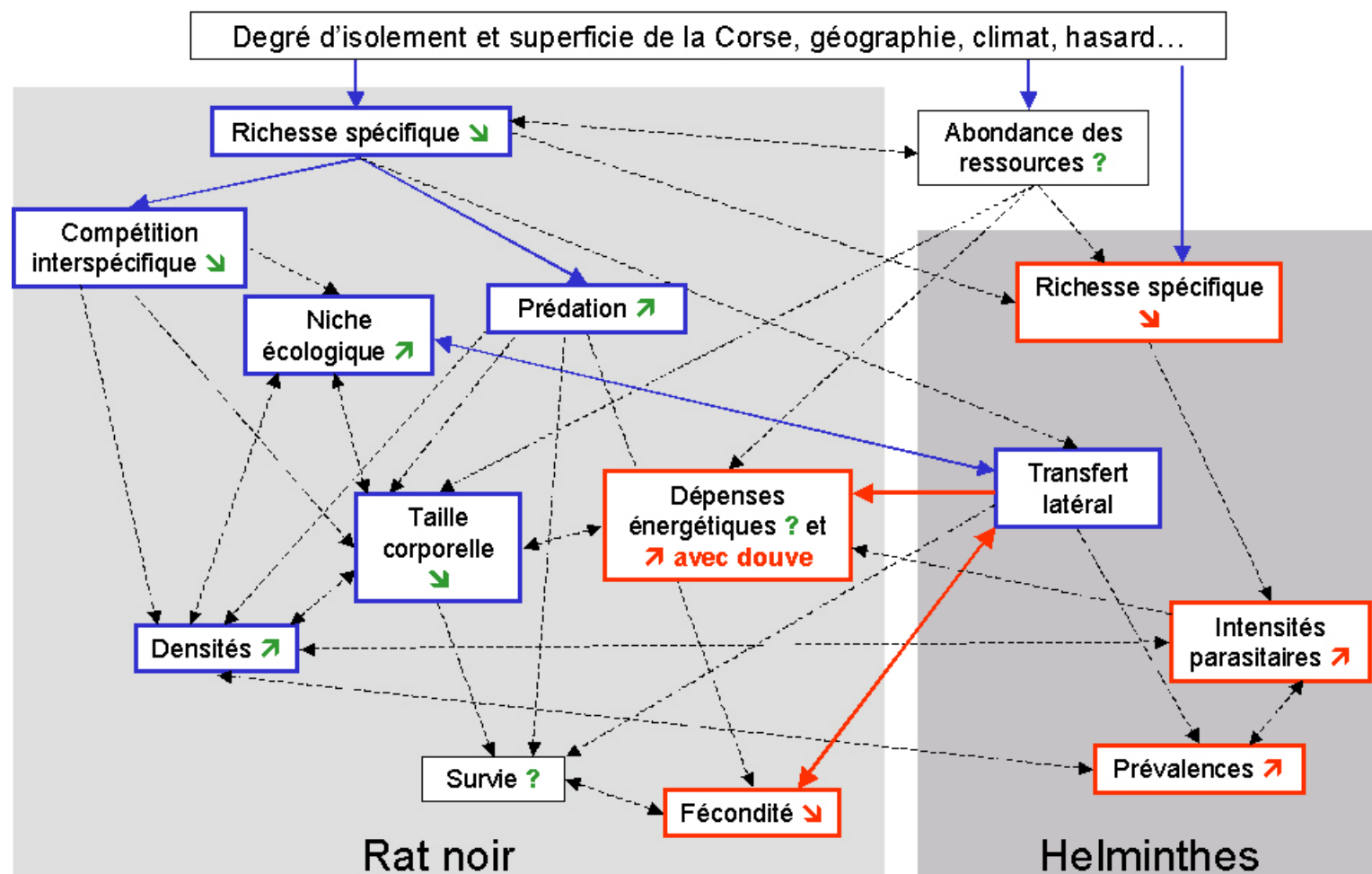
b Des caractéristiques propres au syndrome d'insularité

Le rat élargit sa niche écologique et alimentaire en Corse (Cheylan, 1988). Cette évolution n'est possible que grâce au relâchement de la compétition interspécifique. Cette simple adaptation écologique entraîne une cascade de conséquences sur les traits d'histoire de vie du Muridae. Les bouleversements sont dus, en partie, à l'intervention du nouveau parasite que constitue la douve du foie (Figure 5.1).

Par ailleurs la fécondité de *Rattus rattus* est également modifiée sur l'île. Ces ajustements démographiques s'ajoutent à l'augmentation des densités déjà décrite (*in* Granjon & Cheylan, 1990a). A noter qu'à la diminution de fécondité rencontrée chez tous les rats corses, s'ajoute le préjudice causé par la douve du foie qui restreint encore davantage le nombre de jeunes par portée des rats infestés.

Nous observons chez la musaraigne des jardins une modification des besoins énergétiques au repos. En Corse, le métabolisme n'évolue plus suivant les règles d'allométrie classique : *C. suaveolens* consomme moins que ne le prédit son poids (Figure 5.2). Une fois de plus, de nombreuses contraintes sélectives pourraient être à l'origine de cette adaptation (abondance des ressources, compétition, ... cf. Article 2). De plus, la fécondité est réduite en Corse par rapport à différents points continentaux. Il est difficile de déterminer les facteurs à l'origine de ces ajustements démographiques : augmentation des densités, diminution des taux de mortalité ... Dans tous les cas l'étude des processus de sénescence apportera des données complémentaires sur l'évolution des paramètres démographiques. Nous pouvons déjà supposer que, dans un contexte où les besoins énergétiques au repos et l'investissement dans la reproduction sont réduits, les musaraignes corses peuvent allouer leur énergie à d'autres traits tels que la survie ou le vieillissement. Les analyses que nous avons débutées avec pour support la mélatonine sont donc tout à fait dignes d'intérêt.

En conclusion, les données morphologiques, essentiellement, semblent présenter un syndrome d'insularité « en demi-teinte » chez les micromammifères corses. Cependant, certains traits de vie des espèces considérées laissent à penser que les pressions exercées sur l'île diffèrent tout de même de celles rencontrées sur le continent. La Corse pourrait donc constituer un stade charnière entre milieu isolé et situation continentale.



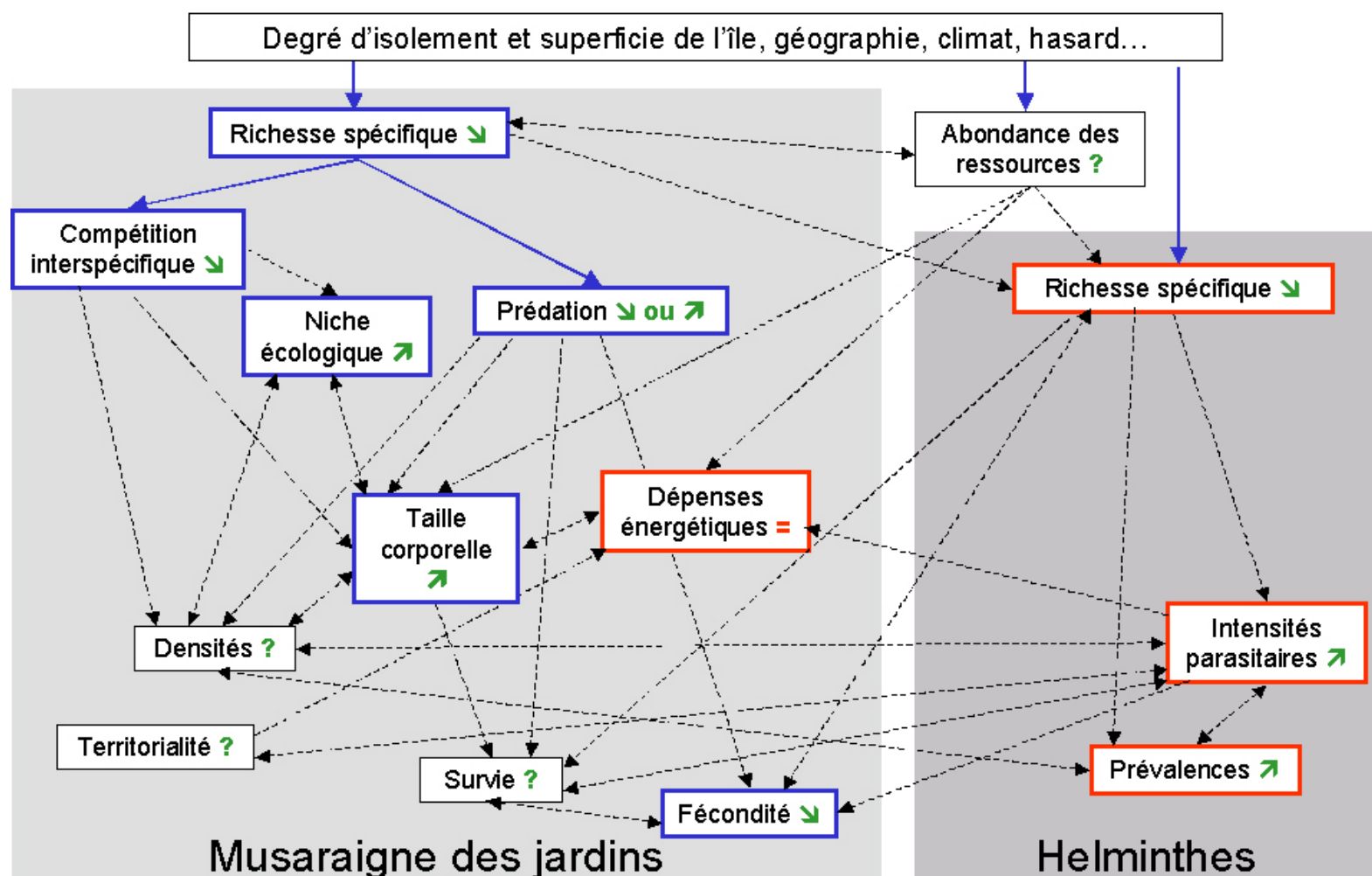


Figure 5.2 : Relations et interactions avérées ou supposées entre les différentes composantes biotiques et abiotiques du syndrome d'insularité chez la musaraigne des jardins et sa faune d'helminthes parasites sur les îles ouest méditerranéennes.

Les rectangles rouges correspondent aux phénomènes et relations que nous avons mis en évidence lors de ce travail. Les flèches et rectangles bleus concernent les données disponibles dans la littérature. Les rectangles noirs et flèches en pointillés illustrent des relations supposées entre certains paramètres ou traits d'histoire de vie.

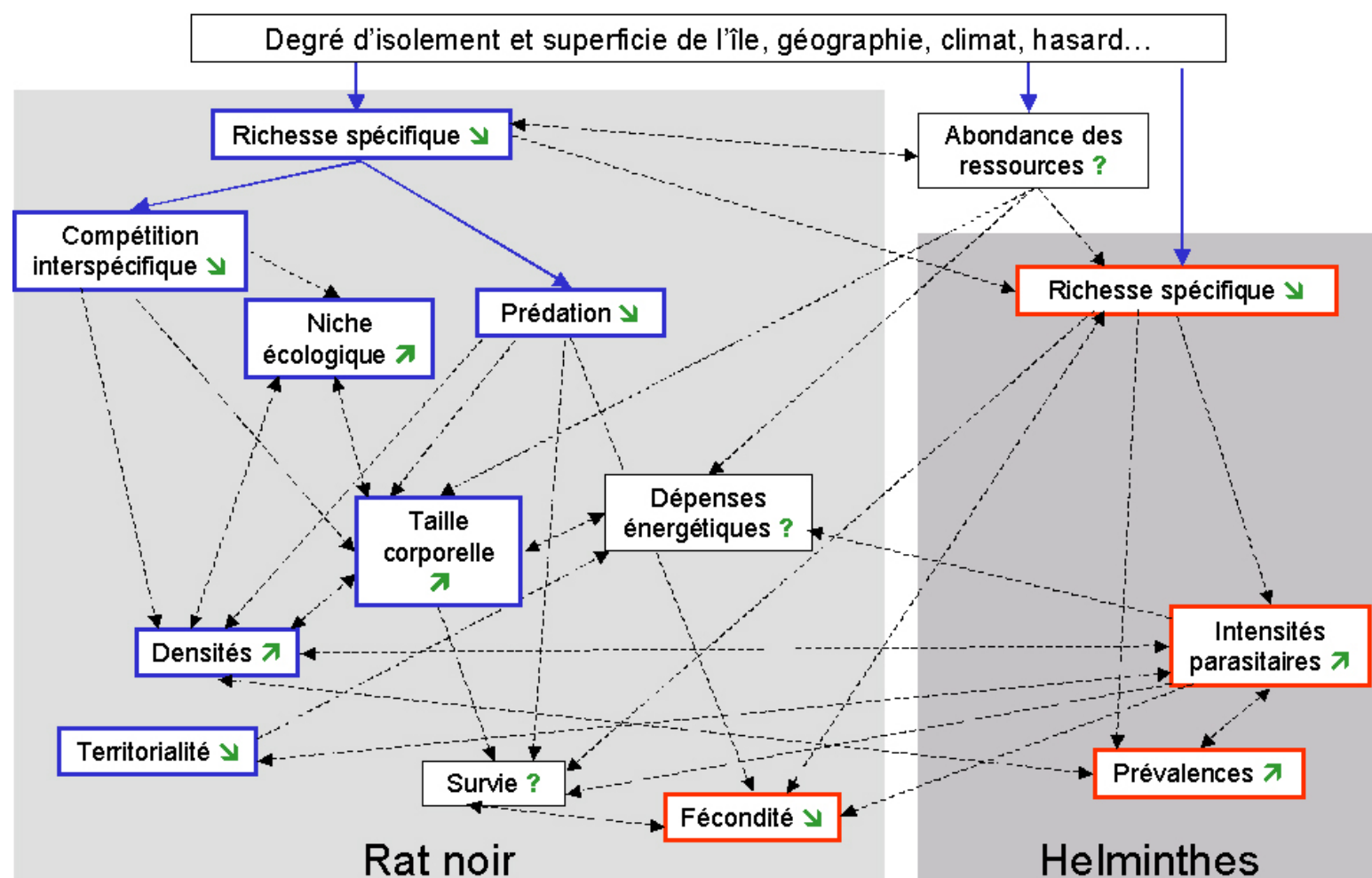


Figure 5.3 : Relations et interactions avérées ou supposées entre les différentes composantes biotiques et abiotiques du syndrome d'insularité chez le rat noir *Rattus rattus* et sa faune d'helminthes parasites sur les îlots satellites de Corse et l'archipel des îles d'Hyères.

Les rectangles rouges correspondent aux phénomènes et relations que nous avons mis en évidence lors de ce travail. Les flèches et rectangles bleus concernent les données disponibles dans la littérature. Les rectangles noirs et flèches en pointillés illustrent des relations supposées entre certains paramètres ou traits d'histoire de vie.

B. Les petites îles ouest-méditerranéennes

Les populations de rat noir des îles satellites de Corse (archipel des Lavezzi et Cerbicales) et des îles d'Hyères sont affectées de gigantisme. L'augmentation de taille corporelle est conséquente, entre 16 et 41% de poids en plus par rapport aux populations source (Granjon & Cheylan, 1990b) (Figure 5.3). Les îles concernées ont toutes une superficie inférieure à 1500 hectares. Sur ces petits territoires, l'appauvrissement de la faune prédatrice est prononcé et serait à l'origine de l'évolution de la taille corporelle du Muridae.

Ainsi, les changements morphologiques du rat noir sur les îles méditerranéennes correspondraient au modèle en cloche qui prédit l'évolution de la taille selon la superficie d'une île (Heaney, 1978 ; Michaux *et al.*, 2002). Plus l'île est petite, plus les contraintes liées aux milieux isolés sont exacerbées, plus les rats évoluent vers le gigantisme. Au contraire, lorsque la superficie de l'île est élevée, comme en Corse ou en Sardaigne, les conditions environnementales se rapprochent de celles du continent et le Rongeur garde la même taille corporelle ou devient plus petit.

Les populations de rat noir de ces petites îles stigmatisent tous les signes du syndrome d'insularité habituellement décrits chez les Rongeurs : augmentation de la taille corporelle, inflation des densités, tolérance des congénères et résistance à l'invasion (Cheylan, 1988 ; Granjon & Cheylan, 1990a ; 1990b). Les nids sont cette fois au sol, signe du relâchement de la prédation. A l'échelle des populations, le rythme d'activité semble plus étalé sur 24 heures, en réponse à la diminution de la compétition interspécifique et de la prédation. Les périodes d'activité individuelle seraient décalées dans le temps afin de limiter les désavantages liés aux fortes densités de population (Granjon & Cheylan, 1990a). Nos données ajoutent à cette longue liste la diminution de fécondité (Figure 5.3), elle aussi souvent rapportée chez les Rongeurs insulaires (*in* Alder et Levins, 1994).

Hormis pour Porquerolles, aucun des auteurs qui se sont penchés sur les différences morphologiques entre continent et île ne se sont basés sur les populations continentales source. Ainsi, l'ensemble des données portant sur

l'évolution de la taille corporelle de *C. suaveolens* et *C. russula* sur les îles doit être réévalué à la lumière de la découverte de leur origine continentale. Il semble, d'après nos données préliminaires, que l'augmentation de la taille corporelle de *C. suaveolens* soit plus marquée à Minorque qu'en Corse. La musaraigne illustre peut-être, comme le rat ou le mulot, le modèle en cloche de Heaney (1978).

C. Le syndrome d'insularité : un réseau d'interactions complexes

Malgré la diversité des situations rencontrées et des facteurs impliqués, les principaux traits du syndrome d'insularité peuvent se résumer comme suit :

- **Faunes** : réduction du nombre d'espèces ; prime aux espèces à bon pouvoir de dispersion, généralistes, consommatrices primaires ou secondaires de premier ordre ; espèces abondantes sur le continent source ou anthropophiles. Les faunes insulaires ne sont pas un échantillon aléatoire de celles du continent voisin.
- **Peuplements** : relâchement de la compétition interspécifique, inflation des densités, renouvellement inter-habitats ralenti, écrêtement des pyramides trophiques par diminution de la fonction prédatrice (disharmonie), résistance à l'invasion mais vulnérabilité aux perturbations (introductions d'espèces allochtones).
- **Espèces et populations** : densités élevées, accentuation de la compétition intraspécifique, élargissement des niches, stabilité dans l'espace par sédentarité (échelle écologique) et/ou perte des structures de dispersion (échelle évolutive). Fécondité diminuée, maturité sexuelle retardée, survie plus élevée. Renouvellement démographique ralenti, faibles fluctuations d'effectifs. Variations morphologiques : uniformisation des tailles (nanisme des grands, gigantisme des petits) mais accentuation du dimorphisme sexuel. Diminution de l'agressivité territoriale : relations intrapopulationnelles fréquentes et non agonistiques, tolérance par reconnaissance mutuelle.

Les mammifères des îles de Méditerranée peuvent être classés en deux catégories : les espèces endémiques, pour lesquelles l'isolement du continent est ancien (*Crocidura zimmermanni* en Crète, *C. sicula* en Sicile par exemple) et les espèces auxquelles nous nous sommes intéressés, celles récemment introduites par l'homme. Bien que l'isolement de ces derniers taxa ne date que de quelques milliers

d'années tout au plus, leur différenciation par rapport au continent est déjà remarquable sur bien des points. Les Rongeurs et Insectivores des îles méditerranéennes illustrent un grand nombre des caractéristiques du syndrome d'insularité exposées ci-dessus.

A contraintes environnementales équivalentes, les mêmes effets se font souvent ressentir. Ainsi de nombreuses relations entre les différentes composantes du syndrome d'insularité ont été suggérées.

La géomorphologie de l'île (superficie, altitude...) et sa position géographique (isolement, proximité de fleuves...) sont à considérer. Les facteurs stochastiques sont par ailleurs non négligeables. A noter à ce sujet qu'il serait erroné d'assimiler le degré d'isolement géographique d'une île à sa distance au continent. Bien entendu, le succès de dispersion d'une espèce amenée par l'homme est fonction de sa survie et donc en partie, de la durée de la traversée. Pour autant, la fréquence des échanges par bateau est probablement aussi cruciale que la distance à parcourir.

Le relâchement des pressions de compétition et de prédation, l'abondance des ressources et la géographie de l'île (taille, isolement) peuvent avoir une influence sur la taille corporelle des nouveaux arrivants, effet différent selon la position trophique du taxon et sa taille originelle. Les facteurs de mortalité (prédation, parasitisme, limitation des ressources) ont une implication dans les paramètres démographiques (densités, fécondité survie) eux-mêmes liés à la taille corporelle. La diminution de la compétition interspécifique peut faciliter un élargissement de la niche écologique, adaptation également corrélée aux densités de population. Les dépenses énergétiques s'ajustent en réponse aux contraintes environnementales et sont en relation avec la taille corporelle et l'investissement dans la reproduction et la survie. Le métabolisme est aussi influencé par la charge parasitaire (Figure 5.1). La diversité parasitaire est inféodée à la richesse des habitats et à celle de la faune insulaire. Elle pourrait avoir une incidence sur l'augmentation des intensités parasitaires et prévalences et être impliquée dans les processus d'élargissement du spectre d'hôte. Cependant, prévalences et intensités parasitaires sont aussi à relier aux modifications des paramètres démographiques et comportementaux des hôtes (chevauchement des territoires, inflation des densités).

Finalement, les parasites s'avèrent être aussi fondamentaux que d'autres composantes biotiques et abiotiques dans le façonnement des traits de vie des

mammifères des îles. Il est maintenant évident que la prise en compte des interactions hôte-parasite est indispensable dans l'étude de l'adaptation des populations insulaires à leur environnement.

III. Perspectives

A. Adaptations physiologiques en milieu insulaire

1) Chez *Rattus rattus*

Nous avons démontré que les modifications de charge parasitaire survenues sur les îles peuvent avoir des conséquences notables sur la physiologie des mammifères insulaires. En particulier, l'élargissement du spectre d'hôte de la douve du foie au rat noir impose au Rongeur de lourdes contraintes métaboliques.

De manière plus générale, nous souhaitons envisager, comme nous l'avons fait pour les musaraignes, l'impact de l'évolution morphologique en milieu insulaire sur les besoins énergétiques de *R. rattus*. Quelles sont, les adaptations métaboliques mises en place ? Répondent-elles à la loi classique d'allométrie, ou viennent-elles étayer nos résultats obtenus chez *C. suaveolens* ?

Nous disposons donc de mesures de métabolisme au repos de rats corses, (utilisées dans l'article 1). Elles seront comparées aux mesures que nous avons déjà effectuées sur le littoral français. De plus, il apparaît particulièrement pertinent d'élargir cette étude aux îles méditerranéennes de plus petite superficie. Nous venons en effet de voir que les manifestations du syndrome d'insularité sont exacerbées chez le rat des Lavezzi ou des îles d'Hyères. Les contraintes environnementales doivent être particulièrement extrêmes dans le cas des petits îlots satellites de Corse. Nous possédons déjà des mesures de dépenses énergétiques de rats des Cerbicales, Lavezzi et îles d'Hyères qu'il s'agira de comparer à nos données corses et continentales. Cette question fera donc très prochainement l'objet d'une étude approfondie.

2) Chez *Crocidura suaveolens*

La connaissance de l'origine des populations de musaraignes insulaires (*Crocidura suaveolens* et *C. russula*), apportera davantage de clarté dans l'analyse des adaptations physiologiques mises en place sur les îles.

Il sera pertinent d'élargir notre analyse à d'autres îles occupées par *C. suaveolens* : Elbe et Minorque. Corse et Minorque ont la même origine géographique. Leur étude comparative permettra de tester l'influence sur les réponses métaboliques de la superficie de l'île et de sa composition faunistique (prédateurs et compétiteurs). À terme l'analyse devrait prendre en compte les populations continentales source, Italie pour Elbe, Moyen-Orient pour Corse et Minorque. Les analyses comparatives sont plus robustes dès lors que le nombre d'espèces analysées augmente (Garlan, & Adolph, 1994). *C. russula* insulaire devrait être alors considérée.

Nos mesures respirométriques ne permettent pas de déterminer quel sont les mécanismes physiologiques ou comportementaux à l'origine d'une évolution du métabolisme indépendante de la taille chez les musaraignes insulaires. Nous avons posé plusieurs hypothèses (article 2) : charge parasitaire différente, optimisation de la capacité digestive ou de la locomotion ... Nous envisageons tout d'abord de mesurer les taux de métabolisme sur le terrain (capture-recapture et technique de l'eau doublement marquée). Ce préalable permettra de confirmer le patron observé en captivité. Par la suite, nous testerons les capacités digestives des musaraignes insulaires comparativement au continent afin d'identifier des différences éventuelles de rendement. Enfin, nos suivis des rythmes d'activité locomotrice déjà mis en place détermineront si, comme le suppose Poitevin (1984), les musaraignes insulaires étalent leur activité sur la journée.

B. Biologie de la conservation

Les activités humaines causent deux principaux dommages à l'environnement : la fragmentation des habitats et le réchauffement climatique. Ces deux aspects conjugués entraînent une modification alarmante des assemblages d'espèces (Chapin *et al.*, 2000). En effet, ces modifications dues à l'expansion de l'homme depuis la fin de l'Holocène, occasionnent d'une part la disparition accélérée

d'espèces (50% des espèces pourraient disparaître d'ici 2050) et d'autre part le déplacement des niches écologiques des espèces résiduelles (Chapin *et al.*, 2000 ; Loreau *et al.*, 2001). Quel va être l'effet des modifications des assemblages sur le maintien et l'évolution des écosystèmes? Quel est le rôle des différentes espèces d'un assemblage dans le fonctionnement des écosystèmes et le maintien de la biodiversité ?

Les manifestations du syndrome d'insularité peuvent être envisagées, entre autres, comme la conséquence des modifications d'assemblages d'espèces en terme de perte de diversité et d'élargissement de niche écologique. D'innombrables travaux ont été effectués dans le sillage tracé par la théorie de Mc Arthur et Wilson (1963, 1967). Ce paradigme fut étendu aux îles d'habitat. La théorie de biogéographie a permis pour la première fois de décrire et prédire les conséquences de la fragmentation des habitats sur les communautés, au point qu'elle est devenue l'un des fondements de la biologie de la conservation. Le syndrome d'insularité est en effet l'exemple le plus extrême d'un phénomène plus général qui concerne l'évolution en milieu hétérogène au plan spatial. Les îles vraies présentent l'avantage de pouvoir contrôler les modifications des assemblages d'espèces de façon complète : compétiteurs, prédateurs, faune parasitaire, superficie et degré d'isolement. Les dates de colonisation des espèces sont connues, ce qui permet de calibrer dans le temps les changements écologiques et évolutifs observés. L'étude de ces adaptations face à l'isolement des îles vraies constitue le premier pas vers la compréhension des conséquences de l'anthropisation croissante des paysages.

Bibliographie

A

- Abrous M., Comes A.M., Gasnier N., Rondelaud D., Dreyfuss G., Chauvin A., Menard A., Agoulon A. & Cabaret J. (1998) Morphological variability in *Fasciola hepatica* eggs in ruminants, rodents and lagomorphs. *Journal of Helminthology*, 72, 313-317
- Albon S.D., Stien A., Irvine R.J., Langvatn R., Ropstad E. & Halvorsen O. (2002) The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 269, 1625-1632
- Alcover J.A. (1979) *Els mamífers de les Balears - Manuals d'introduccio a la naturalesa*. Editorial Moll, Palma de Mallorca.
- Alcover J.A. & Gosalbez J. (1988) Estudio comparado de la fauna de micromamíferos de las islas Baleares y Pitiusas. *Bulletin d'Ecologie*, 19, 321-328
- Alder G.H. & Levins R. (1994) The island syndrome in rodent populations. *Quarterly Review of Biology*, 69, 473-490
- Anderson W.B. & Wait D.A. (2001) Subsidized Island Biogeography Hypothesis: another new twist on an old theory. *Ecology Letters*, 4, 289-291
- Arends A. & McNab B.K. (2001) The comparative energetics of "caviomorph" rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 130, 105-122
- Aujard F., Perret M. & Vannier G. (1998) Thermoregulatory responses to variations of photoperiod and ambient temperature in the male lesser mouse lemur: a primitive or an advanced adaptive character? *Journal of Comparative physiology B-Biochemical systemic and environmental physiology*, 168, 540-548
- Avice J.C. (2000) *Phylogeography, The history and formation of species*. Harvard University Press, Harvard.
- Azeria E.T. (2004) Terrestrial bird community patterns on the coralline islands of the Dahlak Archipelago, Red Sea, Eritrea. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 177-187

B

- Barbour M.S. & Litvaitis J.A. (1993) Niche dimensions of New'England cottontails in relation to habitat patch size. *Oecologia*, 95, 321-327
- Barrett K., Wait D.A. & Anderson W.B. (2003) Small island biogeography in the Gulf of California: lizards, the subsidized island biogeography hypothesis, and the small island effect. *Journal of Biogeography*, 30, 1575-1581
- Bartels H., Bartels R., Baumann R., Fons R., Jurgens K.D. & Wright P. (1978) Respiratory function of blood and relative weight of certain organs in two species of shrew: *Crocidura russula* and *Suncus etruscus* (Soricidae mammals). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 286, 1195-1198
- Beauchamp G. (2004) Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 271, 1039-1042
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1996) *Ecology - Individuals, populations and communities*. 3^{edn}. Blackwell Science.

- Bell G. & Burt A. (1991) The comparative biology of parasite species diversity: international helminths of freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, 60, 1047-1063
- Ben Saad M.M. & Maurel D. (2001) Effects of bilateral ganglionectomy and melatonin replacement on seasonal rhythm of testicular activity in Zembra Island wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Reproduction*, 121, 323-329
- Blondel J. (1995) *Biogéographie: approche écologique et évolutive*. Masson. Paris
- Blondel J. (2000) Evolution and Ecology of Birds on islands: trends and prospects. *Vie et Milieu*, 50, 205-220
- Blondel J., Chessel D. & Frochot B. (1988) Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in mediterranean island habitats. *Ecology*, 69, 1899-1917
- Blondel J., Pradel R. & Lebreton J.D. (1992) Low fecundity insular blue Tit do not survive better as adults than high fecundity mainland one. *Journal of Animal Ecology*, 61, 205-213
- Bover P. & Alcover J.A. (2003) Understanding Late Quaternary extinctions: the case of *Myotragus balearicus* (Bate, 1909). *Journal of Biogeography*, 30, 771-781
- Boya J. & Calvo J. (1984) Structure and ultrastructure of the aging rat pineal gland. *Journal of Pineal Research*, 1, 83-89
- Brown C.R., Hunter E.M. & Baxter R.M. (1997) Metabolism and thermoregulation in the forest shrew *Myosorex varius* (Soricidae: Crocidurinae). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*, 118, 1285-90
- Brown J.H. & Lomolino M.V. (2000) Concluding remarks: historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 87-92

C

- Calmet C.E., Lambourdiere J., Abdelkrim J., Pascal M. & Samadi S. (2004) Characterization of eight polymorphic microsatellites in the shrew *Crocidura suaveolens* and its application to the study of insular populations of the French Atlantic coast. *Molecular Ecology Notes*, 4, 426-428
- Canova L. & Fasola M. (1993) Food habits and trophic relationships of small mammals in six habitats of the northern Po plain (Italy). *Mammalia*, 57, 189-199
- Carranza S., Arnold E.N., Mateo J.A. & Lopez-Jurado L.F. (2001) Parallel gigantism and complex colonization patterns in the Cape Verde scincid lizards *Mabuya* and *Macroscincus* (Reptilia: Scincidae) revealed by mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 268, 1595-1603
- Casanova J.C., Miquel J., Fons R., Molina X., Feliu C., Mathias M.L., Torres J., Libois R., Santos-Reis M., Collares-Pereira M. & Marchand B. (1996) On the Helminthfauna of wild mammals (Rodentia, Insectivora and Lagomorpha) in Azores Archipelago (Portugal). *Vie et Milieu*, 46, 253-259
- Cassey P. & Blackburn T.M. (2004) Body size trends in a Holocene island bird assemblage. *Ecography*, 27, 59-67
- Catalan J. & Poitevin F. (1981) Les crocidures du midi de la France: leurs caractéristiques génétiques et morphologiques: la place des populations corses. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences III*, 292, 1017-1020

- Catalan J., Poitevin F., Fons R., Guerasimov S. & Croset H. (1988) Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). III. -Structure génétique des populations continentales et insulaires de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Mammalia*, 52, 387-400
- Chan Y.S., Cheung Y.M. & Pang S.F. (1990) Patterns of pineal melatonin secretion in rabbits: diurnal variation of basal and pulsatile release. *Neuroendocrinology*, 51, 147-155
- Chapin F.S.r., Zavaleta E.S., V.T. E., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Diaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 264-242
- Chen M.G. & Mott K.E. (1990) Progress in assessment of morbidity due to *Fasciola hepatica* infection: a review of recent literature. *Tropical Diseases Bulletin*, 87, 1-38
- Cheylan G. (1988) Les adaptations écologiques à la survie de *Rattus rattus* dans la îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'Ecologie*, 19, 417-426
- Cheylan G., Granjon L. & 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*, 63, 393-408
- Cianchi R., Ungaro A., Marini M. & Bullini L. (2003) Differential patterns of hybridization and introgression between the swallowtails *Papilio machaon* and *P. hospiton* from Sardinia and Corsica islands (Lepidoptera, Papilionidae). *Molecular Ecology*, 12, 1461-71
- Clegg S.M. & Owens I.P.F. (2002) The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 269, 1359-1365
- Clevenger A.P. (1993) Pine marten (*Martes martes* Linné 1758) comparative feeding ecology in an island and a mainland population of Spain. *International Journal for Mammalian Biology*, 58, 212-223
- Combes C. (1995) *Intéactions durables - écologie et évolution du parasitisme*. Masson. Paris
- Connors V.A. & Nickol B.B. (1991) Effects of *Plagiorhynchus cylindraceus* (Acanthocephala) on the energy metabolism of adult starlings, *Sturnus vulgaris*. *Parasitology*, 13, 395-402
- Corp N., Gorman M.L. & Speakman J.R. (1999) Daily energy expenditure of free-living male Wood Mice in different habitats and seasons. *Functional Ecology*, 13, 585-593
- Cosson J.F., Hutterer R., Libois R., Sarà M., Taberlet P. & Vogel P. (2005) Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology*, 14, 1151-1162

D

- Dan M., Lichtheinstein D., Lavochkin J., Stavorowsky M., Jedwab M. & Shibolet S. (1981) Human Fascioliasis in Israel, an imported case. *Israel Journal of Medical Science*, 17, 430-432

- Dayan T. & Simberloff D. (1998) Size patterns among competitors: Ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review*, 28, 99-124
- Diehl B.J. (1978) Occurrence and regional distribution of calcareous concretions in the rat pineal gland. *Cell and Tissue Research*, 195, 358-366
- Dobson M. (1998) Mammal distributions in the western Mediterranean: the role of human intervention. *Mammal Review*, 28, 77-88

E

- Ehinger M., Fontanillas P., Petit E. & Perrin N. (2002) Mitochondrial DNA variation along an altitudinal gradient in the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula*. *Molecular Ecology*, 11, 939-45
- Ellison G.T. & Skinner J.D. (1991) Seasonal energy requirements and thermoregulation of growing pouched mice, *Saccostomus campestris* (Cricetidae). *International Journal of Biometeorology*, 35, 98-102
- Emerson B.C., Oromi P. & Hewitt G.M. (2000) Tracking colonization and diversification of insect lineages on islands: mitochondrial DNA phylogeography of *Tarphius canariensis* (Coleoptera: Colydiidae) on the Canary Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 267, 2199-2205
- Erren T.C., Reiter R.J. & Piekarski C. (2003) Light, timing of biological rhythms, and chronodisruption in man. *Naturwissenschaften*, 90, 485-494
- Esteban Sanchis J.G. (1983) Contribucion al conocimiento de la helmintofauna de micromamiferos (Insectivoros y Roedores) de las islas Gimnesicas y Pitiusas (Archipiélago Balear, Espana). *Thesis Doctoral*. Universitat de Valencia, Valencia

F

- Falcón J. (1999) Cellular circadian clocks in the pineal. *Progress in Neurobiology*, 58, 121-162
- Fayard A., Saint Girons M.C. & Maurin H. (1984) *Atlas des Mammifères Sauvages de France*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères
- Feliu C. (1980) Contribucion al conocimiento de la helmintofauna de micromamiferos ibericos. Helinths de Gliridae y Muridae (Rodentia). *Thesis Doctoral*. Universitat de Barcelona, Barcelona
- Fons R. (1970) Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Mammifère, Soricidae). *Vie et Milieu*, 21, 209-218
- Fons R. (1974a) La mue chez les Crocidurinae: I - Changement de pelage dans la nature et en captivité chez la Pachyure étrusque *S. etruscus* (Savi, 1822). *Mammalia*, 38, 265-284
- Fons R. (1974b) Méthodes de capture et d'élevage de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora - Soricidae). *Zeitschrift für Zoologische Säugetierkunde*, 39, 204-210
- Fons R. (1975) Premières données sur l'écologie de la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) - Comparaison avec deux autres Crocidurins, *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Insectivore, Soricidae). *Vie et Milieu*, 25, 315-359

- Fons R. (1988) *Ordnung insektenesser (Insectivora) und ordnung Rüsselspringer*. Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Munchen.
- Fons R., Croset H., Poitevin F. & Catalan J. (1997a) Decrease in litter size in the shrew, *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Corsica: Evolutionary response to insularity? *Canadian Journal of Zoology*, 75, 954 - 958.
- Fons R., Galan Puchades M.T., Delcueille F. & Mas-Coma S. (1987) Apport de la parasitologie à l'étude des mammifères. In: *XI^{ème} Colloque National de Mammalogie*, Maisons-Alfort
- Fons R., Libois R. & Saint Girons M.C. (1980) Les micromammifères dans le département des Pyrénées Orientales: essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie et Milieu*, 30, 285-299
- Fons R. & Magnanou E. (2004) Processus évolutifs liés à l'insularité: le cas des micromammifères et de leurs helminthes parasites en Corse. In: *Encyclopaedia Corsicae* (ed. Dumane E), pp. 418-455
- Fons R. & Saint Girons M.C. (1976) Horaire et intensité de l'activité locomotrice spontanée chez un petit mammifère, la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Insectivora, Soricidae). *Bulletin études Rythmes Biologiques*, 8, 95-106
- Fons R., Saint Girons M.C., Orsini P., Clara J.P. & Olivier J. (1993) Nouvelles données sur les mammifères de l'île de Porquerolles (Var France). *Science Report, Port Cros National Park, Fr*, 15, 171-176
- Fons R., Sender S., Peters T. & Jurgens K.D. (1997b) Rates of rewarming, heart and respiratory rates and their significance for oxygen transport during arousal from torpor in the smallest mammal, the Etruscan shrew *Suncus etruscus*. *Journal of Experimental Biology*, 200, 1451-8
- Fons R. & Sicart R. (1976) Energy metabolism in 2 Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) and *Crocidura russula* (Herman, 1780) (Insectivora, Soricidae). *Mammalia*, 40, 299-311
- Foster J.B. (1964) Evolution of mammals on islands. *Nature*, 202, 234-235
- Fox A. & Hudson P.J. (2001) Parasites reduce territorial behaviour in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Ecology Letters*, 4, 139-143
- Fox B.J. & Fox M.D. (2000) Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 19-37
- Francalacci P., Morelli L., Underhill P.A., Lillie A.S., Passarino G., Useli A., Madeddu R., Paoli G., Tofanelli S., Calò C.S., Ghiani M.E., Varesi L., Memmi M., Vona G., Lin A.A., Oefner P. & Cavalli-Sforza L.L. (2003) Peopling of three Mediterranean Islands (Corsica, Sardinia, and Sicily) inferred by Y-chromosome biallelic variability. *American Journal of Physical Anthropology*, 121, 270-279
- Frankham R. (1995) Inbreeding and extinction: a Threshold effect. *Conservation Biology*, 9, 792-799
- Frankham R. (1997) Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78, 311-327
- Frankham R. (1998) Inbreeding and extinction: Island populations. *Conservation Biology*, 12, 665-675
- Fumagalli L., Taberlet P., Favre L. & Hausser J. (1996) Origin and evolution of homologous repeated sequences in the mitochondrial DNA control region of shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 32-46
- Futuyma D.J. (1998) *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Sunderland.

G

- Garlan T.J. & Adolph S.C. (1994) Why not to do two comparative studies: limitation on inferring adaptations. *Physiological Zoology*, 67, 797-828
- Gebczynsky M. (1971) The rate of metabolism of the lesser shrew. *Acta Theriologica*, 16, 329-339
- Genoud M. (1988) Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mammal Review*, 18, 173-193
- Gliwicz J. & Taylor, J.R.E. (2002) Comparing life histories of shrews and rodents. *Acta Theriologica* 47, 185-208
- Gosalbez J., Sans-Coma V. & Lopez-Fuster M.J. (1984) Els micromamífers de les illes Medes. In: *Els sistemes naturals de les illes Medes* (ed. Institut d'estudis catalans), pp. 307-319, Barcelone
- Gould G.C. & Mc Fadden B.J. (2004) Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285, 219-227
- Goüy de Bellocq J., Delarbre C., Gachelin G. & Morand S. (2005) Allelic diversity at the Mhc-DQA locus of woodmouse populations (*Apodemus sylvaticus*) present in the islands and mainland of the north Mediterranean. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 115-122
- Goüy de Bellocq J., Morand S. & Feliu C. (2002) Patterns of parasites species richness of western Palaearctic region micro-mammals: island effects. *Ecography*, 25, 173-183
- Goüy de Bellocq J., Sara M., Casanova J.C., Feliu C. & Morand S. (2003) A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe. *Parasitology Research*, 90, 64-70
- Granjon L. & Cheylan G. (1990a) Adaptations comportementales des rats noirs *Rattus rattus* des îles ouest méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 40, 189-195
- Granjon L. & Cheylan G. (1990b) Différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest méditerranéennes. *Mammalia*, 54, 213-231
- Gregory R.D. (1991) Parasite epidemiology and host population growth; *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in enclosed woodmouse populations. *Journal of Animal Ecology*, 60, 805-821

H

- Hammond K.A., Chappell M.A. & Kristan D.M. (2002) Developmental plasticity in aerobic performance in deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular and Integrative Physiology*, 133, 213-224
- Hart A. & Begon M. (1982) The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. *Oecologia*, 52, 37-42
- Haynes S., Jaarola, M., Searle JB. (2003) Phylogeography of the common vole (*Myocrotus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular Ecology*, 12, 951-956

- Heaney L.R. (1978) Island Area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (*Callosciurus prevosti*) of south east Asia. *Evolution*, 32, 29-44
- Hinten G., Harriss F., Rossetto M. & Braverstock P.R. (2003) Genetic variation and island biogeography: Microsatellite and mitochondrial DNA variation in island populations of the Australian bush rat, *Rattus fuscipes greyii*. *Conservation Genetics*, 4, 759-778
- Hochberg M.E. & Moller A.P. (2001) Insularity and adaptation in coupled victim-enemy associations. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 539-551
- Hudson P.J., Newborn D. & Dobson A.P. (1992) Regulation and stability of a free-living host-parasite system *trichostrongylus tenuis* in red grouse. 1 monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology*, 61, 477-486
- Humbert W. & Pevet P. (1995) Calcium concretions in the pineal gland of aged rats: an ultrastructural and microanalytical study of their biogenesis. *Cell and Tissue Research*, 279, 565-373
- Hurtrez Bousses S., de Garine-Wichatitsky M., Perret P., Blondel J. & Renaud F. (1999) Variations in prevalence and intensity of blow fly infestations in an insular Mediterranean population of blue tits. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 337-341
- Hurtrez Bousses S., Meunier C., Durand P. & Renaud F. (2001) Dynamics of host-parasite interactions: the example of population biology of the liver fluke (*Fasciola hepatica*). *Microbes and infection*, 3, 841-849
- Hussein H.K. (1991) Effect on temperature and body size on the metabolic rate of the egyptian house mouse *Mus musculus* and the roof rat *Rattus rattus*. *Journal of Islamic Academy of Sciences*, 4, 249-252

I

- Isobe Y., Torri T., Konishi E. & Fujioi J. (2002) Effects of melatonin injection on running-wheel activity and body temperature differ by the time of day. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 73, 805-811
- Iwasa M.A., Ohdac S., Han S.H., Oh H.S., Abe H. & Suzuki H. (2001) Karyotype and RFLP of the nuclear rDNA of *Crocidura* sp on Cheju Island, South Korea (Mammalia, Insectivora). *Mammalia*, 65, 451-459

J

- Jeanmaire-Besançon F. (1986) Estimation de l'âge et de la longévité chez *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae). *Acta Oecologia*, 7, 355-366
- Jimenez Piqueras A.M. (1988) Contribucion al conicimiento de la helmintofauna de micromamiferos de Mallorca (Islas Gimnesicas). Parasitos de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 (Rodentia: Muridae). Thesis de Licienciatura, Universitat de Valencia, Valencia
- Jimenez Piqueras A.M. (1992) Contribucion al conicimiento de la parasitofauna de micromamiferos de la isla de Corcega (Francia). Thesis Doctoral. Universitat de Valencia, Valencia
- Jurgens K.D., Fons R., Peters T. & Sender S. (1996) Heart and respiratory rates and their significance for convective oxygen transport rates in the smallest

mammal, the Etruscan shrew *Suncus etruscus*. *Journal of Experimental Biology.*, 199, 2579-84

Juste J., Ibanez C., Munoz J., Trujillo D., Benda P., Karatas A. & Ruedi M. (2004) Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaeartic and Atlantic Islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1114-1126

K

- Kahmann H. & Einlechner J. (1959) Bionomische untersuchung an der Spitzmaus (*Crocidura*) der insel Sardinien. *Zoologischer Anzeiger*, 162, 63-83
- Kalbe M., Haberl B. & Haas W. (1997) Miracidial host-finding in *Fasciola hepatica* and *Trichobilharzia ocellata* is stimulated by species-specific glycoconjugates released from the host snails. *Parasitology Research*, 83, 806-812
- Kefelioglu H. & Tez C. (1999) The distribution problem of *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Mammalia, Insectivora) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 23, 247-251
- Keymer A.E. (1980) The influence of *Hymenolepis diminuta* on the survival and fecundity of the intermediate host, *Tribolium confusum*. *Parasitology*, 81, 405-421
- Kirch P.V. (1996) Late Holocene human-induced modifications to a central Polynesian island ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93, 5296-5300
- Klein D.C., Coon S.L., Roseboom P.H., Weller J.L., Bernard M., Gastel J.A., Zatz M., Iuvone P.M., Rodriguez I.R., Begay V., Falcon J., Cahill G.M., Cassone V.M. & Baler R. (1997) The melatonin rhythm-generating enzyme: molecular regulation of serotonin N-acetyltransferase in the pineal gland. *Recent Progress in Hormone Research*, 52, 307-358
- Knudsen K.L. & Kilgore D.L.J. (1990) Temperature regulation and basal metabolic rate in the spotted skunk, *Spilogale putorius*. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*, 97, 27-33
- Kristan D.M. (2002) Maternal and direct effects of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus* on offspring growth and susceptibility to infection. *Journal of Experimental Biology*, 205, 3967-3977
- Kristan D.M. & Hammond K.A. (2000) Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology. *Journal of Experimental Biology*, 203, 3495-504
- Kristan D.M. & Hammond K.A. (2001) Parasite infection and caloric restriction induce physiological and morphological plasticity. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 281, R502-10
- Kristan D.M. & Hammond K.A. (2003) Physiological and morphological responses to simultaneous cold exposure and parasite infection by wild-derived house mice. *Functional Ecology*, 17, 464-471

L

- Laakso M.L., Leinonen L., Joutsiniemi S.L., Porkka-Heiskanen T. & Alila A. (1995) Locomotor activity and melatonin rhythms in rats under non-24-h lighting cycles. *Physiology and Behavior*, 57, 849-56
- Lanciani C.A. (1975) Parasite-induced alterations in host reproduction and survival. *Ecology*, 59, 689-695
- Lawlor T.E. (1982) The evolution of body size in mammals: evidence from insular populations in Mexico. *The American Naturalist*, 119, 54-72
- Li S.Y. (1952) On the new host, black rat, of *Fasciola hepatica*. *Journal of Parasitology*, 28, 88
- Libois R., Fons R. & Bordenave D. (1993) Mediterranean small mammals and insular syndrome: Biometrical study of the long tailed field mouse (*Apodemus sylvaticus*) (Rodentia-Muridae) of Corsica. *Bonner Zoologische Beitr ge*, 3/4, 147-163
- Lo Brutto S., Arculeo M. & Sarà M. (2004) Mitochondrial simple sequence repeats and 12S-rRNA gene reveal two distinct lineages of *Crocidura russula* (Mammalia, Soricidae). *Heredity*, 92, 527-533
- Lochmiller R.L. & Deerenberg C. (2000) Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*, 88, 87-98
- Lomolino M.V. (2000a) A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 1-6
- Lomolino M.V. (2000b) A species-based theory of insular zoogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 39-58
- Lomolino M.V. (2000c) Ecology's most general, yet protean¹ pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17-26
- Lomolino M.V. & Smith G.A. (2003) Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 275-286
- Lomolino M.V. & Weisier M.D. (2001) Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, 28, 431-445
- Lopez-Fuster J., Gosalbez J., Fons R. & Sans-Coma V. (1986) The moult of the white-toothed shrew *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae) from the Elbo delta (Catalunia, Spain). *Mammalia*, 50, 541-552
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808
- Luciani D. (2004) Sarrasins. In: *Encyclopaedia Corsicae* (ed. Dumane E), pp. 1140-1156

M

- Magnanou E. & Fons R. (2003) Relation proie - prédateur: le cas des musaraignes *S. etruscus*, *C. russula*, *C. suaveolens*, et des reptiles en région méditerranéenne. In: *Congrès International Société Herpétologique de France*, Banyuls sur mer

- Magri F., Sarra S., Cinchetti W., Guazzoni V., Fioravanti M., Cravello L. & Ferrari E. (2004) Qualitative and quantitative changes of melatonin levels in physiological and pathological aging and in centenarians. *Journal of Pineal Research*, 36, 256-261
- Marumoto N., Murakami N., Katayama T., Kuroda H. & Murakami T. (1996a) Effects of daily injections of melatonin on locomotor activity rhythms in rats maintained under constant bright or dim light. *Physiology and Behavior*, 60, 767-773
- Marumoto N., Murakami N., Kuroda H. & Murakami T. (1996b) Melatonin accelerates reentrainment of circadian locomotor activity rhythms to new light-dark cycles in the rat. *Japanese Journal of Physiology*, 46, 347-351
- Mas Coma S. (1977) Contribucion al conocimiento de la helmintofauna de micromamiferos ibericos III Parasitos de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae). *Saugetierkundliche Mitteilungen*, 140, 67-78
- Mas Coma S. & Bargues M.D. (1997) Human liver flukes: a review. *Research and Reviews in Parasitology*, 57, 145-218
- Mas Coma S., Esteban J.G., Fuentes M.V., Bargues M.D.V. & Galan-Puchades M.T. (2000) Helminth parasites of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic island of Eivissa (Balearic Archipelago). *Research and Reviews in Parasitology*, 60, 41-49
- Mas Coma S. & Feliu C. (1977) Helintofauna de micromammiferos de las islas Medas (Cataluna, Espana). *Vie et Milieu*, 27, 231-241
- Mas Coma S. & Feliu C. (1984) Helminthfauna of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic islands. In: *The Pityusic islands* (ed. Biologicae KHEM), pp. 469-525. Junck, h.v. Publishers, The Hague
- Mas Coma S., Feliu C. & Beaucournu J.C. (1984) Parasitofauna de micromamifers de les illes Medes. In: *Els sistems naturals de les illes Medes* (ed. Institut d'estudis catalans), Barcelone
- Mas Coma S., Fons R., Feliu C., Bargues M.D., Valero M.A. & Galan-Puchades T. (1988) Small mammals as natural definitive hosts of the liver fluke *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: Fasciolidae); a review and two new records of epidemiologic interest on the island of Corsica. *Rivista de Parasitologia*, 5, 73-78
- Mas Coma S. & Gallego J. (1977) Conocimientos actuales sobre la helmintofauna de micromamiferos (Insectivora, Rodentia) en Espana. In: *Indice - Catalogo de zooparasitos ibericos III Cestodos IV Nematodos y Anejos* (ed. Cordero del Campillo et al), pp. 165-205
- Mascheretti S., Rogatcheva M.B., Gunduz I., Fredga K. & Searle J.B. (2003) How did Pygmy shrews colonize Ireland? Clues from a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b sequences. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 270, 1593-1599
- Maurel D., Coutant C. & Boissin J. (1989) Effects of photoperiod, melatonin implants and castration on molting and on plasma thyroxine, testosterone and prolactin levels in the European badger (*Meles meles*). *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 93, 791-797
- Mc Arthur R.H. & Wilson E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387
- Mc Arthur R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University press, Princeton.

- Mc Cue M.D. & Lillywhite H.B. (2002) Oxygen consumption and the energetics of island-dwelling Florida cottonmouth. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 165-178
- Mc Donald D. & Barrett P. (1993) *Guide complet des mammifères de France et d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Mc Nab B.K. (1994) Resource use and the survival of land and fresh-water vertebrates on oceanic islands. *The American Naturalist*, 144, 643-660
- Mc Nab B.K. (1999) On the comparative ecological and evolutionary significance of total and mass-specific rates of metabolism. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72, 542-644
- Mc Nab B.K. (2000) The influence of body mass, climate, and distribution on the energetics of South Pacific pigeons. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 127, 309-329
- Mc Nab B.K. (2002) Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecology Letters*, 5, 693-704
- Mc Nab B.K. & Bonaccorso F.J. (2001) The metabolism of New Guinean pteropodid bats. *Journal of Comparative Physiology B*, 171, 201-214
- Meiri S., Dayan T. & Simberloff D. (2004) Body size of insular carnivores: Little support for the island rule. *The American Naturalist*, 163, 469-479
- Menard A., L'Hostis M., Leray G., Marchandeau S., Pascal M., Roudot N., Michel V. & Chauvin A. (2000) Inventory of wild rodents and lagomorphs as natural hosts of *Fasciola hepatica* on a farm located in a humid area in Loire Atlantique (France). *Parasite*, 7, 77-82
- Michaux J.R., De Bellocq J.G., Sarà M. & Morand S. (2002) Body size increase in insular rodent populations: a role for predators? *Global Ecology and Biogeography*, 11, 427-436
- Michaux J.R., Libois R. & Fons R. (1996) Différenciation génétique et morphologique du mulot, *Apodemus sylvaticus*, dans le bassin méditerranéen occidental. *Vie et Milieu*, 46., 193 - 203
- Michaux J.R., Magnanou E., Paradis E., Nieberding C. & Libois R. (2003) Mitochondrial phylogeography of the Woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology*, 12, 685-97
- Michaux J.R., Sarà M., Libois R. & Matagne R. (1998) Is the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) of Sicily a distinct species?. *Belgium Journal of Zoology*, 128, 211-214
- Milazzo C., Goüy de Bellocq J., Cagnin M., Casanova J.C., Di Bella C., Feliu C., Fons R., Morand S. & Santalla F. (2003) Helminths and ectoparasites of *Rattus rattus* and *Mus musculus* from Sicily, Italy. *Comparative Parasitology*, 70, 199-204
- Millien V. (2004) Relative effects of climate change, isolation and competition on body-size evolution in the Japanese field mouse, *Apodemus argenteus*. *Journal of Biogeography*, 31, 1267-1276
- Miquel J., Casanova J.C., Fons R., Feliu C., Marchand B., Torres J. & Clara J.P. (1996) Helminthes parasites des Rongeurs Muridés des îles d'Hyères (Var, France): aspects écologiques. *Vie et Milieu*, 46, 219 - 223.
- Mitchell Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders J.H., Spitzenberg F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V. & Zima J. (1999) *The Atlas of European mammals*. Societas Europaeas Mammalogica, London.

- Molan A.L. & Hussein M.M. (1988) A general survey of blood and tissue parasites of some rodents in Arbil province, Iraq. *Acta Pathologica et Microbiologica Scandinavica*, 3, 47-49
- Molina-Borja M. & Rodriguez-Dominguez M.A. (2004) Evolution of biometric and life-history traits in lizards (*Gallotia*) from the Canary Islands. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 42, 44-53
- Mori R., Kodaka T. & Sano T. (2003) Preliminary report on the correlations among pineal concretions, prostatic calculi and age in human adult males. *Anatomical Science International*, 78, 181-184
- Moutte P. (1980) Découverte de la flore. *Cahiers Parc Naturel Port Cros*, 2, 48p
- Munger J.C. & Karasov G.H. (1991) Sublethal parasites in white-footed mice: impact on survival and reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 398-404

N

- Nagata J., Masuda R., Tamate H.B., Hamasaki S., Ochiai K., Asada M., Tatsuzawa S., Suda K., Tado H. & Yoshida M.C. (1999) Two genetically distinct lineages of the sika deer, *Cervus nippon*, in Japanese islands: comparison of mitochondrial D-loop region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13, 511-519
- Nagel A. (1989) Development of temperature regulation in the common white-toothed shrew, *Crociodura russula*. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*, 92, 409-13
- Newborn D. & Hudson P.J. (1992) Regulation and stability of a free-living host-parasite system trichostrongylus tenuis in red grouse. 2 population-models. *Journal of Animal Ecology*, 61, 487-498
- Noblet J.F. (1987) *Les mammifères en Corse - Espèces éteintes et actuelles*. Parc Naturel Régional de la Corse.

O

- Ohdachi S.D., Abe H. & Han S.H. (2003) Phylogenetical positions of *Sorex* sp (Insectivora, Mammalia) from Cheju island and *S. caecutiens* from the Korean peninsula, inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Zoological Science*, 20, 91-95

P

- Palkovacs E.P. (2003) Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos*, 103, 37-44
- Palmer M. (2002) Testing the 'island rule' for a tenebrionid beetle (Coleoptera, Tenebrionidae). *Acta Oecologia*, 23, 103-107
- Palmer M. & Pons G.X. (2001) Predicting rat presence on small islands. *Ecography*, 24, 121-126
- Palmer M., Pons G.X., Cambefort I. & Alcover J.A. (1999) Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands. *Journal of Biogeography*, 36, 813-823

- Palmieri J. (2004) Géologie et Relief. In: *Encyclopaedia Corsicae* (ed. Dumane E), pp. 3-120
- Panero J.L., Ortega J.F., Jansen R.K. & Santos-Guerra A. (1999) Molecular evidence for multiple origins of woodiness and a new world biogeographic connection of the Macaronesian island endemic *Pericallis* (Asteraceae: Senecioieae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93, 13886-13891
- Pang S.F., Tsang C.W., Hong G.X., Yip P.C., Tang P.L. & Brown G.M. (1990) Fluctuation of blood melatonin concentrations with age: result of changes in pineal melatonin secretion, body growth, and aging. *Journal of Pineal Research*, 8, 179-192
- Paradis G. (2004) La terre, flore et végétation. In: *Encyclopaedia Corsicae* (ed. Dumane E), pp. 457-571
- Parmar P., Limson J., Nyokong T. & Daya S. (2002) Melatonin protects against copper-mediated free radical damage. *Journal of Pineal Research*, 32, 237-242
- Pascual J., Herrero J., Renaud F., Jourdane J., Mas Coma S. & Fons R. (1990) Electrophorèse des populations naturelles de *Fasciola hepatica* parasites de *Rattus rattus* en Corse. *Vie et Milieu*, 40, 263
- Petren K. & Case T.J. (1997) A phylogenetic analysis of body size evolution and biogeography in Chuckwallas (*Sauromalus*) and other iguanines. *Evolution*, 51, 206-219
- Philippe H. (1993) MUST: a computer package of Management Utilities for Sequences and trees. *Nucleic Acids Research*, 21, 5264-5272
- Poitevin F. (1984) Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Sodicidés) *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), importance de la compétition interspécifique dans la compréhension de leurs distributions. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, Montpellier
- Poitevin F. & Bayle P. (1995) The lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* on Pomegues island, gulf of Marseille, Bouches-du-Rhone, France. *Mammalia*, 59, 427-429
- Poitevin F., Catalan J., Fons R. & Croset H. (1986) Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures: I. - Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Terre et la Vie*, 41, 299-314
- Poitevin F., Catalan J., Fons R. & Croset H. (1987) Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). II. - Ecologie comparée de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) dans le midi de la France et en Corse: rôle probable de la compétition dans le partage des milieux. *Terre et la Vie*, 42, 39-58
- Prodon R., Thibault J.C. & Dejaifve P.A. (2002) Expansion vs. compression of bird altitudinal ranges on a Mediterranean island. *Ecology*, 83, 1294-1306
- Promislow D.E.L. & Harvey P.H. (1990) Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*, 220, 417-437

R

- Reiter R.J., Welsh M.G. & Vaughan M.K. (1976) Age-related changes in the intact and sympathetically denervated gerbil pineal gland. *American Journal of Anatomy*, 146, 427-431
- Reynolds, E. S. (1963) The use of the lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *Journal of Biophysical and Biochemical Cytology* 17, 208-212.
- Ribas A., Casanova J.C., Miquel J., Fons R., Guisset C. & Feliu C. (2005) On the fauna of digeneric trematodes parasites of small mammals in the natural reserves of Py and Mantet (Eastern Pyrenees - France). *Helminthologia*, 42, sous presse
- Ribera I., Bilton D.T. & Vogler A.P. (2003) Mitochondrial DNA phylogeography and population history of *Meladema* diving beetles on the Atlantic island and in the Mediterranean basin (Coleoptera, Dytiscidae). *Molecular Ecology*, 12, 153-167
- Richardson M.C., Jarett L. & Finke E.H. (1960) Embedding in epoxy resin for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technology*, 35, 313-323
- Ricklefs R.E. & Scheuerlein A. (2001) Comparison of aging-related mortality among birds and mammals. *Experimental Gerontology*, 36, 845-857
- Rodda G.H. & Dean-Bradley K. (2002) Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. *Journal of Biogeography*, 29, 623-632
- Roemer G.W., Smith D.A., Garcelon D.K. & Wayne R.K. (2001) The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*). *Journal of Zoology*, 255, 1-14
- Roff D.A. (1992) *The Evolution of Life Histories: Thoery and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Rondelaud D. & Dreyfuss G. (1995) *Fasciola hepatica*: the influence of the definitive host on the characteristics of infection in the snail *Lymnaea truncatula*. *Parasite*, 2, 275-280
- Rondelaud D., Vignoles P., Abrous M. & Dreyfuss G. (2001) The definitive and intermediate hosts of *Fasciola hepatica* in the natural watercress beds in central France. *Parasitology Research*, 87, 475-478
- Rood J.R. (1965) Observations on populations structure reproduction and moult of the Scilly shrew. *Journal of Mammalogy*, 46, 426-433
- Rose M.D. & Polis G.A. (2000) On the insularity of islands. *Ecography*, 23, 693-701
- Rozas J. & Rozas R. (1999) DNASP version 3: an integrated program for molecular population genetics and molecular evolution genetics. *Bioinformatics*, 15, 174-175
- Ruedi M., Auberson M. & Savolainen V. (1998) Biogeography of Sulawesi shrews: testing for their origin with a parametric bootstrap on molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 567-671

S

- Saint Girons M.C. & Fons R. (1978) Influence de la sénilité sur le rythme circadien de l'insectivore *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Mammalia*, 48, 258-260
- Saint Girons M.C., Fons R. & Nicolau-Guillaumet P. (1979) Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale. *Mammalia*, 43, 511-518

- Sarà M. & Morand S. (2002) Island incidence and mainland population density: mammals from Mediterranean islands. *Diversity and Distribution*, 8, 1-9
- Sarà M. & Vogel P. (1996) Geographic variation of the greater white toothed shrew (*Crocidura russula* Hermann 1780 Mammalia, Soricidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 116, 377-392
- Schall J.J. (1983) Lizard malaria: cost to vertebrate host's reproductive success. *Parasitology*, 87, 1-6
- Schuhler S., Pitrosky B., Kirsch R. & Pevet P. (2002) Entrainment of locomotor activity rhythm in pinealectomized adult Syrian hamsters by daily melatonin infusion. *Behavioural and Brain Sciences*, 133, 343-50
- Scott S.N., Clegg S.M., Blomberg S.P., Kikkawa J. & Owens I.P.F. (2003) Morphological shifts in island-dwelling birds: The roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution*, 9, 2147-2156
- Seddon J.M. & Baverstock P.R. (1999) Variation on islands: major histocompatibility complex (Mhc) polymorphism in population of the bush rat. *Molecular Ecology*, 8, 2071-2079
- Sheremet'ev I.S. (2002) The first finding of the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Insectivora, Soricidae) on islands of the Peter the Great Bay (Southern Primorye). *Zoologicheskyy Zhurnal*, 81, 126-128
- Shimalov V.V. & Shimalov V.T. (2000) Findings of *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758 in wild animals in Belorussian Polesie. *Parasitology Research*, 86, 527
- Skene D.J. & Swaab D.F. (2003) Melatonin rhythmicity: effect of age and Alzheimer's disease. *Experimental Gerontology*, 38, 199-206
- Smithers S.R. (1982) Fascioliasis and other trematode infections. In: *Immunology of Parasitic diseases* (eds. Cohen. S & Warren KS), pp. 608-621. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Sorci G., Skarstein F., Morand S. & Hugot J.P. (2003) Correlated evolution between host immunity and parasite life histories in primates and oxyurid parasites. *Proceedings of the Royal Society of London B-Biological Sciences*, 270, 2481-2484
- Sparti A. & Genoud M. (1989) Basal rate of metabolism and temperature regulation in *Sorex coronatus* and *S. minutes* (Soricidae: Mammalia). *Comparative Biochemistry and Physiology A-Physiology*, 92, 359-63
- Spratt D.M. & Presidente P.J. (1981) Prevalence of *Fasciola hepatica* infection in native mammals in southeastern Australia. *Australian Journal of Experimental Biology and Medical Sciences*, 59, 713-721
- Stearns S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Sullivan T.P. (1977) Demography and dispersal in an island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*, 58, 964-978

T

- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G. & Cosson J.F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7, 453-464
- Tamarin R.H. (1977) Demography of the beach vole (*Microtus breweri*) and the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in southeastern Massachusetts. *Ecology*, 58, 1310-1321

- Théron A. (1975) *Parabascus lepidotus* Looss, 1907 (Trematoda, Lecithodendriidae): un exemple de parasite transfuge. *Vie et Milieu*, 25, 181-185
- Théron A. & Pointier J.P. (1995) Ecology, dynamics, genetics and divergence of Trematode populations in heterogeneous environments: the model of *Schistosoma mansoni* in the insular focus of Guadeloupe. *Research and Reviews in Parasitology*, 55, 49-64
- Thiollay J.M. (1998) Distribution patterns and insular biogeography of South Asian raptor communities. *Journal of Biogeography*, 25, 57-72
- Thomas R.J. (1953) On the Nematode and Trematode parasites of some small mammals from the Inner Hebrides. *Journal of Helminthology*, 27, 143-168
- Tohme H. & Tohme G. (1983) Quelques nouvelles données sur le statut actuel des musaraignes au Liban (Insectivora: Soricidae). *Mammalia*, 47, 353-357
- Torres J. (1988) Sobre las helmintofaunas de las especies des insectívoros y Roedores del Delta dl Ebro (NE de la península ibérica). Thesis Doctoral. Universidad de Barcelona, Barcelona
- Touitou Y., Boudan A., Auzéby A. & Selmaoui B. (1998) Mélatonine et vieillissement. *Thérapie*, 53, 473-478

V

- Valcarcel V., Fiz O. & Vargas P. (2003) Chloroplast and nuclear evidence for multiple origins of polyploids and diploids of *Hedera* (Araliaceae) in the Mediterranean basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27, 1-20
- Valero M.A., Marcos M.D., Fons R. & Mas Coma S. (1996) *Rattus rattus* (Rongeur, Muridae) réservoir de la fasciolose en Corse: étude comparative de populations naturelles de *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda: Fasciolidae) adultes, chez le rat noir et les bovins. *Vie et Milieu*, 46, 379-380
- Valero M.A., Marcos M.D., Fons R. & Mas Coma S. (1998) *Fasciola hepatica* development in the experimentally infected black rat *Rattus rattus*. *Parasitology Research*, 84, 188-194
- Valero M.A., Panova M., Comes A.M., Fons R. & Mas-Coma S. (2002) Patterns in size and shedding of *Fasciola hepatica* eggs by naturally and experimentally infected murid rodents. *Journal of Parasitology*, 88, 308-13
- Van Valen L. (1973) A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, 1-30
- Vesmanis I.E. & Hutterer R. (1980) Nachweise von *Erinaceus*, *Crocidura* und *Microtus* für die Insel Elba, Italien. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 45, 251-253
- Vigne J.D. (1987a) L'extinction holocène du fond de peuplement mammalien indigène des îles de méditerranée occidentale. *Mémoire Société géologique de France*, 150, 167-177
- Vigne J.D. (1987b) Les possibilités d'immigration mammalienne sur les îles de Méditerranée occidentale à la lumière de l'exemple corso-sarde. *Documents et Travaux IGAL*, 11, 259-261
- 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. (1998) The large "true" Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections. In: *The Holocene history of the European vertebrate fauna - Modern aspects of research* (ed. Benecke N), pp. 295-321, Berlin
- Vigne J.D. & Marival-Vigne M.C. (1990) Nouvelles données sur l'histoire des musaraignes en Corse (Insectivora: Soricidae). *Vie et Milieu*, 40, 207-212

- Vigne J.D. & Marinval Vigne M.C. (1991) Réflexions écologiques sur le renouvellement holocène des micromammifères en Corse: les données préliminaires de fossiles du Monte di Tuda. *Le Rongeur et l'Espace*, 183-193
- Vigne J.D. & Valladas H. (1996) Small mammal fossil assemblage as indicators of environmental changes in Northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archeological Science*, 23, 199-215
- Vigne J.D. & Villié P. (1995) Une preuve archéologique du transport d'animaux par bateau: le crâne de rat surmulot (*Rattus norvegicus*) de l'épave du "ça ira" Saint Florent, Haute Corse - XVIII^e siècle. In: *L'homme méditerranéen*. Université de Provence, Aix en Provence
- Vlasak P. (1989) Distribution and reproduction of *Crocidura suaveolens* (Pall.) in Czechoslovakia (Insectivora: Soricidae). *Acta Universitatis Carolinae Biologia*, 32, 541-546
- Vogel P., Cosson J.F. & Lopez Jurado L.F. (2003) Taxonomic status and origin of the shrews (Soricidae) from the Canary islands inferred from a mtDNA comparison with the European *Crocidura* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27, 271-82
- Vogel P., Genoud M. & Frey H. (1981) Rythme journalier d'activité chez quelques Crocidurinae africains et européens (Soricidae, Insectivora). *Terre et Vie*, 35, 97-108
- West G.B., Savage V.M., Gillooly J., Enquist B.J., Woodruff W.H. & Brown J.H. (2003) Why does metabolic rate scale with body size? *Nature*, 421, 713

W

- White C.R. & Seymour R.S. (2003) Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100, 4046-4049
- Wikelski M. & Wrege P.H. (2000) Niche expansion, body size, and survival in Galapagos marine iguanas. *Oecologia*, 124, 107-115
- Woinarski J.C.Z., Fisher A., Brennan K., Morris I. & Chatto R. (2001) Patterns of bird species richness and composition on islands off Arnhem Land, Northern Territory, Australia. *Austral Ecology*, 26, 1-13

Y

- Yoder A.D., Burns M.M., Zeher S., Delefosse T., Veron G., Goodman S.N. & Flynn J.J. (2003) Single origin of Malagasy carnivora from an African ancestor. *Nature*, 421

Z

- Zhao Z.Y., Xie Y., Fu Y.R., Bogdan A. & Touitou Y. (2002) Aging and the circadian rhythm of melatonin: a cross-sectional study of Chinese subjects 30-110 yr of age. *Chronobiology International*, 19, 1171-1182

Annexe



Energy expenditure in Crocidurinae shrews (Insectivora): Is metabolism a key component of the insular syndrome?

Elodie Magnanou^{a,*}, Roger Fons^a, Jacques Blondel^b, Serge Morand^c

^a Centre d'Ecologie Evolutive, UMR 7628 CNRS, Université Pierre et Marie Curie, Observatoire Océanologique de Banyuls sur Mer, Laboratoire Arago, BP 44, 66 651 Banyuls sur mer Cedex, France

^b Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175 CNRS, 1919 Route de Mende, 34 293 Montpellier Cedex 5, France

^c CBGP (Centre de Biologie et de Gestion des Populations), Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier sur Lez Cédex, France

Received 4 March 2005; received in revised form 13 July 2005; accepted 14 July 2005

Abstract

A cascade of morphological, ecological, demographical and behavioural changes operates within island communities compared to mainland. We tested whether metabolic rates change on islands. Using a closed circuit respirometer, we investigated resting metabolic rate (RMR) of three species of Crocidurinae shrews: *Suncus etruscus*, *Crocidura russula*, and *C. suaveolens*. For the latter, we compared energy expenditure of mainland and island populations. Our measurements agree with those previously reported for others Crocidurinae: the interspecific comparison (ANCOVA) demonstrated an allometric relation between energy requirements and body mass. Energy expenditure also scaled with temperature. Island populations (Corsica and Porquerolles) of *C. suaveolens* differed in size from mainland (gigantism). A GLM showed a significant relationship between energy expenditure, temperature, body mass and locality. Mass specific RMR allometrically scales body mass, but total RMR does not significantly differ between mainland and island, although island shrews are giant. Our results are consistent with other studies: that demonstrated that the evolution of mammalian metabolism on islands is partially independent of body mass. In relation to the insular syndrome, we discuss how island selective forces (changes in resource availability, decrease in competition and predation pressures) can operate in size and physiological adjustments.

© 2005 Published by Elsevier Inc.

Keywords: Crocidura; Ecological niche; Evolutionary responses; Gigantism; Micromammals; Oxygen consumption; Resting metabolic rate; *Suncus*

1. Introduction

Island biogeography has been extensively studied since the pioneer works of Mac Arthur and Wilson (1963, 1967), followed by a great number of studies which showed the magnitude and direction of ecological and evolutionary processes that operate among and within insular communities, species, and populations. This cascade of changes in life history traits is sometimes called «insular syndrome». Insular trends have been carefully studied in terrestrial vertebrates, especially in lizards, birds, and mammals (e.g., Stamps and Buechner,

1985). Classical changes on islands include a decrease in species richness, which is associated with a decrease in the diversity of predators and competitors, and an increase in population density and a niche expansion (Blondel and Chessel, 1988; Blondel, 1995). Components of this syndrome also include genotypic and phenotypic changes, with a trend for island populations to differ in body size and shape from their mainland relatives. Small species tend to become larger on islands, whereas large species tend to become smaller, known as the Van Valen (1973) rule (Blondel, 2000; Michaux et al., 2002). Shifts in demography are usually characterized by a decrease in clutch (birds) or litter (mammals) size (Blondel et al., 1992; Fons et al., 1997a) and an increase in adult survival. These ecological and evolutionary changes are expected to have an influence on the allocation of energy

* Corresponding author.

E-mail address: magnanou@obs-banyuls.fr (E. Magnanou).

of island populations (McNab, 1994, 2002), which should result in a decrease in energy expenditure. The aim of this study was to test the hypothesis of a change in energy expenditure on islands.

For this purpose, our study models included mainland and island populations of shrews.

Shrews (Insectivora; Soricidae) are amongst the smallest mammals and therefore are often confronted with difficult constraints in order to maintain their thermal and energetic balance. They have the highest mass specific oxygen consumption known in all mammals (Fons and Sicart, 1976; Nagel, 1989; Churchfield, 1990; Brown et al., 1997; Taylor, 1998; Merritt and Zegers, 2002), which should result in adaptations to outstanding high oxygen demand at all levels of the oxygen transport system. This is the main reason why their physiological parameters (cardiovascular system and blood parameters) also constitute the upper limit so far measured in terrestrial mammals. For example, we previously demonstrated that the mean resting heart rate of the smallest mammal in the world, the Etruscan shrew *Suncus etruscus* (body mass of 2 g) is 835 min⁻¹ and the mean resting respiratory rate is 661 min⁻¹ (Jurgens et al., 1996; Fons et al., 1997b; Peters et al., 1999). These traits make shrews a good model system to investigate whether mammals have the ability for a physiological response to insularity.

Soricidae are divided into two subfamilies, the Soricinae which predominates in temperate regions and the Crocidurinae which occurs in the tropics. Although representatives of the Crocidurinae subfamily are found in temperate climates in sympatry with Soricinae, they are excluded from the colder north and from high altitude. Earlier studies on the physiology, reproduction, and behaviour of shrews suggested strong differences between the two groups. Soricinae have high metabolic rates, high body temperature, and generally do not enter torpor and are territorial, whereas Crocidurinae have metabolic rates typical of other mammals of similar size, have lower body temperatures, can enter torpor facultatively, are generally not territorial, and some use communal nesting in winter (Genoud, 1988; Churchfield, 1990; Taylor, 1998). As a result, the two subfamilies have quite different life histories even if they live in sympatry in similar environmental conditions.

In this study, we investigated the mass specific energy expenditure in relation to temperature in three species of Crocidurinae living in the Palaearctic region: the lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), the greater white-toothed shrew *Crocidura russula* (Hermann, 1780), and the Etruscan shrew *S. etruscus* (Savi, 1822). In Europe, the Etruscan shrew is restricted to the Mediterranean basin including many islands (Mitchell-Jones et al., 1999). *C. russula* lives in North Africa and in the western Palaearctic region as well as in some Mediterranean islands (Ibiza, Sardinia, Pantelleria) (Mitchell-Jones et al., 1999). *C. suaveolens*' European distribution

extends from north-western Iberia and France, to Italy and the Balkans, to central and Eastern Europe north to Poland. It occurs on most of the eastern Mediterranean islands and on Minorca, Corsica, Elba, Capraia and Porquerolles. Several subspecies, many of them on islands, have been described mainly on the grounds of their large size (Mitchell-Jones et al., 1999). Shifts in their life history traits on islands have been carefully documented for this species by Poitevin et al. (1987, 1988), Fons et al. (1997a), and Fons and Magnanou (2004).

We addressed two questions; (1) whether life history changes of lesser white-toothed shrews on islands are associated with changes in their metabolism, and (2) if the energetics of the lesser white-toothed shrew differ from that of two others species of shrew with different body masses.

For this purpose, we first measured mass specific energy expenditure of shrews from mainland populations of *S. etruscus* (2 g), *C. russula* (8 to 10 g) and *C. suaveolens* (4.5 g and up to 10 g on islands). For the latter, we compared, under standard conditions, oxygen consumption with that of individuals from two French Mediterranean islands, Corsica and Porquerolles.

2. Materials and methods

2.1. Study animals

A single trapping episode for each station was performed during three to five days in October. This time of year corresponds to the end of the breeding season and very few shrews were undergoing gestation or lactation. The evolution of body mass and the state of dugs allowed to determine if shrews were undergoing gestation or lactation. We only chose adult nonreproductive individuals.

Shrews were collected using pitfall (Ø15 × 30 cm) or Firobin traps. Firobin traps were made of wire netting with a wooden base. The bait (sardines in oil with flour and water) was placed on a catch that activated the closing. Eighty pitfall traps were used for continental stations and two hundreds Firobin on each island.

A total of 58 Crocidurinae shrews were used in our experiments: 10 *S. etruscus* (5 males and 5 females) and 16 *C. russula* (9 males and 7 females) from the French Mediterranean coast around Cerbère and Banyuls sur Mer (Pyrénées-Orientales), 22 *C. suaveolens* (11 males and 11 females) from the mainland (Pyrénées-Orientales) and the French Mediterranean islands of Corsica and Porquerolles (several localities for each island) (Fig. 1).

All individuals were kept in 50 × 30 × 70 cm glass vivaria in a room maintained in an ambient temperature of 20–24 °C with a 12L:12D (light:dark) regime. The ground was covered with 3 cm of soil and the animals were provided with hollow cylindrical pieces of cork for shelter, with moss for nesting material. They were fed a diet of crickets (*Acheta*

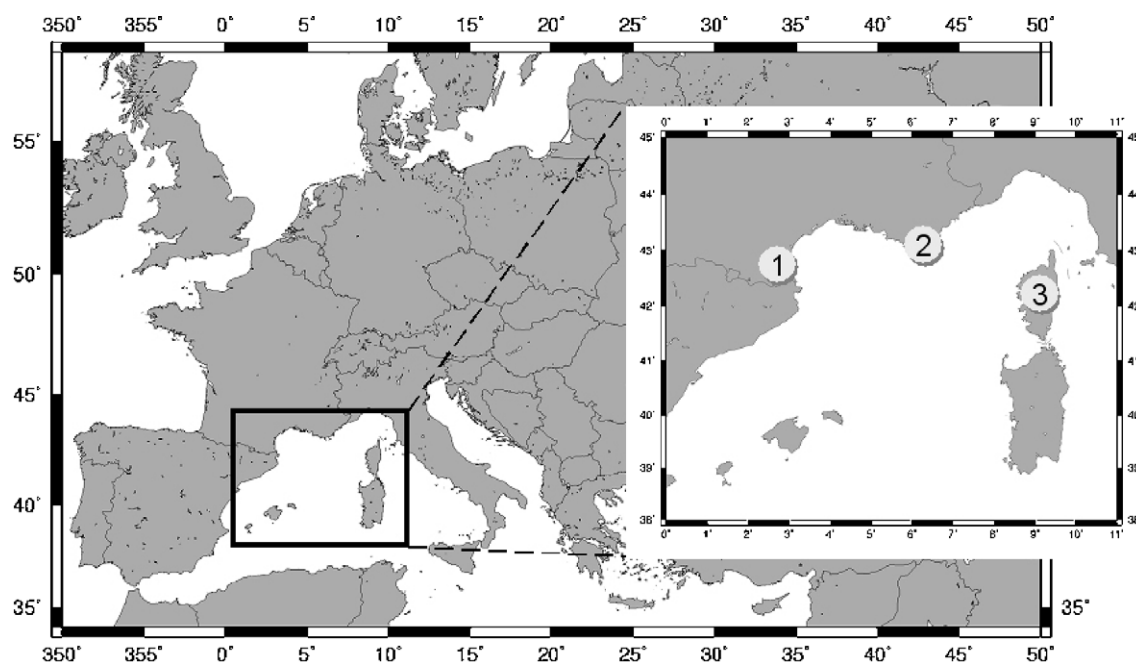


Fig. 1. Geographical origin of the shrew populations studied. Mainland: (1) Banyuls sur Mer (Pyrénées Orientales-France), French Mediterranean islands: (2) Porquerolles and (3) Corsica.

domesticus) and mealworms (*Tenebrio molitor*). Food and water were supplied ad libitum.

2.2. Metabolism measurements

Measurements were carried out a few days following capture in order to maintain animals close to natural conditions, that is with their normal body weight, immunology, and parasite load.

Runs were conducted during daylight hours when the shrews were generally less active. Animals were deprived of food 2 h before the beginning of experiments and therefore they were not necessarily postabsorptive when measurements were determined. No food or water was provided during the experiment.

Oxygen consumptions (VO_2) was measured for ambient temperatures (T) ranging from approximately 0 to +38 °C using a closed circuit respirometer (Bargeton's device). Animals were weighed to 0.01 g using a Sartorius balance before and after each run.

Shrews were placed in a small cage situated in a 1 L metabolic chamber where the oxygen concentration was maintained at a constant level. Oxygen is consumed by the animal and the expired carbon dioxide is immediately removed using Sodic Lime RP Normapur (Prolabo). A burette containing water is connected to the metabolic chamber. When animals consumed oxygen, a decrease in gas pressure occurs. According to communicating vessels principle, an equal amount of water flows from the burette to the water container connected to the chamber to replace the oxygen. Thus, oxygen consumption can be read from the water level in the burette.

The respirometer was submerged in a constant temperature water bath maintained at the experimental temperature (T) with ice or with a thermal resistor (see details in (Fons and Sicart, 1976; Bartels et al., 1979; Jurgens et al., 1996).

A period of 20 to 30 min was maintained before making measurements to allow the shrews to become accustomed and the chamber to equilibrate. Then, runs were performed approximately for 1 h and oxygen consumption was measured every 7.5 min for both *C. russula* and *C. suaveolens* and every 15 min for *S. etruscus* (depending on the oxygen consumption of each species). Experimental temperature was recorded every minute. Measures were excluded if the animal entered torpor or was active, in order to measure only resting metabolic rates.

One to six runs were performed on each animal and at each temperature. VO_2 ($\text{mL g}^{-1} \text{h}^{-1}$) was converted into energy expenditure ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$) assuming 1 mL $\text{O}_2 = 20.08 \text{ J}$.

2.3. Statistical analysis

As mass specific energy expenditure was not normally distributed (goodness of fit Kolmogorov–Smirnov test, $D=0.086$, $p<0.01$), this variable was transformed by a square root transformation (goodness of fit, Kolmogorov–Smirnov test, $D=0.0564$, $p>0.10$).

We performed a general linear model relating mass specific energy expenditure to three predictive factors. A first ANOVA is performed to test the significant relationship between mass specific variable (in square root) and the predictive factors. A second ANOVA (type III) tests the

statistical significance of each of the factors and their interactions.

3. Results

A total of 340 oxygen consumption measurements were performed for different values of temperature: 58 for *S. etruscus* (mean body mass=2.31 g±0.20), 115 for *C. russula* (mean body mass=10.42 g±2.14) and 167 for *C. suaveolens* (mean body mass=5.26 g±0.47 for mainland populations, 6.10 g±0.85 for Porquerolles and 7.99 g±1.48 for Corsica).

The general linear model analysis demonstrated that *C. suaveolens*' oxygen consumption was significantly influenced by each of the three factors: locality, weight and ambient temperature, and their interactions ($p<0.001$ Bonferroni and Dunn post hoc test) (Table 1). We can note that the highest p -value belongs to the interaction among the three predictor factors ($p=0.0409$).

3.1. Effect of temperature

Mass specific energy expenditure E ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$) of *C. russula* and *S. etruscus* increased as experimental temperature T ($^{\circ}\text{C}$) decreased as described by the regressions (Fig. 2A): $E = -4.11 T + 211$ ($r^2=0.47$, $p<0.001$) for *C. russula*; $E = -16.16 T + 669$ ($r^2=0.94$, $p<0.001$) for *S. etruscus*.

Energy expenditure differed significantly between *S. etruscus*, *C. russula*, and *C. suaveolens* as shown by the regression lines of Fig. 2A (*S. etruscus*–*C. suaveolens*: $t_{60}=2.4$ $p<0.05$; *S. etruscus*–*C. russula*: $t_{152}=0.43$ $p<0.05$; *C. suaveolens*–*C. russula*: $t_{132}=1.64$ $p<0.05$). *C. suaveolens* presents an intermediate slope and origin, with *S. etruscus* having the highest and *C. russula* the lowest (Student's t test using estimates and their standard deviations of the slopes, taking into account sample size).

Whatever the population and locality, *C. suaveolens*' mass specific energy expenditure also increased with decreasing ambient temperature (T) (Fig. 2B) according to the equations: $E = -13.0 T + 482$ ($r^2=0.33$, $p<0.001$), $E = -11.4 T + 407$ ($r^2=0.78$, $p<0.001$), and $E = -6.0$

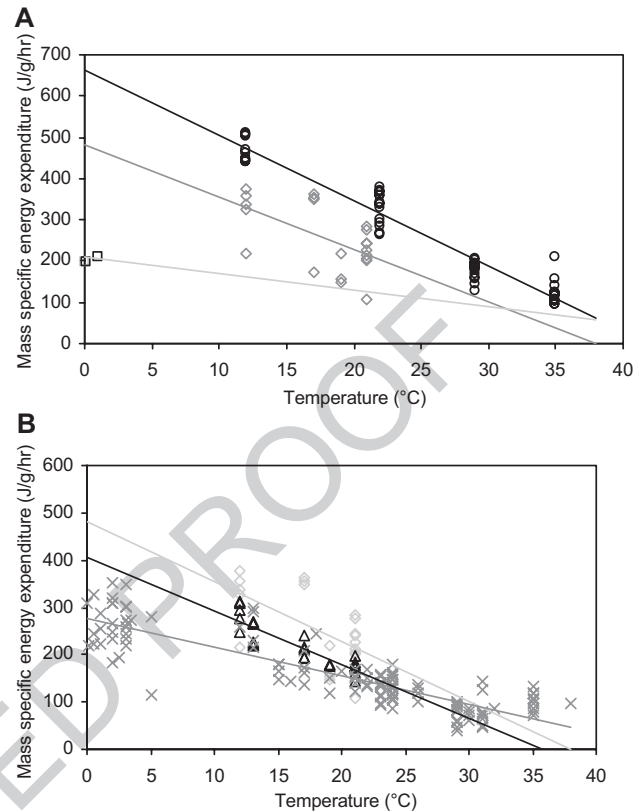


Fig. 2. Mass specific energy expenditure in relation with ambient temperature. (A) Interspecific comparison of *Suncus etruscus*, *Crocidura suaveolens* and *C. russula* from French mainland. (B) Comparison of different populations of *C. suaveolens* from French mainland, Porquerolles and Corsica. Energy requirements always decrease linearly when temperature increases and the differences in mass specific energy expenditure between species or populations of shrews become greatest at the lowest temperature.

$T + 278$ ($r^2=0.76$, $p<0.001$) for mainland, Porquerolles and Corsican populations, respectively.

This Student's t test also showed highly significant differences between the *C. suaveolens* populations depending on whether they originated from the mainland or from Corsica. The slope and origin of the regression significantly differed between Corsican and both mainland and Porquerolles populations of *C. suaveolens* (origin: $t_{140}=29.76$ $p<0.05$; $t_{144}=10.85$ $p<0.05$; slopes: $t_{140}=3.64$ $p<0.05$;

t1.1	Table 1					
t1.2	Results of general linear model of the effect of locality, mass and ambient temperature on mass specific energy expenditure (square root) of <i>C. suaveolens</i>					
t1.3	Source	Sum of squares	<i>df</i>	Mean square	<i>F</i> -ratio	<i>p</i> -value
t1.4	Locality	15 082.8	2	7541.39	6.79	0.0015
t1.5	Mass	16 135.2	1	16 135.2	14.53	0.0002
t1.6	Ambient temperature	13 106.9	1	13 106.9	11.80	0.0008
t1.7	Locality *mass	12 480.1	2	6240.07	5.62	0.0044
t1.8	Locality *temperature	8 522.54	2	4261.27	3.84	0.0236
t1.9	Mass *temperature	8 043.14	1	8 043.14	7.24	0.0079
t1.10	Locality *mass *temperature	7 245.11	2	3 622.56	3.26	0.0409
t1.11	Residuals	172 116.0	155	1 110.43		
t1.12	The ANOVA for mass specific energy expenditure is highly significant (<i>F</i> -ratio <i>df</i> (11, 155)=77.09, <i>p</i> <0.0001).					

Table 2

Mean and standard error (SE) of mass and energy expenditure observed for different populations and species of shrew at 21 °C

Species	Locality	Number of measures	Mass (g)		Mass specific energy expenditure (J g ⁻¹ h ⁻¹)		Global energy expenditure (J h ⁻¹)	
			Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
<i>Suncus etruscus</i>	Mainland	15	2.31	0.18	329.9	38.0	765.3	30.7
<i>Crocridura suaveolens</i>	Mainland	9	5.09	0.43	221.9	51.4	1199.8	62.4
	Porquerolles	8	5.96	0.30	173.0	17.1	1032.4	47.6
	Corsica	8	8.04	1.21	148.2	17.3	1181.7	77.8
<i>Crocridura russula</i>	Mainland	20	9.73	0.93	133.4	12.5	1352.6	31.4

Mass specific energy expenditure (J g⁻¹ h⁻¹) decreased with increasing body mass and differed between the three species and also between mainland and island populations of *C. suaveolens*. Total energy expenditure (J h⁻¹) increased with weight for mainland populations of *C. russula*, *C. suaveolens* and *Suncus etruscus*. However, the origin of the *C. suaveolens* population had no significant effect on total energy expenditure even if island populations are giant.

$t_{144}=0.6$ $p<0.05$, respectively). In contrast, there was no significant difference between Porquerolles and mainland populations origin, although difference between slopes was marginally significant ($t_{44}=1.62$ $p<0.05$).

As expected, the highest energy expenditure was recorded at the lowest ambient temperatures (between 0 and 3 °C).

3.2. Effect of body mass

Mass specific energy expenditure at an ambient temperature of 21 °C significantly differed between mainland populations of *S. etruscus* (329.99 ± 38.05 J g⁻¹ h⁻¹), *C. suaveolens* (221.88 ± 51.40 J g⁻¹ h⁻¹), and *C. russula* (133.40 ± 12.48 J g⁻¹ h⁻¹) (Table 2).

Mean mass specific energy expenditure of insular *C. suaveolens* (Corsica: 148.18 ± 17.27 J g⁻¹ h⁻¹; Porquerolles: 173.09 ± 17.07 J g⁻¹ h⁻¹) significantly differed from that measured on mainland (221.88 ± 51.40 J g⁻¹ h⁻¹). In

contrast, there was no significant difference between Corsican *C. suaveolens* and mainland *C. russula* (Table 2).

Fig. 3 shows that mass specific energy expenditure (E) increased as weight (w) decreased as shown by the exponential curve: $E=430 \exp^{-0.12w}$ ($r^2=0.86$, $p<0.001$).

3.3. Total energy expenditure

An ANOVA demonstrated that total energy expenditure (J h⁻¹), at an ambient temperature of 21 °C, increase in relation to body mass in mainland populations of *S. etruscus* (765.29 ± 30.72 J h⁻¹), *C. suaveolens* (1199.79 ± 62.36 J h⁻¹), and *C. russula* (1352.61 ± 31.36 J h⁻¹) (Table 2). However, the origin of the *C. suaveolens* populations had no significant effect on total energy expenditure (mainland: 1199.79 ± 62.36 J h⁻¹; Porquerolles: 1032.39 ± 47.66 J h⁻¹; Corsica: 1181.70 ± 77.81 J h⁻¹) (Table 2). Two other ANCOVA illustrated the same pattern for ambient temperatures of 12 and 17 °C, respectively.

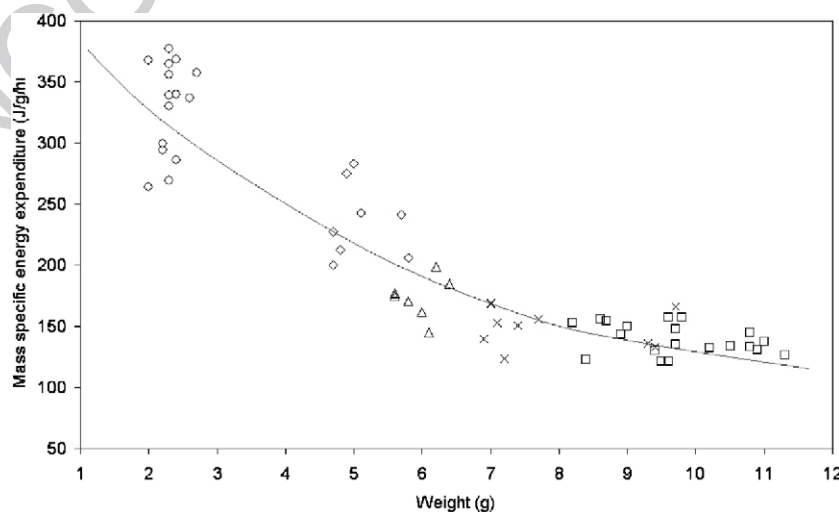


Fig. 3. Mass specific energy expenditure in relation with weight of the different populations and species of shrews at an ambient temperature of 21 °C. ○ *Suncus etruscus* (French mainland), ◇ *Crocridura suaveolens* (French mainland), △ *C. suaveolens* (Porquerolles), X *C. suaveolens* (Corsica), □ *C. russula* (French mainland). Mass specific energy expenditure (E), at an ambient temperature of 21 °C, increased as weight (w) decreased as shown by the exponential curve: $E=430 \exp^{-0.12w}$ ($r^2=0.86$, $p<0.001$).

303 4. Discussion

304 Measurement of basal metabolic rate (BMR) must be
 305 achieved on inactive, postabsorptive, adult, and non-
 306 reproductive animals in their inactive circadian phase,
 307 and in a thermoneutral environment. Shrews are usually
 308 excluded from this type of measurement because they may
 309 become hyperactive when postabsorptive, which makes
 310 postabsorptive and inactive conditions mutually exclusive
 311 (Taylor, 1998; White and Seymour, 2003). Our experi-
 312 ments were conducted during daylight hours. *S. etruscus*,
 313 *C. russula* and *C. suaveolens*, are mainly nocturnal (Fons
 314 and Saint Giron, 1976; Vogel et al., 1981; Merritt and
 315 Vessey, 2000; personal observation). Therefore, we
 316 assumed that we measured resting metabolic rate (RMR)
 317 because our runs were performed during their inactive
 318 circadian phase.

319 4.1. Interspecific comparisons of metabolic rates

320 Mass specific energy expenditure measured in this study
 321 is in agreement with results previously reported for
 322 Crocidurinae of similar body mass. We found that mass
 323 specific energy expenditure amounted to $133.40 \pm 12.48 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$
 324 for *C. russula* and $329.99 \pm 38.05 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for *S.*
 325 *etruscus* at 22 °C which is not for example significantly
 326 different from the values of $144.52 \pm 7.64 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ and
 327 $318.22 \pm 41.32 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ observed in Fons and Sicart
 328 (1976) study. Energy expenditure of mainland and island
 329 populations of *C. suaveolens* was also similar to those of
 330 other Crocidurinae, and lower than those observed for
 331 Soricinae (Gebczynsky, 1971; Fons and Sicart, 1976; Sparti
 332 and Genoud, 1989; Brown et al., 1997; Taylor, 1998).
 333 Shrew's metabolic rates are markedly higher than it would
 334 be expected in mammals of their body size. Crocidurinae are
 335 characterized by relatively low metabolic rates (132% of the
 336 expected value) whereas Soricinae especially of the genus
 337 *Sorex*, have extremely high metabolic rates representing on
 338 average 315% of those expected for mammals of the same
 339 body mass (Taylor, 1998). The difference in metabolic rates
 340 between the Crocidurinae and the Soricinae may be
 341 explained by thermoregulation adaptations to different
 342 climates and the association between metabolic rates and
 343 reproductive strategies (Stephenson and Racey, 1995;
 344 Taylor, 1998).

345 Using a rectal probe (K Thermocouple thermometer
 346 HANNA Instruments-Physitemp NJ07013 USA), we regu-
 347 larly observed that the three species but also island and
 348 mainland populations of *C. suaveolens* entered torpor (in
 349 captivity and into traps). This is a behaviour typical of the
 350 Crocidurinae subfamily. Torpor usually occurs during their
 351 inactive circadian phase and more especially when environ-
 352 mental conditions are unfavourable (cold temperatures,
 353 reduction in food availability) (Nagel, 1989). The fact that
 354 the deprivation of food or reduction of food intake results in
 355 torpor strongly suggests that torpor is an energy-saving

mechanism. Metabolic rates in these shrews during torpor
 may be reduced to a level between 5% to 29% of the rates
 during homeothermy at the same ambient temperature
 (Taylor, 1998).

As expected, mass specific energy expenditure of *S.*
etruscus, *C. suaveolens*, and *C. russula* linearly decreased
 with increasing temperature. The highest values of oxygen
 consumption correspond to cold induced maximum meta-
 bolic rates and always occurred between 0 and 3 °C,
 whereas the lowest were obtained between 29 and 35 °C,
 close to the thermoneutral zone. Our results corroborate
 those of previous studies based on shrews' metabolic rate:
 the thermoneutral zone varies from species to species, but
 corresponds to 32–35 °C (Fons and Sicart, 1976; Brown et
 al., 1997; Taylor, 1998) for *C. russula* and *S. etruscus*, *M.*
varius and some other species of Crocidurinae and
 Soricinae, respectively. These results are consistent with
 the general pattern observed for Insectivores (Taylor, 1998),
 and can be broadened to other mammals (Knudsen and
 Kilgore, 1990; Ellison and Skinner, 1991; Aujard et al.,
 1998).

When exposed to conditions close to those of the
 thermoneutral zone, shrews of different size exhibit meta-
 bolic responses that are close to each other. In such a
 situation, energy expenditure is close to basal metabolic
 rate. In contrast, when temperature decreases, the smaller
 the shrew species the highest the increase of energy
 expenditure, so that differences in mass specific energy
 expenditure between species of shrews become greatest at
 the lowest temperature. Cold induced maximum metabolic
 rates may have an implication in the way shrews adapt to
 their thermal environment (Taylor, 1998). Such differences
 between the three species could partially explain their
 distribution, especially in an altitudinal point of view.

Studies that scale mammal consumption with body mass
 usually consider BMR (Brown, 2001; Gillooly et al., 2001;
 Banavar et al., 2003; West et al., 2003; White et al., 2003;
 Kozłowski and Konarzewski, 2004; Savage et al., 2004).
 Even if we measure shrews' RMR, we also put on light an
 allometric relationship between metabolic rates and body
 mass. Even if interspecific body mass differences are
 narrow, resting metabolic rate is correlated to body mass
 since the smaller the species, the higher the mass specific
 energy expenditure ($\text{J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), whereas total energy
 expenditure (J h^{-1}) increases with mass.

Metabolic constraints were often suggested to be one
 limitation of being larger or smaller. We found that the
 Etruscan shrew have the highest oxygen consumption
 measured within mammals: for an ambient temperature of
 21 °C, *S. etruscus* mass specific energy requirement is
 twenty times higher than that of the mice *Mus domesticus*.
 Dobson and Headrick (1995) proposed that a lower limit of
 approximately 2 g for adult endotherm body size (e.g.
 bumblebee-bat, Etruscan shrew and humming bird) may be
 set by the thermodynamics of the mitochondrial respiratory
 chain.

412 4.2. Metabolism and the insular syndrome

413 Many ecological, genetic, behavioural, morphological,
 414 and demographical shifts occur on islands (Blondel, 1995).
 415 This so-called insular syndrome has been documented in *C.*
 416 *suaveolens* on Mediterranean islands and summarized in
 417 Fons and Magnanou (2004). For example, Fons et al.
 418 (1997a) showed that adult body size of Corsican popula-
 419 tions of the lesser white-toothed shrew *C. suaveolens* is
 420 larger than that of mainland populations (5.09 ± 0.43 vs.
 421 8.04 ± 1.21 g). They also demonstrated that the number of
 422 pups per litter is smaller on island compared to their
 423 mainland relatives (2.6 for Corsica and 3.0 for Porquerolles
 424 vs. 4.6 on mainland). These differences were persistent over
 425 three generations in the laboratory, suggesting that this may
 426 be due to genetic differences rather than just phenotypic
 427 plasticity (Fons et al., 1997a). A decrease in competition
 428 pressure is suggested because one to four species of shrews
 429 live sympatrically with *C. suaveolens* on mainland com-
 430 pared to not any on Porquerolles and Corsica (*S. etruscus* is
 431 excluded because its ecological niche is well separated from
 432 *C. suaveolens* one). The rarity of carnivorous mammals,
 433 reptiles and raptors also suggests a reduction in predator
 434 pressure on islands. Finally, *C. suaveolens*' habitat and food
 435 niche expansion has been established in Corsica (Poitevin et
 436 al., 1987).

437 4.2.1. Increase in body mass is not associated with change
438 in energy expenditure on islands

439 In the same way as the general pattern observed for the
 440 interspecific comparison, body mass influences mass
 441 specific energy expenditure ($\text{J g}^{-1} \text{h}^{-1}$) of the three
 442 populations of *C. suaveolens*. Whenever body size
 443 increases, mass specific consumption decreases whatever
 444 the temperature is. As the insular form of the lesser white-
 445 toothed shrew is bigger on islands (Porquerolles and
 446 Corsica), its mass specific energy expenditure is lower than
 447 that observed for mainland populations. Our results also
 448 show that mass specific energy expenditure of Corsican *C.*
 449 *suaveolens* did not significantly differ from that of mainland
 450 *C. russula* because this island population has the highest
 451 body mass which is close to that of *C. russula*.

452 Measurements of total energy expenditure (J h^{-1}) of the
 453 three *C. suaveolens* populations highlight the absence of
 454 relationship between mass and total consumption, which
 455 contrasts with what has been observed at the interspecific
 456 level. Porquerolles' individuals constitute an intermediate
 457 stage but illustrate the same tendency as Corsican popula-
 458 tions: even if island individuals are larger, their total energy
 459 consumption does not significantly differ from that of
 460 mainland individuals. Our results are consistent with other
 461 studies: McNab and Bonaccorso (2001) also demonstrated
 462 that the evolution of bats' metabolism on islands is partially
 463 independent of body mass.

464 According to their body mass, Corsican populations of *C.*
 465 *suaveolens* have a lower metabolic rate than expected. At a

particular body mass various parameters of reproduction in
 Insectivores (including gestation period, post natal growth
 constant, and fecundity) vary with basal rates of metabolism
 (Stephenson and Racey, 1995). As a result, shrews with high
 basal rates have higher population growth constants than
 species of the same mass with low basal rates. As a decrease
 in fecundity is observed on islands (Fons et al., 1997a), our
 metabolic results seem to be in agreement with this
 principle.

Large individuals have usually higher total rates of
 metabolism and therefore have higher resource requirements
 than small ones (McNab, 1999). So, how can a Corsican
 shrew of 8.04 ± 1.21 g have the same total consumption as a
 mainland one of 5.09 ± 0.43 g? These results cannot be
 assigned to local adaptation as we chose, in order to avoid
 this distortion, mainland and island individuals coming from
 a huge number of localities. Our analysis concerns an
 intraspecific comparison of three populations of the lesser
 white-toothed shrew. Thus, the patterns observed corre-
 spond to populations' responses faced with new environ-
 mental conditions and selective forces. This study highlights
 energetic differences between mainland and two island
 populations. Since it concerns a global analysis it does not
 allow, however, to understand which species-specific
 mechanisms involved in the changes in metabolic behaviour
 of island shrews. We can offer several hypotheses. First,
 changes in digestive capacity or mobility associated with
 food niche widening on the island may explain this
 difference. Second, changes in parasite load and species
 composition of parasites have often been described on
 islands (Mas Coma and Feliu, 1984; Mas Coma et al.,
 2000). It is not possible without experiments to determine if
 these changes affect shrews in a positive or negative way.
 The cost associated with immunological responses or to the
 reparation of wounded tissues could be modified on island.
 Shifts in parasite richness on islands could also influence
 shrews' digestion capacity (Kristan and Hammond, 2000).

454 4.2.2. Size and physiology adjustments on islands in relation
455 to new selective forces

456 On islands, *C. suaveolens* increases its body mass
 457 compared to mainland populations but maintains the same
 458 total energy expenditure. Trends in island body size are
 459 described as the Van Valen, rule (1973) and were carefully
 460 studied for Mediterranean vertebrates. Insular rodents and
 461 insectivores tend to increase in size and artiodactyls,
 462 carnivores and lagomorphs tend to decrease in size. Island
 463 body size is a highly variable character which depends on
 464 many factors so that many theories have been proposed
 465 regarding the selective forces behind its evolution. Here we
 summarize some hypotheses that may explain why island
 populations of shrews became giant.

Several studies reviewed in Palkovacs (2003) consider
 that increased body size might increase niche breadth for
 organisms feeding on particular food items. This tenet can

be extended to shrews which prey on micro arthropods. Shrew's size changes could affect their feeding niche (Churchfield, 2002). Having access to new prey is beneficial on islands where many invertebrate species are absent.

C. suaveolens is synanthropic on the mainland at high altitudes and quite rare above 1000 m (Fons et al., 1980). In contrast, on Corsica, *C. suaveolens* occurs up to 1700 m, inhabiting Mediterranean as well as sub-Mediterranean, even natural mountainous habitats, (Libois, 1984, personal observation). This shift in habitat preferences could be explained by the decrease in interspecific competition pressure associated to an increase in intraspecific competition. We observed changes in cold induced maximum metabolic rates between mainland and giant island individuals. These metabolic adjustments may play a role in this habitat niche expansion to higher altitudes.

Explanations for insular size shifts in vertebrates have also focused on interspecific competition that differs between mainland and island environments (Lomolino, 1985; Michaux et al., 2002). The biogeographic history of *C. russula* and *C. suaveolens* are linked; it could be that *C. suaveolens* which is not very common in the eastern part of its range has been replaced by *C. russula* as a result of competitive release in many continental places (Poitevin et al., 1986). Moreover, the two species never co-occur on islands. This could explain why *C. suaveolens* seems to be at advantage on islands, because the species is free from competition, allowing it to reach its optimal size. The fact that *C. suaveolens* has the same energetic behaviour as *C. russula* when the latter is absent, may support this hypothesis.

A rule which could better explain the patterns is that a species becomes larger or smaller depending on resource availability, which is related to resources used and shared. The absence of predators on islands may allow prey species to become larger (Michaux et al., 2002; McNab, 2002; Palkovacs, 2003). In light of morphological data and of our metabolic measurements, we can hypothesise that both resource availability and predation pressures, in relation to other factors, presumably allowed *C. suaveolens* to increase its body mass and to maintain the same energy requirements.

McNab (1994, 2002), McNab and Bonaccorso (2001) reviewed several studies which illustrate size and physiological changes in response to insular conditions. They demonstrated that Oceanic insular endemic birds and mammals minimized their metabolic rates and consequently their energy requirements. Several factors have been suggested to lead to this shift in physiology: mainly a decrease in body mass, both for mammals and birds, the evolution in tolerance, and approachability of conspecifics and flightlessness for birds. Flightlessness is allowed by the typical reduction in predation pressure on islands. There is a decrease in resource availability on oceanic islands. Thus, in order to maintain high population density and to have less chance to going extinct endemic vertebrates reduce their energy requirements.

Whatever the selective forces that produce the observed changes in life history traits, the time necessary for these adjustments in size and physiology was rather short. *C. suaveolens* was introduced by man on Mediterranean Islands some 3000 years ago (Vigne and Marinval-Vigne, 1990). This result corroborates McNab's (2002) conclusions that changes in metabolic rate, produced by the evolution of flightlessness (in relation with some others factors) appeared on Oceanic islands with less than 5000–15 000 years.

4.2.3. The intermediate case of Porquerolles' populations

Corsican individuals of the lesser white-toothed shrew exhibit extreme changes in body size and physiology. In order to confirm or invalidate these insular trends, we chose another insular population of *C. suaveolens*. Porquerolles island belongs to the Mediterranean biota. Its fauna impoverishment leads to a decrease in competition and predation pressures such as on Corsica. Changes in life history traits of the Porquerolles population of *C. suaveolens* are intermediate stage between those of the mainland and populations of Corsica: Porquerolles' individuals are less giant than Corsican ones. A decrease in litter size was reported on this island (Fons et al., 1997a) although the mean litter size remains higher than that on Corsica (3 vs. 2.6). Our metabolic results corroborate these morphological and demographical changes: shrews from Porquerolles have a somewhat intermediate physiological response between mainland and Corsican populations. These data confirm the trend observed on Corsica with an increase in body mass (gigantism) with the same total energy requirements. The geographic position of Porquerolles may explain the intermediate position of its shrew population: Porquerolles is much closer to the continent than Corsica. It is also a smaller territory (12 km²). Gene flow with mainland may be higher on Porquerolles than on Corsica, resulting in more outbreeding and lower local differentiation.

To conclude, our interspecific comparison demonstrates that the three Palaearctic species of Crocidurinae shrews of different body mass exhibit the same response to temperature and body size as other mammals. There is an allometric relation between body mass and energy requirements. Moreover energy expenditure also scales with temperature. These patterns could provide clues to explain the ecological distribution of the three species.

Our previous works reported a great number of changes in life history traits of Mediterranean island populations of *C. suaveolens* but the question is whether these changes are associated with shifts in physiological traits. Our study demonstrates that metabolic changes occur on island since insular populations increase their body mass but maintain the same energy requirements. Size and shape constitute fundamental parameters source and consequence of many adaptative interactions faced with selective pressures. Size and shape are not only implicated in demography, intra-specific competition, behaviour, but also in physiology. We suggest that competition and predation pressures, along with

resource availability, and distribution among individuals and species are the main selective forces that played a prominent role in these shifts. As these first findings highlight physiological differences between mainland and island populations, they encourage to go on investigating on this phenomenon: further studies should help elucidate which proximate mechanisms produce changes in the metabolic behaviour of insular *C. suaveolens*. In that way it would be interesting to enlarge this study to other Mediterranean islands where *C. suaveolens* is present and then to test this pattern on other species such as *C. russula*.

5. Uncited references

- Ehinger et al., 2002
Humphries et al., 2002

Acknowledgments

We thank Pr Renée Sicart and Pr Renée Agid (Université Paul Sabatier, Toulouse, France) for putting the Bargeton' device at our disposal. We also thank the Centre d'Ecologie Evolutive' staff for helping during trapping in the field and during experiments.

References

- Aujard, F., Perret, M., Vannier, G., 1998. Thermoregulatory responses to variations of photoperiod and ambient temperature in the male lesser mouse lemur: a primitive or an advanced adaptive character? *J. Comp. Physiol.* 168B, 540–548.
- Banavar, J.R., Damuth, J., Maritan, A., Rinaldo, A., 2003. Allometric cascades. *Nature* 421, 713–714.
- Bartels, H., Bartels, R., Baumann, R., Fons, R., Jurgens, K.D., Wright, P., 1979. Blood oxygen transport and organ weights of two shrew species (*S. etruscus* and *C. russula*). *Am. J. Physiol.* 236, 221–224.
- Blondel, J., 1995. Biogéographie: approche écologique et évolutive. Masson, Paris.
- Blondel, J., 2000. Evolution and ecology of birds on islands: trends and prospects. *Vie Milieu* 50, 205–220.
- Blondel, J., Chessel, D., 1988. Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology* 69, 1899–1917.
- Blondel, J., Pradel, R., Lebreton, J.D., 1992. Low fecundity insular blue Tit do not survive better as adults than high fecundity mainland one. *J. Anim. Ecol.* 61, 205–213.
- Brown, K., 2001. All fired up: a universal metabolic rate. *Science* 293, 2191.
- Brown, C.R., Hunter, E.M., Baxter, R.M., 1997. Metabolism and thermoregulation in the forest shrew *Myosorex varius* (Soricidae: Crocidurinae). *Comp. Biochem. Physiol. A* 118, 1285–1290.
- Churchfield, S., 1990. The Natural History of Shrews. C Helm, London.
- Churchfield, S., 2002. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate *Sorex* species in the context of foraging habits and prey supply. *Acta Theriol.* 47, 169–184.
- Dobson, G.P., Headrick, J.P., 1995. Bioenergetic scaling: metabolic design and body-size constraints in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92, 7317–7321.
- Ehinger, M., Fontanillas, P., Petit, E., Perrin, N., 2002. Mitochondrial DNA variation along an altitudinal gradient in the greater white-toothed shrew, *Crocridura russula*. *Mol. Ecol.* 11, 939–945.
- Ellison, G.T., Skinner, J.D., 1991. Seasonal energy requirements and thermoregulation of growing pouched mice, *Saccostomus campestris* (Cricetidae). *Int. J. Biometeorol.* 35, 98–102.
- Fons, R., Magnanou, E., 2004. Processus évolutifs liés à l'insularité : le cas des micromammifères et de leurs helminthes parasites en Corse in *Encyclopaedia Corsicae - Le Milieu Naturel*. Edition Dumane, 418–455.
- Fons, R., Saint Girons, M.C., 1976. Horaire et intensité de l'activité locomotrice spontanée chez un petit mammifère, la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Insectivora, Soricidae). *Bull. Gr. Etudes Rythmes Biologiques* 8, 95–106.
- Fons, R., Sicart, R., 1976. Energy metabolism in 2 Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) and *Crocridura russula* (Herman, 1780) (Insectivora, Soricidae). *Mammalia* 40, 299–311.
- Fons, R., Libois, R., Saint Girons, M.C., 1980. Les micromammifères dans le département des Pyrénées Orientales: essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie Milieu* 30, 285–299.
- Fons, R., Croset, H., Poitevin, F., Catalan, J., 1997a. Decrease in litter size in the shrew, *Crocridura suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Corsica: evolutionary response to insularity? *Can. J. Zool.* 75, 954–958.
- Fons, R., Sender, S., Peters, T., Jurgens, K.D., 1997b. Rates of rewarming, heart and respiratory rates and their significance for oxygen transport during arousal from torpor in the smallest mammal, the Etruscan shrew *Suncus etruscus*. *J. Exp. Biol.* 200, 1451–1458.
- Gebczynsky, M., 1971. The rate of metabolism of the lesser shrew. *Acta Theriol.* 16, 329–339.
- Genoud, M., 1988. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mamm. Rev.* 18, 173–193.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M., Charnov, E.L., 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293, 2248–2251.
- Humphries, M.M., Thomas, D.W., Speakman, J.R., 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418, 313–316.
- Jurgens, K.D., Fons, R., Peters, T., Sender, S., 1996. Heart and respiratory rates and their significance for convective oxygen transport rates in the smallest mammal, the Etruscan shrew *Suncus etruscus*. *J. Exp. Biol.* 199, 2579–2584.
- Knudsen, K.L., Kilgore, D.L.J., 1990. Temperature regulation and basal metabolic rate in the spotted skunk, *Spilogale putorius*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 97, 27–33.
- Kozłowski, J., Konarzewski, M., 2004. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Funct. Ecol.* 18, 283–289.
- Kristan, D.M., Hammond, K.A., 2000. Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology. *J. Exp. Biol.* 203, 3495–3504.
- Libois, R., 1984. Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe occidentale et ouest méditerranéenne. Etude par analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba* (Scopoli). Thèse de Doctorat, p. 200. Université de Liège, Liège.
- Lomolino, M.V., 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *Am. Nat.* 125, 310–316.
- Mac Arthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373–387.
- Mac Arthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University press, Princeton.
- Mas Coma, S., Feliu, C., 1984. Helminth fauna of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic islands. In: Biologicae, K.H.E.M. (Ed.), The Pityusic Islands. Junck, h.v. Publishers, The Hague, pp. 469–525.
- Mas Coma, S., Esteban, J.G., Fuentes, M.V., Bargues, M.D.V., Galan-Puchades, M.T., 2000. Helminth parasites of small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic island of Eivissa (Balearic Archipelago). *Res. Rev. Parasitol.* 60, 41–49.

- McNab, B.K., 1994. Resource use and the survival of land and fresh-water vertebrates on oceanic islands. *Am. Nat.* 144, 643–660.
- McNab, B.K., 1999. On the comparative ecological and evolutionary significance of total and mass-specific rates of metabolism. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 542–644.
- McNab, B.K., 2002. Minimizing energy expenditure facilitates vertebrate persistence on oceanic islands. *Ecol. Lett.* 5, 693–704.
- McNab, B.K., Bonaccorso, F.J., 2001. The metabolism of New Guinean pteropodid bats. *J. Comp. Physiol.* 171B, 201–214.
- Merritt, J.F., Vessey, S.H., 2000. Shrews—small insectivores with polyphasic patterns. In: SHaN, Stenseth (Ed.), *Activity Patterns in Small Mammals*. Ecological studies Springer, Berlin, pp. 235–252.
- Merritt, J.F., Zegers, D.A., 2002. Maximizing survivorship in cold: thermogenic profiles of non-hibernating mammals. *Acta Theriol.* 47 (suppl 1), 221–234.
- Michaux, J.R., De Bellocq, J.G., Sara, M., Morand, S., 2002. Body size increase in insular rodent populations: a role for predators? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11, 427–436.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, J.H., Spitzenberg, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J., 1999. *The Atlas of European Mammals*. Societas Europaeas Mammalogica, London.
- Nagel, A., 1989. Development of temperature regulation in the common white-toothed shrew, *Crocidura russula*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 92, 409–413.
- Palkovacs, E.P., 2003. Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos* 103, 37–44.
- Peters, T., Kubis, H.P., Wetzel, P., Sender, S., Asmussen, G., Fons, R., Jurgens, K.D., 1999. Contraction parameters, myosin composition and metabolic enzymes of the skeletal muscles of the Etruscan shrew *Suncus etruscus* and of the common European white-toothed shrew *Crocidura russula* (Insectivora: Soricidae). *J. Exp. Biol.* 202, 2461–2473.
- Poitevin, F., Catalan, J., Fons, R., Croset, H., 1986. Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures: I.- Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Terre Vie* 41, 299–314.
- Poitevin, F., Catalan, J., Fons, R., Croset, H., 1987. Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora): II.- Ecologie comparée de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) dans le midi de la France et en Corse: rôle probable de la compétition dans le partage des milieux. *Terre Vie* 42, 39–58.
- Savage, V.M., Gillooly, J.F., Woodruff, W.H., West, G.B., Allen, A.P., Enquist, B.J., Brown, J.H., 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Funct. Ecol.* 18, 257–282.
- Sparti, A., Genoud, M., 1989. Basal rate of metabolism and temperature regulation in *Sorex coronatus* and *S. minutus* (Soricidae: Mammalia). *Comp. Biochem. Physiol. A* 92, 359–363.
- Stamps, J.A., Buechner, M., 1985. The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Quart. Rev. Biol.* 60, 155–181.
- Stephenson, P.J., Racey, P.A., 1995. Resting metabolic rate and reproduction in the Insectivora. *Comp. Biochem. Physiol. A* 112, 215–223.
- Taylor, J.R.E., 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. In: WJaW, M. (Ed.), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Białowieża, pp. 309–346.
- Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theory* 1, 1–30.
- Vigne, J.D., Marinval-Vigne, M.C., 1990. Nouvelles données sur l'histoire des musaraignes en Corse (Insectivora: Soricidae). *Vie Milieu* 40, 207–212.
- Vogel, P., Genoud, M., Frey, H., 1981. Rythme journalier d'activité chez quelques Crocidurinae africains et européens (Soricidae, Insectivora). *Terre Vie* 35, 97–108.
- West, G.B., Savage, V.M., Gillooly, J., Enquist, B.J., Woodruff, W.H., Brown, J.H., 2003. Why does metabolic rate scale with body size? *Nature* 421, 713.
- White, C.R., Seymour, R.S., 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 4046–4049.

Résumé

Micromammifères, helminthes et insularité :
Evolution des traits d'histoire de vie du rat noir (Muridae) et de deux
musaraignes (Crocidae) sur les îles ouest-méditerranéennes

Les faunes insulaires se caractérisent par un ensemble d'adaptations écologiques et évolutives propres à la vie en milieu isolé. Les micromammifères Rongeurs et Insectivores des îles ouest-méditerranéennes illustrent bon nombre des particularismes liés à ce syndrome d'insularité : élargissement de niche écologique, gigantisme, inflation des densités, diminution de fécondité... L'helminthofaune des mammifères-hôtes manifeste également de nombreux changements : réduction de la diversité spécifique, augmentation des prévalences et intensités parasitaires, élargissement du spectre d'hôte. La majorité des travaux qui tentent de comprendre les pressions de sélection à l'origine des adaptations observées sur les îles négligent l'influence des parasites.

Le présent travail s'inscrit dans une approche globale où les parasites sont considérés comme des acteurs incontournables de l'évolution des traits d'histoire de vie des espèces libres. Les modèles considérés sont les deux musaraignes *Crocidae russula* et *C. suaveolens* et le rat noir *Rattus rattus*.

1) Notre étude phylogéographique (séquençage d'une portion du cytochrome b) a révélé l'identité des populations continentales à l'origine de la colonisation des îles par les deux musaraignes. Ce travail préalable permet d'effectuer les comparaisons appropriées entre populations insulaires et continentales-source.

2) Notre bilan de l'helminthofaune des mammifères étudiés permet d'envisager les conséquences sur les traits de vie des hôtes. La grande douve du foie *Fasciola hepatica* élargit son spectre d'hôte au rat noir en Corse. Ce transfert latéral à pour origine l'élargissement des préférences écologiques du Muridae. Les prévalences sont très élevées toute l'année pour de nombreuses localités. Les conséquences de la fasciolose sur le rat noir sont exacerbées : forte augmentation des besoins énergétiques et réduction marquée de la fécondité. Ces constatations illustrent la confrontation récente des deux espèces. La résistance du Muridae est certainement faible et la virulence du Digène élevée.

3) La physiologie est un facteur central des adaptations développées sur les îles. En Corse et à Porquerolles, la dépense énergétique de la musaraigne des jardins s'ajuste indépendamment des changements morphologiques (gigantisme) : *C. suaveolens* consomme moins que ne le prédit son poids. Les mécanismes mis en jeu dans ces ajustements seront à déterminer.

4) La diminution de fécondité est une caractéristique commune aux musaraignes des îles méditerranéennes. Dans la perspective d'un compromis entre reproduction et survie, la théorie des traits d'histoire de vie prédit un allongement de la durée de vie en milieu insulaire. Sur les îles, la modification de la mortalité intrinsèque et extrinsèque (parasitisme, prédation, ...) pourrait induire une modification des taux de sénescence. Nos travaux soulignent que la mélatonine est une hormone tout à fait indiquée pour quantifier un éventuel vieillissement différentiel.

Une multitude d'interactions entre composantes biotiques et abiotiques régit l'évolution en milieu insulaire. Les parasites s'avèrent être fondamentaux dans le façonnement des traits de vie des mammifères des îles. Il est maintenant évident que la prise en compte des interactions hôte-parasite est indispensable dans l'étude de l'adaptation des populations insulaires à leur environnement.

Mots clés : Syndrome d'insularité, Rongeurs, Insectivores, helminthes parasites, Phylogéographie, Traits d'histoire de vie, Ecophysiologie, Sénescence

Abstract

Micromammals, helminths and islands:
The evolution of black rat (Muridae) and shrew (Crocidae) life-history traits
on western Mediterranean islands

Some remarkable adaptations are observed within island faunas when compared to their mainland relatives. These shifts are often called insular syndrome. Micromammals (rodents and insectivores) illustrate this cascade of ecological and evolutionary changes on western Mediterranean islands: ecological niche expansion, gigantism, decrease in litter size... The syndrome also concerns parasite species and communities: decrease in parasite species richness, increase in parasitic prevalences and intensities, and a widening of parasite niches on islands. Studies analysing selective forces that drive island evolution too often forget parasitism.

This work concerns a global approach of processes that influence mammal life-history traits, where helminths are supposed to play a major role. Two species of shrews (*Crocidae russula* and *C. suaveolens*) and the black rat *Rattus rattus* are used as research models.

1) Using phylogeography (shrews cytochrome b sequences), we identified the mainland-source populations which colonized western Mediterranean islands. This prerequisite permits to compare island and mainland populations without any bias relating to continental evolution.

2) We make the inventory of mammalian helminthofauna in order to quantify the impact of modified parasite communities on insular, free-living species. The liver fluke host spectra include the black rat only on Corsica, as a consequence of the rodent niche widening. Prevalences are very high from both a spatial and temporal point of view. Fascioliasis induces an extremely high increase in the rat's energy requirements and also affects litter size. These remarkable consequences on host life history may be explained by the recent confrontation of the two species. The host resistance is perhaps still low and the digenian virulence still high.

3) We investigated *C. suaveolens* physiological adaptations on Porquerolles and Corsica. Even if island populations show gigantism compared to those found on the mainland, they have the same energy requirements. Thus, this evolution of metabolism is partially independent of body mass. Further studies will elucidate physiological mechanism implied in these adjustments.

4) All insular populations of shrews exhibit a decrease in litter size when compared to mainland fecundity. The life-history theory predicts a compromise between survival and reproduction. Thus, survival should increase on islands. Moreover extrinsic and intrinsic mortality release should also modify mammalian senescence processes on islands. Our study highlights that melatonin is a useful tool to quantify aging and to test this hypothesis.

Adaptations to island conditions are the result of a great number of biotic and abiotic interactions. This work stresses that parasites play a major role in influencing mammal life-history traits. Thus they must be considered as a crucial selective force that drives evolution.

Keywords : Insular syndrome, Rodents, Insectivores, Helminths, Phylogeography, Life-history traits, Ecophysiology, Senescence.