

L'Homme de Florès. Partie 2 :

Nanisme et gigantisme insulaire

David Duneau, Jean-Philippe Deguine, Marc de Dinechin, Jacques Blondel

La règle insulaire

La faible biodiversité, l'isolement ainsi qu'une connaissance souvent satisfaisante de l'histoire des faunes associées font des îles des espaces de choix pour des recherches en évolution et en écologie. Parmi les changements microévolutifs les plus frappants, la modification de taille des organismes ayant colonisé les îles à partir d'un continent source est l'un des phénomènes les plus décrits, mais aussi les plus discutés, voire controversés. Bien que les recherches sur les milieux insulaires remontent à l'époque de Darwin qui les considérait déjà comme des laboratoires d'étude de l'évolution au 19^{ème} siècle, les premières études sur le changement de taille datent des années 1960. Foster (1964) considère que les mammifères de petite taille sur le continent évoluent vers une taille supérieure sur les îles (gigantisme) et, au contraire, les mammifères ayant plutôt une grande taille sur le continent auront une taille réduite sur les îles (nanisme). Ce phénomène fut généralisé à tous les animaux par Van Valen (1973) qui a décrit la « règle insulaire ».

La plupart des modèles de gigantisme ont été étudiés chez les mammifères euthériens et notamment les rongeurs (Foster 1964 ; Heaney 1978 ; Lawlor 1982 ; Angerbjörn 1985 ; Lomolino 1985 ; Adler & Levins 1994), mais il y a également eu des travaux sur les marsupiaux (Lomolino 1985), les sauriens (Dunham *et al.* 1978), ou encore les Chéloniens sur les archipels des Galápagos, des Mascareignes et des Seychelles, la liste n'étant pas exhaustive. Une revue générale sur les modifications de taille des vertébrés en milieu insulaire (mammifères, oiseaux, serpents et tortues) a récemment été proposée par Lomolino (2005).

Une des particularités du nanisme insulaire est que la majorité des grandes espèces qui se sont nanifiées sur les îles a aujourd'hui disparu ; ces extinctions semblent intimement liées à la colonisation humaine (Diamond 1992). A titre d'illustrations, on peut citer, entre autres, sur les îles méditerranéennes (ou encore indonésiennes et à Madagascar), des éléphants de la taille d'un cochon, des hippopotames (Diamond 1992) et des daims nains.

Les mécanismes de la règle insulaire

La règle insulaire qui supporte de nombreuses exceptions, a incité la communauté scientifique à en comprendre les causes et les mécanismes (Blondel 2000 ; Lomolino 2005).

Dans un premier temps, on a suggéré que l'isolement était le principal facteur influençant les changements de taille. Or il est connu que l'isolement a des effets sur la consanguinité ou la perte de variabilité génétique, mais pas directement sur la taille des espèces. Cette explication quelque peu hâtive vient du fait que, d'une manière générale, la superficie des îles a tendance à diminuer avec leur distance au continent (Heaney 1978). Ainsi, les îles les plus éloignées sont en général plus petites et les animaux subissent plus fortement l'effet de l'insularité.

Le fait que la taille des espèces varie en fonction de la taille de l'île pourrait s'expliquer par les différentes pressions de sélection, variables selon l'espace proposé, que sont entre autres la limitation des ressources, la compétition ou encore la prédation (Case 1978 ; Dunham *et al.* 1978 ; Heaney 1978 ; Angerbjörn 1985 ; Lomolino 1985 ; Meiri *et al.* 2004).

Les meilleurs candidats à la colonisation sont souvent les espèces qui sont préadaptées à changer de comportement, à élargir leur niche et qui, après avoir colonisé l'île, deviennent sédentaires. C'est le paradoxe de MacArthur (1972) selon lequel les meilleurs colonisateurs sont des stratégies « *r* » alors que les espèces les mieux armées pour s'implanter durablement sur l'île sont des stratégies « *K* », d'où un glissement évolutif de la stratégie « *r* » vers la stratégie « *K* »⁽¹⁾. En effet, lorsqu'une espèce arrive sur une île, la construction de populations abondantes et stables diminue les risques d'extinction. Les espèces très mobiles ont plus de difficultés à établir de telles populations, d'où la sélection pour la sédentarité et la diminution des structures de dispersion comme l'a bien illustré Carlquist (1974) sur de nombreux exemples animaux et végétaux.

A ces changements évolutifs dus à l'insularité s'en ajoutent d'autres. Une diminution de l'abondance des ressources favoriserait la petite taille des prédateurs tandis que le fléchissement des pressions de prédation et de compétition favoriserait une augmentation de taille des consommateurs primaires. Mais le déterminisme de ces changements est multifactoriel, car il est fonction de nombreux paramètres dont la taille d'origine des organismes par rapport à la superficie de l'île, le degré de spécialisation du régime alimentaire et le mode de distribution des ressources. On voit mal

(1) Les stratégies *r* et *K* décrivent un compromis entre reproduction et survie : une stratégie *r* consiste en une fécondité et une mortalité élevées, tandis qu'une stratégie *K* est une stratégie avec une fécondité et une mortalité faibles.

en effet des méga-mammifères comme les éléphants devenir encore plus grands sur une petite île. Pour qu'ils aient quelques chances de survie, ils ont avantage à se miniaturiser, ce qu'ils ont fait à plusieurs reprises et de façon indépendante sur quelques îles de l'archipel Méditerranéen (Corse, Sardaigne, Crète), produisant cette « méga-nanofaune ». En revanche, beaucoup d'oiseaux, aujourd'hui éteints également, étaient géants : la chouette géante de Cuba (qui mesurait un mètre de haut !), les oiseaux-éléphants de Madagascar (6 à 10 espèces dont *Aepyornis maximus*, un géant de trois mètres de haut), les moas de Nouvelle Zélande, le Dodo de l'île Maurice, le *Sylviornis* de l'île des Pins en Nouvelle-Calédonie, etc. Des modifications morphologiques plus subtiles portent sur les rapports allométriques de certains organes, notamment ceux qui sont utilisés pour la préhension de la nourriture. C'est ainsi qu'à taille corporelle égale, beaucoup de rongeurs et d'oiseaux insulaires ont une denture et un bec plus robustes que leurs congénères continentaux. Van Valen (1973) a même suggéré que la variabilité de ces traits morphologiques au sein de la même espèce est plus élevée sur les îles que sur les continents, une accentuation du dimorphisme sexuel augmentant la gamme de proies pouvant être exploitées par la même espèce.

Les moteurs de la règle insulaire

Les facteurs environnementaux. L'accumulation de plusieurs espèces se sédentarisant sur une petite surface a des conséquences sur l'évolution des taxons concernés. Il a été noté que l'agressivité et donc la territorialité, sont plus faibles dans les milieux insulaires que dans les milieux continentaux, ceci chez tous les vertébrés étudiés sous cet angle (Stamps & Buechner 1985 ; Blondel 1995). En effet, dans des conditions où les territoires sont plus restreints et la promiscuité est plus forte, l'expression de la compétition intraspécifique est atténuée parce que l'énergie est allouée plutôt dans la recherche de nourriture, par exemple, que dans les combats. On peut expliquer ceci, entre autres, par le fait que les comportements anti-prédateur et d'esquive ne sont plus soumis à forte pression, étant donné la diminution du nombre de prédateurs dans la chaîne alimentaire insulaire. Ainsi les individus utilisent mieux les ressources des îles, souvent limitantes compte tenu de la surface réduite. En effet, on peut considérer une île comme un réservoir de nourriture où la quantité de ressources est très fortement corrélée à la surface. En fonction de ses besoins en énergie, une espèce peut se développer plus ou moins bien. Les espèces herbivores ont besoin d'une quantité plus grande de nourriture, mais il s'agit d'une nourriture primaire donc plus disponible. Les ressources pour les carnivores étant moins disponibles, les espèces pratiquant ce régime alimentaire ont du mal à construire des populations via-

bles (Burness *et al.* 2001) et sont contre-sélectionnées.

D'autres conséquences sur l'évolution des espèces sont liées à leur endothermie ou leur ectothermie (Burness *et al.* 2001). Le taux métabolique étant différent, un ectotherme consomme moins d'énergie pour un gramme de masse corporelle, ce qui implique qu'il peut donc être plus gros pour une même dépense énergétique qu'un individu qui produit sa propre chaleur. Ainsi le plus gros des Sauriens, le varan de Komodo, qui est un carnivore redoutable peut se permettre de vivre sur les îles indonésiennes, car le fait qu'il soit ectotherme lui permet de consommer moins d'énergie, donc moins de proies. Dans le même ordre d'idées, les tortues des archipels des Mascareignes, entre autres, ont pu devenir géantes car malgré leur grande taille, leurs besoins énergétiques étaient très faibles. Tous les témoignages concordent pour souligner le nombre colossal de ces grands reptiles qui occupaient en exclusivité ou presque, la niche « herbivore ». Ces tortues, résistantes au jeûne, représentaient une formidable réserve de viande fraîche qu'on pouvait conserver des mois dans les cales des bateaux. C'est de cette manière que les navigateurs ont épuisé, jusqu'à l'extinction, la population de tortues géantes de l'Île Bourbon (La Réunion). On peut résumer l'interaction homéostasie et régime alimentaire de la manière suivante, pour une île de petite taille, du plus grand au plus petit : herbivore ectotherme > herbivore endotherme > carnivore ectotherme > carnivore endotherme. Ces processus entraînent un écrasement de la pyramide alimentaire sur les îles. Plus l'île est grande, plus elle tolère des individus carnivores endothermes. Sur un continent, il y a donc tous les types de consommateurs.

Par ailleurs, le fait que les ressources soient fortement réduites sur les petites îles entraîne deux réactions majeures selon la taille des espèces colonisatrices :

- pour les espèces de petite taille sur le continent, une sélection des espèces qui deviennent plus grandes pour une plus grande gamme alimentaire, qui correspond au spectre d'aliments que peut consommer une espèce ;
 - pour les espèces de plus grand gabarit continental, une sélection des espèces qui deviennent plus petites, simplement par le fait que l'île ne peut apporter toute l'alimentation nécessaire à une croissance optimale.
- La limitation en ressources alimentaires a aussi un impact sur le régime de reproduction. En effet, les mammifères ont une période de gestation impliquant, pour qu'elle arrive à terme, que la femelle doit faire des réserves conséquentes. Dans un environnement pauvre, les individus de petite taille, donc demandant moins de réserves, ont tendance à être sélectionnés ; les plus grands individus, n'ayant pas pu faire les réserves suffisantes, ont moins de descendance.

La compétition interspécifique. Si la compétition intraspécifique diminue dans les îles, ce n'est pas le cas pour la compétition interspécifique. Ce constat n'est pas ce qui est *a priori* attendu. En effet le moindre nombre d'espèces sur les îles entraîne une diminution de la compétition interspécifique, mais l'inflation des densités entraîne potentiellement une augmentation de la compétition intraspécifique. Si cette dernière est atténuée, c'est précisément, comme expliqué plus haut, parce que son coût deviendrait si élevé qu'il vaut mieux réallouer l'énergie économisée par la diminution des interactions agonistiques dans la production de jeunes (Stamps & Buechner 1985).

La compétition interspécifique est très présente entre une espèce continentale et une espèce insulaire, lorsque la première tente de coloniser une île (Granjon & Cheylan 1989). Mais ce phénomène est aussi présent entre des espèces autochtones, la diversité spécifique augmentant avec l'aire de l'île. Quand la surface de l'île est élevée, la compétition sélectionne une diminution de la taille des individus qui permet une meilleure répartition des niches écologiques et entraîne une certaine spécialisation alimentaire. En revanche, sur les îles de petite taille, la diversité spécifique étant plus faible, il y a moins de compétiteurs, les individus ont donc à disposition une plus grande gamme alimentaire : une taille plus grande est ainsi sélectionnée, élargissant les choix. Cela revient à dire que, sur les îles de petite taille, les espèces généralistes sont favorisées (Lawlor 1982). Ceci s'applique fort bien aux espèces de petite taille, tels les rongeurs, moins aux espèces de taille plus conséquente, la compétition interspécifique jouant un moindre rôle sur leur taille. Lorsqu'une espèce est grande, la compétition ne joue pas sur la taille, mais plus sur le type de stratégie à employer. En revanche, comme l'illustre l'exemple des carnivores de Java et Sumatra, la compétition peut entraîner une sélection de telle sorte qu'il n'y ait pas un trop fort recouvrement de niches, une exclusion compétitive s'opérant au-delà de 30% de recouvrement ; c'est la règle de Hutchinson (Hutchinson 1959). Par exemple, le Tigre de Sumatra (*Panthera tigris sumatrae*) est plus sujet au nanisme insulaire que le Tigre de Java (*Panthera tigris corbetti*), alors qu'il semble qu'ils soient tous deux dans les mêmes conditions écologiques. Mais pour expliquer la plus grande taille du Tigre de Java par rapport à celui de Sumatra, il faut prendre en compte, entre autres facteurs, le fait que la niche des petits carnivores est occupée par le Léopard de Java (*Panthera pardus*), ce qui n'est pas le cas à Sumatra (Meiri *et al.* 2004).

La prédation est l'une des interactions interspécifiques les plus modifiées en milieu insulaire. Elle est en effet limitée, voire quasi absente. Les espèces dont la petite taille est une adaptation naturelle pour éviter la prédation sur le continent, peuvent alors évoluer sur une île vers une taille supérieure. On a d'ailleurs l'effet inverse pour les espèces dont la grande

taille est sélectionnée sur le continent, pour éviter (course) ou se défendre face au prédateur (exemple du zèbre qui fuit les carnivores par la course). Une diminution de cette pression entraîne une diminution de la taille.

Ces tendances sont liées évidemment à de nombreuses interactions selon les différents facteurs (Dunham *et al.* 1978). Heaney (1978), dans son étude sur les écureuils tricolores, a exprimé ceci sous forme d'un modèle qui montre que la taille évolue sous la forme d'une « fonction en cloche », prenant en compte l'évolution des différents facteurs selon la taille de l'île. Ceux-ci suivent les prédictions exprimées précédemment. Notons que le maximum de la taille se situe à partir du moment où la compétition interspécifique a un impact plus fort que la limitation en ressource. A partir de ce moment, la sélection se fait en faveur d'une réduction de taille, pour l'évitement du prédateur et la colonisation potentielle de nouvelles niches écologiques.

Limites de la règle insulaire

S'il semble que le critère principal d'évolution de la règle insulaire corresponde à la taille de l'espèce lorsqu'elle arrive sur l'île, les traits d'histoire de vie de l'espèce représentent aussi des paramètres essentiels. Ainsi, pour les carnivores, la situation n'est pas claire et aucune règle n'a pu être donnée (Meiri *et al.* 2004), trop de facteurs entrant en compte. Par exemple, le puma (*Felis concolor*) n'a pas de compétiteur sur l'île de Vancouver comme c'est le cas sur le continent. Sa proie principale, le Daim à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*), est plus petite sur l'île que sur le continent. On pourrait donc s'attendre à ce que sa taille diminue. En réalité, c'est du gigantisme qui est observé (Meiri *et al.* 2004). Il en est de même pour l'exemple évoqué plus haut des tigres indonésiens. Ceci illustre bien le fait qu'aucune « loi » ne puisse être soutenue, tout au mieux une tendance.

La prévisibilité du « syndrome d'insularité » ne peut être admise qu'à la lumière et la prise en considération de tous les facteurs, « ultimes » (à l'échelle du temps évolutif) et « proximaux » (à l'échelle du temps écologique), agissant sur l'espèce en question. Ceci engendre d'ailleurs seulement sur une prédiction, comme le dit Stearns (Adler & Levins 1994) : « *il peut être trompeur de considérer que les traits d'histoire de vie qui coévoluent, évoluent toujours de la même manière. Il n'est pas étonnant que l'on ne puisse pas identifier un patron identique pour des ensembles de groupes, toutes échelles confondues* ». Cette idée est soutenue par Ricklefs & Cox (1978) qui stipulent que chaque île est une entité singulière.

Des exemples tristement célèbres d'extinctions dues à l'homme

Parmi les crises d'extinction des mégafaunes mammaliennes et aviennes, on peut noter les exemples des méga-herbivores d'Amérique du Nord et d'Australie (Martin 1984) ainsi que les faunes insulaires de très nombreuses îles, notamment Madagascar, des îles des océans Pacifique et Indien ou encore de Méditerranée (Diamond 1992, Vigne 1992). Une controverse fait rage depuis de nombreuses années sur les causes exactes des extinctions massives de méga-mammifères à la fin des temps glaciaires. Pour certains, les brusques changements climatiques et les modifications des écosystèmes qui en ont résulté ont été la principale cause de ces extinctions. Pour d'autres, partisans de la « *Blitzkrieg Hypothesis* » (Martin 1984), l'homme en est le principal responsable. Il est probable qu'une combinaison de facteurs anthropiques et de changements climatiques est en réalité à l'origine de ce gigantesque appauvrissement puis renouvellement des faunes à la fin des temps glaciaires (Burney & Flannery, 2005). A Madagascar, outre l'éradication des oiseaux-éléphants (les plus grands oiseaux qui aient jamais existé sur la Terre) et des éléphants nains, l'homme a réussi à exterminer 18 des 38 Lémuriens endémiques. Il est probable que les mystérieux tumulus de l'île des Pins en Nouvelle-Calédonie sont les chambres d'incubation (nids) fossilisées d'un mégapode géant et aptère, *Sylviornis neocaledoniae*, dont la datation (au carbone 14) des restes fossiles a été fixée à 3470 BP(2) ce qui confirme que cet oiseau a été contemporain des premiers habitants de l'île. Sur les grandes îles méditerranéennes (Corse, Sardaigne, Crète, Chypre), la découverte récente d'importants gisements fossiles et subfossiles d'éléphants et d'hippopotames nains, a permis de prouver la contemporanéité (10500 BP), même si elle fut brève, de l'homme et de ces faunes de mammifères nains. Il y a donc une forte présomption que, comme ailleurs dans le monde, l'extinction massive de cette « méga-nanofaune » a été le fait de l'action conjuguée des changements de climat caractéristiques de la grande flexure climatique du tardiglaciaire (17000 BP – 11800BP), des changements d'habitats et, surtout de l'action directe et indirecte de l'homme (Simmons 1988).

L'Homme de Florès ne déroge pas aux lois de la sélection en milieu insulaire

Il y a 20 000 ans environ vivait encore sur l'île de Florès une espèce particulière d'*Homo*, *Homo floresiensis* (3) Elle s'est différenciée par isolement insulaire d'un groupe d'*Homo erectus*, le fameux « Homme de Java ».

(2) BP : "before present", le « présent » étant fixé à l'année 1950, début de l'ère nucléaire, après laquelle d'autres calibrations sont nécessaires pour les datations par radioéléments.

(3) Voir la première partie de cette contribution dans le fascicule 146, 2, 2006.

La principale caractéristique d'*H. floresiensis* est que les individus ne mesureraient qu'un mètre pour un volume crânien d'environ 380 cm³. Il s'agit donc d'un cas remarquable de nanisme insulaire.

La traversée des eaux et ses conséquences. En dehors du phénotype particulier du premier squelette (LB1), la découverte de l'Homme de Florès modifie l'estimation de la date des premières traversées de grandes étendues d'eau par l'homme. Il s'agit d'une capacité que l'on avait attribuée à *Homo sapiens* plusieurs centaines de milliers d'années après (il y a 60 000 à 40 000 ans). Or on a estimé à quelque 800 000 ans l'arrivée sur Florès des premiers *H. erectus*. L'expression «traversée des eaux» utilisée par les paléanthropologues mérite d'ailleurs quelques explications. Selon Picq (2005, *communication personnelle*), il est relativement facile pour des animaux plus ou moins amphibies comme l'hippopotame, et même l'éléphant (du fait de sa grande taille qui lui permet de flotter et de la trompe qui fait office de tuba), de traverser la mer. Pour des espèces de plus petite taille, comme l'homme, il est nécessaire de faire référence à l'usage d'embarcations pour expliquer sa présence sur des îles relativement éloignées du continent, et qui plus est sur Florès, qui est située de l'autre côté de la ligne de Wallace, où la bathymétrie est telle que les îles n'ont jamais été reliées au continent lors des variations eustatiques du niveau de l'océan mondial. Toutefois, rien n'indique que la traversée des eaux par l'Homme de Florès ne s'est pas faite, comme pour d'autres espèces, sur des radeaux naturels, par dérive. Quoi qu'il en soit, étant donné le caractère nouveau et exceptionnel de la découverte (Brown *et al.* 2004 ; Morwood *et al.* 2005), on peut imaginer que ce phénomène n'était pas courant et que la colonisation s'est faite en une seule fois. On peut donc considérer que *H. floresiensis* émerge d'un groupe unique d'*Homo* et qu'il n'y a pas eu de flux de gènes avec le continent après la colonisation de l'île par la petite population pionnière d'origine.

Evolution vers le nanisme par effet insulaire. Même si l'écologie de cette espèce *H. floresiensis* est peu connue et même s'il est difficile d'identifier les pressions de sélection ayant entraîné sa réduction de taille, il semble bien que le « syndrome d'insularité » s'applique à ce modèle humain, comme elle s'applique aux autres espèces animales. Tous les résultats confirment que le premier squelette découvert (appelé LB1) n'était pas un individu particulier ayant souffert de pathologies ou de déformations anormales (notamment une taille et une boîte crânienne anormalement petites) car 8 individus fossiles ont été découverts par la suite, ce qui constitue un échantillon d'une population homogène ayant vécu sur cette île entre 95000-74000 et 12000 ans BP.(4)

(4) Voir la troisième partie de cette contribution dans le fascicule 146, 4, 2006

Notons toutefois que le cas des pygmées africains, qui nous sont contemporains, nous rappelle bien la difficulté que l'on éprouve à identifier les causes du nanisme non pathologique chez l'homme, les hypothèses étant plus nombreuses que les certitudes (Jobling *et al.* 2004).

L'extinction de l'Homme de Florès. Fénelon disait il y a plus de trois siècles : « *Tout le genre humain n'est qu'une famille dispersée sur la face de toute la terre* ». Aujourd'hui, tous les individus humains qui peuplent la Terre appartiennent à une seule espèce, *Homo sapiens sapiens*. Une des hypothèses de la disparition de l'Homme de Florès, parmi d'autres possibles, est la suivante. Il a été estimé que la colonisation de l'Australie par l'homme moderne, date d'environ 60 000 ans, on peut donc imaginer que celui-ci est passé par l'île indonésienne de Florès et est rentré en compétition avec l'homme endémique. *H. sapiens* étant plus fort physiquement et ayant un indice d'encéphalisation (rapport entre taille du cerveau et taille corporelle) supérieur à celui d'*H. floresiensis*, on peut imaginer que « l'Homme Moderne » avait un certain avantage dans la compétition et a ainsi remplacé « l'Homme Nain ».

Conclusion

On a longtemps considéré comme une généralité le fait que les espèces de petite taille sur le continent ont une taille supérieure sur les îles et inversement pour les espèces de grande taille. A la lumière de nombreux travaux, cette « règle insulaire » s'avère ne pas être généralisable. L'évolution de la taille ne repose pas sur un patron général, selon seulement deux critères simples (taille de l'île et taille de l'espèce colonisatrice), mais elle est sujette à l'interaction de nombreux facteurs combinés. Toutefois, la « règle insulaire » est fréquemment vérifiée chez tous les types d'organismes vertébrés. L'exemple des caractéristiques de spéciation, d'évolution et d'extinction de l'Homme de Florès, montre que l'homme n'y déroge pas.

Références bibliographiques

- Adler, G. H., & Levins, R. 1994 The island syndrome in rodent populations. *The quarterly review of biology* 69, 473-490.
- Angerbjörn, A. 1985 The evolution of body size in mammals on islands: some comments. *The American Naturalist* 125, 304-309.
- Blondel, J. 1995 Biologie insulaire et syndrome d'insularité. In *Biogéographie: approche écologique et évolutive*, pp. 180-181. Paris: Masson.
- Blondel, J. 2000 Evolution and Ecology of Birds on islands: trends and prospects. *Vie et Milieu/Life and Environment* 50, 205-220.
- Brown, P., Sutikna T., Morwood MJ, Soejono RP., Jatmiko, Sayhu Saptomo E. & Due, R. A. 2004 A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431, 1955-1061.

- Burness, G. P., Diamond, J. & Flannery, T. 2001 Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98, 14518-14523.
- Burney D. A. & Flannery T. F. 2005 Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends Ecol. Evol.* 20: 395-401.
- Case, T. 1978 A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59, 1-18.
- Carlquist S. 1974 *Island Biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- Diamond, J. M. 1992 Twilight of the pygmy hippos. *Nature* 359, 15.
- Dunham, A., E., Tinkle, D., W. & Gibbons, J., W. 1978 Body size in island lizards: a cautionary tale. *Ecology* 59, 1230-1238.
- Foster, B. J. 1964 Evolution of mammals in Islands. *Nature* 202, 234-235.
- Granjon, L. & Cheylan, G. 1989 Le sort de rats noirs (*Rattus rattus*) introduits sur une île, révélé par radio-tracking *C. R. Acad. Sci. Paris* 309, 571-575.
- Heaney, L., R. 1978 *Callosciurus prevosti* of Southeast Asia. *Evolution* 32, 29-44.
- Hutchinson G. E. 1959 Homage to Santa Rosalia of why are there so many kinds of animals ? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- Jobling, M. A., Tyler-Smith, C. & Hurles, M. 2004 *Human evolutionary genetics: origins, peoples, and disease*.
- Lawlor. 1982 The evolution of body size in mammals: evidence from insular populations in Mexico. *The American Naturalist* 119, 54 - 72.
- Lomolino, M. V. 1985 Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125, 310-316.
- Lomolino M. V. 2005 Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *J. Biogeogr.* 32: 1683-1699.
- Martin P. S. 1984 Prehistoric overkill: the global model. In: *Quaternary Extinctions*. eds. P. S. Martin & R. G. Klein. pp. 354-403. Univ. Arizona Press, Tucson.
- MacArthur R. H. 1972 *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York.
- Meiri, S., Dayan, T. & Simberloff, D. 2004 Body size of insular carnivores: Little support for the island rule. *The American Naturalist* 163, 469-479.
- Morwood, M., Brown, P. & Jatmiko, S., T., Wasyu, Saptomo E, Westaway, KE, Rokus Awe Due, Roberts, RG, Maeda, T., Wasisto S., Djubiantono. 2005 Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 437, 1012-1017.
- Ricklefs, R.E. & Cox, G.W. 1978 Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in the avifauna of the West Indies. *The American Naturalist* 112, 875-895.
- Simmons A. H. 1988 Extinct pygmy hippopotamus and early man in Cyprus. *Nature* 333: 554-557.
- Stamps J. A. & Buechner M. 1985 The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Quart. Rev. Biol.* 60: 155-181.
- Van Valen, L. 1973 Pattern and the balance of nature. *Evolutionary theory* 1, 31-39.
- Vigne J.-D. 1992 Zooarchaeology and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last ice age. *Mammal Rev.* 22: 87-96.