

VARIABILITÉ PHÉNOTYPIQUE DU LÉZARD DES MURAILLES
PODARCIS MURALIS SUR LES ÎLES
DE LA CÔTE PROVENÇALE, FRANCE

Marc CHEYLAN

*Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés,
Ecole Pratique des Hautes Etudes, U.S.T.L., place E.-Bataillon,
34060 Montpellier Cedex**

L'intérêt des îles pour la compréhension des mécanismes de structuration des communautés animales n'est plus à démontrer tant sont nombreux les travaux publiés sur ce thème au cours des vingt dernières années (voir en particulier Williamson, 1981, Bengston et Enckell, 1983).

Par opposition, et peut-être en raison de la fascination exercée par la théorie de l'équilibre dynamique formulée par Mac-Arthur et Wilson (1963, 1967), l'importance des populations insulaires pour la connaissance des processus évolutifs s'est révélée bien plus tard (Soulé, 1967 ; Soulé, 1972 ; Soulé et Yang, 1973 ; Halkka *et al.*, 1974 ; Gorman *et al.*, 1975 ; Patton *et al.*, 1975 ; Gill, 1976 ; Gorman et Kim, 1976 ; Schmitt, 1978 ; Berry *et al.*, 1981 ; Berry, 1983 ; Kilpatrick, 1981) malgré les travaux très stimulants de Ford (synthèse *in* Ford, 1975), Berry (1964), Soulé (1966), Van Valen (1965).

Or il est clair que les îles fournissent des terrains de choix pour tester les hypothèses relatives à la diversité et à la différenciation génétique des populations animales. Sur le premier point, les données actuellement disponibles sont encore peu cohérentes puisque la diminution de variabilité attendue dans ces espaces confinés est contredite dans plusieurs cas (Gill, 1976 ; Berry *et al.*, 1981). Par ailleurs, les rares modèles développés à ce propos (Jaenike, 1973) n'ont guère résisté à l'analyse (Kilpatrick, 1981). Sur le deuxième point, les divergences reposent essentiellement sur la nature et l'importance des mécanismes responsables de la différenciation phénétique ou génétique constatée, certains privilégiant les causes stochastiques (effet fondateur, dérive génique), d'autres le particularisme des pressions de sélection propres à ces populations.

Dans ce qui suit, nous ne tenterons pas d'apporter des réponses définitives à ces questions qui sont parmi les plus difficiles de la biologie évolutive. Notre but est simplement de montrer, à partir d'un exemple concret, comment les îles peuvent aider à répondre à ces interrogations et quelles hypothèses peuvent être formulées à partir des résultats publiés sur le sujet.

* Une première version de ce texte a fait l'objet d'une communication au congrès international sur les Vertébrés terrestres et dulçaquicoles des îles méditerranéennes tenu à Evisa, Corse, en octobre 1983.

MODÈLE BIOLOGIQUE ET MÉTHODE

1. L'espèce

Espèce polytypique — 18 sous-espèces recensées dans la liste de Mertens et Wermuth (1960) — *Podarcis muralis* occupe une bonne partie de l'Europe méridionale, depuis la Galice à l'ouest jusqu'au Bosphore à l'est et, du nord au sud, depuis le Pas-de-Calais jusqu'au Péloponnèse (Fig. 1). Dans les îles, il n'est présent que sur les petites îles situées à faible distance de la côte : îles atlantiques de France et d'Espagne, îles de la côte provençale, quelques-unes des îles de l'archipel Toscan, de la côte Adriatique et de la mer de Marmara.

Ubiquiste et largement anthropophile, ce lézard fréquente les milieux les plus divers, tant forestiers que rocheux, depuis le bord de mer jusqu'à près de 2 000 mètres d'altitude dans les Alpes et s'accommode aussi bien de climats de type méditerranéen, océanique, continental que montagnard.

Il se caractérise donc par d'étonnantes facultés adaptatives, parfaitement illustrées par ses capacités à se reproduire jusqu'à 2 000 mètres, au prix toutefois d'une réduction considérable de fécondité qui, de trois pontes annuelles en plaine, se réduit à une seule à haute altitude (Saint Girons et Duguy, 1970). Le cycle annuel d'activité subit de même d'importantes variations puisque, de quasi continu aux îles d'Hyères, il n'occupe plus guère que 7 mois à haute altitude.

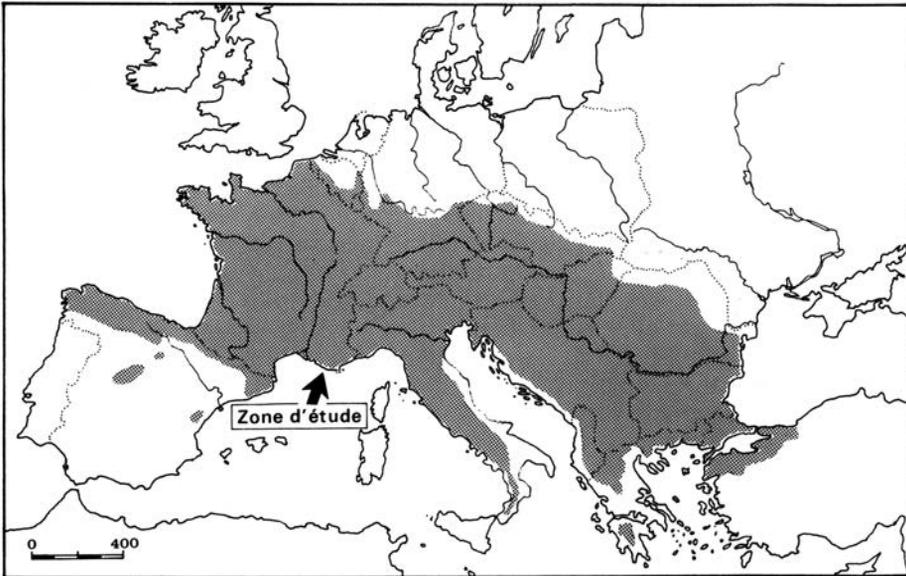


Figure 1. — Position des îles provençales par rapport à la distribution générale du lézard *Podarcis muralis* (d'après ARNOLD *et al.*, 1978, modifié).

2. LES SITES D'ÉTUDE

2.1. Les îles (Tab. I, Fig. 2)

2.1.1. Iles d'Hyères

Situé face à la côte provençale, à environ 10 kilomètres de celle-ci, l'archipel des îles d'Hyères comprend 3 îles principales : Porquerolles, Port-Cros et le Levant, 2 îles moyennes : Grand Ribaud et Bagaud et 12 îlots de petite taille

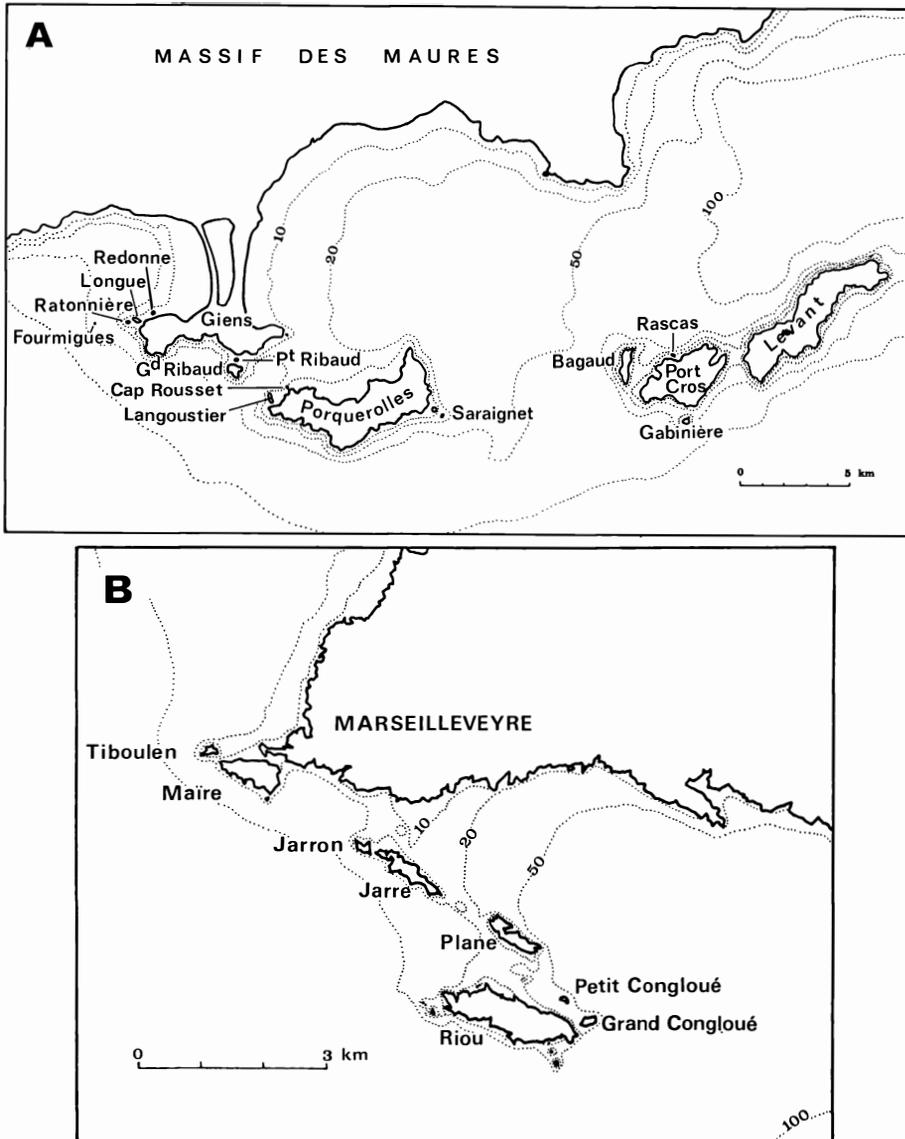


Figure 2. — A : archipel des îles d'Hyères, B : archipel de Riou.

TABLEAU I

Principales caractéristiques physiques et biotiques des îles étudiées.

Nom de l'île	Présence de <u>Podarcis muralis</u>	Superficie ha	Altitude m	Profondeur max. du bras de mer	Distance par rapport au continent et à l'île principale en km	Principaux types de végétation 1)
ILES D'HYERES						
Porquerolles	*	1254	142	13	8,50	F,M.E,M.B,L,C
Le levant	*	996	140	53	9,25	F,M.E,M.B,L
Port Cros	*	640	196	53	8,25	F,M.E,M.B,L,C
Bagaud	*	45	59	17	7,50 (0,45)	M.E,M.B,L
Grand Ribaud	*	16,5	51	7	6,50 (0,60)	F,M.E,M.B,L
La Gabinière	*	2,91	63	23	11 (0,40)	L
Grand Saraignet	-	2,34	26	4	12,50 (0,10)	M.B,L
Langoustier	*	1,92	12	3	8,35 (0,15)	M.B,L
Longue	*	1,25	27	2	4,90 (0,07)	M.B,L
Cap Rousset	*	1,02	16	1	8,50 (0,075)	M.B,L
Petit Ribaud	*	0,69	18	3	6,40 (0,25)	M.B,L
Petit Saraignet	-	0,68	25	15	12,50 (0,72)	L
Ratonnière	-	0,46	15	5	5,10 (0,40)	L
Rascas	*	0,45	15	6	8,15 (0,15)	M.B,L
Redonne	*	0,41	11	1,5	4,50 (0,12)	M.B,L
Fourmiquies	-	0,30	14	25	4,62 (1,80)	-
Ilot à l'est de Giens	-	0,24	7	1	5,80 (0,004)	L
ILES DE RIOU						
Riou	*	90,32	191	15	3,17	M.B,L
Maïre	*	27,65	141	<10	0,10	M.B,L
Jarre	*	17,94	57	15	0,80	M.B,L
Plane	*	14,69	22	15	2,10	M.B,L
Jarron	*	2,72	33	15	0,82	M.B,L
Grand Congloué	*	1,95	50	40	3,65 (0,17)	M.B,L
Tiboulen de Maïre	non visité	2,26	47	15	0,67 (0,12)	L
Petit Congloué	*	0,50	30	40	3,50 (0,27)	M.B,L
La Moyade	-	0,20	10	15	3,37 (0,15)	-
Les Empereurs	-	0,20	15	40	4,50 (0,32)	-

1) F = Forêt, M.E. = Maquis élevé, M.B. = Maquis bas, L = Lande, C = Culture

échelonnés entre 3 ha et 0,2 ha. Sur l'ensemble des 17 îles, *Podarcis muralis* en occupe 12, dont l'îlot de la Redonne qui n'excède pas 4 100 m² de superficie. Du point de vue géologique, tout l'archipel se rattache à un même ensemble d'origine métamorphique composé pour l'essentiel de gneiss et de micaschistes. La végétation, relativement fournie, est buissonnante à franchement forestière sur Port-Cros et Porquerolles en particulier. Seuls les îlots de petite taille sont à peu près dépourvus de végétation arborescente, Petit Ribaud excepté. Le climat, typiquement méditerranéen, se caractérise par des hivers doux et une pluviosité faible : 565 mm/an à Porquerolles (1961-1970), 742 mm/an au Levant (1974-1980). L'isolement, dû à la transgression marine post-würmienne, peut être daté avec une certaine précision grâce aux travaux réalisés en Provence orientale par de Lumley (1976) ce qui permet de proposer quelques dates : 11 000 ans environ pour le groupe des îles orientales (le Levant, Port-Cros et ses îlots), 8 000 ans environ pour le groupe Porquerolles-Ribaud et 5 000 à 4 000 ans pour les îlots entourant Giens : la Redonne, la Longue, le Petit Ribaud.

Une description physique, climatique, botanique et zoologique plus détaillée de l'archipel est donnée dans les travaux de Jahandiez (1929), d'Archiloque *et al.* (1977), Cheylan M. (1983) et Cheylan G. (1985).

2.1.2. Archipel de Riou

Situé face aux Calanques de Marseille (Bouches-du-Rhône), l'archipel de Riou comprend 10 îles dont la principale est Riou, 3 petites îles : Maire, Jarre et Plane ou Calseraigne, et 6 îlots inférieurs à 3 ha. Toutes se caractérisent par un substrat calcaire compact, un relief marqué, île Plane exceptée, et une végétation rase, tout au plus buissonnante, laissant largement apparaître le support rocheux. Plus arides que les îles d'Hyères, 260 à 256 mm/an à Pomègues, elles sont aussi plus exposées aux vents et particulièrement au Mistral qui souffle avec violence sur cette partie de la côte provençale. Les traits physique, botanique et zoologique de ces îles ont fait l'objet de travaux assez nombreux dont on trouvera l'essentiel dans Knoerr (1960), Timon-David (1961) et Cheylan G. (1985).

Dans un cas comme dans l'autre, la constitution des populations de lézards résulte de l'isolement progressif des reliefs côtiers consécutivement à la remontée post-würmienne du niveau de la mer (transgression flandrienne) et non d'une colonisation active ou passive à partir de la côte, processus peu plausible dans le cas présent. Nous n'excluons pas toutefois la possibilité d'apports occasionnels réalisés à la faveur de transports de matériaux dans le cas des îles habitées que sont Porquerolles, Port-Cros et le Levant essentiellement.

2.2 *Le continent*

Les échantillons continentaux proviennent : 1) de captures réalisées dans un secteur restreint du Massif des Maures, adjacent à l'archipel des îles d'Hyères et similaire quant aux conditions de milieu, 2) d'un lot conservé dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris prélevé dans les environs immédiats de Garéoult (Var), petit village situé en Provence calcaire à 15 kilomètres au nord-ouest du Massif des Maures, 3) de captures menées dans un secteur restreint du nord-ouest du plateau du Larzac (Aveyron), 4) de col-

lectes plus ou moins hétérogènes provenant de diverses localités réparties sur l'ensemble de la France (collections du MNHNP et du laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Montpellier). Ils couvrent donc des situations bioclimatiques variées et donnent une vision suffisamment large de la variabilité morphologique de l'espèce.

3. CARACTÈRES ANALYSÉS

10 caractères de morphologie externe ont été relevés (Fig. 3) ; 2 chromatiques : coloration ventrale, et importance du mélanisme sus-céphalique et 8 scalimétriques : nombre de gulaires le long d'une ligne médiane (1), nombre de rangées ventrales transversales (2), nombre de pores fémoraux sur la cuisse droite (3), nombre de lamelles sous-digitales sous le 4^e doigt de la patte postérieure droite (4), nombre de lamelles sous-digitales sous le 4^e doigt de la patte antérieure droite (5), nombre d'écailles sur une ligne transversale prise au milieu du corps (6), nombre d'écailles dorsales le long d'une ligne depuis les plaques céphaliques jusqu'à la racine de la queue (7), type d'arrangement des plaques céphaliques au point de rencontre des plaques frontales, pré-frontales et fronto-nasales (8).

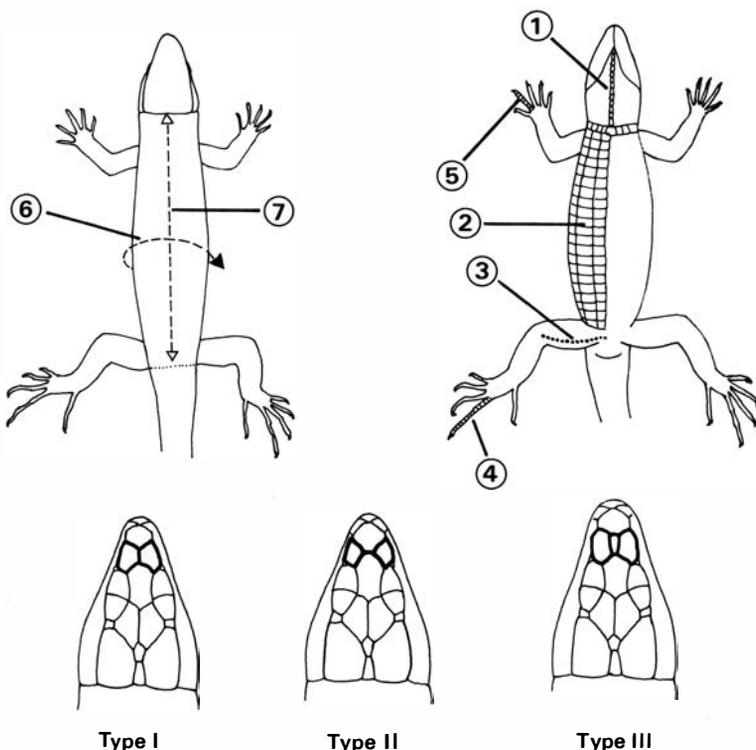


Figure 3. — En haut : caractères d'écailure utilisés (voir texte pour la terminologie) ; en bas : types d'arrangement des plaques de la région pré-frontale relevés dans les différentes populations (caractère 8).

Dans la majorité des cas, les caractères accessibles à l'observation directe (coloration et certains caractères d'écaillage) ont été relevés sur animaux vivants ou sur macrophotographies, les autres sur animaux morts destinés à l'électrophorèse (Maures, Porquerolles, Port-Cros, Gabinière) ou conservés en alcool. Tous les caractères retenus ne sont donc pas disponibles pour tous les échantillons, en particulier la coloration ventrale qui disparaît sur les spécimens muséologiques.

Hormis un caractère strictement indépendant du sexe (8), tous ont été notés seulement sur des sujets mâles adultes de plus de 50 mm de longueur museau-cloaque afin d'éliminer d'une part le problème du dimorphisme sexuel que l'on sait important chez cette espèce (Cheylan, 1975), d'autre part, le problème des différences de coloration entre individus sub-adultes et adultes.

Les colorations ventrales ont été notées à l'aide d'un code de couleur international « Pantone » utilisé par les imprimeurs et graphistes et groupées, *a posteriori* pour l'analyse, dans un nombre limité de classes.

L'importance du mélanisme, délicate à évaluer à partir du dessin dorsal ou ventral en raison de la variabilité de l'arrangement des tâches a été estimée sur les plaques céphaliques seules à l'aide d'une charte de densité, procédé certes imparfait mais néanmoins suffisant pour les comparaisons effectuées ici.

A des degrés divers, tous les caractères analysés correspondent à une variation de type continue bien que tous ne suivent pas une distribution normale. C'est le cas pour la coloration ventrale et certains caractères d'écaillage (8) qui montrent de nettes discontinuités et s'apparentent plus à un vrai polymorphisme.

4. MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

Dans la majorité des cas, les populations animales ne sont pas distribuées au hasard, mais selon un « grain » qui dépend généralement de l'étendue et du degré de morcellement des biotopes favorables à l'espèce considérée. Ceci est particulièrement vrai pour les lézards habituellement inféodés à des biotopes bien déterminés, aussi un soin tout particulier a-t-il été porté dans le choix et la délimitation des unités de population échantillonnées.

Sur les îlots, l'échantillonnage concerne des unités largement panmictiques du fait de l'exiguïté et de l'homogénéité des biotopes occupés par les lézards. Un échantillonnage représentatif de la population y est donc particulièrement facile. Sur les îles moyennes, Port-Cros par exemple, l'hétérogénéité du milieu entraîne de fortes variations de densité et un morcellement plus ou moins marqué de la population ; toutefois le brassage génétique y demeure intense. Dans ce cas, l'échantillonnage a été fait de façon aléatoire sur l'ensemble de l'île afin de cerner au mieux la variabilité totale de ce qui pourrait être une métapopulation.

Sur le continent, deux types d'échantillonnages ont été pratiqués : un échantillonnage stationnel correspondant à une unité de population sensiblement égale aux plus grandes îles étudiées, soit en règle générale un village et ses environs immédiats ; c'est le cas pour les échantillons de Garéoult (Var), Viala-du-pas-de-Jaux (Aveyron) et Ax-les-Thermes (Ariège), et un échantillonnage à l'échelle du secteur englobant plusieurs sous-populations souvent partiellement ou totalement isolées ; c'est le cas pour l'échantillon du Massif des Maures

(Var) réalisé sur une surface d'environ 260 km², fortement vallonnée mais homogène d'un point de vue du sol, du climat et de la végétation, et pour l'échantillon du Larzac, centré sur la vallée de la Sorgues et la partie de Causse située aux environs du Viala-du-pas-de-Jaux, ce qui représente une surface d'environ 220 km², très accidentée du point de vue du relief mais relativement homogène quant au climat à la nature du sol et à la végétation.

Pour des raisons évidentes, il n'a pas été possible d'effectuer tous ces échantillonnages sur un seul cycle annuel, ce qui est très probablement de peu d'importance dans le cas présent ; certaines vérifications, portant notamment sur la coloration ventrale, ayant montré que la fréquence relative des différents morphes reste stable à plusieurs années d'intervalle dans une population.

Selon les populations et le type de caractère analysé, les effectifs étudiés varient entre 10 et 90 individus avec une moyenne de 36,2 individus par population pour la coloration ventrale, 23,2 individus pour le degré de mélanisme, 28,2 individus pour les caractères d'écaillure et 38,4 individus pour le mode d'arrangement de l'écaillure céphalique.

5. TESTS STATISTIQUES

La variabilité a été mesurée selon les cas par le coefficient de variation lorsque la distribution suivait une loi normale (caractères 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7) et à l'aide de l'indice de diversité H' de Shannon-Weaver lorsque les valeurs répondaient à une variation de type discontinue : coloration ventrale et type d'arrangement des plaques de la région pré-frontale (caractère 8). Les comparaisons inter-échantillons ont été faites à l'aide du test t de Student quand les moyennes s'attachaient à des distributions normales, et à l'aide du Chi 2 lorsque les caractères mesurés étaient de type qualitatif : coloration ventrale et caractère 8.

RÉSULTATS

1. ÉTENDUE DE LA VARIATION

Pour plus de commodité et pour la clarté de l'exposé, les caractères chromatiques et scalimétriques seront analysés séparément.

1.1. *Caractères chromatiques*

1.1.1. Coloration ventrale

Peu variable tout au long de l'année comme l'a montré le maintien d'animaux captifs, la coloration ventrale ne se manifeste pleinement qu'à partir de la deuxième saison d'activité. Sur l'ensemble des populations échantillonnées, neuf classes de coloris peuvent être distinguées : blanc, gris, rose ou mauve pâle, crème pâle, jaune pâle, jaune citron, orangé pâle, orangé vif, rouge vermillon, classes auxquelles s'ajoutent, dans certaines populations, des spécimens bariolés, c'est-à-dire tachés d'orangé sur fond blanc ou d'orangé sur fond jaune citron par exemple.

Comme le montre de façon synthétique la figure 4 et de façon plus détaillée le tableau II, la distribution de ces coloris oppose de façon assez nette les populations continentales et « macro-insulaires » aux populations micro-insulaires qui s'individualisent par une diversité chromatique généralement réduite à un ou deux types de coloris : jaune et orangé-rouge sur l'îlot du Langoustier, rouge-orangé sur la Gabinière, jaune sur le Petit Ribaud, blanc sur le Petit Congloué. Seuls les îlots du Cap Rousset et surtout du Rascas échappent à la règle avec une diversité élevée malgré des échantillons bien plus réduits. L'éloignement géographique des deux stations continentales soumises à des régimes climatiques fort différents n'apporte pas en revanche de différences notables, l'étendue de la variation étant dans les deux cas du même ordre de grandeur.

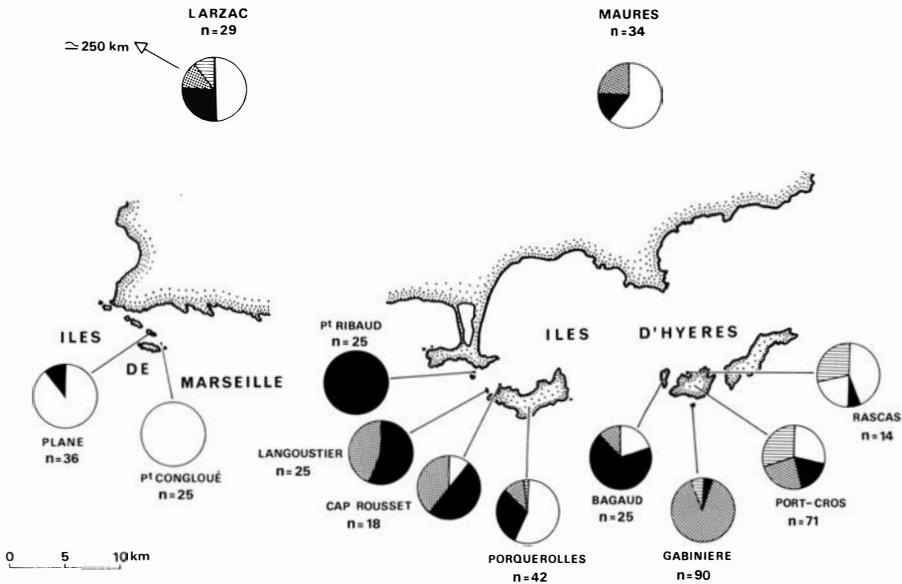


Figure 4. — Fréquence des principaux morphes de coloration ventrale dans les populations échantillonnées (mâles adultes seuls). En blanc : coloration blanche à gris-rosé (coloris 1 à 3 cf. Tab. II) ; en noir : coloration jaune (coloris 4 à 6) ; en grisé : coloration orange-rouge (coloris 7 à 9) ; en hachuré : coloration bariolée.

L'expression de cette diversité chromatique par rapport à la taille de l'île ou de la surface continentale échantillonnée (Fig. 5A) fait apparaître une nette décroissance de cette valeur sur les îlots et une diversité égale voire supérieure au continent sur les îles principales que sont Port-Cros (Pc) et Porquerolles (Po). Comme précédemment, l'îlot du Rascas (Ra) et du Cap Rousset (Ro) se singularisent par rapport aux autres îlots par une valeur de H' élevée, difficilement attribuable aux aléas de l'échantillonnage puisqu'une augmentation de ces petits échantillons aurait pour effet d'accroître l'occurrence de rencontre des phénotypes les plus rares, augmentant par là même l'indice de diversité.

TABLEAU II

Distribution des individus dans les différentes populations échantillonnées d'après leur type de coloration ventrale (mâles adultes).

ECHANTILLONS	COLORATION UNIE									COLORATION BARIOLEE								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1/7	1/8	1/9	3/8	4/7	4/8	5/7	6/7	6/8
<u>FRANCE</u> (77)	16	2	22	10	6	-	7	9	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-
<u>LARZAC</u> (29)	9	-	5	6	2	-	1	3	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-
<u>MAURES</u> (34)	6	2	13	2	3	-	3	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PORQUEROLLES (42)	14	-	10	7	4	2	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
PORT-CROS (71)	14	2	4	4	2	6	5	11	2	2	10	1	4	-	2	-	-	2
BAGAUD (25)	4	-	1	1	10	6	-	3	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GABINIERE (90)	-	-	-	2	2	-	23	52	5	-	2	-	-	-	-	-	2	2
LANGOUSTIER (25)	-	-	-	-	7	7	-	7	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PETIT RIBAUD (25)	-	-	-	-	7	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RASCAS (14)	6	-	-	-	1	-	1	2	-	-	2	-	-	-	1	-	-	1
CAP ROUSSET (18)	-	-	2	-	6	3	-	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLANE (36)	23	5	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pt CONGLOUE (25)	24	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

1 : blanc, 2 : gris, 3 : rose ou mauve pâle, 4 : crème pâle, 5 : jaune pâle, 6 : jaune citron, 7 : orangé pâle, 8 : orangé vif, 9 : rouge vermillon, 1/7 : combinaison des deux couleurs indiquées précédemment. Les localités soulignées correspondent aux populations continentales.

1.1.2. Mélanisme

Comme il apparaît sur la figure 5B, la variabilité de ce caractère suit un schéma proche de celui qui vient d'être décrit avec une réduction notable sur les îlots. Toutefois, on notera la position plus satisfaisante de l'îlot du Cap Rousset qui, pour ce caractère, se place distinctement parmi les populations les plus homogènes.

1.1.3. Ornementation dorsale

Du fait de sa complexité, l'ornementation dorsale rend difficile sinon illusoire une analyse chiffrée de la variabilité, mais un examen même sommaire des échantillons analysés montre qu'il existe, comme pour la coloration ventrale, une relation étroite entre l'étendue de la variabilité du dessin dorsal et la taille de l'île. Ainsi, les populations des îles principales — Porquerolles, Port-Cros, Bagaud — ne diffèrent-elles pas notablement des populations continentales, au contraire des îlots qui, Rascas excepté, se caractérisent par un dessin dorsal remarquablement homogène.

1.2. Caractères d'écaillage

Comme le montre le tableau III, la variabilité des sept caractères étudiés reste à peu près constante quel que soit le site choisi sur l'individu, ce qui revient à dire qu'un caractère représenté par un petit nombre d'écailles (lamelles sous-digitales par exemple) offre une variabilité équivalente à un caractère qui en possède beaucoup (granules dorsaux longitudinaux par exemple).

Si l'on compare à présent les diverses populations échantillonnées (Fig. 5C), on voit que si la variabilité de certains caractères (1, 4, 7) augmente globalement selon un gradient îlot-île-continent, celle-ci fluctue de façon beaucoup plus anarchique pour les caractères 2, 3, 5 et 6. Seule le caractère 8 qui prend en compte les différents types d'arrangements de l'écaillage pré-frontale (Fig. 5D) rejoint les constatations faites précédemment pour la coloration avec une réduction très marquée de la valeur de H' sur les îlots. Cette valeur atteint même zéro sur la Gabinière, le Petit Ribaud et le Petit Congloué dont les populations ne possèdent plus qu'un seul des trois phénotypes reconnus (Tab. IV).

Statistiquement, la validité des différences de variabilité îles-continent n'est cependant confirmée que pour un petit nombre de cas (Tab. V) mais l'on notera qu'aucune de ces différences n'apporte la preuve d'une variabilité plus grande des populations insulaires.

Par rapport à la population continentale prise en référence, la variabilité de ces caractères est inférieure sur les îles dans 23 cas sur 33 soit 69,7 % et dans 12 cas sur 14 pour les îlots de la Gabinière, du Langoustier et du Petit Ribaud qui possèdent, comme nous l'avons vu, les populations les plus monomorphes du point de vue de la coloration.

La majorité des caractères analysés montrent donc une perte de variabilité sur les îlots, particulièrement la coloration ventrale, le taux de mélanisation et l'arrangement des plaques pré-frontales. Elle se manifeste faiblement en revanche au niveau de l'écaillage corporelle. Il est par ailleurs intéressant de souligner le caractère non linéaire de cette relation puisque, dans bien des cas, une variabilité égale ou supérieure au continent s'observe sur Port-Cros, Porquerolles et même Bagaud dont la surface n'est que de 0,45 km². La perte de variabilité n'intervient donc que très en deçà de cette surface et généralement qu'à

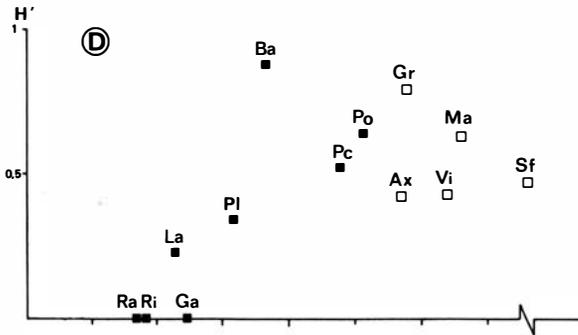
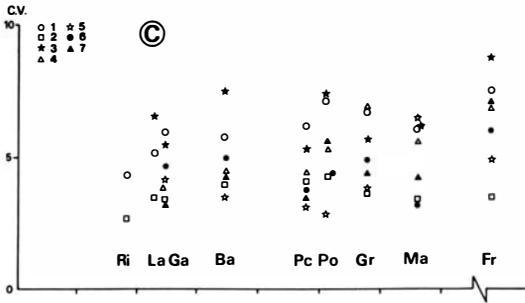
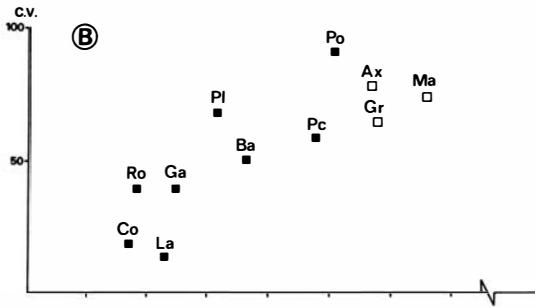
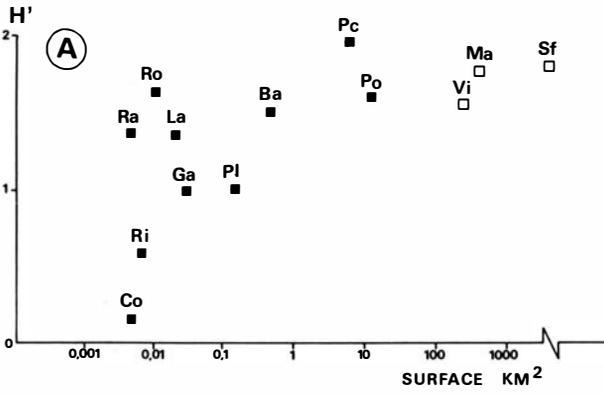


TABLEAU III

Valeurs moyennes (\bar{X}), déviation-standard (S.D.), coefficient de variation (C.V.) et nombre d'individus (N) pour sept caractères d'écaillage (cf. Fig. 3, haut) dans les différents échantillons.

Caractères		1	2	3	4	5	6	7
Echantillons								
France	\bar{X}	22,60	24,43	19,17	24,63	17,05	53,31	127,7
	S.D.	0,27	0,13	0,28	0,27	0,13	0,51	1,46
	C.V.	7,45	3,44	8,77	6,87	4,90	5,98	7,07
	N	37	39	35	38	37	38	38
Garéoult	\bar{X}	22,65	23,89	19,45	23,80	16,40	51,96	125,87
	S.D.	0,27	0,14	0,19	0,29	0,11	0,46	0,97
	C.V.	6,69	3,69	5,61	6,81	3,79	4,88	4,33
	N	32	39	31	31	30	31	32
Maures	\bar{X}	22,17	23,97	19,88	23,88	16,41	53,35	131,88
	S.D.	0,33	0,14	0,30	0,32	0,26	0,42	1,38
	C.V.	6,02	3,38	6,13	5,52	6,48	3,17	4,20
	N	17	33	17	17	17	17	17
Porquerolles	\bar{X}	22,63	24,29	19,47	24,22	16,00	54,09	129,94
	S.D.	0,37	0,17	0,33	0,30	0,14	0,74	1,69
	C.V.	7,10	4,24	7,34	5,21	2,80	4,33	5,53
	N	19	34	19	18	11	11	19
Port-Cros	\bar{X}	24,02	24,15	20,14	25,55	17,03	56,92	133,30
	S.D.	0,23	0,14	0,18	0,22	0,10	0,42	0,77
	C.V.	6,14	4,09	5,27	4,39	3,10	3,75	3,42
	N	40	46	35	27	26	26	36
Bagaud	\bar{X}	24,26	23,55	19,15	24,40	16,65	56,21	131,70
	S.D.	0,28	0,18	0,28	0,22	0,12	0,59	1,10
	C.V.	5,78	3,96	7,49	4,43	3,44	4,97	4,29
	N	26	27	26	25	23	23	27
Gabinière	\bar{X}	24	23,77	20,07	22,86	15,72	57,17	126,77
	S.D.	0,20	0,11	0,17	0,16	0,12	0,50	0,58
	C.V.	5,95	3,35	5,43	3,83	4,13	4,63	3,19
	N	49	49	42	29	29	29	49
Langoustier	\bar{X}	25,03	25,45	18,81				134,85
	S.D.	0,24	0,16	0,31				1,01
	C.V.	5,15	3,42	6,50				3,84
	N.	28	29	16				27
Petit Ribaud	\bar{X}	22,40	25,80					135,80
	S.D.	0,26	0,19					1,26
	C.V.	4,30	2,66					3,21
	N	13	13					12

Figure 5. — Variabilité phénotypique du lézard *Podarcis muralis* dans les diverses populations échantillonnées. Carrés pleins : populations insulaires ; carrés vides : populations continentales. A. Diversité de la coloration ventrale. En abscisses : indice de diversité de Shannon-Weaver calculé à partir de neuf classes de coloris ; en ordonnées : surface de l'île ou de l'aire continentale échantillonnée (échelle logarithmique). B. Coefficient de variation du mélanisme sus-céphalique. C. Coefficient de variation de sept caractères d'écaillage (voir texte et Fig. 3 pour l'identité des caractères). D. Diversité du mode d'arrangement des plaques de la région pré-frontale (caractère 8). Code d'identification des échantillons. Continent : toute la France (Fr), Sud de la France (SF), Massif des Maures (Ma), Viala-du-pas-de-Jaux (Larzac) (Vi), Garéoult (Gr), Ax-les-Thermes (Ax), Îles : Porquerolles (Po), Port-Cros (Pc), Bagaud (Ba), Plane (Pl), La Gabinière (Ga), Le Langoustier (La), le Cap Rousset (Ro), le Petit Ribaud (Ri), le Petit Congloué (Co), le Rascas (Ra).

TABLEAU IV

*Fréquence des trois types d'arrangement des plaques de la région pré-frontale
(cf. Fig. 3, bas) dans les populations échantillonnées.*

ECHANTILLONS		TYPE I	TYPE II	TYPE III	ECHANTILLONS		TYPE I	TYPE II	TYPE III
<u>AX-LES-THERMES</u>	N	57	4	3	BAGAUD	N	16	2	12
(N=64)	%	89,06	6,25	4,68	(N=30)	%	53,33	6,66	40
<u>LARZAC</u>	N	12	1	0	LANGOUSTIER	N	65	2	3
(N=13)	%	92,30	7,69	0	(N=70)	%	92,85	2,86	4,28
<u>GAREOULT</u>	N	9	1	3	Pt-RIBAUD	N	20	0	0
(N=13)	%	69,23	7,69	23,07	(N=20)	%	100	0	0
<u>MAURES</u>	N	15	1	3	PLANE	N	42	1	3
(N=19)	%	78,94	5,26	15,78	(N=46)	%	91,30	2,17	6,52
<u>B-du-RHONE</u>	N	11	1	1	Pt-CONGLOUE	N	26	0	0
(N=13)	%	84,61	7,69	7,69	(N=26)	%	100	0	0
PORQUEROLLES	N	19	0	14	GABINIERE	N	64	0	0
(N=33)	%	57,57	0	42,42	Adultes N=64	%	100	0	0
PORT-CROS	N	47	0	13	Nouveaux-nés	N	27	0	0
Adultes N=60	%	78,33	0	21,66	N=27	%	100	0	0
Nouveaux-nés N=36	N	32	0	4					
	%	88,88	0	11,11					

TABLEAU V

Significativité et sens des différences enregistrées entre les variances des populations insulaires par rapport au continent (Garéoult) pour sept caractères d'écaillage. (Test de comparaison de variance.)

** P < 0,05, *** P < 0,01.

+ : variance supérieure sur l'île à la variance de l'échantillon continental.

- : variance inférieure sur l'île à la variance de l'échantillon continental.

<div style="text-align: center;">CARACTERES</div> <div style="text-align: left;">POPULATIONS</div>	1	2	3	4	5	6	7
PORQUEROLLES	+	+	+	-			+
PORT-CROS	-	+	-	-	-	-	-
BAGAUD	-	+	+	-	-	+	-
GABINIÈRE	-	-	-	***	+	-	**
LANGOUSTIER	-	-	+				-
PETIT RIBAUD	-**	-					-

partir d'îlots inférieurs à 3 ha. Quelques valeurs exactes ou approchées des effectifs de ces populations permettent de situer les conditions démographiques de ce monomorphisme : 600-800 individus pour l'îlot de la Gabinière, 300-500 pour le Petit Langoustier, 140-170 pour le Petit Ribaud et 100-200 pour le Petit Congloué. Les faibles variabilités se manifestent donc en priorité dans les populations numériquement très réduites.

2. DIVERGENCES ENTRE POPULATIONS

2.1. Caractères chromatiques

2.1.1. Coloration ventrale

Comme le montre le tableau VI, la plupart des échantillons insulaires se séparent des deux échantillons continentaux à des niveaux de probabilité souvent très élevés. Font exception à la règle Porquerolles et Rascas, et, pour une des deux comparaisons seulement (Larzac), Port-Cros, Bagaud et le Cap Rousset avec cependant des probabilités faibles puisque inférieures à 12, 6 et 7 % respectivement. La faible différenciation des populations des îlots de Rascas et Cap Rousset tranche donc fortement avec les résultats obtenus sur les autres îlots qui, tous, divergent significativement ($P < 0,05$) des échantillons continentaux et presque tous, Plane excepté, des îles principales, c'est-à-dire Porquerolles et Port-Cros. Ce fait s'explique semble-t-il par la précarité et sans doute la jeunesse de l'isolement de ces îlots qui sont très proches des îles principales : environ 150 m pour Rascas et quelques mètres pour le Cap Rousset, et

TABLEAU VI

*Degré de divergence entre échantillons (probabilités et niveau de signification)
à partir de la coloration ventrale (test du χ_2 effectué sur 4 classes de coloris).*

+ P < 0,05, ++ P < 0,01, +++ P < 0,001.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 MAURES	—	61,4	61,1	99,7 ^{**}	99,9 ^{***}	99,4 ^{**}	92,8	99,9 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}	98,6 [*]	98,1 [*]
2 LARZAC		—	17,9	87,8	93,7	93,0	43,5	99,9 ^{***}	99,9 ^{***}	100 ^{***}	99,3 ^{**}	97,7 ^{**}
3 PORQUEROLLES			—	99,9 ^{***}	95,9 [*]	98,5 [*]	94,3	99,9 ^{***}	99,9 ^{***}	100 ^{***}	98,6 [*]	92,0
4 PORT-CROS				—	99,9 ^{***}	98,8 [*]	12,3	99,9 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}
5 BAGAUD					—	72,9	99,1 ^{**}	96,7 [*]	94,2	99,9 [*]	100 ^{***}	99,9 ^{***}
6 CAP ROUSSET						—	96,8 [*]	36,4	99,6 ^{**}	100 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}
7 RASCAS							—	99,9 ^{***}	99,9 ^{***}	100 ^{***}	98,6 [*]	99,6 ^{***}
8 LANGOUSTIER								—	99,9 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}
9 PETIT RIBAUD									—	100 ^{***}	100 ^{***}	100 ^{***}
10 GABINIERE										—	100 ^{***}	100 ^{***}
11 Pt CONGLOUE											—	76,9
12 PLANE												—

séparés par des bras de mer peu profonds : maximum 6 m pour Rascas et moins d'un mètre pour le Cap Rousset.

La plupart des populations insulaires se caractérisent donc par des combinaisons de coloris originales, non seulement par rapport au continent, mais aussi entre elles dans la majorité des cas. Port-Cros et Rascas offrent ainsi beaucoup d'individus de type bariolé, La Gabinière, pratiquement que des sujets rouges ou orangés, Bagaud une majorité d'individus jaunes, Le Langoustier une représentation presque égale du jaune et du rouge avec absence totale de blanc, le Petit Ribaud, que des sujets jaunes, le Cap Rousset, très peu de sujets blancs, le Petit Congloué, que des sujets blancs ou blanchâtres et Plane une forte dominance de ce dernier morphe avec cependant quelques individus crème-jaunâtres.

Malgré certains particularismes, les diverses îles d'un même archipel possèdent donc un certain « air de famille », donné par la forte représentation des coloris jaune et orangé-rouge aux îles d'Hyères et blanc aux îles de Marseille (1).

Sur le continent, aucune différence significative ne sépare en revanche les échantillons du Var et de l'Aveyron pourtant soumis à des régimes climatiques très distincts. D'autres populations échantillonnées à Aix-en-Provence (Cheylan, 1975) et près de Poitiers (Roche, 1984) donnent d'ailleurs des fréquences comparables, ce qui suggère une homogénéité assez remarquable sur une portion étendue de l'aire de distribution de l'espèce et s'oppose à la situation observée en condition insulaire.

2.1.2. Mélanisme

L'intensité de ce caractère est difficile à estimer de façon exacte mais la tendance générale va distinctement dans le sens d'une mélanisation plus forte sur les îles (Tab. VII). Celle-ci s'effectue toutefois selon un processus très différent sur les îles d'Hyères et sur les îles de Marseille. Dans le premier cas, la mélanisation se traduit en effet par un accroissement en surface des taches noires, tant au niveau dorsal que ventral, tandis que, dans le second, elle s'exprime par une abondance accrue de mélanophores isolés, aboutissant à un noircissement beaucoup plus général de l'animal. Comme pour la coloration ventrale, on retrouve donc à nouveau un effet d'archipel pour ce caractère.

2.1.3. Ornementation dorsale

De façon générale, l'ornementation dorsale offre d'excellents critères distinctifs entre les différentes populations, malheureusement difficiles à traduire en termes chiffrés. Sur les îles, elle singularise la plupart des populations micro-insulaires : Gabinière, Langoustier, Petit Ribaud, Plane et Petit Congloué. Ainsi, les sujets de la Gabinière se caractérisent, chez le mâle comme chez la femelle, par une robe extrêmement réticulée, ceux du Langoustier par un dessin très ligné et généralement marqué d'une ligne dorsale épaisse constituée de grosses macules noires chez les femelles, ceux du Petit Ribaud par des bandeaux noirs sur les faces latérales de la tête, ceux de Plane par une grande extension du bleu sur les flancs et par la présence, chez bon nombre de sujets,

(1) L'îlot du Grand Congloué abriterait également des individus à ventre blanc si l'on en juge par l'examen de six sujets.

TABLEAU VII

Degré de mélanisation (mâles adultes) des populations échantillonnées.

N : nombre d'individus, X : valeur moyenne, S.D. : déviation standard.

ECHANTILLONS	N	\bar{X}	S-D	extrêmes
<u>AX-LES-THERMES</u>	33	12,3	1,67	2-50
<u>GAREOULT</u>	18	20,3	3,08	10-50
<u>MAURES</u>	17	17,8	3,20	3-50
PORQUEROLLES	17	14,6	3,24	3-50
PORT-CROS	33	28,1	2,85	3-75
BAGAUD	27	23,1	2,23	5-50
GABINIERE	48	27,6	1,58	10-50
LANGOUSTIER	26	53,5	1,43	35-75
PETIT-RIBAUD	10	27	3,35	10-40
PLANE	13	25	4,71	10-60
PETIT CONGLOUE	24	43,3	1,66	20-60

de tâches bleu-outremer sur la lèvre supérieure. En revanche, les individus de Porquerolles, Port-Cros, Bagaud, Rascas et le Cap Rousset ne se distinguent pas clairement des individus continentaux en raison de leur forte variabilité.

Sur le continent, la variation de l'ornementation dorsale à l'intérieur de la région méditerranéenne française ne permet guère de reconnaître des isolats, bien que les sujets des Maures soient généralement plus brunâtres et moins tachés de noirs que ceux de Provence occidentale et du Languedoc. Par contre, les sujets des Pyrénées et du Massif Central offrent une réticulation noire plus épaisse au niveau des flancs et une bande dorsale souvent bien distincte.

2.2. Caractères d'écaillage

La comparaison des valeurs moyennes pour 7 caractères d'écaillage à l'aide du test t (Tab. VIII) fait apparaître des divergences hautement significatives dans bon nombre de cas, mais l'interprétation exacte de ces différences est complexe.

Tout d'abord, les deux échantillons continentaux (Garéoult et Massif des Maures), quoique homogènes pour 6 des 7 caractères analysés, diffèrent cependant par un plus grand nombre d'écailles le long d'une ligne vertébrale dans l'échantillon des Maures avec une valeur de t hautement significative. Cette différence est difficile à interpréter en terme de distance — les deux secteurs échantillonnés sont situés à moins de 20 km l'un de l'autre —, mais la composition floristique est radicalement distincte entre ces deux stations situées en ter-

TABLEAU VIII

Significativité et sens des divergences enregistrées entre échantillons à partir de sept caractères d'écaillure. (Test t.)

– moyenne inférieure à la population portée à gauche,
+ moyenne supérieure à la population portée à gauche.

ECHANTILLONS COMPARES	CARACTERES						
	1	2	3	4	5	6	7
GAREOULT/MAURES	-0,48	+0,08	+0,43	+0,08	+0,01	+1,39	+6,01 ^{***}
MAURES/PORQUEROLLES	+0,46	+0,32	-0,41	+0,34	-0,41	+0,74	-1,94
GAREOULT/PORQUEROLLES	-0,02	+0,40	+0,02	+0,42	-0,40	+2,13 ^{**}	+4,07 [*]
MAURES/PORT-CROS	+1,85 ^{***}	+0,18	+0,26	+1,67 ^{***}	+0,62	+3,57 ^{***}	+1,42
GAREOULT/PORT-CROS	+1,37 ^{***}	+0,26	+0,69	+1,75 ^{***}	+0,63	+4,96 ^{***}	+7,43 ^{***}
MAURES/BAGAUD	+2,09 ^{***}	-0,42	-0,73	+0,52	+0,24	+2,86 ^{***}	-0,18
GAREOULT/BAGAUD	+1,61 ^{***}	-0,34	+0,30	+0,60	+0,25	+4,25 ^{***}	+5,83 ^{***}
MAURES/GABINIERE	+1,83 ^{***}	-0,20	+0,19	-1,02 ^{**}	-0,69	+3,82 ^{***}	-5,11 ^{***}
GAREOULT/GABINIERE	+1,35 ^{***}	+0,12	+0,62	-0,94 ^{**}	-0,68	+5,21 ^{***}	+0,90
MAURES/LANGOUSTIER	+2,86 ^{***}	+1,48 ^{***}	-1,07 [*]				+2,97 [*]
GAREOULT/LANGOUSTIER	+2,38 ^{***}	+1,56 ^{***}	-0,64				+8,98 ^{***}
MAURES/Pt-RIBAUD	+0,23	+1,83 ^{***}					+3,92 ^{***}
GAREOULT/Pt-RIBAUD	-0,15	+1,91 ^{***}					+9,93 ^{***}

rain cristallin pour l'échantillon des Maures et en terrain calcaire pour l'échantillon de Garéoult. Par ailleurs, ce dernier échantillon, issu des collections du Muséum National, a été collecté près de 20 ans avant celui des Maures ce qui pourrait, dans l'hypothèse d'une sélection endocyclique pour ce caractère, expliquer les différences rencontrées. Cela dit, les comparaisons îles-continent donnent des résultats très proches pour les caractères 1 à 6, quel que soit l'échantillon continental utilisé.

De façon générale, la différenciation apparaît peu marquée sur Porquerolles, c'est-à-dire du même ordre de grandeur qu'entre les deux échantillons continentaux, beaucoup plus forte sur Port-Cros et Bagaud, et encore plus élevée sur la Gabinrière et le Langoustier, ce qui s'accorde à peu près à un gradient de taille et d'isolement de l'île. Elle n'affecte cependant que certains caractères, essentiellement les caractères 1, 2, 4, 6, 7. Le nombre de pores fémoraux et le nombre de lamelles sous le 4^e doigt de la patte antérieure restent quant à eux assez voisins sur les îles et sur le continent.

On notera par ailleurs que cette différenciation s'effectue presque toujours par augmentation du nombre d'écaillures sur les îles, puisque 10 comparaisons sont significativement supérieures aux Maures contre 3 inférieures pour

$P < 0,05$, et 16 significativement supérieures contre 1 seule inférieure si l'on prend comme population de référence l'échantillon de Garéoult. Seuls les caractères 4 et 5 ne répondent pas à cette tendance, en particulier sur les îlots, mais nous verrons (Cheylan, en préparation) qu'il s'agit là d'un phénomène distinct lié à un raccourcissement des membres et des doigts qui, en première analyse, semble devoir traduire un mode de vie moins arboricole.

Plus curieuse est la relative incohérence des différences trouvées entre les caractères 6 et 7 qui, tous deux, rendent compte du nombre d'écailles corporelles. En effet, si Bagaud et Port-Cros montrent une augmentation corrélative des moyennes de ces deux caractères, donc une plus grande fragmentation de l'écaillure en condition insulaire, la Gabinière se caractérise quant à elle par un petit nombre d'écailles longitudinales associé de façon inverse à un grand nombre d'écailles transversales. Quant à l'échantillon des Maures, il offre le cas opposé, c'est-à-dire petit nombre d'écailles transversales et grand nombre d'écailles longitudinales. Pour l'instant, aucune interprétation ne peut être donnée pour expliquer cet état de fait.

Ce qu'il faut retenir, c'est une tendance générale à l'accroissement du nombre d'écailles sur les îles et une différenciation généralement beaucoup plus forte entre îles qu'entre populations continentales.

Les informations données par le caractère 8 relatif aux différents modes d'arrangement des écailles pré-frontales conforte largement ce dernier point. En effet, la comparaison des fréquences relatives des trois morphotypes dans quatre populations continentales géographiquement très éloignées ne fait pas apparaître de différences significatives (Tab. IX) alors que celles-ci sont nombreuses entre îles (Tab. X). Ceci est surtout dû à ce que certains morphotypes, peu fréquents mais toujours représentés sur le continent (morphotype 3) sont tantôt communs sur certaines îles : Bagaud, Port-Cros, tantôt totalement absents : Gabinière, Petit Ribaud, Petit Congloué (Fig. 6). Les différences entre îles sont donc fortes tandis que la différenciation îles-continent n'est significative que pour l'îlot de la Gabinière.

Il est intéressant de noter enfin que, contrairement à ce qui a été dit pour la coloration ventrale, c'est le phénotype dominant en situation continentale qui est dans ce cas le mieux représenté sur les îles, voire exclusif sur trois îlots : Petit Congloué, Petit Ribaud et La Gabinière.

TABLEAU IX

*Degré de divergence (probabilités et niveau de signification)
entre quatre échantillons continentaux à partir de la fréquence
des trois types d'arrangement des plaques de la région pré-frontale.
(Test du χ^2 .)*

	2	3	4
1 MASSIF DES MAURES	33,6 NS	50,7 NS	38,1 NS
2 GAREOULT	—	78,6 NS	63,6 NS
3 AX LES THERMES		—	8,2 NS
4 LARZAC			—

TABLEAU X

Degré de divergence (probabilités et niveau de signification) entre échantillons continentaux et insulaires à partir de la fréquence des trois types d'arrangement des plaques de la région pré-frontale. (Test du Chi).

		2	3	4	5	6	7	8	9	
1	<u>MAURES-GAREOULT</u>	—	80,5	51,1	74,5	88,7	78,6	99,7 ^{**}	88,4	63,5
2	PORQUEROLLES	—	93,8	26,1	99,9 ^{***}	99,7 ^{**}	100 ^{***}	91,0	99,7 ^{**}	
3	PORT-CROS		—	90,9	97,7 [*]	94,5	99,9 ^{***}	97,5 [*]	81,8	
4	BAGAUD			—	99,9 ^{***}	99,1 ^{**}	100 ^{***}	99,8 ^{**}	99,7 ^{**}	
5	LANGOUSTIER				—	4,3	57,0	9,9	6,9	
6	Pt RIBAUD					—	—	—	21,5	
7	GABINIERE						—	—	68,0	
8	Pt CONGLOUE							—	27,0	
9	PLANE								—	

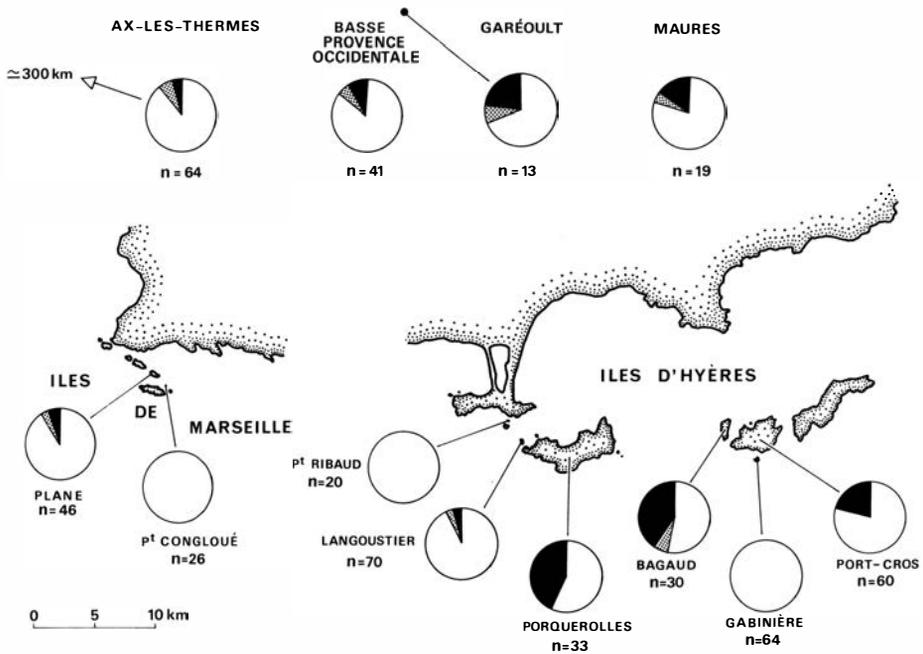


Figure 6. — Distribution des trois types d'arrangement des plaques de la région pré-frontale (cf. Fig. 3, bas) dans les populations échantillonnées. En blanc : type I, en gris : type II, en noir : type III.

DISCUSSION

Avant de s'engager dans l'interprétation de ces premiers résultats, il est nécessaire de discuter la portée et la validité de l'utilisation des traits morphologiques pour la mise en évidence de différences génétiques entre populations. Ce problème soulève en effet des points de vue divergents bien que certains auteurs (Soulé et Yang, 1973 ; Berry et Peters, 1975 ; Thorpe, 1980) estiment que la prise en compte des variations morphologiques donne une bonne mesure des divergences génétiques entre populations. Ce débat, largement ouvert, est entretenu par le fait que l'on trouve tantôt une bonne concordance entre donnée biochimiques et morphologiques (Patton *et al.*, 1975 ; Gasser, 1977), tantôt peu ou pas de lien entre ces deux types d'approches (Webster *et al.*, 1973 ; Schnell *et al.*, 1978 ; Wayne et O'Brien, 1986). Dans la plupart des cas, ce désaccord est expliqué de la façon suivante : 1) les deux expressions du génôme sont sous le contrôle de systèmes génétiques largement indépendants, 2) les divergences constatées résultent d'une différence de « fitness » entre les systèmes géniques contrôlant ces deux types de caractères.

Toutefois, Lewontin (1984a) a montré que ce désaccord relève également de difficultés méthodologiques liées d'une part aux techniques statistiques employées, d'autre part à la nature même du problème étudié.

Ainsi, il apparaît qu'une différence génétique ne peut être corrélée à son expression phénotypique que si l'héritabilité du caractère est forte (faible variance environnementale) et sous la dépendance d'un petit nombre de gènes : un accord parfait ne pouvant être obtenu que si l'héritabilité du caractère vaut un pour seulement un locus. Par ailleurs, les méthodes statistiques utilisées pour mesurer le degré de ressemblance entre populations à partir des caractères quantitatifs et des électromorphes n'ont pas le même degré de résolution, ce qui explique qu'il soit virtuellement impossible, dans la plupart des cas, d'obtenir une entière concordance entre les deux méthodes, même dans l'hypothèse, encore peu réaliste, d'une comparaison portant sur les gènes directement responsables de la variation morphologique observée.

Les divergences qui peuvent apparaître dans les comparaisons génotype-phénotype ont donc des origines multiples, mais beaucoup du désaccord tient à ce que certaines règles élémentaires n'ont pas toujours été respectées.

Moyennant certaines précautions dont les principales sont la prise en compte d'un nombre suffisant de caractères, si possible qualitatifs et à fort déterminisme génétique, plusieurs auteurs (Thorpe, 1980 ; Jablokov *et al.*, 1980) ont montré qu'une utilisation des traits morphologiques dépassait de loin le pouvoir discriminant des variants électrophorétiques dans la mise en évidence de discontinuités génétiques mineures entre et au sein des populations de reptiles.

Pour l'écologue ou le généticien des populations, l'objectif n'est pas en effet de reconstruire des phylogénies mais bien de reconnaître des discontinuités géographiques à l'intérieur d'une aire donnée. Or, dès l'instant où les caractères analysés sont sous contrôle génétique plus ou moins strict, ils constituent autant de marqueurs génétiques individuels ou populationnels. Dans bien des cas, mais tout spécialement chez les lézards qui offrent de fortes variations individuelles aisément quantifiables en terme de couleur, de dessin, ou d'écaillage, l'approche morphologique révèle souvent d'importantes différences là où l'électrophorèse offre un total monomorphisme. Cela tient probablement à ce que les systèmes génétiques appréhendés par électrophorèse sont plus conservateurs, du fait des fonctions vitales qu'ils commandent, donc moins aptes à enregistrer rapidement des modifications locales de régimes sélectifs.

Bien entendu, la méthode perd toute valeur si l'espèce étudiée s'avère homogène du point de vue de sa morphologie, mais il en est de même par électrophorèse. Dans un cas comme dans l'autre, il sera toujours hasardeux d'affirmer que l'on a affaire à une espèce ou à une population monomorphe car les deux méthodes ne prennent en compte qu'une portion infime du génôme.

Ceci dit, la plupart des travaux apportent des résultats convergents si l'on compare non plus des divergences, mais des taux de variabilité morphologique et allélique entre échantillons. Eanes (1978) a particulièrement discuté cet aspect dans une étude sur la variabilité morphologique et électrophorétique comparée du papillon Nord-Américain *Danaus plexippus*, étude qui amène la conclusion suivante : « *the results of this study are important because they help to generalise the observation that morphological variability and genetic heterozygoty are related in natural populations* ». Chez l'homme, Kobylansky et Livshits (1983) trouvent de même une corrélation très élevée (0,96 et 0,82) entre l'hétérozygotie moyenne et la variation de certains paramètres morphologiques tels que poids, stature, longueur de la tête pourtant influencés par l'environne-

ment (héritabilité 0,42, 0,94, 0,70 respectivement, Cavalli-Sforza et Bodmer, *in* Lewontin, 1984b) et contrôlés par des systèmes polygéniques.

De la même façon, Smith (1981) obtient une corrélation hautement significative entre l'hétérozygotie moyenne étudiée à trente-et-un et trente-trois locus et la variance moyenne de vingt caractères squelettiques qualitatifs chez quatre espèces de *Peromyscus* de Californie, ce qui entérine les résultats précédemment obtenus par Patton *et al.* (1975) sur les rats *Rattus rattus* des îles Galapagos.

Chez les lézards, une bonne concordance entre la variation de l'écaillage et le taux d'hétérozygotie est également obtenue pour tout un ensemble de populations du lézard *Uta stansburiana* des îles du golfe de Californie (Soulé et Yang, 1973) ainsi que chez huit espèces d'*Anolis* des Grandes Antilles (Soulé *et al.*, 1973). Ce même auteur (Soulé, 1979) apporte par ailleurs une contribution significative à la question lorsqu'il démontre l'existence d'une corrélation négative entre l'hétérozygotie moyenne et le degré d'homéostasie ontogénétique mesurée par la dissemblance de l'écaillage entre la droite et la gauche dans différentes populations continentales et insulaires du lézard *Uta stansburiana*.

Toutefois, Hertz et Zouros (1982) arrivent à des conclusions contradictoires chez deux espèces d'*Anolis* des Grandes Antilles pour lesquelles l'hétérozygotie moyenne ne s'accorde avec la variabilité phénotypique que chez une seule des deux espèces, la seconde montrant au contraire une association négative entre les deux modes d'estimation de la variabilité.

Si l'on en juge par ce dernier travail, l'écaillage des reptiles pourrait donc ne pas être un excellent prédicteur de la variabilité génétique, surtout si l'on admet, à la suite de plusieurs travaux expérimentaux (Fox, 1948 ; Fox *et al.*, 1961 ; Osgood, 1978) qu'une part de son déterminisme est contrôlé par la température à laquelle sont soumis les embryons durant l'incubation.

L'examen de nos résultats s'oppose cependant à cette idée puisqu'aucune différence significative n'apparaît dans l'arrangement des plaques céphaliques entre populations soumises à des régimes thermiques très divers (Ax-les-Termes, nord-ouest du Larzac, Basse-Provence) alors que d'importantes divergences opposent des populations insulaires distantes de quelques centaines de mètres à peine. Par ailleurs, Voipio (1968) a montré qu'il existait un déterminisme génétique dans le mode d'arrangement des plaques céphaliques chez le lézard paléarctique *Lacerta vivipara*. Compte tenu de ces résultats et malgré l'abondante utilisation qui en a été faite, la prise en compte des caractères d'écaillage nécessite donc une certaine prudence.

En revanche, le fort degré d'héritabilité des caractères de dessin et de coloration en fait incontestablement d'excellents marqueurs génétiques. Dans ce cas, il est presque inutile d'argumenter en faveur de leur déterminisme génétique tant celui-ci est général, qu'il s'agisse d'escargots (Lamotte, 1959), de crustacés (Bocquet, 1974), d'amphibiens (Matthews et Pettus, 1966 ; Berger et Smielowski, 1982) ou de reptiles (Zweifel, 1981 ; Bechtel et Whitecar, 1983). Il est donc peu surprenant qu'ils soient un des meilleurs critères de différenciation dans le cas présent. Mises à part les réserves énoncées à propos de l'écaillage, nous retiendrons donc l'hypothèse selon laquelle les variations observées chez *Podarcis muralis* expriment de façon satisfaisante la variabilité génétique des populations étudiées.

Ces préliminaires étant posés, il convient d'essayer de répondre aux questions suivantes :

1) Y a-t-il une tendance générale en matière de variabilité génétique des populations animales en milieu insulaire et quels en sont les mécanismes ?

2) Quelles sont les causes de la différenciation génotypique et phénotypique observée entre populations ?

Tendance générale en matière de variabilité génétique des populations insulaires

Les résultats obtenus montrent essentiellement trois choses :

1) une chute marquée de variabilité sur les petites îles, c'est-à-dire inférieures à 4,5 ha (Bagaud) ;

2) un taux de variabilité similaire au continent sur les îles supérieures à cette surface, voire plus élevé dans certains cas (Port-Cros) ;

3) une expression très variable de cette variabilité à travers les caractères phénotypiques étudiés.

Ainsi, la perte de variabilité attendue sur les îles n'est que partiellement confirmée, ce qui laisse à penser qu'il ne s'agit pas d'un phénomène généralisable à l'ensemble des îles. Il est donc intéressant de voir dans quelle mesure cette observation s'accorde avec les données obtenues à partir du polymorphisme enzymatique chez d'autres espèces de Vertébrés.

De ce point de vue, quatre travaux apportent des résultats déterminants : il s'agit des recherches de Soule et Yang (1973) portant sur le lézard *Uta stansburiana* des îles de Californie, de Gorman *et al.* (1975) menées sur le lézard *Podarcis melisellensis* des îles de la côte dalmate, de Schmitt (1978) consacrées au rat *Rattus fuscipes* sur les îles de la côte australienne, et enfin de Berry *et al.* (1981) qui synthétisent les résultats obtenus par plusieurs auteurs sur la Souris domestique *Mus musculus* pour diverses îles côtières et océaniques.

La première étude, basée sur l'analyse de trois populations continentales et treize populations insulaires étudiées à vingt locus montre qu'à l'exception de deux îlots satellites de grandes îles, une corrélation plus ou moins linéaire s'établit entre la taille de l'île et l'hétérozygotie moyenne des différentes populations échantillonnées.

Le deuxième travail porte sur l'étude à dix-neuf locus de trois populations continentales et quatre insulaires du lézard *Podarcis sicula* et deux populations continentales et dix insulaires du lézard *Podarcis melisellensis*. Chez la première des deux espèces, une perte très notable de variabilité est notée dans les quatre situations insulaires où l'on observe en moyenne que 4,3 % d'hétérozygotes contre 9,05 sur le continent. Chez la deuxième espèce, la perte de variabilité est également très générale sur les îles, mais tout particulièrement sur les îlots dont certains possèdent des populations totalement homozygotes. Dans ce cas, la relation taille de l'île/taux d'hétérozygotie et pourcentage de locus polymorphes n'est pas linéaire mais plutôt de type logistique, certaines populations insulaires pouvant approcher ou égaler les valeurs obtenues sur le continent. Comme le soulignent les auteurs, la chute de variabilité ne s'observe que sur les îlots inférieurs ou égaux à 0,01 kilomètre carré, et non sur les îles plus grandes qui sont peu affectées par ce phénomène.

Le troisième travail porte sur trois populations continentales et dix populations insulaires du rat *Rattus fuscipes* étudiées à seize locus. Dans cet exemple, une perte considérable de variabilité s'observe sur les îles de moins de trois kilomètres carrés, dont sept sur dix fournissent des échantillons entièrement

monomorphes. En revanche, l'hétérozygotie de la grande île (plus de 100 kilomètres carrés) reste du même ordre que sur le continent : 0,03 contre 0,02, 0,02 et 0,10. Comme précédemment, la perte de variabilité est donc générale sur les petites îles et faible sinon inexistante sur les grandes.

Quant au quatrième travail, il offre des résultats plus divers puisque la perte de variabilité n'apparaît que sur quelques petites îles péri-continentales de la côte anglaise et non sur la plupart des autres îles qui manifestent, dans certains cas, un considérable accroissement de l'hétérozygotie moyenne avec des valeurs atteignant 16 % sur Hawaii, c'est-à-dire très supérieures aux meilleures valeurs continentales qui sont de l'ordre de 8 %. Mais l'originalité de ces résultats tient probablement à ce qu'ils concernent d'une part des îles océaniques peuplées à la faveur des échanges maritimes et non des populations séparées de longue date du stock continental par le jeu des mouvements eustatiques du niveau de la mer et, d'autre part, qu'ils s'adressent à une espèce — la Souris domestique — très mobile et d'arrivée très récente sur ces îles, ce qui n'est pas le cas des espèces précédentes.

À l'examen de ces travaux, il est clair que la perte de variabilité n'est donc pas fondamentalement liée à la condition d'insularité, mais seulement à certaines de ses composantes. Ainsi, la controverse signalée en introduction semblerait résulter d'une vision tronquée du phénomène et d'une application trop classique, c'est-à-dire géographique, de la notion d'île. À cette notion, il convient de substituer un concept biologique mieux adapté à la compréhension des phénomènes étudiés. Dès lors, la découverte de populations insulaires aussi sinon plus variables que sur le continent n'infirmera en rien l'idée générale d'une perte de variabilité en condition insulaire mais traduira simplement une situation dans laquelle la population ne subit pas de contraintes particulières par rapport au continent.

La principale difficulté n'est cependant pas dans la manière dont s'exprime cette variabilité mais plutôt dans l'identification des mécanismes qui en sont responsables. Les hypothèses formulées à ce propos sont en effet nombreuses et généralement difficiles à mettre à l'épreuve. Dans un article récent, Hertz et Zouros (1982) en retiennent trois principales :

- la *Niche-variation hypothesis* de Van Valen ;
- l'*Homeostasis hypothesis*, formulée par Bateson puis par Slobodkin et Rapoport et adaptée à la variabilité génétique par Levins, puis par Johnson ;
- la *Time-divergence hypothesis* de Soulé ; hypothèses qui reprennent pour partie d'anciennes idées, dont on trouvera des rappels dans Mayr (1974).

Développer la discussion autour de ces trois hypothèses déborderait le cadre de ce travail mais de nombreux arguments laissent à penser qu'elles ne sont probablement pas exclusives. Beaucoup des critiques portées sur la relation entre la variabilité génétique et l'amplitude de la niche ont en effet mêlé les comparaisons inter et intra-spécifiques. Or, seules les comparaisons entre populations d'une même espèce présentent un réel intérêt, ne serait-ce qu'en raison des difficultés qu'il y a à choisir des paramètres écologiques ou biologiques équivalents d'un point de vue fonctionnel entre espèces, spécialement lorsque celles-ci appartiennent à des groupes phylogénétiquement distincts.

Le vrai débat se situe en amont : il oppose d'une part l'idée selon laquelle la variabilité génétique serait adaptative, d'autre part l'idée selon laquelle elle résulterait de processus stochastiques tels que flux génique, dérive, effectif et âge de la population. Or, de ce point de vue, les preuves expérimentales et

empiriques démontrent à la fois l'une et l'autre des deux hypothèses ce qui amène à penser, à la suite de plusieurs auteurs (Ayala *et al.*, 1971 ; Soulé et Yang, 1973 ; Gorman *et al.*, 1975 ; Berry *et al.*, 1981 ; Kilpatrick, 1981 ; Smith, 1981) que la variabilité génétique des populations animales insulaires fait appel à ces deux mécanismes.

L'explication la plus simple consiste donc à admettre qu'elle exprime un bilan, bilan qui ne sera positif que si les facteurs diversifiants l'emportent sur les facteurs normalisants. La liste, non exhaustive, des principaux facteurs reconnus pour leur action diversifiante ou normalisante peut s'établir comme suit :

Facteurs normalisants :

- faible effectif
- isolement total et ancien
- environnement homogène et prédictible
- compétition interspécifique forte
- compétition intraspécifique forte
- absence de structuration spatiale
- renouvellement des générations lent
- petit nombre de fondateurs

Facteurs diversifiants :

- effectif important
- absence d'isolement
- environnement hétérogène et changeant
- compétition interspécifique faible
- compétition intraspécifique faible
- structuration spatiale
- renouvellement des générations rapide

Comme on peut le constater, certains de ces termes font largement appel à des processus d'ordre stochastique : effet fondateur, dérive, tandis que d'autres : pression de sélection, structuration spatiale, nature du milieu, sont exclusivement d'ordre écologique et/ou éthologique. Toute la difficulté consiste donc à départager ce qui, dans le déterminisme de la variabilité constatée, revient à l'un ou l'autre de ces facteurs.

L'examen des travaux menés sur le sujet montre qu'il s'agit cependant d'un problème difficile, car un des seuls moyens disponibles pour estimer leur rôle respectif consiste à rechercher des corrélations avec certaines caractéristiques de la population ou du milieu. Or, outre le fait qu'une corrélation n'implique pas *ipso facto* causalité, le réductionnisme obligatoire d'une telle méthode néglige le fait que le système analysé fonctionne comme un tout indissociable. Ainsi, il sera toujours discutable de corrélérer, par exemple, l'hétérozygotie avec la taille de l'île ou la profondeur du bras de mer si, comme il est probable, l'histoire des diverses populations étudiées n'a pas suivi les mêmes chemins. Pour cette raison, nous préférons nous en tenir à des approximations quant aux mécanismes explicatifs de la variabilité.

Dans le cas des populations étudiées, plusieurs facteurs supposés actifs sur la variabilité peuvent être évalués (Tab. XI).

On voit que la perte de variabilité, effective à partir de l'îlot de Plane, s'accompagne de profonds remaniements à présent bien connus sous le terme de « syndrome d'insularité », et dont certains ont très probablement des implications majeures sur la structure génétique des populations. Il en est ainsi de la faiblesse des effectifs, du renouvellement très ralenti des générations, de l'intensité de la compétition inter-individus, et de l'absence totale de structuration spatiale due à l'exiguïté et à la monotonie des biotopes occupés.

La prise en compte de ces divers éléments permet d'élaborer un schéma explicatif nouveau (Fig. 7) dans lequel la variabilité génétique exprimerait, au temps *t*, l'action présente et passée de forces opposées, diversifiantes d'une part, normalisantes d'autre part. Selon ce schéma, la perte de variabilité

TABLEAU XI

Principaux paramètres démographiques et écologiques supposés actifs sur la variabilité génétique des populations étudiées.

	CONTINENT (VAR)	PORQUEROLLES	PORT-CROS	BAGAUD	PLANE	GABINIERE	LANGOUSTIER	CAP ROUSSET	PETIT RIBAUD	PETIT CONGLOUE	RASCAS
Effectifs approximatifs de la population 1)	-	-	≈64000 ^c	-	-	≈700 ^b	≈400 ^b	≈60 ^a	≈150 ^a	≈150 ^a	≈150 ^b
Densité ind/ha ⁻¹ 2)	max.12 ^c	36 ^c	24 à 1037 ^c	-	-	1120 ^b	-	-	-	-	-
Nombre de compétiteurs (<i>Lacertidae</i>)	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nombre de prédateurs 3)	5 (Mm, Cg, Mn Ft, Fc)	4 (Mm, Cg Ft, Fc)	3 (Mm, Ft Fc)	1 (Mm)	0	0	0	0	0	0	0
Diversité du milieu 4) (nombre de végétaux supérieurs)	2288	628	530	61	-	13	37	30	33	<10	-
Structure démographique de la population 5)	23-31	53	58-82	-	-	57-94	96	-	-	93	97

1) Nombre total d'individus calculé par captures-recaptures sur la totalité de l'île (a), par estimation à partir de captures-recaptures réalisées sur une portion de l'île (b), par extrapolation à partir d'abondances relatives obtenues sur transects (c).

2) Même légende que ci-dessus.

3) *Malpolon monspessulanus* (Mn), *Coronella girondica* (Cg), *Mustela nivalis* (Mn), *Falco tinnunculus* (Ft), *Felis catus* (Fc).

4) D'après JAHANDIEZ (1929) et données personnelles pour les îlots.

5) Pourcentage d'individus adultes dans la population en mai-juin.

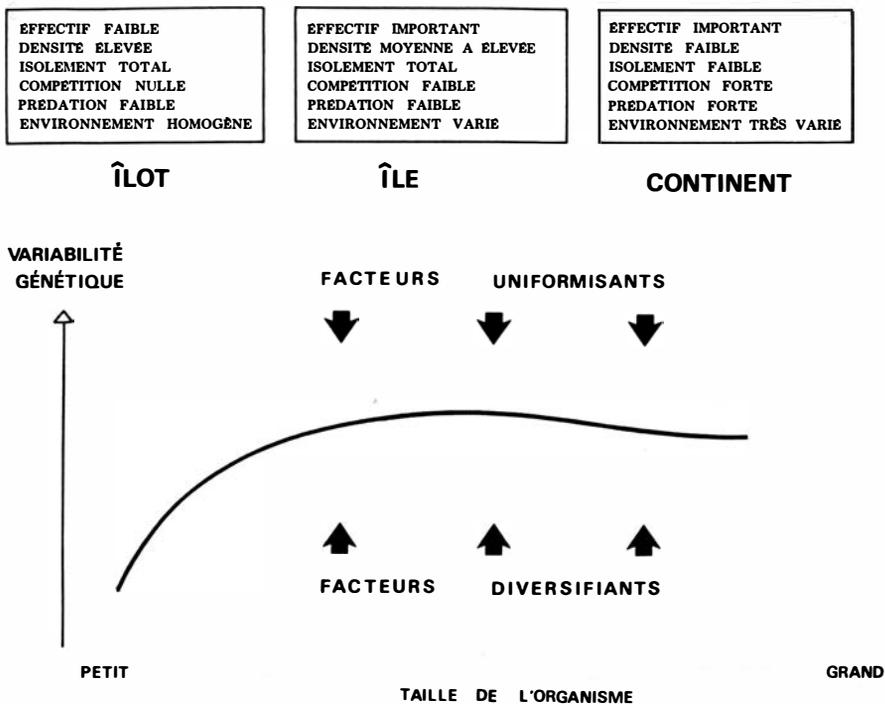


Figure 7. — Schéma général de la variabilité génétique des populations animales insulaires.

n'interviendrait qu'en deçà d'une certaine taille d'île, variable selon l'organisme considéré, et non sur toutes, principalement si les conditions y sont proches du continent ou si les facteurs normalisants y sont insuffisamment actifs. Dans certains cas, la variabilité pourra même comme il a pu être observé, excéder les valeurs continentales, particulièrement lorsque les pressions de sélection s'y trouvent amoindries.

Ceci dit, il conviendra de ne pas négliger trois paramètres importants : la taille de l'organisme, la nature de son organisation spatiale (espèce territoriale ou coloniale) et son degré de vagilité, c'est-à-dire son pouvoir de colonisation. Les deux premiers éléments renseignent en effet sur l'effectif de la population, effectif qui sera d'autant plus grand, à surface d'île égale, que l'espèce est petite et non territoriale ; quant au troisième, il renseignera sur l'intensité du flux génique, donc sur le degré d'isolement de la population, facteur clef pour le maintien du particularisme d'une population. L'importance de ce dernier facteur ne devra cependant pas faire oublier que de puissantes barrières comportementales s'opposent, chez bon nombre de Vertébrés, à l'intégration d'individus étrangers, spécialement lorsque les densités sont fortes.

Pour toutes ces raisons, le modèle proposé par Jaenike (1973) s'avère peu réaliste ou trop incomplet pour rendre compte de la diversité des situations rencontrés, du moins chez les Vertébrés. Le degré de variabilité des populations insulaires n'y est en effet expliqué que par rapport à l'intensité du flux génique,

lui-même fonction de la taille de l'île et de sa distance par rapport au continent. Or, d'une part le modèle de l'équilibre dynamique sur lequel il s'appuie est loin de satisfaire à toutes les exigences (Williamson, 1981), d'autre part, les processus stochastiques sont loin d'expliquer à eux seuls l'évolution génétique des populations insulaires. Sa mise à l'épreuve par Kilpatrick (1981) montre en tous cas qu'il ne s'applique pas aux mammifères et probablement guère mieux aux autres Vertébrés.

En conclusion, l'importance respective des facteurs stochastiques et sélectifs est difficile à cerner, mais il est sûr cependant que le maintien d'un flux génique n'explique pas à lui seul la forte variabilité génétique rencontrée sur certaines îles, surtout lorsque celles-ci ont moins d'un kilomètre carré et sont virtuellement inaccessibles depuis des milliers de générations.

Berry *et al.* (1981) considèrent d'ailleurs comme irrecevable l'hypothèse de Wheeler et Selander (1972) selon laquelle la très forte variabilité des souris de Hawaii serait le résultat d'hybridations multiples entre souris d'origines diverses. Beaucoup de régions au monde reçoivent en effet de nombreux arrivants étrangers sans pour autant présenter un tel polymorphisme. Par ailleurs, l'hypothèse neutraliste ne permet guère d'expliquer la forte variabilité des mulots (Benmehdi *et al.*, 1980) mais aussi les musaraignes de Corse (Catalan, 1984), particulièrement si on l'oppose à la perte considérable de variabilité des populations de Souris à queue courte *Mus spretus* du sud de la France (Jacquart, 1986), pourtant en continuité avec le « réservoir » ibérique — et ce malgré des effectifs qui se comptent certainement en millions d'individus. Dans ce dernier cas, il est bien difficile en effet de faire exclusivement appel à des facteurs stochastiques pour expliquer la perte de variabilité enregistrée, puisque ceux-ci sont manifestement sans effet dans les populations insulaires dès que leur effectif excède mille individus. L'explication la plus raisonnable est à chercher dans la diversité et l'intensité des contraintes environnementales, contraintes qui sans doute déterminent une bonne part de la variabilité observée.

Causes de la différenciation

Comme précédemment, deux groupes de facteurs peuvent expliquer les différences constatées entre populations : processus aléatoires d'une part, processus sélectifs d'autre part.

Coloration ventrale et dessin dorsal — En première analyse, la perte de variabilité pour cet ensemble de caractères semble pouvoir être expliquée par l'intervention de processus aléatoires liés à la petitesse des populations (augmentation des appariements consanguins donc de l'homozygotie), à l'ancienneté de leur isolement (perte allélique) et à l'absence probablement totale d'un flux génique restaurateur de la variabilité.

Parmi les arguments qui plaident en faveur de cette hypothèse, on retiendra le fait que la perte de variabilité est d'autant plus forte que l'îlot est éloigné en distance comme en profondeur de sa population « mère » et que les seuls îlots polymorphes (Cap Rousset et Rascas) sont proches d'une île principale. Toutefois, la représentation souvent exclusive des phénotypes jaune et rouge-orangé sur les îlots de l'archipel des îles d'Hyères va à l'encontre de cette idée puisque, dans l'hypothèse neutraliste, c'est le phénotype le plus fréquent sur le continent et sur les îles principales d'où sont issues les populations micro-insulaires qui devrait apparaître de façon préférentielle et non les phénotypes les plus rares.

Cette constatation est intéressante car elle rejoint largement les conclusions de Halkka *et al.* (1974) relatives au polymorphisme phénotypique du papillon *Philaemus* étudié sur les îles de la mer Baltique. Les résultats obtenus par ces auteurs démontrent en effet que la présence de certains morphes sur les petites îles éloignées n'est pas seulement due au principe du fondateur mais aussi et surtout à ce qu'ils nomment la *Founder selection*. En d'autres termes, l'établissement et le maintien d'une population sur un îlot ne se ferait pas au hasard, mais par sélection des génotypes les plus adaptés aux particularismes écologiques de l'îlot. Ces résultats remettent donc à l'ordre du jour la thèse de Ludwig (1950) selon laquelle le polymorphisme permettrait l'exploitation de « sous-niches écologiques », donc un accroissement du champ adaptatif de l'espèce. Bien entendu, cette hypothèse n'implique pas une valeur adaptative particulière aux traits phénotypiques observés qui ne sont le plus souvent que le « sous-produit » de modifications génétiques beaucoup plus importantes au plan physiologique.

L'augmentation systématique du mélanisme sur les îlots plaide en tous cas très fortement en faveur d'un mécanisme sélectif, d'autant qu'il s'agit là d'une caractéristique commune à bon nombre de populations insulaires de lézards (Eimer, 1874 ; Eisentraut, 1954 ; Mertens, 1952 ; Gorman *et al.*, 1975). Généralement interprété en terme d'adaptation thermique, le déterminisme exact de ce phénomène reste encore largement hypothétique. Il est certain cependant que les populations micro-insulaires doivent faire face à des conditions climatiques très particulières : forte humidité ambiante, vent violent et ensoleillement très puissant en raison d'un couvert végétal souvent squelettique.

Ecaillage — Comme la coloration, ce groupe de caractères amène des arguments mitigés. La répartition insulaire des différents modes d'arrangement des plaques pré-frontales répond bien en effet à l'hypothèse d'une fixation aléatoire par dérive sur les îlots, puisque le morphotype commun y est prépondérant ou exclusif. Toutefois, l'augmentation systématique du nombre d'écailles dorsales, commune à bien des populations insulaires de reptiles (Mertens, 1934 ; Zweifel, 1960 ; Soulé, 1966), suggère l'intervention de mécanismes sélectifs. De la même façon, le nombre de lamelles sous-digitales pourrait résulter d'un processus sélectif car nous verrons (Cheylan, en préparation) que ce nombre est non seulement lié à la taille relative des doigts mais aussi à celle du membre tout entier du lézard, qui est long dans les populations à forte tendance arboricole et court dans les populations qui vivent sur les îlots dépourvus de végétation arborée.

Comme la coloration, l'écaillage fournit donc des réponses multiples sur les mécanismes responsables des différenciations constatées. Il n'en demeure pas moins que l'interruption du flux génique sur une longue période (plusieurs milliers de générations) ne suffit pas à créer une différenciation. Il faut pour cela qu'elle concerne de très petits effectifs par ailleurs soumis à de fortes pressions sélectives directionnelles.

En conclusion, bien des points restent du domaine de l'hypothèse. Dans un premier temps, il conviendra tout particulièrement d'élucider la signification fonctionnelle exacte de certains traits morphologiques tels que coloration ventrale, mélanisme, longueur des membres pour lesquels on dispose d'hypothèses partiellement mises à l'épreuve chez d'autres espèces ; rechercher par des analyses multivariées quels sont les caractères qui répondent de concert aux variables physiques et biotiques ; enfin évaluer *in natura* l'importance d'un éventuel flux

génique en introduisant par exemple des morphotypes nouveaux dans des populations microinsulaires monomorphes.

RÉSUMÉ

La variabilité phénotypique du lézard *Podarcis muralis* est étudiée dans plusieurs populations continentales et dix populations insulaires de la côte méditerranéenne française à partir de deux caractères de coloration et huit caractères d'écaillage.

Les résultats montrent une forte perte de variabilité sur la plupart des îlots inférieurs à trois hectares, et aucune différence notable par rapport au continent sur les îles d'une surface supérieure.

Une revue des données disponibles sur le sujet chez d'autres groupes zoologiques à partir du polymorphisme enzymatique permet de dresser un schéma général de la variabilité génétique en condition insulaire. Ce schéma permet en outre de réinterpréter certaines contradictions obtenues précédemment à partir d'un nombre restreint de situations insulaires.

Finalement, les mécanismes invoqués pour rendre compte de la variabilité et de la divergence génétique des populations animales insulaires sont discutés.

SUMMARY

The phenotypic variation of two live color patterns and eight scale characters was investigated in geographical samples of the Wall Lizard *Podarcis muralis*. Ten insular populations from the French Mediterranean region were compared with several mainland populations.

Our data indicate a strong decrease of phenotypic variability in populations inhabiting the smaller islands (surface up to 3 hectares), but not in samples from larger islands (the latter being as variable as mainland samples).

This agrees well with the results of electrophoretic surveys of other vertebrate taxa, and allows us to consider it as a general phenomenon.

Our own findings and those of others are used to explain conflicting results which, in our opinion, were based upon a too small sample of insular cases.

The underlying mechanisms which are supposed to account for the polymorphism of insular populations are briefly discussed.

REMERCIEMENTS

Les recherches de terrain ont été soutenues financièrement par le Parc National de Port-Cros (Contrat Herpétologie) de 1978 à 1981 et, plus récemment, par le C.N.R.S. dans le cadre du programme « Biologie comparée des populations de petits Vertébrés », G.R.E.C.O. n° 130082. Pour nous avoir souvent accompagné et aidé sur le terrain, nous tenons à remercier F. Poitevin, P. Vidal, M. Delaugerre, R. Volot, M. Bompar et les gardes du Parc National de Port-Cros. Nos remerciements s'adressent également à C.P. Guillaume et J.M. Duplantier pour une lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- ARCHILOQUE, A., DEVAUX, J.-P., LAVAGNE, A. et MOUTTE, P. (1977). — Carte phytosociologique de Hyères-Porquerolles au 1/5 000^e. *Rev. Biol. Ecol. Médit. (Marseille)*, 4 : 147-238. Vol. spéc.
- ARNOLD, E.N., BURTON, J.A. and OVENDEN, D.W. (1978). — *A Field Guide to the Amphibians and Reptiles of Britain and Europe*. Collins, London.
- AYALA, F.J., POWELL, J.R. and DOBZHANSKY, T. (1971). — Polymorphism in continental and island populations of *Drosophila willistoni*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 68 : 2480-2483.
- BECHTEL, E.R., WHITECAR, T. (1983). — Genetics of striping in the Gopher Snake, *Pituophis melanoleucus*. *Jour. Herp.*, 17 : 362-370.
- BENGTSON, S.-A. and ENCKELL, P.H. (Eds) (1983). — Island Ecology., *Oikos*, 41 : 296-547.
- BENMEDHI, F., BRITTON-DAVIDIAN, J. & THALER, L. (1980). — Premier apport de la génétique biochimique des populations à la systématique des mulots de France continentale et de Corse. *Bioch. Sys. Ecol.*, 8 : 309-315.
- BERGER, L. and SMIELOWSKI, J. (1982). — Inheritance of vertebrate stripe in *Rana ridibunda* Pall. (*Amphibia, Ranidae*). *Amphibia-Reptilia*, 3 : 145-151.
- BERRY, R.J. (1964). — The evolution of an island population of the House mouse. *Evolution*, 18 : 468-483.
- BERRY, R.J. (1983). — Diversity and differentiation : the importance of island biology for general theory. *Oikos*, 41 : 523-529.
- BERRY, R.J. & PETERS, J. (1975). — Macquarie Island house mice : A genetical isolate on a sub-antarctic island. *J. Zool. Lond.*, 176 : 375-389.
- BERRY, R.J., SAGE, R.D., LIDICKER, W.Z. and JACKSON, W.B. (1981). — Genetical variation in three Pacific House mouse (*Mus musculus*) populations. *J. Zool. Lond.*, 193 : 391-404.
- BOCQUET, Ch. (1974). — Le polychromatisme des invertébrés marins : approche qualitative des problèmes. In « Le polymorphisme dans le règne animal », *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 37 : 15-59.
- CATALAN, J. (1984). — Application de méthodes génétiques à la systématique des musaraignes (Soricidés) de l'Europe méridionale. *Mém. Trav. E.P.H.E.*, Montpellier, n° 15.
- CHEYLAN, G. (1985). — Présentation des îles provençales. In « Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse », *Annales du CROP*, n° 2, Aix-en-Provence : 5-10.
- CHEYLAN, M. (1975). — Note étho-écologique et biométrique sur une population de Lézard des murailles *Lacerta muralis* (Laurenti) à Aix-en-Provence, B.-du-Rh. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 35 : 93-102.
- CHEYLAN, M. (1983). — Statut actuel des reptiles et amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères (Var, sud-est de la France). *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 9 : 35-51.
- EANES, W.F. (1978). — Morphological variance and enzyme heterozygosity in the Monarch butterfly. *Nature*, 276 : 263-264.
- EIMER, Th. (1874). — *Zoologisches Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerulea. Ein Beitrag zur Darwin'schen Lehre*. Leipzig.
- EISENTRAUT, M. (1954). — Der Inselmelanismus bei Eidechsen und seine Entstehung im Streit der Meinungen. *Zool. Anz.*, 152 : 317-321.
- FORD, E.B. (1975). — *Ecological Genetics*. 4th edition, Chapman and Hall, London.
- FOX, W. (1948). — Effect of temperature on development of scutellation in the Garter Snake *Thamnophis elegans atratus*. *Copeia* : 252-262.
- FOX, W., GORDON, C. and FOX, M.H. (1961). — Morphological effects of low temperature during the embryonic development of the Garter Snake, *Thamnophis elegans*. *Zoologica, N.Y.*, 46 : 57-71.
- GASSER, F. (1977). — La notion d'espèces chez les amphibiens urodèles. In Bocquet, Ch., Genermont, J. et Lamotte, M. (Eds) : *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Soc. Zool. Fr., Mém., 19 (2) : 285-333.
- GILL, A.E. (1976). — Genetic divergence of insular populations of deer mice. *Biochem. Genet.*, 14 : 835-848.
- GORMAN, G.C., SOULÉ, M., YANG, S.Y. and NEVO, E. (1975). — Evolutionary genetics of insular Adriatic lizards. *Evolution*, 19 : 52-71.
- GORMAN, G.C. and KIM, Y.J. (1976). — *Anolis* lizards of the eastern Caribbean : A case study in evolution. II. Genetic relationships and genetic variation of the *bimaculatus* group. *Syst. Zool.*, 25 : 62-77.

- HALKKA, O., RAATIKAINEN, M. and HALKKA, L. (1974). — The founder principle, founder selection and evolutionary divergence in natural populations of *Philaemus*. *Hereditas*, 78 : 73-84.
- HERTZ, P.E. and ZOUROS, E. (1982). — Genetic variability in two West Indian anoles (*Reptilia, Iguanidae*) : relation to field thermal biology. *J. Zool. London*, 196 : 499-518.
- JABLOKOW, A.W., BARANOW, S.S. and ROZANOW, A.S. (1980). — Population structure, geographic variation and microphylogenesis of the Sand Lizard (*Lacerta agilis*). In Hecht, M.K., Steere, W.C. and Wallace, B. : *Evolutionary biology*. 12 : 91-127.
- JACQUART, T. (1986). — *Structure génétique et phylogénie intraspécifique chez la Souris sauvage Mus spretus Lataste : distribution spatiale du polymorphisme des gènes nucléaires de structure et de l'ADN mitochondrial*. Thèse de Doctorat, Montpellier.
- JAENIKE, J.R. (1973). — A steady state model of genetic polymorphism on islands. *Amer. Nat.*, 107 : 793-795.
- JAHANDIEZ, E. (1929). — *Les îles d'Hyères*. 3^e édition, Rebufa et Rouard, Toulon.
- KILPATRICK, C.W. (1981). — Genetic structure of insular population. In : *Mammalian Population Genetics*, Smith, M.H. and Joule, S. (Edits), University of Georgia (Athens), pp. 28-59.
- KNOERR, A. (1960). — Le milieu, la flore, la végétation, la biologie des halophytes dans l'archipel de Riou et sur la côte sud de Marseille. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 20 : 89-173.
- KOBYLIANSKY, E. and LIVSHITS, G. (1983). — Relationship between levels of biochemical heterozygosity and morphological variability in human populations. *Ann. Hum. Genet.*, 47 : 215-223.
- LAMOTTE, M. (1959). — Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24 : 65-84.
- LEWONTIN, R.C. (1984a). — Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. *Amer. Nat.*, 123 : 115-124.
- LEWONTIN, R.C. (1984b). — *La diversité des hommes*. Pour la Science, Belin, Paris.
- LUDWIG, W. (1950). — Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als Fünfter Evolutionsfaktor. *Neue Ergeb. Probleme Zool., Klatt-Festschrift*, pp. 516-537.
- LUMLEY, H. de (1976). — Les lignes de rivage quaternaires de Provence et de la région de Nice. In : *La Préhistoire Française*, I, 1, *Civilisations Paléolithiques et Mésolithiques*, CNRS, Paris, pp. 311-325.
- MAC-ARTHUR, R.H. and WILSON, E.O. (1963). — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.
- MAC-ARTHUR, R.H. and WILSON, E.O. (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- MATTHEWS, T. and PETTUS, D. (1966). — Color inheritance in *Pseudacris triseriata*. *Herpetologica*, 22 : 269-275.
- MAYR, E. (1974). — *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris.
- MERTENS, R. (1934). — Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. *Zoologica, Stuttgart*, 84 : 1-209.
- MERTENS, R. (1952). — Schwarzblaue Insel-Eidechsen und die neueren Ansichten über ihr Farbkleid. *Nat. und Volk*, 82 : 386-394.
- MERTENS, R. and WERMUTH, H. (1960). — *Die Amphibien und Reptilien Europas*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- OSGOOD, D.W. (1978). — Effects of temperature on the development of meristic characters in *Natrix fasciata*. *Copeia* : 33-47.
- PATTON, J.L., YANG, S.Y. and MYERS, P. (1975). — Genetical and morphological divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos Archipelago, Ecuador. *Syst. Zool.*, 24 : 296-310.
- ROCHE, E. (1984). — *Recherches sur la variabilité morphologique des lézards des murailles paléarctiques. Implications systématiques et zoogéographiques*. Thèse d'Université, Poitiers.
- SAINT GIRONS, H. et DUGUY, R. (1970). — Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* L. en plaine et en montagne. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 42 : 609-625.
- SCHMITT, L.H. (1978). — Genetic variation in isolated populations of the Australian Bush-rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution*, 32 : 1-14.
- SCHNELL, G.D., BEST, T.L. and KENNEDY, M.L. (1978). — Interspecific morphologic variation in kangaroo rats (*Dipodomys*) : degree of concordance with genic variation. *Syst. Zool.*, 27 : 34-48.
- SMITH, M.F. (1981). — Relationships between genetic variability and niche dimensions among coexisting species of *Peromyscus*. *J. Mamm.*, 62 : 273-285.
- SOULÉ, M. (1966). — Trends in the insular radiation of lizard. *Amer. Nat.*, 100 : 47-64.
- SOULÉ, M. (1967). — Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *Amer. Nat.*, 101 : 141-160.

- SOULÉ, M. (1972). — Phenetics of natural populations. III. The sources of morphological variation in insular populations in a lizard. *Amer. Nat.*, 106 : 429-446.
- SOULÉ, M. (1979). — Heterozygosity and developmental stability : another look. *Evolution*, 33 : 396-401.
- SOULÉ, M. and YANG, S.Y. (1973). — Genetic variation in side-blotched lizards on islands in the gulf of California. *Evolution*, 27 : 593-600.
- SOULÉ, M.E., YANG, S.Y. and WEILER, M.G.W. (1973). — Island lizards : the Genetic-Phenetic Variation Correlation. *Nature*, 242 : 191-193.
- THORPE, R.S. (1980). — Microevolution and taxonomy of European reptiles with particular reference to the Grass Snake *N. natrix* and the Wall Lizards *P. sicula* and *P. melisellensis*. *Biol. Jour. Linn. Soc.*, 14 : 215-233.
- TIMON-DAVID, J. (1961). — Contribution à l'étude de l'écologie et du peuplement des îles de la région marseillaise. In : *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*. CNRS, Paris, pp. 217-239.
- VAN VALEN, L. (1965). — Morphological variation and width of ecological niche. *Amer. Nat.*, 99 : 377-390.
- VOIPIO, P. (1968). — Variation of the head-shield pattern in *Lacerta vivipara* Jacq. *Annls. Zool. Fenn.*, 5 : 315-323.
- WAYNE, R.K. and O'BRIEN, S.J. (1986). — Empirical demonstration that structural gene and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains. *J. Mamm.*, 67 : 441-449.
- WEBSTER, T.P., SELANDER, R.K. and YANG, S.Y. (1973). — Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution*, 26 : 523-535.
- WHEELER, L.L. and SELANDER, R.K. (1972). — Genetic variation in populations of the House mouse, *Mus musculus*, in the Hawaiian Islands. *Stud. Genet.*, 7 : 269-296.
- WILLIAMSON, M. (1981). — *Island Population*. Oxford University Press.
- ZWEIFEL, R.G. (1960). — Herpetology of the Tres Marias Islands. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 119 : 77-128.
- ZWEIFEL, R.G. (1981). — Genetics of the color pattern polymorphism in the California Kingsnake. *Journal of Heredity*, 72 : 238-244.