

Tome 66

fascicule 3

Mars 1997

Abonnement 170 F — Le numéro 25 F

ISSN 0366-1326

BULLETIN MENSUEL
DE LA
SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33 rue Bossuet, F 69006 LYON

Rédaction : P. BERTHET

Le nanisme insulaire au Quaternaire

Claude Guérin

*Centre de paléontologie stratigraphique et paléocéologie (UMR 5565),
Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard - Lyon I,
27-43 boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France.*

Insular dwarfism and Quaternary Mammals

Insular dwarfism appears to be a general evolution rule for large mammals, as the gigantism is for the small ones, but the phenomenon concerns some kind of islands only, and only a small number of Mammalian Families.

Necessary conditions for one island to develop such an insular fauna rely on :

1. a not too long way off nor a too reduced one from the nearest continent, peopling occurring through temporary landbridge, by « sweepstake » and/or by natural rafts ; coastal as well as oceanic islands are hence excluded.

2. never a too small nor a too large surface ; very large geographically continental masses such as South America, Australia, New Guinea, Malagasy and other succeeded in developping equilibrated faunas when isolated.

3. a biological imbalance testified by the scarcity or the absence of predatorious mammals and by a poor biodiversity ; individuals may be very numerous but the number of mammalian species is always very low, usually well inferior to ten.

So the dwarfing (and gigantism) process is known for the Quaternary Era only in Mediterranean (Balearic Archipelago, Corsica, Sardinia, Maltese Archipelago, Crete, Cyprus, some Aegean Islands), Arctic Ocean (Wrangel Island), Northern Pacific (Northern Chanel Islands in California), Indonesia (Timor, Flores, Sulawesi), Japan and West Indies.

Seven Mammalian families only are involved in dwarfing processes, pertaining to three Orders : Proboscidea (Elephantidae, Stegodontidae), Artiodactyla (Suidae, Hippopotamidae, Cervidae, Bovidae) and Xenarthra (Megalonychidae). Among these families, four (Elephantidae, Hippopotamidae, Cervidae and Megalonychidae) are more affected than the other, giving a stature reduction up to one third or one fourth of that of the continental ancestor. Families presenting an insular gigantism (some among Rodentia and Insectivora) are limited in number in the same way. Other (all these included in Primates, Carnivora, Lagomorpha) are totally indifferent to any insular environment, and do not show any tendency to reduce nor increase their stature. Lastly, some families (like all the Perissodactyla ones) were never encountered in true insular conditions.

The cause of insular dwarfism phenomenon is not well known : the most classical explanation rests in the supposed advantage of smaller individuals requiring less feeding facing a limited quantity of available food together with a lack of predators. Such an explanation is clearly insufficient in many cases, and further research is necessary for a better understanding of the actually observed facts.

Accepté pour publication le 19 novembre 1996.

Le nanisme insulaire, et son contrepoint, le gigantisme insulaire, ont été découverts au siècle dernier en Méditerranée, mais le phénomène n'est vraiment appréhendé que depuis une trentaine d'années, au cours desquelles il a fait l'objet de nombreuses recherches. Il a valeur de loi générale de l'évolution et s'est manifesté pendant d'autres périodes géologiques et chez d'autres Vertébrés, mais il ne concerne que certaines îles, et certaines familles de Mammifères y sont plus sensibles que d'autres.

1. LES ÎLES CONCERNÉES.

a) Îles méditerranéennes.

Sept ensembles d'îles méditerranéennes recèlent des faunes pléistocènes particulières avec des espèces endémiques présentant des cas de nanisme et de gigantisme.

— Baléares (ALCOVER, 1976 ; KOTSAKIS, 1985) : un genre d'antilope naine, avec plusieurs espèces ; les formes géantes sont les Rongeurs *Eliomys gymnesicus*, *E. phiussae*, *Hypnomys morphaeus*, *H. eliomyoides*, des Insectivores (*Nesiotites hidalgo*, *N. meloussae*) ; une tortue géante.

— Bloc Corso-Sarde (KOTSAKIS, 1985 ; SPOOR & SONDAAR, 1986) : un mégacéros nain, une antilope naine, un sanglier nain, un petit Primate, un petit Canidé, peut-être un hippopotame nain, un éléphant nain, des loutres (*Cyrnaonyx majori*, *Nesolutra ichnusae*, *Megalehydris barbaricina*), un Lagomorphe (*Prolagus sardus*), des Rongeurs (*Thyrenoglis figariensis*, *T. majori*, *Thyrenicola henseli*, *Rhagamys orthodon*, *Glis melonii*), deux Insectivores (*Nesiotites similis* et *Talpa tyrrhenica*).

— Sicile (KOTSAKIS, 1979, 1985) : des éléphants nains, un hippopotame nain, un aurochs nain, un cerf, une loutre (*Nesolutra*) ; des Rongeurs géants (*Glis insularis*, *Leithia melitensis*, *L. cartei*, *Apodemus maximus*), un Insectivore (*Crocidura esui*).

— Archipel maltais (KOTSAKIS, 1985) : des éléphants nains, deux hippopotames nains, une loutre (*Nesolutra euxena*), des lérotis géants (*Leithia melitensis*, *Eliomys golcheri*, *E. wiedencitensis*), un Insectivore (*Crocidura esui*).

— Crête (SONDAAR & BOEKSCHOTEN, 1967 ; DERMITZAKIS & DE VOS, 1987) : plusieurs Cervidés dont une majorité d'espèces naines ; un éléphant nain ; un hippopotame nain ; une loutre (*Isolalutra cretensis*) ; Rongeurs : *Kritimys catreus*, *K. kiridus*, *Mus minotaurus*, *Sylvaemus mystacinus rhodius*, *Acomys cahirinus minous*, *Glis glis argenteus* ; un Insectivore (*Crocidura*).

— Chypre (BOEKSCHOTEN & SONDAAR, 1972) : deux éléphants nains ; un hippopotame nain ; des Rongeurs Muridés ; un Insectivore (*Crocidura*).

— Petites îles de la Mer Egée (SONDAAR, 1971) : Tilos (un éléphant nain, un cerf) ; Karpathos et Kasos (un cerf mégacériné nain) ; Delos et Serifos (un éléphant nain) ; Naxos (un éléphant nain ; un gros *Apodemus*). On notera que les faunes de Cythère, Rhodes, Cos et Chio ne sont pas endémiques.

b) Ile Wrangel (LISTER, 1993 ; VARTANYAN *et alii*, 1993).

Des restes de mammouths nains d'âge holocène ont été récemment recueillis dans cette île de Sibérie nord-orientale.

c) Indonésie et Pacifique oriental (HOOIJER, 1970 ; SONDAAR, 1977).

— Flores : deux Stégodontes, dont un très petit, deux Murinés géants, *Papagomys armandvillei* (Jentink) et *Spelaeomys florensis* Hooijer, le varan de Komodo et une tortue géante. Cette dernière et le petit stégodonte semblent avoir été éliminés par *Homo erectus* il y a environ 700 000 ans (SONDAAR *et alii*, 1994).

— Timor : un Stégodonte nain, le Muridé géant *Coryphomys buehleri* Schaub, une tortue géante.

— Célèbes : un Stégodonte nain, un éléphant nain, trois Suidés de taille normale ou grande, le Boviné nain actuel *Anoa depressicornis*, les Murinés géants *Lenomys meyeri* (Jeantink) et *Hooijeromys nusatenggara* Musser ; une tortue géante. Au Pléistocène supérieur la tortue disparaît et les proboscidiens nains sont remplacés par des espèces de taille normale, peut-être à la suite de l'arrivée de l'homme, dont le rôle prédateur aurait empêché un nouveau nanisme (VAN DEN BERGH *et alii*, 1994).

— Mindanao et Luzon aux Philippines : un proboscidien endémique.

— Japon : Okinawa (cervidé et éléphant endémiques), Miyako (cervidé et éléphant endémiques), Ié (cervidé endémique), Ishigaki (cervidé endémique).

d) Northern Chanel Islands en Californie (KURTEN & ANDERSON, 1980).

Il s'agit des Iles Santa Rosa, San Miguel, Santacruz et Anacapa qui formaient une seule île pendant les périodes glaciaires. On y a recueilli un mammoth nain, deux espèces du Rongeur Cricétiné *Peromyscus*, et la loutre de mer *Enhydra lutris*.

e) Antilles (HOOIJER, 1967 ; OLSON, 1978).

Des faunes de mammifères sont connues des Grandes Antilles (Cuba, Haïti, Porto Rico, Bahamas) et des Petites Antilles (Barbados, Anguilla, Saint Martin, Cayman Brac, Saint Vincent, Santa Lucia, Martinique, Virgin Islands, Little Swan, Barbuda, Saint Kitts, Jamaïque, Curaçao).

A Cuba par exemple, on connaît au Quaternaire six genres de Paresseux ; deux genres d'Insectivores (*Solenodon*, *Nesophontes*) ; des Rongeurs (*Capromys*, *Boromys*) ; un Canidé douteux car peut-être récent et intrusif (FISCHER, 1971, 1977 ; OLSON, 1978 ; MAYO, 1978). A côté de ces mammifères se trouvent une tortue géante, des crocodiles et de nombreuses espèces d'oiseaux, parmi lesquelles des taxons éteints, notamment le plus grand aigle connu, et des chouettes géantes dont *Ornimegalonyx*, sans doute à peine capable de voler, et prédatrice des jeunes paresseux terrestres.

Ce bref inventaire montre tout d'abord que le phénomène ne s'applique pas à n'importe quelle île. Les îles océaniques, trop éloignées des continents pour avoir connu un peuplement en mammifères terrestres à partir de ceux-ci, ne sont pas concernées, pas plus que les îles côtières trop proches où les mammifères continentaux migrent facilement. Les îles-continentales comme l'Australie, l'Amérique du Sud pendant toute l'ère tertiaire, et dans une moindre mesure Madagascar, les grandes îles indonésiennes (Java, Sumatra, Bornéo) ou la Nouvelle-Guinée, ont vu se développer des faunes particulières mais à grande biodiversité et sans nanisme ou gigantisme particulier. En fait le phénomène ne s'observe que dans les îles citées plus haut, qui ont en commun de n'être ni trop grandes, ni trop petites, et que

leur éloignement du continent rend susceptibles d'être peuplées accidentellement, grâce au franchissement successif de chapelets d'îles intermédiaires (le fameux « sweepstake ») par des espèces nageant volontiers, ou encore par radeaux naturels. Dans les régions tectoniquement très actives, des ponts continentaux temporaires ont pu aussi constituer des voies de peuplement.

On constate ensuite que les faunes véritablement insulaires sont pauvres en espèces, même si elles sont riches en individus, et qu'elles sont en déséquilibre écologique, notamment du fait de l'absence de mammifères prédateurs (SONDAAR, 1977), qui sont parfois remplacés par des oiseaux. Enfin, si l'on compare les mammifères insulaires à leurs homologues continentaux, certaines familles de grande taille donnent des espèces naines, certaines familles de petite taille donnent des formes géantes, alors que d'autres familles ne montrent pas de changement de taille significatif.

2. LES FAMILLES DE MAMMIFÈRES AFFECTÉES PAR LE NANISME INSULAIRE.

Dans l'état actuel de nos connaissances elles ne sont que sept, appartenant à trois Ordres, les Proboscidiens (Elephantidae, Stegodontidae), les Artiodactyles (Suidae, Hippopotamidae, Cervidae, Bovidae) et les Xénarthrés (Megalonychidae). Quatre de ces familles (Elephantidae, Hippopotamidae, Cervidae et Megalonychidae) sont encore plus sensibles que les trois autres au phénomène.

a) Elephantidae.

Au moins six espèces du Pléistocène supérieur des îles méditerranéennes sont issues du grand éléphant antique, *Palaeoloxodon antiquus*, dont la taille atteignait 4,5 m au garrot (KOTSAKIS, PETRONIO & SIRNA, 1980 ; KOTSAKIS, 1985).

Ces espèces insulaires, qui se présentent comme de véritables modèles réduits du grand éléphant antique continental, sont les suivantes :

P. creutzburgi (Kuss) de Crête, d'assez grande taille ;

P. mnaidriensis (Adams) de Sicile, Tilos, Naxos et peut être Delos, Serifos, Milos ; 2,10 m au garrot.

P. melitensis (Falconer) de Sardaigne, Malte et Sicile ; 1,5 m au garrot.

P. creticus (Bate) de Crête, de petite taille ; 1,5 m au garrot.

P. cypriotes (Bate) de Crête et Chypre ; 0,9 m au garrot.

P. falconeri (Busk), de Sicile et de Tilos ; 0,9 m au garrot.

Ces éléphants nains méditerranéens sont des fossiles fréquents dans les grottes. Rencontrés depuis l'Antiquité, ils sont à l'origine de la légende des cyclopes, les anciens, qui ne connaissaient pas l'anatomie comparée, ayant attribué à des géants les crânes qu'ils avaient observés. Bien qu'appartenant à des éléphants nains, ils sont en effet beaucoup plus gros que des crânes humains. Et ils sont munis de la vaste ouverture nasale au milieu de la face, caractéristique des Proboscidiens, qui avait été prise pour une orbite unique...

La lignée des *Mammuthus* présente en Europe continentale et en Asie du Nord pendant le Quaternaire une succession de cinq espèces, *M. gromovi*

— *M. meridionalis* — *M. trogontherii* — *M. intermedius* — *M. primigenius*. Certaines ont colonisé l'Amérique du Nord, où elles ont donné entre autres *M. jeffersonii*, à l'origine d'un mammoth nain des Northern Channel Islands, *Mammuthus exilis* (Stock & Furlong), parfois considéré comme simple sous-espèce de son ancêtre continental : il atteignait 2,4 à 2,7 m au garrot contre 3,2 à 3,4 m (KURTEN & ANDERSON, 1980). A l'exception notable de *Mammuthus lamarmorai* de Sardaigne que A. AZZAROLI (1981) considère comme descendant de *M. trogontherii*, on ne connaissait pas d'espèce insulaire de *Mammuthus* en Eurasie, mais récemment une forme naine holocène de *M. primigenius* a été décrite de l'île Wrangel (LISTER, 1993 ; VARTANYAN *et alii*, 1993).

Dans la lignée de l'éléphant d'Asie, le petit *Elephas celebensis celebensis* (Hooijer), descendant de *E. celebensis hyspylophus* (Hooijer) de Java, est décrit des Célèbes.

Enfin l'éléphant nain de Luzon (Philippines) *Elephas beyeri* von Koenigswald est probablement issu de *E. namadicus* (VAN DEN BERGH *et alii*, 1994).

b) Stegodontidae.

Des formes identiques à celles des Siwaliks sont connues à Formose, Mindanao et Luçon (HOOIJER, 1970 ; SONDAAR *et alii*, 1994). *Stegodon trigonocephalus florensis* Hooijer, de Flores, est un peu plus petit que la sous-espèce nominale de Java. *S. sompoensis* Hooijer, des Célèbes et de Flores, est deux fois plus petit, comme *S. timorensis* Sartono de Timor.

c) Hippopotamidae.

Le grand *Hippopotamus major* connu en Europe pendant la première moitié du Pléistocène moyen est à l'origine d'au moins quatre espèces naines connues dans diverses îles méditerranéennes, plus peut-être une autre en Sardaigne (CAPASSO BARBATO *et alii*, 1982 ; FAURE, 1983 ; CALOI & PALOMBO, 1983, 1986).

— *H. pentlandi* von Meyer est apparu en Sicile vers la fin du Pléistocène moyen à partir d'un stock de *H. major* préexistant dans l'île (KOTSAKIS, 1979). Le nanisme est encore relatif, puisque l'espèce atteint la taille d'un *H. amphibius* actuel (FAURE & GUÉRIN, 1991) ; elle est passée à Malte il y a 240 000 ans (BOUCHEZ *et alii*, 1988), et y a donné naissance à *H. melitensis*.

— *H. melitensis* F. Major, de Malte, qui descend du précédent, n'est pas plus grand qu'un porc de taille moyenne.

— *H. creutzburgi* Boekschoten & Sondaar, de Crète, compte une dernière sous-espèce *H. c. parvus* Kuss guère plus grande que la petite forme maltaise ;

— *Phanourios minutus* (Cuvier), de Chypre, est le plus petit de tous les Hippopotames. Capable de grimper parmi les rochers, il a une origine différente ; il pourrait descendre de *Hippopotamus behemoth* Faure connu au Moyen-Orient de la fin du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen (FAURE *et alii*, 1984). La découverte du site d'Akrotiri suscite de vives polémiques sur son éventuelle extermination par l'Homme au 9^e millénaire (collectif, 1996).

M. FAURE (1983) et C. GUÉRIN & M. FAURE (1987) ont montré que *H. pentlandi*, *H. melitensis* et *H. creutzburgi* ont les mêmes proportions squelet-

tiques que *H. major*, dont elles descendent. L'espèce de Chypre, d'origine différente, montre comme celles de Malte et de Crête, une adaptation à des conditions d'environnement particulières (FAURE *et alii*, 1984) : capables de grimper dans les rochers, elle avait acquis un mode de vie cavernicole pendant la journée : l'humidité constante régnant dans les grottes correspondait à la vie diurne aquatique de leurs ancêtres continentaux. Il semble que lorsque le climat changea et que des lacs se réinstallèrent (en Crête centrale par exemple) les hippopotames nains ne s'y soient pas réadaptés, restant cavernicoles et rochassiers.

d) Suidae.

Le sanglier arverne *Sus arvernensis* est sans doute l'ancêtre du sanglier insulaire nain *Sus nanus* Van der Made qui semble en être une forme réduite aux trois quarts, définie à Capo Figari dans le Pléistocène de Sardaigne, et peut-être présente aussi dans le Ruscinién de la même île à Mandriola (VAN DER MADE, 1988). Un *Sus* sp. a été récemment signalé dans un site du Pléistocène supérieur de Corse, mais l'insuffisance du matériel disponible ne permet pas pour l'instant de détermination spécifique.

Dans le Quaternaire des Célèbes trois Suidés sont connus, *Celebochoerus heekereni* Hooijer, de très grande taille, *Babyrousa babyrussa beruensis* Hooijer, et l'actuel *Sus celebensis*. Aucun ne témoigne de nanisme.

e) Cervidae.

Les Cervidae insulaires quaternaires présentant une tendance au nanisme ne sont issus que de deux des nombreuses tribus que compte la famille (AZZAROLI, 1961, 1982 ; KUSS, 1975 ; DE VOS, 1979 ; DE VOS & DERMITZAKIS, 1986 ; PETRONIO, 1990 ; CAPASSO BARBATO, 1990).

Plusieurs espèces descendent du Cervini *Cervus elaphus* :

— *Cervus siciliae* Pohlig, de Sicile ;

— *Cervus tyrrhenicus* Azzaroli, de Capri ;

— *Cervus (Leptocervus) dorothenis* Capasso Barbato et *Cervus (Leptocervus) major* Capasso Barbato & Petronio, tous deux de Crête.

D'autres ont pour origine le Megacerini *Praemegaceros verticornis* qui est le plus grand Cervidé connu. C'est le cas d'au moins cinq espèces insulaires naines en Méditerranée, dont certaines pourraient être issues de la sous-espèce *P. verticornis calabriae* (Bonfiglio) de Calabre :

— *Praemegaceros algarensis* (Comaschi Caria) du Pléistocène moyen et supérieur de Sardaigne, qui atteignait 1 m de hauteur au garrot ;

— *Praemegaceros (Nesoleipoceros) cazioti* (Depéret) du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de Corse et de Sardaigne, un peu plus petit que le précédent ;

— *Praemegaceros (Notomegaceros) carburangelensis* (De Gregorio) de Sicile et à Malte ;

— *Praemegaceros (Candiacervus) ropalophorus* (De Vos), *P. (C.) rethymnensis* (Kuss) et *P. (C.) cretensis* (Simonelli), du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de Crête. La hauteur au garrot du dernier, connu aussi à Karpathos et Kasos, ne dépassait pas 65 cm.

f) Bovidae.

Les plus connus sont les antilopes naines *Myotragus* Bate et *Nesogoral* Gliozzi & Malatesta (ALCOVER, 1976 ; GLIOZZI & MALATESTA, 1980). *Myotragus* a des os canons extrêmement courts et larges. Les premières incisives inférieures sont à croissance continue, selon une disposition unique pour les Bovidés modernes mais connue chez quelques Bovidés fossiles. Il est attesté dans plusieurs îles des Baléares, où *M. balearicus* Bate, espèce-type du genre, qui ne dépassait pas 50 cm au garrot, existe au Pléistocène supérieur et à l'Holocène ; il est possible que cette antilope ait été cannibale. L'espèce la plus ancienne serait *M. bateae* Crusafont du Villafranchien de Majorque. Les *Myotragus* descendent peut-être de *Gallogoral meneghini* du Villafranchien d'Europe. Un genre voisin, *Nesogoral melonii* (Dehaut), est connu de l'archipel corso-sarde au Capo Figari.

A l'heure actuelle les Anoa de Mindoro aux Philippines (*Anoa mindoroensis*) et des Célèbes en Indonésie (*Anoa depressicornis* et *A. quarlesi*), dont la hauteur au garrot ne dépasse pas 1 m, sont considérés comme trois espèces naines du buffle d'eau asiatique *Bubalus bubalis*, et souvent rapportés au genre *Bubalus*.

En Sicile une forme naine d'aurochs, *Bos primigenius siciliae* Pohlig, a été décrite ; sa taille est réduite d'un quart (BRUGAL, 1987).

g) Megalonychidae.

Une seule des trois familles de Paresseux terrestres géants a donné des formes insulaires naines dans les grandes Antilles. C'est la plus primitive des trois, et c'est aussi celle qui réussit à passer d'Amérique du Sud en Amérique du Nord dès le Pliocène ancien, avant l'établissement de l'isthme de Panama, témoignant ainsi de ses capacités à franchir une barrière maritime. Les Megalonychidae comptent huit genres insulaires appartenant à deux sous-familles différentes (FISCHER, 1971 ; OLSON, 1978 ; MAYO, 1978 ; PAULA COUTO, 1979).

— *Neocnus* Arredondo, de Cuba, avec *N. gliriformis* (Matthew), *N. baireiensis* Mayo, *N. minor* Arredondo, *N. major* Arredondo. Ces petites formes étaient arboricoles (MAYO, 1978 b).

— *Acratocnus* Anthony avec *A. odontrigonus* Anthony du Pléistocène de Porto Rico, était un peu plus gros que l'actuel paresseux arboricole *Choloepus* dont la masse est de l'ordre de 5 kg ; une autre espèce est décrite de Porto Rico, et le genre est aussi connu à Haïti et à Cuba ;

— *Synocnus* Paula Couto avec *S. comes* (Miller) du Quaternaire de Haïti, est proche d'*Acratocnus*, mais de taille plus forte ;

— *Miocnus* Matthew avec *M. antilensis* Matthew, du Pléistocène de Cuba, qui était un peu plus gros que l'actuel *Choloepus*. Le genre est proche d'*Acratocnus*.

— *Habanocnus* Mayo, de Cuba, avec *H. paulacoutoi* Mayo, du Pléistocène moyen, et *H. hoffstetteri* Mayo, plus grand, du Pléistocène supérieur.

— *Paulocnus* Hooijer avec *P. petrifactus* du Pléistocène et de l'Holocène de Curaçao ;

— *Mesocnus* Matthew avec *M. browni* Matthew et *M. torrei* Matthew, plus petit, sont tous deux du Pléistocène de Cuba.

— *Parocnus* Miller, avec *P. serus* Miller du Pléistocène ou de l'Holocène de Haïti, est proche de *Mesocnus*.

— *Megalocnus* Leidy, avec *M. rodenz* Leidy, du Pléistocène de Cuba, le plus grand des mammifères antillais, avait la taille d'un ours noir américain, et devait peser un peu moins de 300 kg. Plus primitif que les Mégalonychidés pléistocènes continentaux des deux Amériques, il rappelle sur certains points ceux du Miocène d'Amérique du Sud. Il était plantigrade, contrairement à ses parents continentaux qui marchaient sur le rebord extérieur des pieds et des mains.

Cet inventaire nous permet de constater quelques faits.

— Le nanisme ne concerne qu'un nombre limité de familles de mammifères.

— Il s'exprime avec plus ou moins d'intensité mais peut être très fort : *Paleoloxodon falconeri*, le plus petit des éléphants insulaires, est plus de quatre fois plus petit que son ancêtre continental, et *Hippopotamus melitensis* trois fois plus petit. Il peut aussi être plus limité, comme pour *Myotragus* ou *Nesogoral*, réduits de moitié, ou *Hippopotamus pentlandi* et *Sus nanus*, dont la taille n'est réduite que d'un quart. Dans des familles pourtant concernées, certaines espèces insulaires ne présentent pas de nanisme (Suidés des Célèbes).

— La phylogénie des espèces insulaires est en général assez claire, et leurs ancêtres sont le plus souvent connus ; le phénomène aurait surtout touché des formes nageant volontiers et donc capables d'utiliser des chapelets d'îles comme voies de peuplement (SONDAAR, 1977). Il semble qu'il y ait eu spéciation dès l'arrivée dans l'île, et qu'une nouvelle spéciation intervienne chaque fois qu'une espèce passe dans une île nouvelle (MEIN, 1983). On connaît mal actuellement les dates précises d'apparition et de disparition des espèces.

— Les formes naines ressemblent le plus souvent à de véritables réductions, presque à l'échelle, de leurs ancêtres continentaux, avec souvent une réduction de longueur des éléments distaux des pattes. En revanche leur physiologie peut être modifiée, et ces modifications ne sont pas réversibles.

— Le moteur du phénomène est controversé : on pense en général que la sélection aurait, en l'absence de mammifères prédateurs, favorisé les individus plus petits, qui avaient besoin de moins de nourriture dans des biômes où elle était limitée.

— Il semble que les nains insulaires aient été des formes fragiles, peu capables de s'adapter à de nouveaux environnements, désarmées face à de nouveaux concurrents et surtout face aux prédateurs. Beaucoup ont disparu à la fin du Pléistocène et à l'Holocène, et la conquête des îles par l'homme a sans doute porté le coup de grâce à bon nombre d'entre elles.

On remarquera qu'il existe des races de mammifères domestiques, anciennes, qui semblent elles aussi constituer des cas de nanisme insulaire : les poneys des Shetlands (FORSTEN, 1988), certains très petits bœufs des îles méditerranéennes (Sardaigne, Karpathos) dont les taureaux adultes n'atteignent pas 100 kg, certains moutons et chèvres semblent constituer de véritables réductions de races continentales de taille normale. L'origine de ces races est peut-être attribuable au processus normal du nanisme, mais aussi au fait que l'homme a sélectionné de petits individus parce qu'il ne disposait que de très petits bateaux à l'époque de la conquête de ces îles (P. SONDAAR, communication personnelle).

3. EN CONTREPARTIE DU NANISME : LE GIGANTISME INSULAIRE.

Parmi les Rongeurs géants, le Caviomorphe *Amblyrhiza inundata* Cope, d'Anguilla et de Saint Martin, qui appartient à une famille endémique des Antilles, atteignait la taille d'un ours (OLSON, 1978). D'autres genres de Caviomorphes, avec de nombreuses espèces éteintes, dont beaucoup étaient grandes, sont connus des grandes Antilles, des îles Vierges, des Bahamas, de la Martinique, etc. Le capivara *Hydrochoerus hydrochoeris*, le plus gros rongeur actuel, est attesté dans le Pléistocène de Curaçao ; le genre *Megalomys*, le plus grand des Cricétinés du Nouveau-Monde, est exclusivement insulaire (fossile à Barbuda, Aruba et Curaçao, il survit à la Martinique et à Santa Lucia ; HOOIJER, 1967). Diverses espèces de taille normale du Cricétidé *Oryzomys* ont été décrites des Petites Antilles (Saint-Vincent, Sainte Lucie, Martinique, Jamaïque, Curaçao). Dans les îles méditerranéennes, le Microtidé *Thyrrhenicola henseli* F. Major de Corse et de Sardaigne montre un accroissement de taille de l'ordre de 10 % du Pléistocène moyen à la fin du Pléistocène. Inversement *Rhagamys orthodon* Hensel de Corse et de Sardaigne montre une décroissance de taille (KURTEN, 1968). Le Gliridé *Leithia melitensis* Leith Adams, de Malte et de Sicile, présente un gigantisme relatif puisque ce lérot avait la taille d'une hamster. Un autre genre de lérot, *Hypnomys*, réunit deux espèces des Baléares, *H. morphaeus* Bate de Majorque, qui atteignait la taille d'un loir, et *H. mahonensis* Bate, de Minorque, presque aussi gros qu'un hamster. On notera au passage que l'ordre des Rongeurs présente d'autres cas de gigantisme au Quaternaire, qui ne doivent rien à l'insularité : parmi plusieurs genres de Caviomorphes géants d'Argentine et du Brésil, *Thelicomys* avait la taille d'un rhinocéros, et en Amérique du Nord le Castoridé *Castoroides* atteignait celle d'un ours.

Parmi les Insectivores, le plus grand est *Deinogalerix* Freudenthal du Miocène terminal du Monte Gargano en Italie, qui avait la taille d'un loup. Le genre *Solenodon*, qui correspond aux plus grands Insectivores actuels compte une espèce à Cuba et deux de Haïti, dont une fossile. A côté d'eux se trouvaient des Insectivores de taille plus normale, notamment plusieurs espèces de *Nesophontes*.

Les faits sont symétriques de ceux observés à propos du nanisme : le gigantisme ne concerne que certaines familles, et s'exprime de façon plus ou moins intense ; l'origine des espèces impliquées est en général connue ; concernant de petites formes, le phénomène aurait surtout touché des formes susceptibles de voyager par radeaux naturels ; la spéciation se serait produite dès l'arrivée dans l'île, avec spéciation nouvelle en cas de colonisation d'une nouvelle île. Ici encore on connaît mal les dates précises d'apparition et de disparition des espèces, qui étaient sans doute peu adaptables et fragiles en cas de modification de l'équilibre écologique ou de changement dans l'environnement. Le moteur du phénomène pourrait être la vacance de nombreuses niches écologiques.

4. LES FAMILLES INDIFFÉRENTES.

De nombreuses familles pourtant bien différenciées et appartenant à des ordres où il est connu ignorent le nanisme. Il y a même des ordres entiers comme les Périssodactyles, les Carnivores et les Primates qui ne semblent

pas présenter de formes naines. Il y a ici encore symétrie avec le gigantisme, inconnu chez de nombreuses familles de Rongeurs et d'Insectivores, et dans tout l'ordre des Lagomorphes. Beaucoup de ces taxons n'ont jamais été découverts en contexte réellement insulaire (Périsso-dactyles), mais certaines familles, qui s'y trouvent parfois, ne montrent aucune influence d'un tel contexte sur la taille.

C'est le cas, chez les Carnivores, des Mustélinés (essentiellement des loutres, comme *Cyrnaonyx antiqua* Blainville, de Corse ; *Enhydrictis galictoides* de Sardaigne ; *Nesolutra euxena* Bate de Malte), des Canidés (*Cynotherium sardous* en Sardaigne), et des Procyonidés (plusieurs espèces du genre *Procyon* aux Petites-Antilles et aux Bahamas). Dans tous ces cas il n'y a jamais nanisme ; on a certes signalé l'existence d'ours bruns dans le Pléistocène supérieur (et peut-être l'Holocène) de Sicile, associés à des éléphants nains, mais il est probable qu'à cette période la Sicile était à nouveau rattachée à l'Italie péninsulaire ; les éléphants étaient des survivants, les ours des immigrants de fraîche date (KOTZAKIS, 1979).

Il en est de même pour les Primates, avec *Macaca majori* au Capo Figari en Sardaigne et *Xenothrix* à la Jamaïque, qui sont de petite taille mais pas plus que de nombreuses espèces continentales appartenant au même ordre.

Enfin on ne connaît pas de Lagomorphe géant, bien qu'ils aient été fréquents dans les îles : *Prolagus sardus* Wagner de Sardaigne et de Corse accroît sa taille de 15 à 20 % entre le Pléistocène moyen et l'Holocène, mais nous sommes encore bien loin du gigantisme, les plus grands ne dépassant pas une longueur de 25 cm.

5. CONCLUSION.

Le nanisme et le gigantisme insulaires sont deux volets d'un phénomène très général, une « loi » de l'évolution : les vertébrés supérieurs terrestres appartenant à des groupes de grande taille (grands mammifères) donnent, lorsqu'ils se trouvent en environnement insulaire (c'est-à-dire parmi une faune en équilibre écologique instable, à faible biodiversité et dépourvue de prédateurs), des espèces naines ; inversement ceux qui appartiennent à des groupes dont la taille est généralement réduite (insectivores, rongeurs) donnent des formes géantes. Ce phénomène est attesté du Pliocène à l'Holocène dans les îles méditerranéennes, en Indonésie, dans l'île Wrangel, aux Antilles et en Californie. Il est aussi connu en d'autres temps (Miocène de Toscane et du Monte Gargano), et concerne également d'autres ères et d'autres groupes zoologiques puisque des Dinosaures Iguanodontidés de taille anormalement faible et présumés insulaires sont connus dans le Crétacé de Roumanie.

Les faunes insulaires sont particulièrement fragiles et sont vite détruites lorsque s'ouvre une nouvelle voie de migration, où lorsque débarque un nouveau prédateur généraliste, l'homme par exemple, qui a dû exterminer ainsi de nombreuses espèces à la fin du Pléistocène et à l'Holocène. Les recherches archéozoologiques concernant les rapports entre l'Homme et les mammifères insulaires sont encore peu nombreuses, et bien des îles sont presque inexplorées sur le plan paléontologique. On peut légitimement s'attendre à quelques surprises dans les prochaines années.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCOVER J. A., 1976. — L'evolucio de *Myotragus* Bate, 1909 (Artiodactyla, Rupicaprini), un procés biologic lligat al fenomen de la insularitat. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, Barcelona, 40 : 59-94.
- AZZAROLI A., 1961. — Il nanismo nei cervi insulari. *Paleontogr. Ital.*, Pisa, 56 : 1-32.
- AZZAROLI A., 1982. — *Insularity and its effects on terrestrial Vertebrates ; evolutionary and biogeographic aspects* : 193-213, in Proc. First int. Congr. on « Paleontology, essential of historical geology », STEM Mucchi édit., Modène.
- BOEKSCHOTEN G. J. & SONDAAR P. Y., 1972. — On the fossil mammalia of Cyprus. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetens.*, Amsterdam, B, 75, 4 : 306-338.
- BOUCHEZ R., CONDOMINES M., FAURE M., GUERIN C., JEUNET A., MA J. L., PIBOULE M., POUPEAU G., ROSSI A. M. & SARCIA M. N. G., 1988. — Radiometric dating of *Hippopotamus pentlandi* from Ghar Dalam Cave, Malta. *Internat. Conference « Early Man in Island environments »*, Oliena, Sept.-Oct. 1988, résumé p. 54.
- BRUGAL J. P., 1987. — Cas de « nanisme » insulaire chez l'Aurochs. *Actes 112^e congrès des sociétés savantes*, Lyon, 1987 : 53-66.
- CALOI L. & PALOMBO M. R., 1983. — Osservazioni sugli ippopotami nani delle isole del Mediterraneo. *Geologica Romana*, 22 : 45-83.
- CALOI L. & PALOMBO M. R., 1986. — Osservazioni sui caratteri biometrici del cranio di *Hippopotamus pentlandi* von Meyer della grotta della Cannita (Sicilia) e degli ippopotami pleistocenici dell' Europa occidentale. *Hystrix*, Roma 1, 2 : 137-159.
- CAPASSO BARBATO L., KOTSAKIS T. & PETRONIO C., 1982. — Nuovi resti e osservazioni filogenetiche su *Hippopotamus creutzburgi* Boekschoten & Sondaar (*Hippopotamidae*, *Mammalia*) del Pleistocene di Creta (Grecia). *Geologica Romana*, 21 : 61-77.
- CAPASSO BARBATO L., 1990. — Les Cervidés endémiques de Crète. *Quaternaire*, Paris, 1, 3-4 : 265-270.
- COLLECTIF, 1996. — 5 articles in *Journ. Medit. Archaeol.*, 9, 1 : 85-126.
- DERMITZAKIS M. D. & DE VOS J., 1987. — Faunal succession and the evolution of mammals in Crete during the Pleistocene. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart*, 173, 3 : 377-408.
- DE VOS J., 1979. — The endemic Pleistocene deer of Crete. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetens.*, Amsterdam, B, 82, 1 : 59-90.
- DE VOS J. & DERMITZAKIS M. D., 1986. — Models of the development of Pleistocene deer on Crete (Greece). *Modern Geology*, 10 : 243-248.
- FAURE M., 1983. — *Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Europe occidentale*. Thèse 3^e cycle, Univ. Claude Bernard - Lyon I, n° 1367, 233 p.
- FAURE M., GUERIN C. & SONDAAR P. Y., 1984. — *Hippopotamus minutus* Cuvier : mise au point. *Symp. paléont. Georges Cuvier*, Montbéliard, Oct. 1982 : 157-183.
- FAURE M. & GUERIN C., 1991. — Plaidoyer pour l'espèce sicilienne *Hippopotamus pentlandi*. *Atti Accad. peloritana dei Pericolanti*, Messina, cl. I. Sci. Fiz., Mat. e Nat., vol. LXVII (1989), suppl. n° 1 (1^{er} centenario in Memoria di Giuseppe Seguenza) : 297-317.
- FISCHER K., 1971. — Riesenfaultiere (Megalonychidae, Edentata, Mammalia) aus dem Pleistozän der Pio-Domingo-Höhle in Kuba. *Wissens. Zeitsch. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R. XX*, 4/5 : 609-673.
- FISCHER K., 1977. — Quartäre Mikromammalia Cubas, vorwiegend aus der Höhle San José de la Lamas, Santa Fé, Provinz Habana. *Z. geol. Wiss.*, Berlin, 5, 2 : 213-255.
- FORSTEN A., 1988. — The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *J. Anim. Breed. Genet.*, Hambourg : 191-176.
- GLIOZZI E. & MALATESTA A., 1980. — The quaternary goat of Capo Figari (Northeastern Sardinia). *Geol. Romana*, 19 : 295-347.
- GUÉRIN C. & FAURE M., 1987. — « Grands mammifères », in J. C. Miskovsky et collab. « Géologie de la préhistoire : méthodes, techniques, applications », Géopré édit., Maison de la géologie, Paris : 801-830.
- HOOLIJER D. A., 1967. — *Pleistocene Vertebrates of the Netherlands Antilles* : 399-406, in P. S. Martin & H. E. Wright Jr. (eds.), *Pleistocene Extinctions, the search for a cause*, Yale University Press.
- HOOLIJER D. A., 1970. — Pleistocene South-east Asiatic Pygmy Stegodonts. *Nature*, London, 225, 5 231 : 474-475.
- KOTSAKIS T., 1979. — Sulle mammalofauna quaternarie Siciliane, *Bull. Serv. Geol. Ital.*, Roma, XCIX : 265-276.
- KOTSAKIS T., PETRONIO C. & SIRNA G., 1980. — The Quaternary Vertebrates of the Aegean islands : palaeogeographical implications. *Ann. géol. Pays hellén.*, Athènes, 30 (1979) : 31-64.

- KOTSAKIS T., 1985. — Vertebrati insulari e paleogeografia : alcuni esempi. *Bol. Soc. Paleont. Ital.*, Modène, 24, 2-3 : 225-244.
- KURTEN B., 1968. — *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicolson édit., London, 317 p.
- KURTEN B. & ANDERSON E., 1980. — *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press édit., New York, 443 p.
- KUSS S.E., 1975. — Die pleistozänen Hirsche der ostmediterranean Inseln Kreta, Kasos, Karpatos und Rhodos (Griechenland). *Ber. Naturf. Ges. Freiburg in Br.*, 65, 1/2 : 25-29.
- LISTER A., 1993. — Mammoths in miniature. *Nature*, London, 262 : 288-289.
- MAYO N.A., 1978 a. — Nueva especie de *Neocnus* (Edentata ; Megalonychidae) de Cuba y consideraciones sobre la evolucion, edad y paleoecologia de las especies de este genero. *Actes Ite Congr. Argentino Paleont. Bioestrati. et Ite Congr. latinoamer. Paleont.* : 223-234.
- MAYO N.A., 1978 b. — Ein neues Genus und zwei neue Arten fossiler Riesenfaultiere von der Familie der Megalonychidae (Edentata, Mammalia) aus dem Pleistozän Kubas. *Eclogae geol. Hel.*, Basel, 71/3 : 687-697.
- MEIN P., 1983. — Particularités de l'évolution insulaire chez les petits mammifères. *Colloque international du CNRS*, n° 330, « Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique », Dijon 1982 : 189-193.
- OLSON S.L., 1978. — A paleontological perspective of West Indian Birds and Mammals. Zoogeography in the Caribbean, *Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Special Publ*, 13 : 99-117.
- PAULA COUTO C. DE, 1979. — *Tratado de Paleomastozoologia*. Acad. Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 p.
- PETRONIO C., 1990. — Les Cervidés endémiques des îles méditerranéennes. *Quaternaire*, Paris, 1, 3-4 : 259-264.
- SONDAAR P.Y. & BOEKSCHOTEN G.J., 1967. — Quaternary mammals in the South Aegean Island Arc ; with notes on other fossil mammals from the coastal regions of the Mediterranean. *Kon. nederl. Akad. Wetens.*, Amsterdam, B, 70, 5 : 556-576.
- SONDAAR P.Y., 1971. — Paleozoogeography of the Pleistocene Mammals from the Aegean : 65-70, in A. Strid, Evolution in the Aegean, *Opera Botanica* n° 30.
- SONDAAR P.Y., 1977. — Insularity and its effect on mammal evolution : 671-707, in M.K. Hecht, P.C. Goody & B.M. Hecht « Major patterns in vertebrate evolution », Plenum publishing Corporation édit., New-York.
- SONDAAR P.Y., VAN DEN BERGH G.D., MUBROTO B., AZIZ F., DE VOS J. & BATU U.L., 1994. — Middle Pleistocene faunal turnover and colonization of Flores (Indonesia) by *Homo erectus*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 319, 2 : 1255-1262.
- SPOOR C.F. & SONDAAR P.Y., 1986. — Human fossils from hte Endemie Island fauna of Sardinia. *Journ. Hum. Evol.*, London, 15 : 399-408.
- VAN DEN BERGH G.D., AZIZ F., SONDAAR P.Y. & DE VOS J., 1994. — The first *Stegodon* fossils from Central Sulawesi and a new advanced *Elephas* species from South Sulawesi. *Geol. Research and Development Centre, Bull.*, Bandung, 17 : 22-39.
- VAN DER MADE J., 1988. — *Sus nanus* nov. sp., a Pliocene dwarf pig from Capo Figari (Northeastern Sardinia). *Boll. soc. Paleont. Ital.*, Modène, 27, 3 : 367-378.
- VARTANYAN S., GARUTT V.E. & SHER A.V., 1993. — Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. *Nature*, London, 362 : 337-340.