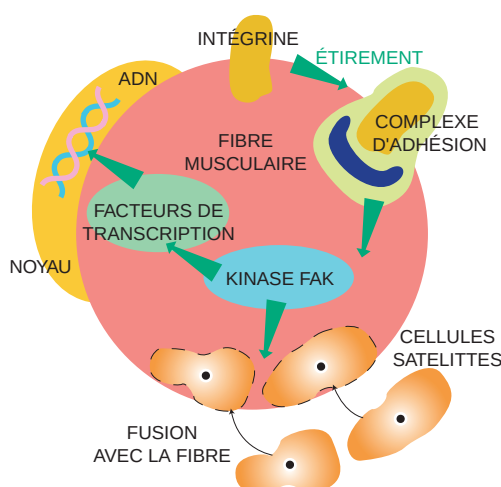


d'entraînement, les muscles qui se contractent subissent des contraintes mécaniques, notamment en étirement. Depuis 20 ans, les physiologistes et biochimistes ont étudié le rôle de l'étirement sur la variation de masse du muscle pendant l'entraînement en force. Lorsqu'on met un muscle au repos à l'état raccourci, il s'atrophie beaucoup plus vite qu'à partir de l'état allongé : cette expérience montre que l'étirement entraîne une accré- tion de protéines, qui correspond à une augmentation de la quantité de protéines synthétisées.

Un étirement unique suffit pour augmenter la synthèse de protéines. Dans quelle étape de l'expression des gènes intervient-il ? Comme les mesures indiquent que le nombre d'ARN messagers transcrits reste constant, c'est l'efficacité de la traduction qui doit augmenter. En examinant le devenir des ARN messagers entre la transcription et la traduction, Franck Booth et ses collègues, de l'Université du Texas, ont découvert qu'ils sont stabilisés par un mécanisme «en cascade», où une succession d'enzymes accroît le nombre d'ARN messagers traduits.

Contrairement à un étirement unique, la répétition des étirements augmente le nombre d'ARN messagers dans la fibre musculaire. Plusieurs phénomènes en sont responsables. Lors de l'entraînement en force, le rapport du nombre de noyaux au volume du sarcoplasme augmente, grâce à la fusion de cellules satellites avec les fibres musculaires. Ces cellules satellites (des cellules embryonnaires), présentes à l'intérieur de la membrane qui entoure les faisceaux de fibres, à l'état quiescent, servent à réparer les lésions musculaires et à augmenter le volume des fibres. Elles apportent leurs ARN messagers à la fibre. Les expériences sur des cultures cellulaires, en l'absence de cellule satellite, montrent aussi une augmentation du nombre d'ARN messagers synthétisés : l'étirement affecte le mécanisme de transcription ou les processus de stabilisation des ARN messagers avant la traduction. On a détecté l'existence de nombreuses cascades d'activation de facteurs de transcription, qui interviennent dans l'expression des gènes responsables de l'hypertrophie musculaire. Parmi ces «voies de signali-



4. L'ENTRAÎNEMENT EN FORCE provoque l'hypertrophie musculaire. Dans le myocarde, le signal mécanique de l'étirement change la conformation des intégrines, des protéines transmembranaires, qui, en se complexant avec une enzyme intracellulaire, active une kinase nommée FAK : l'activité enzymatique de cette kinase attire les cellules satellites vers la fibre, qui fusionnent avec elles, provoquant une augmentation de son volume, soit l'hypertrophie. La kinase FAK active également des facteurs de transcription des gènes codant des protéines de structure.

sation», celle des intégrines (une importante famille de protéines membranaires aux multiples fonctions) fait le lien entre l'étirement mécanique et l'expression de gènes codant les protéines contractiles. Le mécanisme moléculaire correspondant a été identifié dans le myocarde, au cours de l'insuffisance cardiaque : par exemple, quand la pression artérielle est excessive, le ventricule gauche lutte pour chasser le sang. Il est soumis à des contraintes d'étirement et s'hypertrophie au cours de l'évolution de la maladie. Les intégrines n'agissent pas seules, car leurs sous-unités intracellulaires (les intégrines sont des protéines transmembranaires grâce auxquelles les cellules interagissent entre elles) n'ont pas, elles-mêmes,

d'activité enzymatique. Sous l'effet de l'étirement, elles se déforment et se combinent avec d'autres protéines pour former un «complexe d'adhésion», qui active une kinase (une enzyme qui déphosphoryle d'autres protéines), nommée FAK (*Focal Adhesion Kinase*, soit «kinase d'adhésion»). Son action est double : d'une part, elle déclenche le «recrutement» des cellules satellites qui fusionnent avec la fibre et, d'autre part, elle augmente les synthèses protéiques en agissant sur les facteurs de transcription qui les régulent. Dans les deux cas, le volume de la fibre croît.

Le calcium intracellulaire jouerait aussi un rôle déterminant dans l'hypertrophie du tissu musculaire. Selon cette hypothèse, la voie de la calcineurine-NF-AT serait impliquée dans l'hypertrophie. Cependant, son inhibition n'empêche pas systématiquement l'hypertrophie, ce qui suggère l'existence de plusieurs voies d'expression des gènes

en réaction à un signal mécanique comme l'étirement : certaines dépendraient du calcium et d'autres pas. Reste à trouver comment elles interagissent entre elles, ainsi que les gènes qu'elles prennent pour cible.

Ces dernières années, les biochimistes ont élucidé les grandes lignes des mécanismes moléculaires de l'adaptation du muscle, spécifiques au type d'entraînement. Dans le futur, on espère utiliser ces connaissances dans le domaine de la pharmacologie : on pourrait concevoir des médicaments qui aideraient les personnes atteintes d'affections chroniques, telle l'insuffisance cardiaque ou respiratoire, à mieux tirer parti des programmes de réhabilitation par les exercices physiques adaptés.

Xavier BIGARD est physiologiste du muscle au centre de recherche du service de santé des armées «Émile Pardé», en Isère.

X. BIGARD, H. SANCHEZ, J. ZOLL, P. MATEO, V. ROUSSEAU, V. VEKSLER et R. VENTURA-CLAPIER, *Calcineurin Co-regulates Contractile and Metabolic Components of Slow Muscle Phenotype*, in *Journal of Biological Chemistry*, vol. 275, pp. 19653-19660, 2000.

F.W. BOOTH, B.S. TSENG, M. FLÜCK et J.A. CARSON, *Molecular and Cellular Adaptation of Muscle in Response to Phy-*

sical Training, in *Acta Physiologica Scandinavica*, vol. 162, pp. 343-350, 1998.

A.J. BULLER, J.C. ECCLES et R.M. ECCLES, *Interactions between Motoneurons and Muscles in Respect of the Characteristic Speeds of their Responses*, in *Journal of Physiology*, vol. 150, pp. 417-439, 1960.

D.L. COSTILL, J. DANIELS, W. EVANS, W. FINK, G. KRAHENBUHL et B. SALTIN, *Skeletal Muscle Enzymes and Fiber Composition in Male and Female Track Athletes*, in *Journal of Applied Physiology*, vol. 40, pp. 149-154, 1976.

La mort des mammifères des îles

JEAN-LOUIS HARTENBERGER

Confrontées à un environnement trop changeant, les espèces mammifères des îles du passé ont toutes fini par disparaître. Pourtant, pour s'adapter, elles devenaient tour à tour naines ou géantes.

Les archéologues pensent que la légende des Cyclopes est née sur les rives de Chypre. À moins que ce ne soit sur les bords de Malte, de la Crète ou d'une île des Cyclades, le jour où des navigateurs grecs découvrirent les crânes d'éléphants fossiles dans des cavernes voisines du rivage. Les faces des animaux qui avaient occupé ces lieux quelques milliers d'années auparavant étaient percées, au centre, par un énorme trou, le foramen nasal. Les intrépides voyageurs crurent avoir à faire aux restes de quelque géant à l'œil unique. Homère fit le reste et propagea le mythe.

De Charles Darwin à Alfred Wallace, les naturalistes ont toujours chéri les îles. Ils y venaient à la rencontre du Grand Naturaliste qui, s'il existe, en a fait ses laboratoires. C'est que les archipels sont des endroits commodes ! Vous voulez tester en accéléré une recette génétique ? Savoir si une espèce s'adapte à un territoire soudain dix fois plus grand, ou comment elle change de mode de vie, d'organisation sociale ? Vous utilisez une île. Vous faites monter la mer : la surface de l'île diminue. Vous faites baisser la mer, l'île décuple. La mer, en outre, vous fournira d'excellents ouragans, vents, pluies, etc. Autant d'instruments idéaux pour rendre la végétation luxuriante, faire régner la sécheresse, couler l'eau ou tomber la neige... Vos expériences finies, une dernière variation climatique nettoie la paillasse. La vilaine espèce expérimentale disparaît alors, cédant la place à quelques fleurs et autres merveilles bien testées de l'évolution, que l'écrin insulaire enchâsse en attendant les premiers naturalistes...

Tout montre que les espèces insulaires jouent ce rôle de laboratoire expérimental de la Nature. Les continents déversent depuis toujours des mammifères sur les îles voisines. Éléphants, mam-

mouths, hippopotames, chèvres et cerfs, rats, loirs, musaraignes, etc., les îles les accueillent tous. Une fois sur place, ils évoluent dans un isolat aux ressources limitées et doivent s'adapter vite quand les conditions varient. Se forment ainsi des espèces capables de résister à des changements drastiques, dont les caractéristiques biologiques, notamment la taille, peuvent évoluer très vite. C'est ainsi que les îles du passé virent défiler éléphants, mammouths et rhinocéros nains, ainsi que divers loirs géants et autres rongeurs de la taille d'un ours. Dans tous les cas, ces surprenants insulaires ont tous fini par disparaître. Pourquoi et comment ? *Homo sapiens* a-t-il joué un rôle ? Intrigués, paléontologues et archéologues mènent l'enquête.

J'ai trouvé important de faire le point sur ces travaux, parce que je pense qu'ils sont riches d'enseignements sur nombre de situations actuelles. Habitats naturels fragmentés, division des bois ou des marais par les autoroutes..., nombreux sont les aménagements de territoire réalisés en dépit des besoins les plus élémentaires des espèces. Manifestement, la réintroduction de l'ours dans les Pyrénées s'achemine vers un échec ; inespérée, la réapparition du loup effraie les gens et crée une concurrence aux éleveurs. Le sort des espèces insulaires anciennes montre comment les grands mammifères seront menacés, à terme, si nous les confinons dans des habitats trop étroits, trop pauvres, trop isolés ou trop variables.



1. LES MARINS DE L'ANTIQUITÉ prenaient-ils ce fossile d'éléphant nain pour un crâne de cyclope ?

Un unique exemple de cohabitation avec l'homme

La cause de disparition des mammifères insulaires le plus souvent citée est leur extermination par l'homme. Leur extinction est en effet souvent tardive et proche de l'arrivée des premiers hommes dans les îles. Certains archéologues pensent que

les animaux ont disparu parce qu'ils étaient consommés en masse par les hommes du Néolithique avant que ces derniers ne développent l'agriculture. En Méditerranée, dans l'archipel nippon, dans les Caraïbes ou dans le Pacifique, la plupart des îles ont été colonisées seulement au cours des 10 000 dernières années, période pendant laquelle l'agriculture s'est développée. Pour séduisante que soit cette hypothèse, la paléontologie montre qu'elle est fautive dans la plupart des cas.

Il n'existe qu'un unique cas bien établi d'extinction d'une espèce endémique insulaire due à des chasseurs-cueilleurs : c'est celui de l'hippopotame nain de Chypre qui vivait encore en nombre sur l'île voici quelques milliers d'années. Les premiers colons de Chypre étaient soit des chasseurs-cueilleurs, soit des pré-agriculteurs. Les datations montrent qu'ils ont occupé l'île dès -11000. L'animal qu'ils chassaient était de la taille d'un cochon (80 kilogrammes, en moyenne). Il n'habitait pas nécessairement près de lacs ou de rivières, comme c'est le cas des hippopotames actuels. L'étude anatomique de ses pattes montre qu'il était bien adapté au déplacement dans les montagnes cypriotes. Sa denture indique qu'il était mangeur de feuilles. Il s'agissait donc d'un animal plus terrestre qu'aquatique, qui vivait en petites hardes sur les pentes de l'île. L'existence simultanée de l'homme et de cet hippopotame est sûre jusque vers -3000.

C'est la surexploitation de la ressource hippopotame qui l'a fait disparaître. L'animal était manifestement une proie largement exploitée par les chasseurs cypriotes. Le site d'Ætokremmos, sur la péninsule de Gata, rend le phénomène particulièrement évident : plus de 250 000 restes d'hippopotames en ont été extraits, et les archéologues estiment que l'endroit en contient plus d'un million ! Présents à l'état fossile, des centaines de milliers d'ossements semblent y avoir été rangés de main d'homme, comme pour constituer des réserves. Chypre recèle de très nombreux sites du type de celui d'Ætokremmos. Plus de 60 pour cent des os mis au jour sont calcinés, ce qui semble confirmer que les premiers habitants de Chypre n'exploitaient pas les hippopotames seulement pour leur chair, mais aussi parce que leurs os leur fournissaient un combustible d'usage courant. Les archéologues ont trouvé dans ces sites des pointes de flèches en pierre taillée, ainsi que d'autres armes de jet.

Excepté Chypre, on ne connaît pas d'autres îles où la coexistence entre l'homme et un mammifère aujourd'hui disparu soit avérée. Certains cas sont douteux, parce que les datations n'excluent pas cette possibilité. Cependant, on ne retrouve, sur ces espaces insulaires, ni ossements dans les restes de cuisine, ni armes de jet associées à leurs cadavres,

ni accumulations artificielles de squelettes, comme à Chypre. Certes, le piégeage laisse peu de traces, et, dans la cuisine néolithique, le cru a précédé le cuit. On ne peut donc pas exclure tout à fait que l'homme n'a pas exterminé d'autres animaux insulaires. Toutefois, c'est peu probable.

Les variations de taille des mammifères insulaires

Une explication plus générale de la disparition des mammifères insulaires est indispensable. Le phénomène d'extinction des mammifères insulaires est trop fréquent, à travers les âges géologiques, pour n'être que le produit du hasard ou une conséquence de l'arrivée tardive de l'homme. Sur de nombreuses îles, la cohabitation homme-animal est même absolument exclue, car les deux espèces n'y ont pas séjourné aux mêmes périodes.

Comme l'aurait dit Monsieur de La Palice, s'il y a eu extinction, c'est parce qu'un jour les naissances n'ont plus compensé les décès. Seule une reconstitution minutieuse de l'histoire du peuplement des espaces insulaires révèle pourquoi. Depuis plusieurs années déjà, paléontologues et archéologues tentent, cas par cas, de mener cette enquête dans les différentes îles où une extinction s'est produite. Ils effectuent pour cela des études «paléodémographiques» des populations insulaires, c'est-à-dire qu'ils établissent des statistiques sur les populations insulaires à différentes époques. Cela les amène à se pencher sur un phénomène remarquable : les surprenantes variations de la taille moyenne des espèces insulaires. Alors qu'au sein des espèces continentales la taille des individus n'évolue que de quelques pour-cents, au plus, les doublements ou les triplements de

2. RECONSTITUTION du rongeur géant *Amblyrhiza Inundata*, qui vivait sur les îles d'Anguilla et de Saint-Martin, dans les Caraïbes, il y a plus de 80 000 ans.



La découverte du cobaye géant *Amblyrhiza*

En 1868, le paléontologue américain Edwin Drinker Cope (1840-1897) signala le cobaye géant. Ce naturaliste typique du XIX^e siècle mérite d'être présenté. Il est d'abord l'auteur d'une célèbre loi d'augmentation de taille qui porte aujourd'hui son nom. Il énonça cette loi en 1887, dans l'ouvrage *The Origin of the Fittest* (L'origine des mieux adaptés). Elle stipule que les espèces croissent en taille au cours du temps. Ses querelles avec le professeur Othniel Charles Marsh, de l'Université de Yale, sont aussi célèbres que sa propension à multiplier les descriptions de nouvelles espèces : il en nomma près de 1200 ! Très fortuné, il entretint sa vie durant de multiples relations afin de se procurer des ossements de vertébrés de toutes origines.

Un jour, on lui signala la présence de fossiles dans un chargement en provenance d'une phosphatière d'Anguilla : la grotte de Cavanaugh. Les phosphatières sont d'anciennes grottes calcaires remplies de sédiments et de phosphates. Elles se forment quand un réseau de rivières s'installe dans un environnement calcaire. Progressivement, le calcaire se dissout ; des rivières souterraines, des cavités se forment dont certaines s'effondrent. Ces dernières sont autant de pièges pour les animaux et les sédiments en tout genres. Avec le temps, des poches remplies de minerais métalliques (d'où leur couleur souvent rouge), de phosphates et de fossiles se forment. Un jour, ces phosphates sont exploités par

Homo sapiens pour son agriculture ; il y découvre par la même occasion des fossiles. Des remplissages de ce type de tous les âges existent. Ceux du Quercy, par exemple, se sont formés entre -50 millions d'années et -15 millions d'années, puis à nouveau au Quaternaire.

Alerté, Edwin Drinker Cope se procura les fossiles de la grotte de Cavanaugh. Le paléontologue américain découvrit avec stupéfaction les ossements d'un cobaye de la taille d'un ours. Il écrivit alors une note pour décrire *Amblyrhiza inundata*. Puis afin d'être certain que son nom passerait à la postérité grâce à cette découverte, il recommanda l'année suivante en nommant *Loxomylus* des spécimens qui d'évidence pouvait aussi être attribué à *Amblyrhiza* !



taille n'étaient pas rares sur les îles. Des mammifères aux tailles aberrantes y vivaient : l'éléphant de Sicile, par exemple, avait la stature d'un sanglier ; le cobaye disparu des Antilles, en revanche, avait celle d'un ours.

La taille d'un mammifère est une indication biologique fondamentale. Le poids moyen d'une espèce est en effet corrélé à de nombreuses variables démographiques, telles que la longévité des individus, le nombre de jeunes par portée, l'âge de la maturité sexuelle, les structures sociales, etc. Les différences entre l'éléphant et la souris illustrent ce phénomène. Le plus gros des mammifères terrestres a la réputation justifiée de vivre vieux, ce qui n'est pas le cas de la souris. Les éléphants mettent bas en 22 mois ; les souris femelles en trois semaines seulement. La taille d'une espèce conditionne donc sa relation avec son environnement et avec son espace vital. Clairement, un éléphant et une souris ne sont pas confrontés, sur une île, au même problème de survie. Alors qu'un éléphant a besoin pour lui seul d'un espace vital qui se mesure en kilomètres carrés, une souris se contente d'une grotte, qu'elle partage avec ses congénères.

Tout naturellement, les paléoécologistes ont d'abord imaginé qu'une certaine proportionnalité existait entre la taille d'une espèce insulaire ancienne et la surface émergée disponible. Ainsi des mammoths enfermés sur une île n'auraient pu «s'autoriser» une grande taille. En l'absence de gros prédateurs, les rongeurs insulaires auraient, en revanche, «abandonné» leur taille de camouflage et grandi. Les paléoécologistes ont vite compris qu'une telle image était naïve. Dans une population insulaire, l'évolution de la taille des individus n'a pas été régulière : on constate souvent des écarts importants entre individus d'une même espèce dans les gisements d'une île. Une observation qui implique que la taille des espèces a augmenté, régressé, augmenté à nouveau, etc.

Cependant, un cas d'extinction se révèle souvent d'une interprétation difficile, parce que des biais et des incertitudes expérimentales compliquent le tableau. Un biais génétique existe si la population étudiée n'est pas vraiment restée isolée du «réservoir» continental dont elle est issue. Les îles ont été le plus souvent colonisées par mer, probablement en plusieurs apports successifs. Un scénario



3. LE FÉMUR du plus gros rongeur actuel, *Capybara Hydrochaeris* (à gauche), une sorte de gros raton qui vit en Amérique du Sud. À droite, deux têtes fémorales d'*Amblyrhiza*. La plus petite est celle d'un cobaye de 70 kilogrammes, la plus grosse d'un cobaye de 230 kilogrammes !



4. PENDANT LES GLACIATIONS, le cobaye géant *Amblyrhiza* vivait sur une grande surface insulaire et devenait progressivement géant. La mer remontait pendant les périodes interglaciaires, ce qui réduisait la grande île à un archipel et fragmentait les populations



d'*Amblyrhiza*. Pour faire face à la restriction de ses ressources, l'espèce de cobaye rapetissait alors. *Amblyrhiza* a probablement disparu pendant le dernier épisode interglaciaire, parce qu'il n'a pu s'adapter à la variation trop rapide de son territoire.

Imité et adapté de McFarlane D.A. et al., 1993.

que les dons de nage des éléphants, des hippopotames et d'autres animaux modernes confirment. Des incertitudes expérimentales s'introduisent quand les datations ne sont pas assez bonnes. Fondée sur la présence d'isotopes de l'uranium et du thorium dans les sédiments qui contiennent le fossile, la détermination de l'âge d'un os fossilisé est toujours imprécise en effet. Les incertitudes associées à une datation sont plus ou moins grandes selon les gisements. Si elles le sont trop, les paléontologues sont incapables de retracer l'évolution de la taille des animaux sur de longues périodes – sur plusieurs dizaines de milliers d'années, par exemple.

Le cobaye géant des Antilles

Ces problèmes sont absents dans le cas des îles caraïbes de Saint-Martin et Anguilla, où a vécu au Pléistocène (–1,64 million d'année à aujourd'hui) un très gros rongeur : *Amblyrhiza inundata*. Ce cobaye géant est l'un des plus gros qui ait jamais vécu. Il a été trouvé par hasard au XIX^e siècle (voir l'encadré de la page 50). Dès ses premiers travaux sur le rongeur, en 1868, le

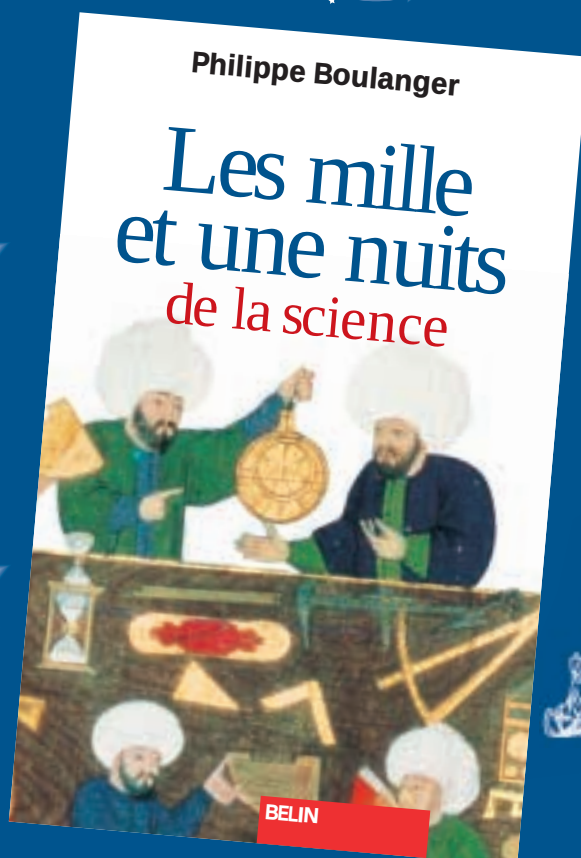
paléontologue Edwin Cope, son découvreur, notait des écarts de taille considérables entre spécimens. Il supposa alors que plusieurs espèces avaient cohabité dans ces deux îles : l'une, dont les plus petits individus avoisinaient les 70 kilogrammes ; l'autre, dont les plus grands atteignaient 210 à 230 kilogrammes, soit trois fois plus. Lorsque, quelques années plus tard, on eut fait un bilan plus complet, la conclusion s'imposa : une seule espèce, aux individus de tailles variables, avait habité ces lieux.

Depuis plusieurs années, l'American Museum de New York diligente des fouilles dans cet archipel. Donald McFarlane et ses collègues ont clairement établi qu'*Amblyrhiza* avait déjà disparu lorsque les deux îles antillaises reçurent leurs premiers humains, il y a quelque 3000 ans. Au total, cette équipe a étudié les restes du rongeur sur onze sites de l'île d'Anguilla et sur trois sites de Saint-Martin ; plusieurs sont bien datés. Aucun reste d'*Amblyrhiza* n'est associé à des traces d'occupation humaine : un résultat qui contredit les assertions nombreuses faites sur le sujet. Les datations montrent en outre que les plus récents fossiles du cobaye-ours *Amblyrhiza* sont

antérieurs à environ –79700, période du dernier épisode interglaciaire pendant laquelle la mer a atteint son niveau maximum.

L'étude géologique de l'archipel montre à quel point les espaces vitaux insulaires ont varié au cours du temps. Au début du Pléistocène, Santa Rosa et Anguilla semblent avoir été unies. Profitant du faible niveau de la mer pour rejoindre la grande terre émergée de l'époque, quelques couples fondateurs auraient engendré l'espèce. Puis, le niveau de la mer montant, deux îles se sont formées, et leurs surfaces ont augmenté et diminué en fonction du niveau de la mer. La figure 4 illustre l'ampleur d'un phénomène qui s'est répété à travers les âges. Elle montre le contour côtier d'il y a 20 000 ans. En effet, dans cette région, le fond marin n'a été ni abaissé ni rehaussé. La délimitation qu'avait l'île à l'époque résulte donc directement du niveau qu'avait la mer il y a 20 siècles. Comme celui-ci était plus bas d'environ 100 mètres, c'est l'isobathe –100 mètres (ligne de profondeur –100 mètres) qui indique le contour côtier d'il y a 20 000 ans. Cet isobathe montre une surface insulaire de près de 2 500 kilomètres carrés,

Entrez dans l'ambiance orientale
des mille et une nuits et laissez-vous
charmer par l'imagination
de Shéhérazade contant la science
et les tribulations des savants



«Dans ce livre, Philippe Boulanger,
Directeur de la revue Pour la Science,
réussit le tour de force de vulgariser des
concepts difficiles en charmant son lecteur
par une subtile danse... des neurones».

Hervé Ponchelet
Le Point

Code 2445 • 240 pages • Prix 100 F
Voir bon de commande p. 98

BELIN • POUR LA SCIENCE

laquelle englobe complètement Anguilla et Saint-Martin. L'importance de la surface atteinte il y a 20 000 ans donne une idée de celles que la grande terre d'Anguilla a pu avoir lors des glaciations précédentes, périodes pendant lesquelles la mer est chaque fois descendue jusqu'à un minimum.

De l'avis des paléontologues, la grande variabilité de taille constatée chez *Amblyrhiza* serait une réponse biologique aux variations de la surface des îles corrélées, à celles du climat. Ces deux derniers types de variations faisaient beaucoup varier les ressources, car le développement ou la régression du couvert végétal modifiaient les réserves alimentaires disponibles pour le rongeur : ce phénomène induisait une «pression de sélection». Pendant que ces ressources fluctuaient, les populations d'*Amblyrhiza* ont été tour à tour fragmentées et réunies. La taille moyenne augmentait ou diminuait donc en fonction de ces conditions. Les observations faites sur d'autres mammifères (des souris de laboratoire) montrent que l'augmentation du corps peut se manifester en un nombre réduit de générations. Dans le cas d'*Amblyrhiza*, les paléontologues estiment que 80 générations auraient suffi à l'espèce pour passer de 50 à 150 kilogrammes, si l'on suppose que la pression de sélection a perduré 300 à 500 ans dans une même direction. Or, chez les mammifères, la taille est liée au nombre de jeunes par portée et à la durée de la gestation, c'est-à-dire au taux de reproduction. Avec la taille des animaux, cette caractéristique a dû se renverser à plusieurs reprises, ce qui modifiait la démographie des populations insulaires.

Un autre paramètre d'importance, le facteur génétique, a pu jouer aussi un grand rôle dans le destin d'*Amblyrhiza*. Il est lié aux dimensions de l'habitat insulaire. Les élévations du niveau de la mer conduisent en effet à l'isolement périodique de petites populations, ne comptant que quelques dizaines d'individus seulement. Or les généticiens savent bien que, dans ces cas-là, la variabilité génétique du groupe chute. Les générations passant, les mutations délétères se fixent, les tares s'accumulent et l'espèce disparaît. Il existe donc un seuil au-dessous duquel le nombre d'individus d'une population ne doit pas descendre, sous peine d'extinction en quelques générations. Un effet que

les généticiens nomment l'effet du «goulot d'étranglement».

Les paléontologues ont utilisé toutes les données recueillies dans les Caraïbes pour construire un modèle de survie pour l'espèce géante de cobaye. Il en ressort que les réductions de l'habitat ont obligé les *Amblyrhiza* qui vivaient à Anguilla et à Saint-Martin à réduire leur taille et à modifier leur démographie à plusieurs reprises. Sinon, elles seraient mortes ! Or, les fluctuations du niveau de la mer ont fait varier la surface de l'archipel d'Anguilla de 1 à 20 fois au cours des derniers 200 000 ans. Des fluctuations énormes pour une population nécessairement réduite. Les paléontologues estiment que le nombre de rongeurs géants n'a jamais dépassé les 10 000 individus, au temps où une grande terre émergeait. Selon eux, le dernier épisode interglaciaire aurait été fatal à l'espèce. Il a réduit de façon trop répétée les habitats terrestres. Ce modèle de survie suggère que d'autres espèces auraient subi le même sort dans d'autres îles. Les paléontologues qui ont construit le modèle soupçonnent notamment que les proboscidiens, grands herbivores des faunes continentales s'il en est, étaient condamnés quand ils s'égarèrent sur une île.

Le cas des éléphants insulaires

C'est ce qu'indiquent les études sur les *Mammouths* et *Éléphas* (ancêtre de l'éléphant) des îles de Californie ou de Méditerranée, ainsi que celles faites sur le *Stégodon* (proboscidiien disparu, au front bas et aux défenses relevées) des îles du Sud-Est asiatique. Ces genres appartiennent au groupe des proboscidiens, ou animaux à trompe. Notons que l'*Éléphas* est l'ancêtre de l'éléphant d'Asie ; Comme le *Mammouth*, le *Stégodon* – une sorte de proboscidiien au front bas et aux défenses relevées – est aujourd'hui sans descendance. Toutes les espèces insulaires de ce groupe sont naines. Par un raisonnement similaire à celui qu'ils font à propos d'*Amblyrhiza*, les paléoécologistes qui se sont intéressés aux proboscidiens insulaires expliquent cette tendance au nanisme par l'existence de ressources alimentaires limitées sur ces lambeaux de terre. Pesant jusqu'à dix tonnes, les proboscidiens continentaux (dont



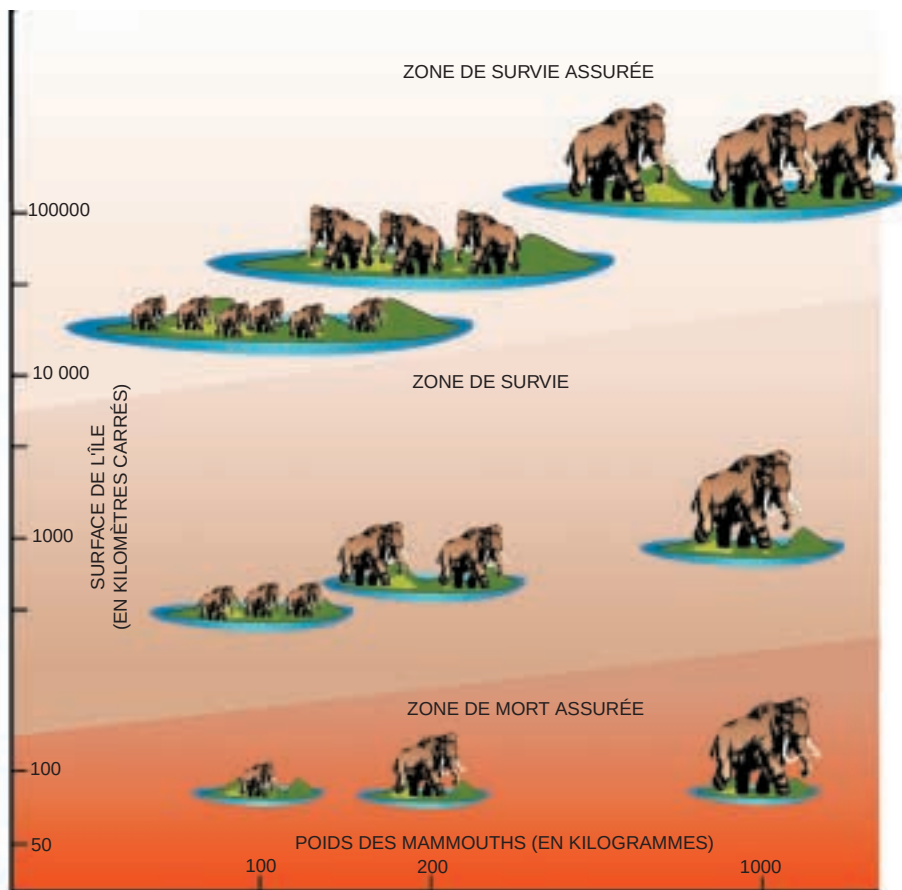
5. UN ÉLÉPHANT NAIN DE SICILE comparé à un éléphant actuel.

l'éléphant moderne) migrent au fil des saisons afin de trouver de la nourriture en suffisance. Une possibilité que leurs cousins des îles, bien sûr, n'avaient pas. En revanche, les insulaires profitaient de l'absence de prédateurs, sans laquelle la réduction de taille pour un emploi optimal des ressources dévolues à l'espèce, n'eût guère été possible.

Les études paléodémographiques des proboscidiens insulaires sont malheureusement souvent d'interprétation difficile. Le nombre de spécimens est réduit et les biais génétiques sont probablement présents : de grands écarts de taille sont en effet constatés entre les individus d'une même île. Les paléontologues soupçonnent pour cette raison que les populations de proboscidiens ont régulièrement reçu des renforts des continents voisins. Louise Roth a, par exemple, montré que les populations de *Mammuthus* des îles californiennes de Santa Rosa et San Miguel avaient probablement reçu à plusieurs reprises de nouveaux apports. Elle a observé que, chez les mammouths nains de cet archipel, les tailles individuelles varient de une à dix fois. Comme chez les *Amblyrhiza*, cette variation de taille a nécessaire-

ment modifié les paramètres biologiques qui conditionnent la survie de l'espèce : rythme de reproduction, longueur de gestation, longévité, etc. Rappelons que, chez l'éléphant d'Afrique, la durée de gestation est de l'ordre d'une année et demie et qu'un éléphant n'est pas adulte avant dix ans. Une fois mature, un éléphant d'Afrique atteint trois tonnes. En comparaison, chez l'éléphant fossile de Sicile, la durée de la gestation était d'environ six mois ; il devenait adulte vers quatre ans seulement et son poids ne dépassait guère 100 kilogrammes. Les petites éléphantesses de Sicile pouvaient aussi mettre bas deux éléphantons à la fois, ce qui reste exceptionnel chez l'éléphant d'Afrique. Les paléontologues ont déduit ces estimations des lois qui relient le poids moyen aux autres paramètres biologiques d'une espèce mammifère. Tout cela illustre à quel point les caractéristiques démographiques des éléphants insulaires étaient différentes de celles des espèces des continents.

Plus encore que l'*Amblyrhiza*, les proboscidiens ont été sensibles à l'effet du goulot d'étranglement. Dans un environnement à la fois fragile et



6. ÉTAGEMENT DES SURFACES INSULAIRES nécessaires pour qu'une population d'environ 500 mammouths de poids moyens 100, 200 et 1 000 kilogrammes se maintienne 1 000 ans. Ces résultats montrent qu'une population de mammouths pouvait mieux survivre sur une île si ses individus étaient de tailles réduites. Les mammouths insulaires n'étaient pas confrontés aux gros prédateurs, comme leurs congénères continentaux. Ils survivaient donc d'autant mieux qu'ils étaient petits et donc plus facilement rassasiés ! C'est pourquoi, les espèces insulaires de mammouth ont toutes évolué vers le nanisme.

protégé, le nombre d'individus d'une population était limité. Contrainte supplémentaire, ce nombre ne devait pas descendre au-dessous d'un certain seuil. Sinon, le manque de brassage aurait débilisé l'espèce, la vouant à disparaître. Sur certaines îles, cependant, de nouveaux géniteurs ont pu venir restaurer le patrimoine génétique. Tenant compte de l'effet du goulot d'étranglement, L. Roth a estimé que le nombre d'individus d'une population ne doit pas descendre au-dessous de 500. Elle a spéculé sur les surfaces insulaires nécessaires pour que 500 individus se maintiennent sur différentes îles, compte tenu du poids moyen qui y était observé. Elle est ainsi parvenue à préciser quels étaient les seuils de vulnérabilité pour les populations insulaires de proboscidiens en fonction de la surface de leur île.

Les chiffres qui concernent l'archipel de Santa Rosa montrent l'intérêt des résultats qu'elle a obtenus. Les

mammouths qui ont vécu sur les quelque 1 800 kilomètres carrés de ces îles pouvaient parfaitement s'y maintenir, à condition que leur taille soit comprise entre 200 kilogrammes et 2 tonnes. À l'évidence, l'espèce du continent, qui atteignait en moyenne dix tonnes, n'aurait eu aucune chance de persister dans un tel environnement ! L. Roth a aussi évalué la sur-

face insulaire minimale pour qu'une espèce de proboscidiens de 100, 200 kilogrammes, etc. perde 1 000 ans dans une île. Elle conclut que 140 à 3 600 kilomètres carrés sont nécessaires pour un groupe de 500 individus de 100 kilogrammes, 180 kilomètres carrés à 4 700 kilomètres carrés pour un groupe d'animaux deux fois plus lourds et 310 à 9 000 kilomètres carrés pour un groupe d'animaux dix fois plus lourds (une tonne). Dans les fourchettes précédentes, la limite basse correspond au cas où la végétation est soumise à des variations importantes et fréquentes, la limite haute à celui où le couvert végétal est stable. Ces derniers chiffres démontrent à quel point la dynamique du climat joue un rôle important dans la survie d'une grande espèce. En effet, selon la fréquence à laquelle les changements climatiques se succèdent, les paléocéologues estiment que l'espace vital minimum d'une grande espèce varie d'un facteur 1 à 20, voire s'agrandit 30 fois !

L'étude des faunes fossiles insulaires a un grand intérêt pour la gestion des populations actuelles de grands mammifères. Par la force des choses, les réserves où ces animaux sont confinés ont été divisées en multiples isolats au cours du dernier siècle. Les exemples anciens montrent que, si l'on souhaite conserver ces grosses bêtes, on doit accorder aux réserves et aux parcs naturels des surfaces suffisantes. Suivant les cas, ces derniers devront couvrir plusieurs centaines, voire plusieurs milliers de kilomètres carrés. Le recul que donne l'étude des mammifères des îles du passé rend pessimiste. Tous les espèces insulaires ont fini par disparaître, même si certaines d'entre elles étaient... géantes.

Jean-Louis HARTENBERGER est paléontologue à l'Institut des sciences de l'évolution de l'Université de Montpellier.

V.L. ROTH, *Insular Dwarf Elephants : a Case Study in Body Mass Estimation and Ecological Inferences*, in *Body Size in Mammalian Paleobiology : Estimation and Ecological Inference*, sous la direction de J. Damuth et B.J. MacFadden, Cambridge University Press, 1990.

V.L. ROTH, *Inferences from Allometry and Fossils : Dwarfing of Elephants on Islands*, in *Oxford Surveys of Evolutionary Biology*, sous la direction de D. Futuyama

et J. Antonovics, vol. 8, pp. 259-288, 1992.

D.A. MCFARLANE, R.D.E. MCPHEE et D.E. FORD, *Body Size Variability and a Sanguonian Extinction Model for Amblyrhiza a West Indian Megafaunal Rodent*, in *Quaternary Research*, n° 50, pp. 80-89, 1998.

A.H. SIMMONS, *Faunal Extinction in an Island Society. Pygmy Hippopotamus of Cyprus*, New York, Kluwer Academic, Plenum Publishers, 1999.

Jean-Denis VIGNE, *Les chasseurs préhistoriques dans les îles méditerranéennes*, in Dossier Pour La Science *La valse des espèces*, juillet 2000.

