

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur d'Etat
Mention SCIENCES

BIOLOGIE EVOLUTIVE DE POPULATIONS DU GENRE

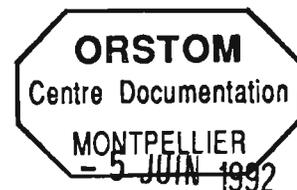
MASTOMYS (RONGEUR, MURIDE) AU SENEGAL

par

Jean-Marc DUPLANTIER

Soutenue le 4 Février 1988 devant le Jury composé de :

MM.	L.	THALER	Président
	J.	BLONDEL	
	F.	BOURLIERE	
	H.	CROSET	
	G.	LEFRANC	
	F.	PETTER	
	O.	REIG	



Atelier Duplication

Ø80 ZOOGEN/Ø4 DUP

F 30.924

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Mr. le Pr. Thaler pour m'avoir accueilli de nouveau dans son laboratoire et pour avoir accepté de présider ce jury.

Mes remerciements vont aussi à Mrs Blondel, Bourlière, Lefranc et Reig qui ont bien voulu juger ce travail.

Mr. F. Petter m'a toujours fait bénéficier avec compétence et gentillesse de sa grande connaissance des rongeurs africains: je lui en suis extrêmement reconnaissant.

A Henri Croset, pour m'avoir laissé une grande liberté, pour ses idées géniales, pour son soutien constant et amical depuis mes débuts dans son équipe: merci, chef!

Laurent Granjon a participé à toutes les phases de ce travail: pour ses qualités scientifiques et sa constante bonne humeur, je souhaite qu'on puisse continuer à travailler ensemble.

L'étude caryologique n'aurait pu être réalisée sans Janice Britton-Davidian: je l'en remercie bien sincèrement.

Les électrophorèses ont été effectuées avec Ghislaine Berrebi et leurs résultats exploités avec François Bonhomme et Eric Matthieu: à tous les trois un grand merci.

L'ensemble de mes travaux a été financé par l'ORSTOM et je tiens à remercier Mrs Forestier, chef du département E, et Cochereau, responsable de l'UR 505, qui m'ont permis de mener à bien cette thèse.

Au Sénégal j'ai bénéficié des infrastructures du centre ORSTOM de Dakar. Je tiens à remercier le directeur, Mr. B. Dalmayrac, pour m'avoir toujours aidé à résoudre les problèmes matériels ou autres qui se sont posés durant mon séjour. Je remercie vivement les techniciens du laboratoire de Zoologie: K. Ba, H. Bouganaly, G. Chauvency, O. Diallo, G. N'Diaye et M. Sall.

Une partie du travail de terrain a été effectuée dans les Parcs Nationaux grâce aux autorisations du directeur, Mr. A.R. Dupuy. Mes remerciements vont aussi aux conservateurs et gardes de ces Parcs qui nous ont aidés sur le terrain, en particulier ceux du Parc National des îles de la Madeleine ou nous avons le plus souvent travaillé.

L'exploitation des données et la rédaction ont été effectuées au sein de l'Institut des Sciences de l'Evolution, dans le laboratoire d'eco-ethologie: merci à tous ceux qui m'ont aidés en différents domaines.

Marc Cheylan et Françoise Poitevin ont bien voulu relire et critiquer le manuscrit: je leur en suis très reconnaissant.

Enfin je tiens à remercier Evelyne Granjon pour la dactylographie de ce travail et mon frère Pascal pour la réalisation d'une grande partie des figures.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I: CADRE DE L'ETUDE	4
I- Présentation du genre <u>Mastomys</u>	4
II- Présentation du Sénégal	8
III- Les principales zones d'études	14
CHAPITRE II: CARYOLOGIE	18
I- Introduction	18
II- Matériel et méthodes	20
III- Résultats	21
1) Description des caryotypes	21
2) Hybrides	24
3) Caractérisation des caryotypes par marquage G et C	28
IV- Discussion	28
1) Systématique	28
2) Polymorphisme du nombre fondamental autosomique	31
3) Hypothèses sur la phylogénie chromosomique	33
CHAPITRE III: ELECTROPHORESE	36
I- Introduction	36
II- Matériel et méthodes	36
III- Résultats	40
IV- Discussion	50
1) Comparaisons interspécifiques	50
2) Comparaisons intraspécifiques	55
CHAPITRE IV: ETUDE BIOMETRIQUE	60
I- Introduction	60
II- Mensurations corporelles	61
A- Matériel et méthodes	61
B- Résultats	70
C- Discussion	73
III- Mensurations crâniennes	78
A- Matériel et méthodes	78
B- Résultats	80
1) Longueurs moyennes du crânes, de la mandibule et des rangées dentaires	80

2) AFD sur 13 mensurations mandibulaires	87
3) AFD sur 15 mensurations crâniennes	96
C- Discussion	103
CHAPITRE V: REPRODUCTION	108
I- Introduction	108
II- Matériel et méthodes	110
III- Résultats	112
IV- Discussion	121
1) Nombre d'embryons par femelle gestante	121
2) Reproduction en élevage	123
3) Hybridations entre espèces	126
4) Conclusions	126
CHAPITRE VI: CROISSANCE EN CAPTIVITE	127
I- Introduction	127
II- Matériel et méthodes	128
III- Résultats	128
IV- Discussion	136
1) Comparaisons entre espèces pour chaque mensuration	136
2) Dimorphisme sexuel	140
3) Comparaison île-continent	141
4) Comparaison entre espèces	143
CHAPITRE VII: RYTHMES D'ACTIVITE	148
I- Introduction	148
II- Matériel et méthodes	149
III- Résultats	152
IV- Discussion	159
CHAPITRE VIII: ESSAI DE SYNTHÈSE SYSTEMATIQUE	162
I- Apport des techniques	162
II- Statut spécifique actuel	166
III- Variabilité intraspécifique et structure populationnelle	168
IV- Processus et stades de spéciation	170
CHAPITRE IX: SYNTHÈSE BIOGÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIQUE	173
I- Répartition biogéographique	173
II- Répartition écologique	175
III- <u>Mastomys</u> et commensalisme	180
IV- Hypothèses expliquant les répartitions observées	184

CHAPITRE X: MASTOMYS ET INSULARITE	188
I- Caractéristiques des <u>Mastomys</u> insulaires	188
II- Origine des peuplements insulaires	191
1) Le cas de l'île Madeleine	191
2) Le cas des îles du Saloum	193
III- Les modifications de taille chez les rongeurs insulaires	196
BIBLIOGRAPHIE	203

INTRODUCTION

Depuis 1969 des équipes de rodentologues de l'ORSTOM sont basées en permanence à Dakar, ce qui fait du Sénégal le pays d'Afrique de l'Ouest dont les petits rongeurs sont sans aucun doute les mieux connus comme l'attestent les nombreux travaux déjà publiés sur ce sujet par nos prédécesseurs.

Ces études ont principalement concerné les peuplements de trois localités différentes, suivis sur de longues périodes. Il faut d'abord citer les travaux de A.R Poulet à Fété-Olé, dans le Ferlo, qui se sont déroulés dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire du PBI (Programme Biologique International) (Poulet, 1972 a et b). Puis cet auteur a poursuivi ses recherches, en plus de ce site, à Savoigne (delta du Sénégal) sur les rongeurs vivants dans les cultures mises en place à la suite d'importants aménagements hydro-agricoles : casiers rizicoles et cultures de tomates sur dune, arrosées par pivot (cf synthèse in Poulet, 1982). Dans le même temps des études semblables étaient réalisées à Bandia, 60 kms au sud-est de Dakar dans une forêt sèche sahélo-soudanienne à Acacias, par Hubert (1977), puis par Hubert et Adam (cf synthèse in Hubert, 1982).

Devant ces résultats très complets, il apparaissait inutile de réaliser une étude du même type, qui même menée dans un milieu différent ne pouvait pas apporter grand chose de nouveau. C'est pourquoi nous avons préféré employer une approche à un niveau d'intégration différent : c'est à dire entreprendre, non plus l'étude du peuplement d'une localité, mais celle de populations d'une même espèce ou d'espèces voisines (même genre) sur l'ensemble du pays : d'où le début du titre "Biologie des populations du genre..".

Blondel (1987) fait remarquer que : " si l'on veut cerner au plus près le fonctionnement d'une population, il est nécessaire de faire intervenir dans une démarche intégrée, les aspects physiologiques, génétiques, démographiques et comportementaux du système étudié". C'est ce que nous avons tenté de réaliser avec L. Granjon (cf thèse 1987) en utilisant diverses approches méthodologiques sur des populations de Mastomys vivants dans des situations écologiques variées. Mais : "...seules les études à long terme pratiquées en équipe peuvent véritablement porter leurs fruits" ajoute plus

loin le même auteur. Or le temps nous a manqué et l'équipe était réduite, d'où un certain nombre de lacunes, particulièrement flagrantes en physiologie.

Ensuite se posait le problème de choisir le genre à étudier. Au Sénégal deux genres appartenant à la famille des Muridés présentent à la fois des populations abondantes et une répartition très large et ce sont de plus des ravageurs de cultures importants : Arvicanthis et Mastomys. Il y a 5 ans, une seule espèce d'Arvicanthis était décrite du Sénégal et sa biologie était déjà bien connue par les travaux de Poulet (1982). Ce n'est qu'après notre première année de prospection sur le terrain et les analyses génétiques qui en ont découlé (Kaminski et al, 1987) que l'on a soupçonné l'existence de deux espèces. Ceci semble aujourd'hui définitivement confirmé par l'étude des chromosomes (Volobouev, com. pers.). Par contre on savait depuis 1973 (Hubert et al) qu'il existait deux espèces différentes de Mastomys dénommées ultérieurement M. erythroleucus et M. huberti par Petter (1977). La 1^{ère} espèce est celle qui a été étudiée à Bandia par Hubert et Adam (cf Hubert, 1982) et une population insulaire était connue au large de Dakar (Hubert et al, 1983) mais de la deuxième on ne connaissait presque rien, si ce n'est qu'elle vivait dans les milieux humides.

C'est donc finalement sur le genre Mastomys que s'est porté notre choix, d'une part parce qu'il permettait de comparer deux espèces, d'autre part parce que l'une présentait à la fois des populations sauvages, commensales et insulaires (M. erythroleucus), et que la 2^{ème} espèce (M. huberti) était assez mal connue. Ce choix s'est finalement avéré judicieux puisque, avec la mise en évidence d'une 3^{ème} espèce, se sont posés des problèmes de spéciation chromosomique et d'adaptations écologiques plus complexes que prévu. De la même façon la découverte de populations insulaires jusqu'alors inconnues dans le delta du Saloum nous a permis d'étudier des cas très différents des théories classiques en ce domaine.

Nous avons tout d'abord employé différentes techniques afin de résoudre les problèmes systématiques qui se posaient. Nous avons ensuite tenté de déterminer les structures populationnelles des différentes espèces par ces mêmes techniques.

Notre exposé commencera donc par un chapitre Caryologie car c'est cette méthode qui amène le plus de résultats dans le domaine de la systématique. Puis nous aborderons les études électrophorétiques. Viennent ensuite les analyses biométriques qui ont été réalisées à trois niveaux

différents : nous avons commencé par les mensurations corporelles classiques, puis nous sommes passé aux mesures des longueurs du crâne, de la mandibule et des rangées dentaires, enfin nous avons réalisé des analyses multivariées sur un plus grand nombre de mensurations mandibulaires, puis crâniennes. La reproduction a été étudiée essentiellement en captivité et surtout sous l'angle des potentialités reproductives comparées des trois espèces. Nous avons mesuré la croissance en élevage des principales longueurs corporelles. Enfin il nous a paru intéressant d'étudier les rythmes d'activité des trois espèces mais aussi de leurs principaux compétiteurs.

A partir de l'ensemble de ces données, nous avons finalement effectué des synthèses concernant des points importants de la biologie des populations. Ainsi la première conclusion a trait à la spéciation : nous avons tenté d'établir le statut actuel du genre et de discuter des stades et modalités de la spéciation . Cette synthèse systématique nous a alors permis de comprendre les répartitions régionales et locales ce qui nous conduit à envisager les adaptations écologiques des différentes espèces. Enfin nous abordons le thème de l'insularité auquel le modèle Mastomys, de par les cas très différents que nous avons observés, apporte des éléments de discussion intéressants.

CADRE DE L'ETUDE

I - Présentation du genre Mastomys

1) Taxonomie :

C'est en 1834 que A. Smith décrit la 1^{ère} espèce de Mastomys sous le nom de Mus natalensis, capturé dans les environs de Durban (Afrique du Sud). Puis Trouessart (1881) le classe dans son genre Epimys.

Le terme Mastomys est créé par Thomas (1915) comme sous-genre d'Epimys. En 1941 Ellerman le transfère dans le genre Rattus auquel sont alors rattachés la majorité des Muridés africains. Davis (1962) en fait lui un sous-genre de Praomys, opinion reprise par Misonne (1974).

Pourtant dès 1926, Roberts élève Mastomys au rang de genre. Matthey (1958) après des travaux de caryologie considère que ses résultats ajoutés à ceux de la morphologie (Petter, 1957) permettent de conclure que Mastomys constitue bien un genre à part entière, différent de Rattus. Dans sa révision des rongeurs de l'Afrique de l'Ouest, Rosevear (1969) partage lui aussi cette opinion. Enfin en 1979, Van der Straeten, à partir d'une analyse canonique portant sur 17 mensurations crâniennes démontre encore une fois que Mastomys constitue bien une entité différente de Praomys, Myomys et Myomyscus.

C'est cette opinion que nous adopterons ici. En effet pour avoir eu précédemment l'occasion d'étudier les "véritables" Praomys au Gabon (Duplantier, 1982) nous pensons qu'ils sont parfaitement distincts des Mastomys, même sur leur seule morphologie externe, chaque genre constituant par contre une entité homogène.

D'ailleurs Coetzee (1980) fait très justement remarquer que : "Several workers prefer to follow Petter (1957) and regard Mastomys as a full genus, especially Central and West-african workers who deal with the typical Praomys species".

Si le statut générique des Mastomys est donc à présent fixé, il n'en est pas de même au niveau spécifique comme nous le verrons dans le chapitre II.

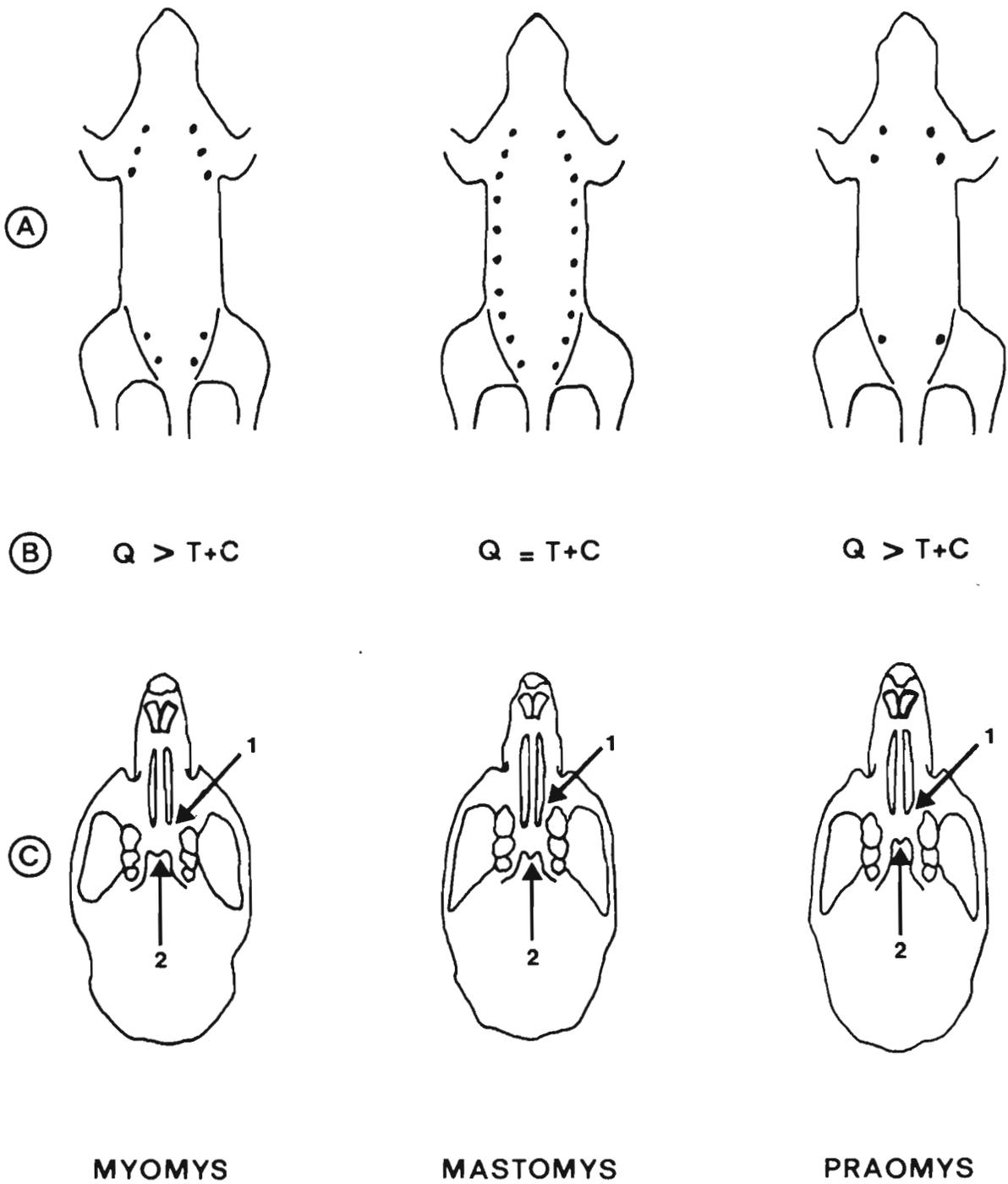


Figure n° 1: Principaux caractères morphologiques distinguant Mastomys des genres voisins Praomys et Myomys

- (A) formules mammaires
- (B) rapport longueurs Queue/Tête+Corps
- (C) 1 = foramens palatins , 2 = os palatins

2) Morphologie :

Nous avons représenté dans la figure n° 1 les principaux caractères morphologiques qui distinguent Mastomys des genres les plus proches Myomys et Praomys.

En français les Mastomys sont communément appelés rats à mamelles multiples : en effet les femelles présentent de 8 à 12 paires de mamelles ce qui est très largement supérieur à ce que l'on connaît chez les autres Muridés (3 à 5 paires le plus souvent). Ces mamelles, au lieu d'être réparties en 2 ou 3 groupes, constituent alors une ligne pointillée plus ou moins régulière de chaque côté de la face ventrale. Cette particularité anatomique, unique chez les Muridés, suffirait à elle seule à caractériser le genre. Elle a évidemment des répercussions sur les capacités de reproduction de ces rongeurs, (cf chapitre n° V) ce qui de façon cyclique, provoque des pullulations catastrophiques pour l'agriculture. De telles explosions démographiques ont été décrites un peu partout en Afrique pour le genre Mastomys : cf Chapman et al (1959) et Kingdon (1974) en Tanzanie, Taylor (1968) au Kenya, Smithers (1971) au Botswana, Wilson (1975) au Zimbabwe, Hubert et Adam (1985) au Sénégal.

Une autre caractéristique du genre Mastomys concerne la longueur de la queue qui est égale à la longueur tête + corps ou parfois même légèrement inférieure.

Au sein du genre le pelage varie du beige au gris-noir pour le dos, la face ventrale pouvant être claire, mais jamais d'un blanc pur comme chez Myomys, ou simplement décolorée par rapport au pelage dorsal. Ces différences de teintes et surtout l'opposition ou non entre pelage dorsal et ventral peuvent permettre de distinguer au moins une espèce des autres, au Sénégal.

D'après Petter (1957) et Rosevear (1969) deux critères crâniens différencient Mastomys de Myomys et Praomys. Tout d'abord les foramens palatins antérieurs sont très longs et parviennent toujours entre les rangées dentaires, jusqu'au milieu des 1^{ères} molaires (M1) chez Mastomys tandis que pour les deux autres genres ces foramens sont plus courts et s'arrêtent avant ou juste au niveau des tubercules antérieurs des M1. Enfin l'os palatin s'arrête juste au niveau de la jonction entre M1 et M2 chez Myomys, tandis qu'il n'atteint pas cette limite chez Mastomys et au contraire

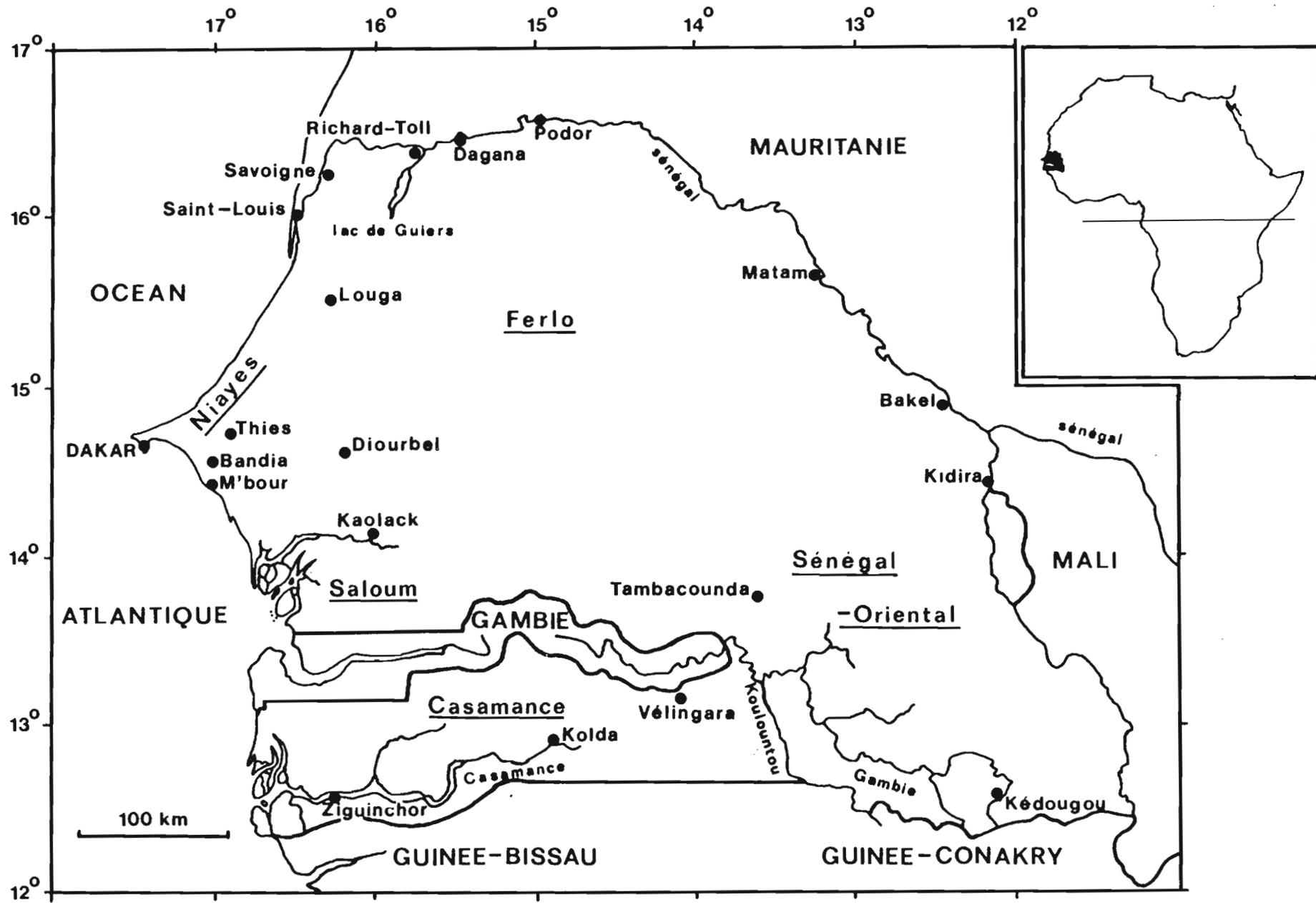


Figure n° 2: Carte géographique du Sénégal

la dépasse nettement, jusqu'au milieu des M1, chez Praomys.

3) Répartition :

Rosevear (1969) note qu'il s'agit du genre de rongeur indigène (par opposition aux Rattus et Mus introduits), le plus abondant et le plus largement réparti en Afrique tropicale. Au sud du Sahara il n'est absent que du bloc forestier équatorial et des zones les plus arides tels le désert de Namibie.

Le genre Mastomys est considéré partout comme très anthropophile : cf Rosevear (1969) pour l'Afrique de l'Ouest, Kingdon (1974) pour l'Afrique de l'Est et De Graaf (1981) pour l'Afrique Australe.

En dehors de cette aire principale (toute l'Afrique au Sud du Sahara) on le rencontre à l'état relictuel dans le sud du Maroc (Cabrera 1932 in Saint-Girons et Petter 1965). Ces populations seraient isolées depuis le dernier épisode climatique humide, soit un peu moins de 10000 ans (Tranier, 1974a). Des restes fossiles référables au genre Mastomys ont été trouvés en Israël, dans le gisement de Tabun, daté du Pleistocène (Tchernov, 1968). Ces deux faits témoignent d'une répartition autrefois plus étendue vers le nord.

Enfin en ce qui concerne la répartition altitudinale on rencontre des Mastomys depuis le niveau de la mer jusqu'à 2 000 m : cf Happold (1966) au Soudan, Kingdon (1974) en Afrique de l'Est et Smithers et Wilson (1979) au Zimbabwe.

II - Présentation du Sénégal

1) Situation géographique:

Le Sénégal est situé en bordure de l'Océan Atlantique, entre le tropique du Cancer et l'équateur, plus précisément entre le 12^{ème} et le 16^{ème} degré de latitude nord : (cf figure 2). C'est le pays situé le plus à l'Ouest sur le continent africain. Il mesure 460 km du sud au nord et 580 km d'est en ouest au niveau de Dakar, sa superficie est de 201 400 km². Il est bordé au nord et au nord-est par la Mauritanie dont il est séparé par le fleuve Sénégal. A l'ouest un affluent du Sénégal, la Falémé, fait office de frontière avec le Mali. Le long de la frontière sud on trouve les

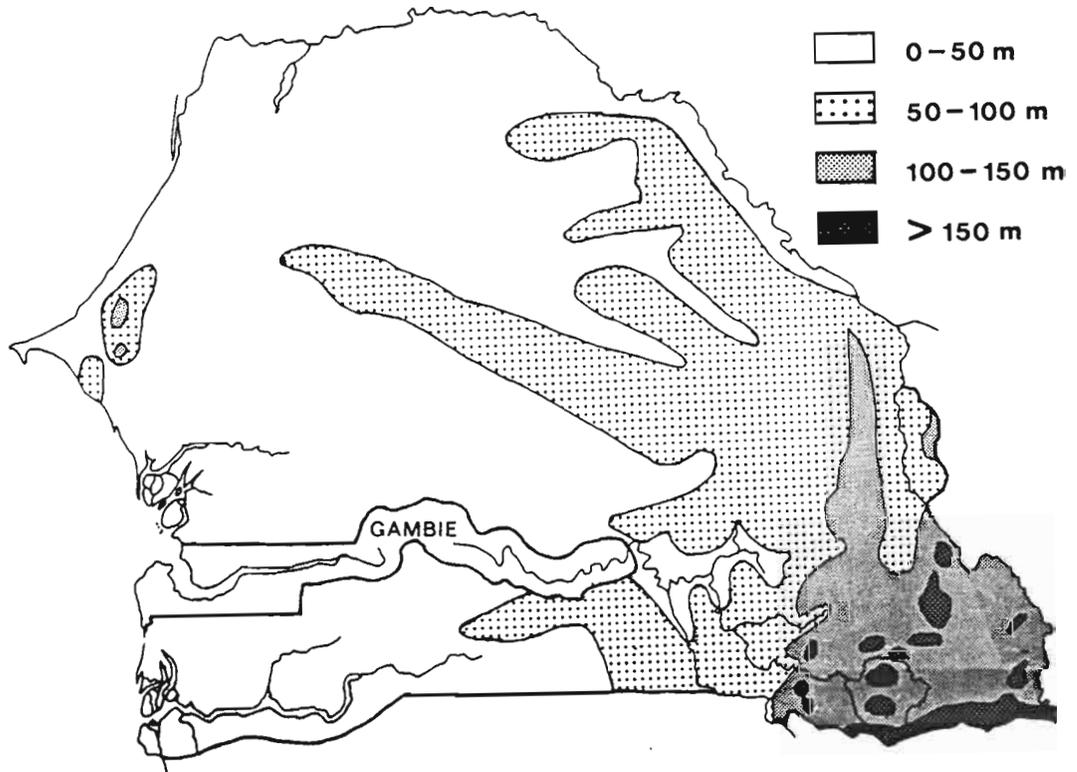


Figure n° 3: Relief (d'après Michel & Sall, 1980)

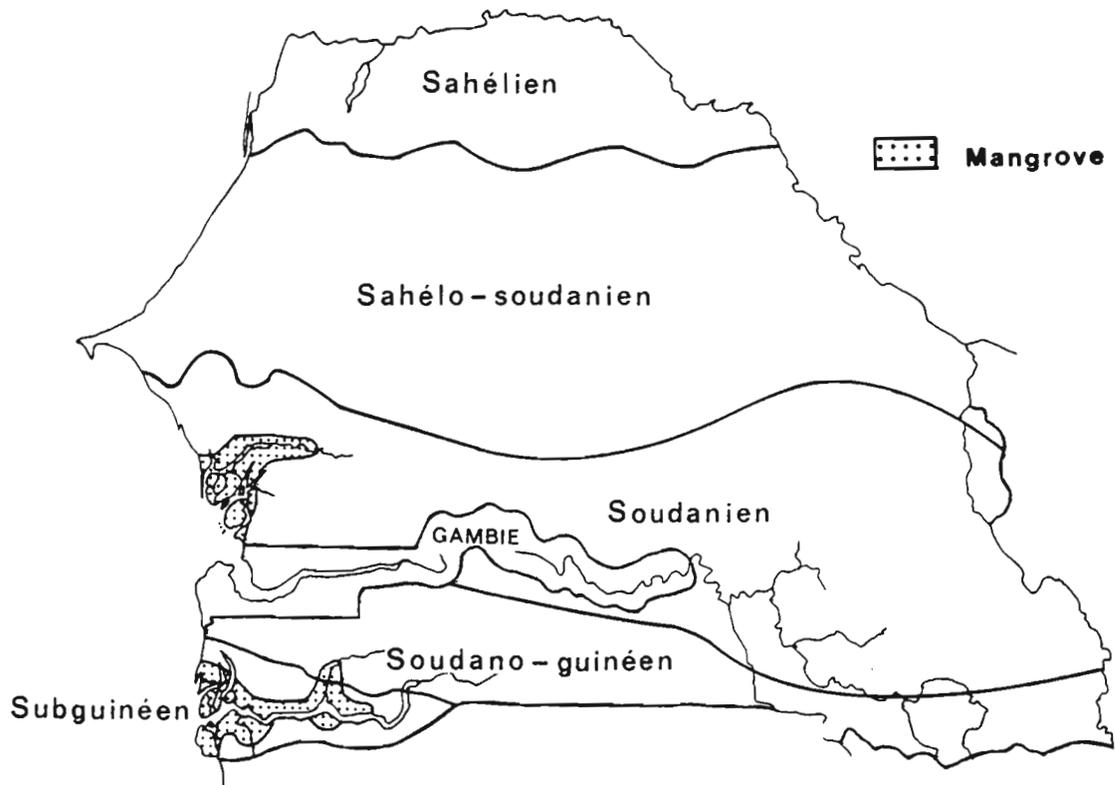


Figure n° 4: Domaines phytogéographiques (d'après N'diaye, 1980)

deux Guinée: à l'ouest la Guinée-Bissau, ancienne colonie portugaise et à l'est la Guinée-Conakry, ex Guinée-française. Enfin la Gambie territoire filiforme de 300 km de long pour une vingtaine de km de large, situé de part et d'autre du fleuve du même nom, sépare la Casamance du reste du Sénégal.

2) Relief :

Comme le montre la figure n° 3 (carte des reliefs) le Sénégal est extrêmement plat. En effet si l'on excepte le massif de Thiès et à un degré moindre celui de N'Diass, situés près de la presqu'île du Cap-Vert, les trois quarts du pays ne présentent pratiquement pas de relief. C'est seulement dans le Sud-Est, département de Kédougou, que l'altitude dépasse 100 m et que se rencontrent quelques massifs plus élevés : en particulier les premiers contreforts du Fouta-Djalou, le long de la frontière avec la Guinée-Conakry.

3) Hydrologie :

Il n'existe que deux bassins hydrographiques importants : d'une part, le cours inférieur du Sénégal qui s'étend sur près de 600 km de Bakel à Saint-Louis. D'autre part le cours moyen de la Gambie et ses affluents dans la région du Sénégal-Oriental (Sud-Est). Près de Richard-Toll se trouve le lac de Guiers, autrefois exutoire de la vallée du Ferlo, aujourd'hui alimenté par la crue du Sénégal.

Le fleuve Casamance a un débit très faible et une pente quasiment nulle, de ce fait sa vallée inférieure est envahie par les eaux marines et elle est bordée de mangroves : cf figure n° 4.

Le Delta du Saloum n'est plus alimenté en eau douce en raison de l'assèchement des rivières Sine et Saloum. Ses chenaux sont donc totalement envahis par la mer. Comme en Basse-Casamance on rencontre ici de vastes zones de mangrove.

4) Climat :

Dans l'ensemble du pays, il est caractérisé par l'alternance de deux saisons inégales : une saison des pluies et une saison

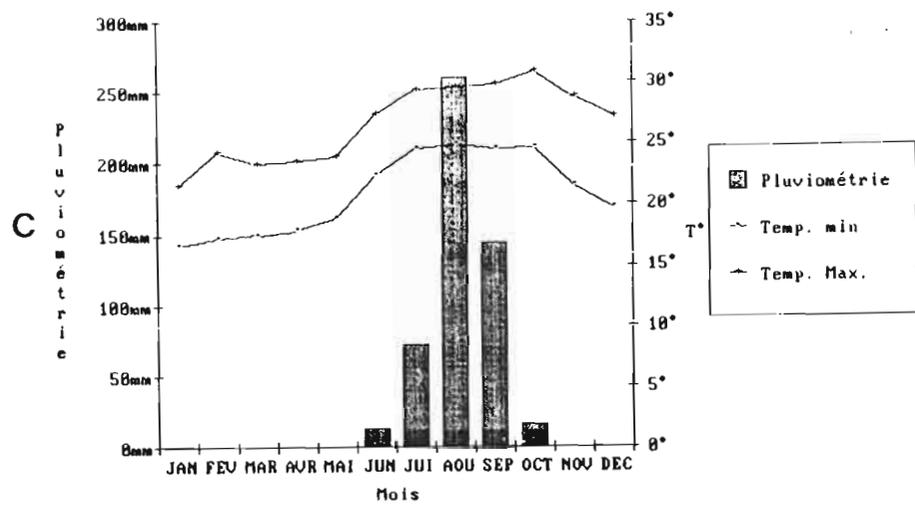
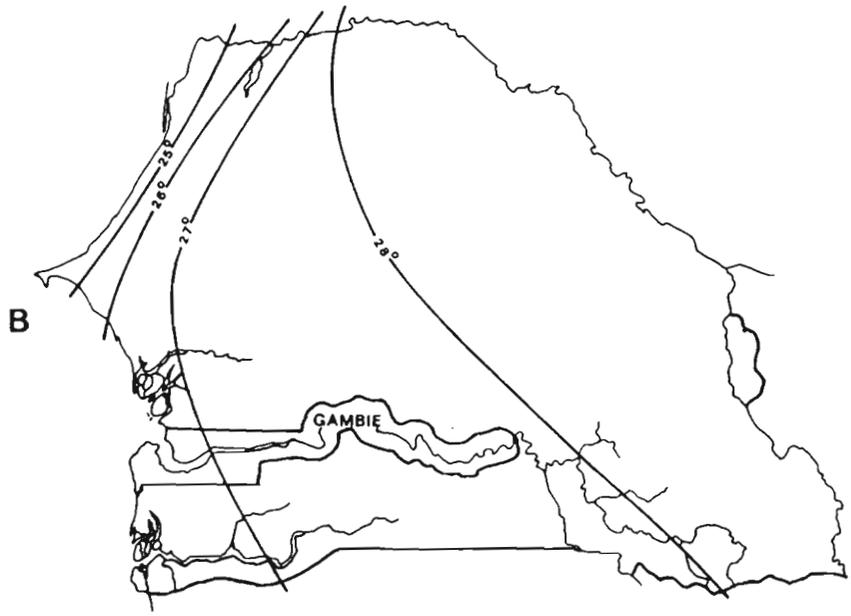
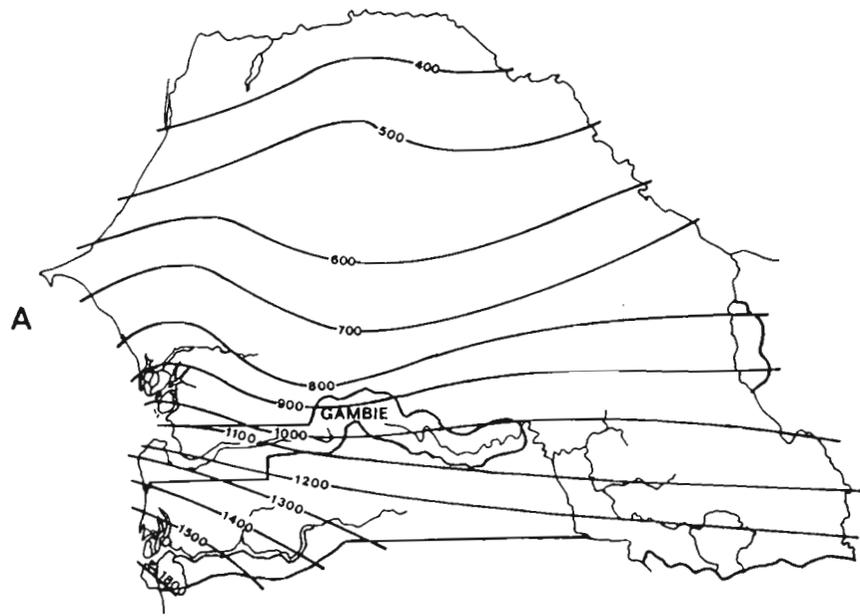


Figure n° 5: Climatologie

A Isohyètes moyennes annuels (d'après Leroux,1980)

B Isothermes moyens annuels (idem)

C Diagramme pluviométrique de DAKAR-YOFF en 1985

sèche plus longue. Le découpage de l'année en deux saisons est dû essentiellement à l'alternance de deux influences climatiques majeures : celle des alizés du nord en saison sèche d'une part, et celle de la mousson poussée par les alizés du sud en saison des pluies d'autre part. La rencontre de ces deux masses d'air opposées constitue le front intertropical (ou FIT). L'observation des positions du FIT permet de suivre l'avancée de la mousson, puis son recul au dessus du pays.

Les pluies apparaissent avec la remontée vers le nord de la mousson issue de l'anticyclone de Sainte-Hélène. La saison des pluies, appelée aussi hivernage débute en mai dans le sud du pays, au mois de juin ou juillet au niveau de Dakar et souvent plus tard dans le nord du pays. Elle se termine en Septembre ou Octobre selon la latitude avec l'avancée des alizés du nord. Nous avons représenté sur la figure n° 5 les isohyètes annuels sur l'ensemble du pays et le diagramme pluviothermique de Dakar en 1985 à titre d'exemple.

Durant la saison sèche, la frange côtière bénéficie de la fraîcheur apportée par l'alizé maritime issu de l'anticyclone des Açores, son humidité peut se déposer la nuit sous forme de rosées, mais il ne produit aucune pluie. L'intérieur du pays subit alors l'influence de l'harmattan, branche finissante de l'alizé continental saharien. C'est un vent sec, souvent chargé de sable et de poussières en suspension, qui souffle d'est en ouest : il ne produit pas de précipitations et provoque même une forte évaporation. Les températures moyennes annuelles (cf figure n° 5) vont en augmentant du littoral vers l'intérieur du pays où les amplitudes thermiques tant journalières qu'annuelles sont plus élevées.

5) Végétation :

La carte n° 4 représente les limites des différents domaines biogéographiques du Sénégal. Ceci est cependant assez théorique pour la moitié nord du pays : sous l'effet conjugué de la sécheresse, du surpâturage et de la déforestation, la distinction entre domaines sahélien et sahélo-soudanien n'est pas toujours évidente. Cette région est une savane sèche arbustive (Sahélien) à arborée (Sahélo-soudanien) où dominent les Acacias et que caractérisent aussi les Baobabs et une graminée, Cenchrus biflorus. Le domaine soudanien est une savane boisée plus humide où commencent à apparaître quelques grands arbres tels Khaya senegalensis (le

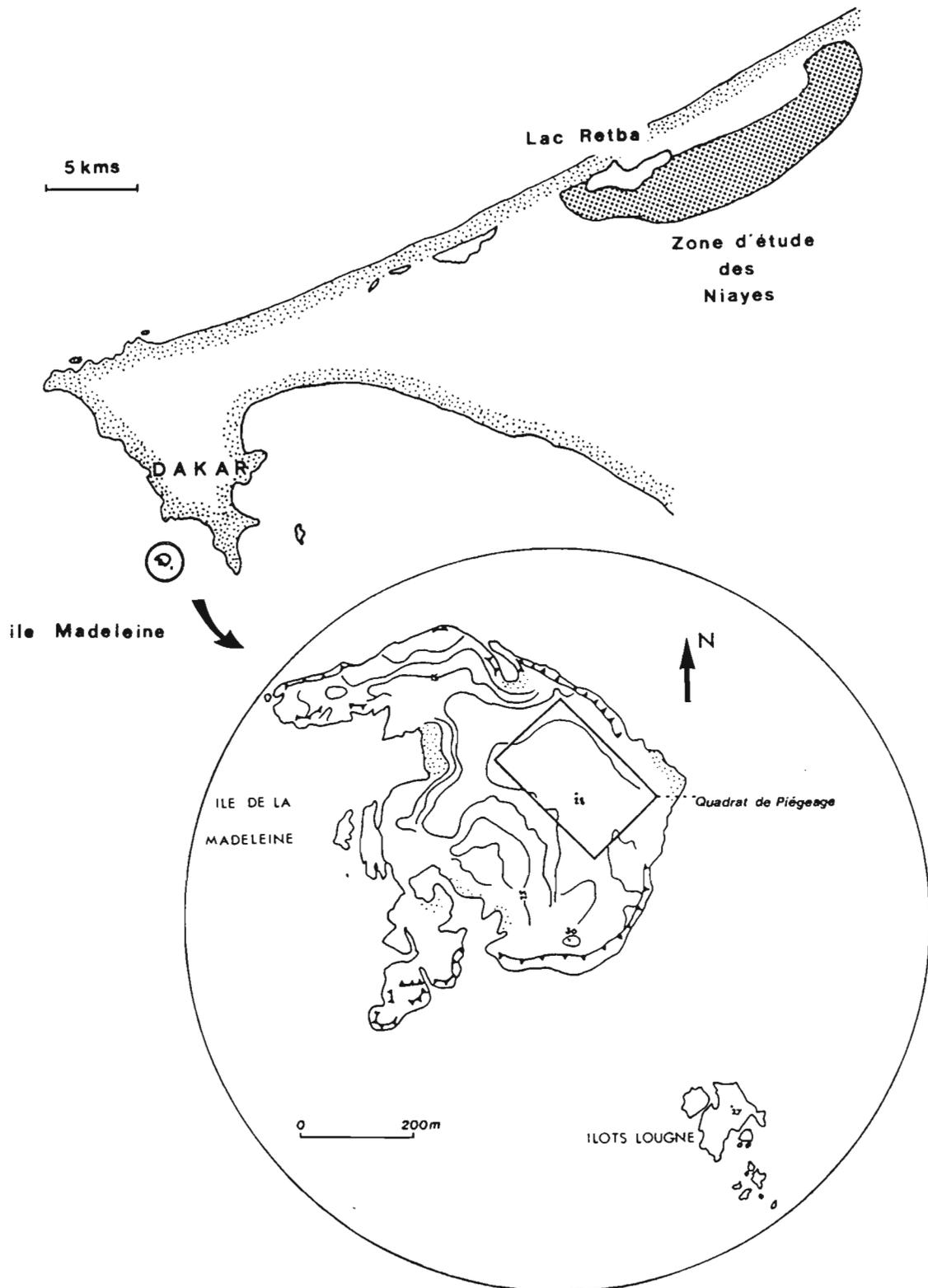


Figure n° 6: Situation de la zone d'étude des Niayes et de l'île Madeleine

caïcedrat), Pterocarpus erinaceus et Parkia biglobosa. Dans les bas-fonds et les vallées on trouve des peuplements de bambous et de palmiers-roniers. Le domaine soudano-guinéen correspond quant à lui théoriquement, à une forêt sèche ou l'on voit les premiers arbres de forêt tropicale, mais là aussi la déforestation est intense. Enfin le domaine subguinéen est naturellement celui de la forêt tropicale humide mais celle-ci ne subsiste plus que sur quelques hectares dans le Parc National de Basse-Casamance, le reste de la région étant aujourd'hui couvert de forêts dégradées, de plantations de palmiers à huile et de rizières.

Dans cette région, les mangroves occupent aussi une place importante comme dans le delta du Saloum.

III - Les principales zones d'étude

1) Le fleuve :

Il s'agit bien sûr du fleuve Sénégal. La région dont proviennent les échantillons est très humide : elle va de Richard-Toll à Dagana, villes séparées par une vingtaine de kilomètres. Les piégeages ont été essentiellement effectués dans les casiers rizicoles et dans les cultures maraîchères adjacentes. Il s'agit ici de cultures du riz à un stade industriel sur des périmètres irrigués de quelques centaines à un millier d'hectares.

2) Les Niayes :

Ce terme désigne à la fois une région et un milieu particulier. Au singulier c'est une dépression en arrière des dunes cultivée en maraîchage : tomates, piments, oignons, aubergine, niébe (haricot)... Au pluriel c'est une région située au Nord-est de Dakar et qui s'étend le long de la côte sur une centaine de kms. La plupart des captures de rongeurs ont été réalisées entre le village de Niaga au sud du lac Retba et celui de M'Baouane à une dizaine de kms plus au nord : cf figure n° 6.

3) Les îles de la Madeleine :

Il s'agit d'un complexe d'origine volcanique

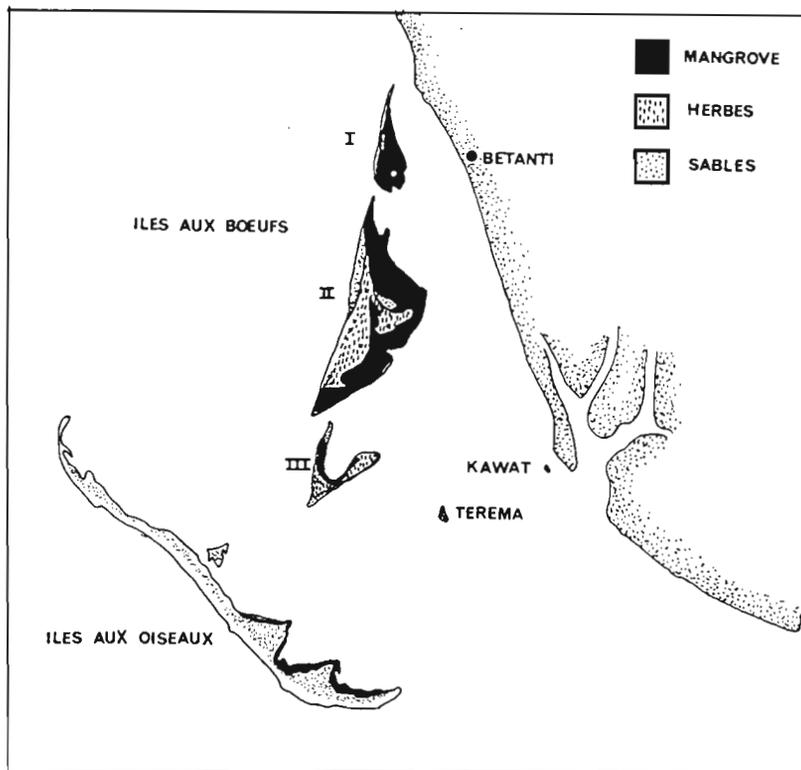
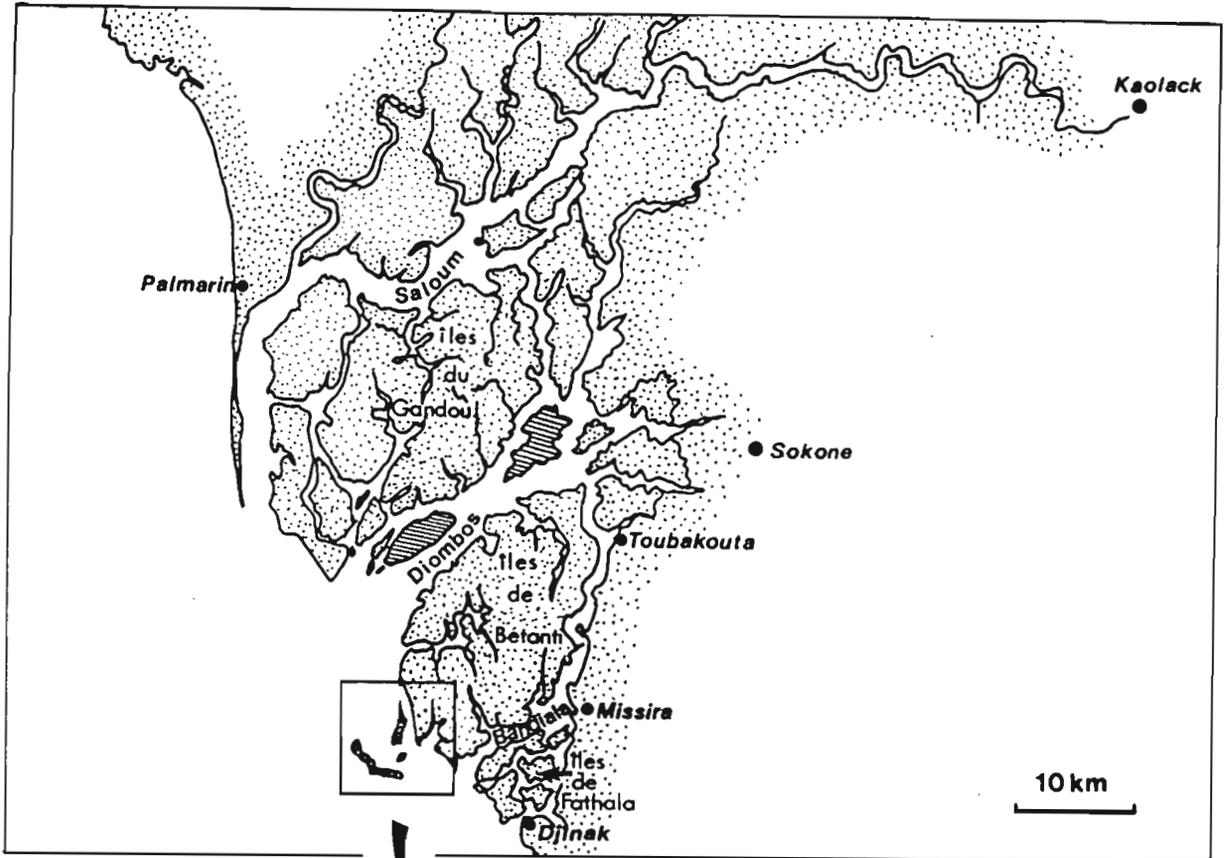


Figure n° 7: Situation des îles du Saloum

situé à environ 2 kms au large de Dakar : cf figure n° 6. Il se compose d'une île principale, souvent appelée Ile aux serpents, et d'un chapelet d'îlots rocheux : les îlots Lougne. Nous avons installé un quadrat de piégeage sur l'île principale, plus précisément sur le plateau central situé à 25 m d'altitude : d'un côté il descend en pente douce recouverte de végétation vers l'anse Hubert, les autres flancs du plateau sont des falaises abruptes constituées d'orgues basaltiques. Cette île a une superficie d'une quinzaine d'hectares environ et elle est isolée du continent depuis 8 000 ans mais des traces d'occupation humaine plus récente, jusqu'il y a 1 000 ans environ, sont bien documentées (Descamps, 1982). La végétation de l'île a été étudiée par Adam (1961) et Lo et Maynard (1982), ils notent : un appauvrissement de la diversité spécifique par rapport à la presqu'île du Cap-Vert, la présence d'espèces soudano-guinéennes relictuelles (témoins d'un passé plus humide) et de quelques plantes cultivées (vestiges de diverses tentatives de culture à l'époque coloniale).

4) Le delta du Saloum :

Cette région est située juste au nord de la frontière avec la Gambie. La figure n° 7 est reprise de Granjon (1987) auquel nous renvoyons pour une description détaillée du climat et des zones de végétation. Comme nous l'avons déjà signalé ce delta n'est plus alimenté en eau douce, les chenaux (ou bolons) sont envahis par la mer et bordés de mangrove. Pour la partie continentale de cette région, les piégeages ont été effectués d'une part dans les environs de Palmarin et d'autre part entre Sokone et Bakadadji. La zone "amphibie" a été échantillonnée autour du village de Bétanti. Les rongeurs insulaires proviennent de deux groupes d'îles. Tout d'abord deux grandes îles, Poutak et Gouk, recouvertes d'une végétation herbacée et arbustive dense et ceinturées de mangrove ; elles sont situées sur le Diombos et on y trouve des villages saisonniers de pêcheurs. Enfin le groupe de petites îles situées au large de Bétanti. Il s'agit de bancs de sables recouverts en partie de végétation herbacée et arbustive pour certains (Iles aux Boeufs n° 2 et 3, et Terema) ou seulement de végétation rampante (Ile aux boeufs n° 1, Ile aux Oiseaux et Kawat), et de la mangrove le long de leur côte est (sauf pour Terema). Les îles aux Boeufs et Kawat sont séparés de Bétanti par des chenaux peu profonds, qui s'assèchent partiellement à marée

basse et permettent le passage des troupeaux.

5) La Basse-Casamance :

Nos captures ont été réalisées entre le fleuve Casamance et la frontière avec la Guinée-Bissau dans 3 localités différentes. La 1^{ère} est celle de Diattacounda située à 60 kms à l'est de Ziguinchor : nous y avons capturé des Mastomys dans les rizières et dans des zones marécageuses. Les deux autres localités sont situées à la même distance de Ziguinchor mais du côté ouest, près de la mer. Il s'agit tout d'abord du Parc National de Basse-Casamance, dernier sanctuaire de la forêt guinéenne au Sénégal, les Mastomys y ont été piégés dans des savanes humides bordant la forêt. Enfin la dernière localité prospectée est celle de Kabrousse où les piégeages ont été réalisés dans des rizières. Celles-ci comme à Diattacounda sont très différentes de celles du nord du Sénégal : il s'agit ici de petites parcelles villageoises cultivées avec du riz pluvial.

6) Le Département de Kédougou :

C'est la partie extrême de la région du Sénégal-Oriental et du pays, située aux frontières de la Guinée-Conakry et du Mali. Du fait du relief et de la pluviométrie, cette région est fortement boisée, les principales cultures sont le mil et surtout le coton. Dans cette région nous avons piégé dans les villages, dans les cultures, ainsi que dans les zones les plus humides : dépressions plus ou moins marécageuses et bordures des cours d'eau.

ETUDE CARYOLOGIQUE

I - INTRODUCTION

Les premiers caryotypes du genre Mastomys, comme ceux de nombreux rongeurs africains, sont dus à R. Matthey. Dès 1954 il mettait en évidence le premier nombre diploïde ($2N$) connu pour ce genre, soit $2N = 36$ sur un animal provenant d'Afrique du Sud. L'année suivante il découvrait un nouveau caryotype, $2N = 32$ (Matthey, 1955) sur un individu de Côte d'Ivoire et enfin en 1958 il confirmait ce que Petter (1957) avait montré l'année précédente par la morphologie : l'existence de deux espèces sympatriques en Afrique de l'Ouest, ceci grâce à la découverte du 3^{ème} nombre diploïde connu à ce jour chez Mastomys : $2N = 38$. Matthey (1966a) a mis en évidence un peu plus tard, l'existence d'un polymorphisme du nombre fondamental (NF) chez l'espèce à $2N = 32$ chromosomes. Dans les années 60 et 70 de nombreux auteurs ont réalisé des caryotypes de Mastomys malheureusement sans noter le nombre fondamental, ce qui les rend aujourd'hui peu utilisables.

Un nouveau pas a été franchi à la fin des années 70 avec l'apparition d'études ne se limitant plus à quelques individus mais portant sur plusieurs dizaines, voire même des centaines et couvrant l'ensemble d'un pays: ainsi Lyons et al (1977), Green et al (1978), Gordon (1978) et Lyons et al, (1980) au Zimbabwe, Hallet (1979), Green et al (1980) en Afrique du Sud et Robbins et al (1983) en Sierra Leone. Certains de ces travaux ont été couplés à des analyses électrophorétiques des hémoglobines qui permettent dans ces pays de distinguer sans ambiguïté les 2 caryotypes en présence: $2N = 38$ et $2N = 32$ pour la Sierra Leone, $2N = 36$ et $2N = 32$ pour l'Afrique du Sud et le Zimbabwe. Ce sont ces mêmes auteurs (Lyons et al, 1977 et 1980), au Zimbabwe, qui ont publié les premiers résultats d'identification des chromosomes par marquage G et C .

Au Sénégal l'existence de deux caryotypes différents a été signalée par Hubert et al (1973). Chacun d'eux correspondant à une espèce et dénommés selon Petter (1977) : M. erythroleucus pour le nombre diploïde de 38 chromosomes et M. huberti pour le $2N = 32$. Viegas-Péquignot et al (1983 et 1986) ont publié les résultats du marquage R (réciproque de G) pour M. huberti. Enfin il faut signaler une tentative de synthèse sur la distribution des

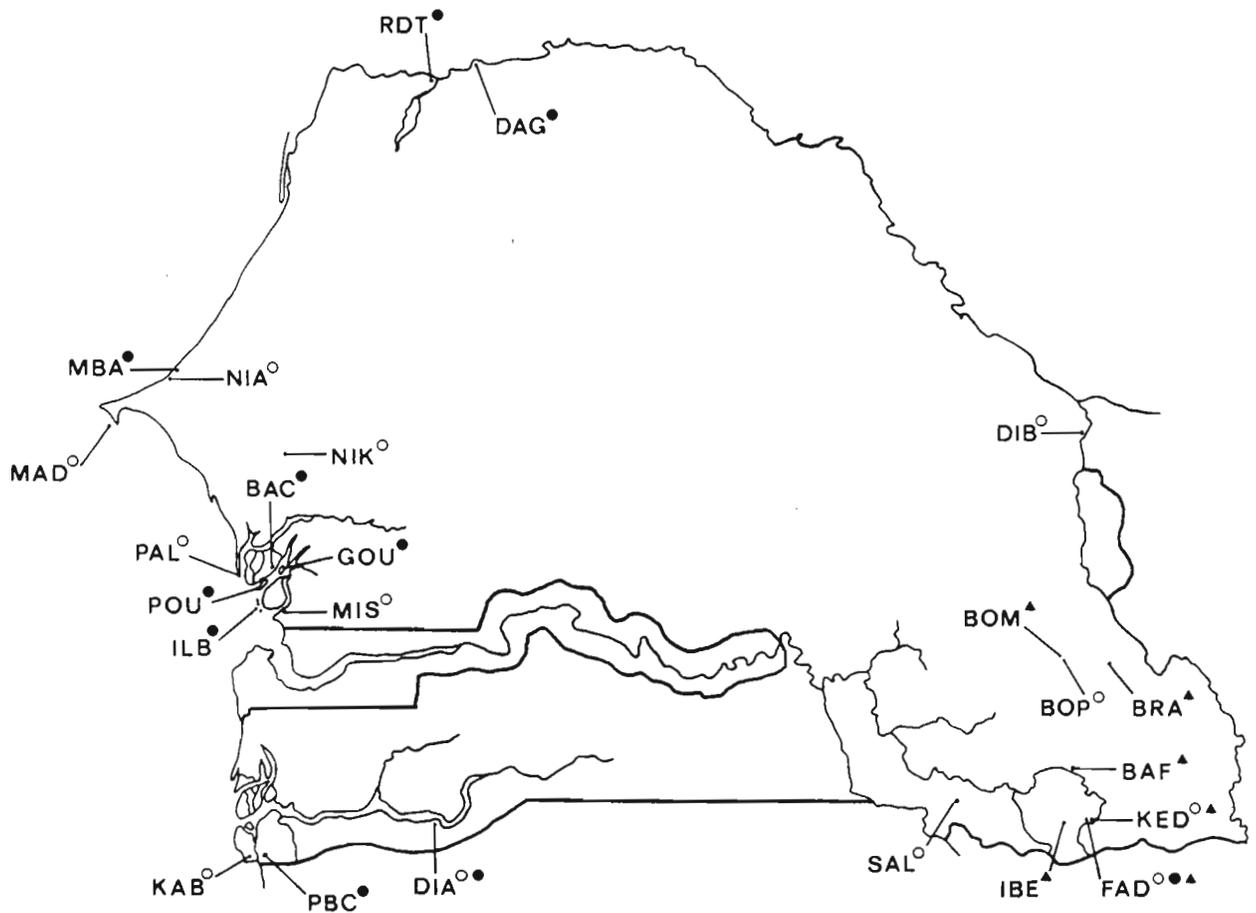


Figure n° 8: Localités de provenance des individus caryotypés
(○=*M. erythroleucus*, ●=*M. huberti*, ▲=*M. cf natalensis*)

BAC = Bachalou	KAB = Kabrousse
BAF = Bafoundou	KED = Kédougou
BOM = Bombou-Mandingue	MAD = Madeleine
BOP = Bombou-Peulh	MBA = M'baouane
BRA = Bransan	MIS = Missira
DAG = Dagana	NIA = Niaga
DIA = Diattacounda	NIK = Niakhar
DIB = Diboli	PAL = Palmarin
FAD = Fadiga	PBC = Parc Basse-Casamance
GOU = île Gouk	POU = île Poutak
IBE = Ibel	RDT = Richard-toli
ILB = île aux boeufs	SAL = Salémata

caryotypes du genre dans toute l'Afrique, réalisée par Hubert et al (1983).

D'après les travaux de Hubert et al (1973 et 1983) et nos propres observations, les M. huberti ($2N = 32$) caractérisés par un pelage noir, sont inféodés, au Sénégal, aux zones humides. La capture d'individus à pelage noir dans les villages de l'extrême sud-est du pays, nous a amené à nous demander s'il existait une seule espèce à pelage noir. D'autre part des différences importantes entre les nombres fondamentaux (NF) publiés, en particulier pour les $2N = 32$, nous ont étonné. Aussi nous a-t-il paru important de commencer par clarifier la situation caryologique du genre Mastomys au Sénégal. Il est en effet indispensable avant toute étude écologique de disposer de bases taxonomiques solides : c'est à dire de savoir combien d'espèces sont en présence et comment les caractériser. Dans toutes les situations précédentes (Afrique du Sud, Zimbabwe, Sierra Leone) c'est la caryologie qui a permis cela au sein du genre Mastomys.

II - MATERIEL ET METHODES

Cette étude a porté sur une centaine d'individus du genre Mastomys, provenant de captures dans la nature ou de notre élevage. La localisation des lieux de capture est indiquée sur la figure n° 8. Des hybrides issus de croisements en captivité entre les trois groupes caryologiques mis en évidence, ont été aussi analysés.

Les caryotypes ont été obtenus à partir de cellules de la moëlle osseuse extraite des fémurs d'individus autopsiés. Le protocole expérimental employé est décrit par Britton-Davidian (1985). Quelques préparations ont également été réalisées à partir de testicules afin d'étudier la méïose, toujours selon les méthodes indiquées par Britton-Davidian (1985). Des cultures de lymphocytes sanguins ont été tentées sur une dizaine d'individus, sans résultats pour le moment. Les marquages G et C n'ont été réalisés que sur quelques individus, selon les techniques de Seabright (1971) pour le marquage G et de Sumner (1972) pour le marquage C.

Les préparations sur lame ont été observées avec un microscope à contraste de phase Zeiss, à l'aide d'un objectif 100x à immersion. Le microscope est équipé d'un boîtier photographique Zeiss C 35 M. Un minimum de cinq mitoses a été compté pour chaque individu et au moins trois d'entre elles ont été photographiées. Pour les individus présentant des anomalies du

nombre diploïde (2N), nous avons alors vérifié entre 40 et 50 mitoses pour chacun d'entre eux.

Les différents caryogrammes sont préparés de la façon suivante : à partir de la photographie d'une mitose, les chromosomes homologues sont associés par paire selon leur taille et leur morphologie. Cette dernière a été déterminée comme suit :

- M = chromosome métacentrique : les deux bras du chromosomes ont une taille sensiblement équivalente.

- SM = chromosome submétacentrique : le chromosome est formé d'un bras court et d'un bras long.

- Ac = chromosome acrocentrique : un seul bras est présent, le centromère étant terminal.

III - RESULTATS

1) Description des caryotypes

Tous les individus analysés se répartissent en trois caryotypes caractérisés par un nombre diploïde et un nombre fondamental différents. Une seule exception a été relevée : un des individus capturés présentait un nombre diploïde intermédiaire entre 2 de ces 3 caryotypes. De plus, à l'intérieur de chaque caryotype, l'analyse caryologique a mis en évidence des variations du nombre fondamental autosomal (nombre de bras présents dans les autosomes, NFa).

a) Caryotypes à 2N = 38 et NFa = 52 à 54 :

41 individus ont pu être rattachés à cette formule. Le caryotype de ce premier groupe est schématisé sur la figure n° 9A. Il se caractérise donc par un nombre diploïde (2N) de 38 et un nombre fondamental autosomique (NFa) variant de 52 à 54. Le caryotype standard de ce groupe comprend :

- 4 paires de chromosomes submétacentriques (SM)
- 4 paires de métacentriques (M)
- 10 paires d'acrocentriques (Ac)
- le chromosome X est un grand métacentrique
- le chromosome Y est un submétacentrique d'une taille égale au 2/3

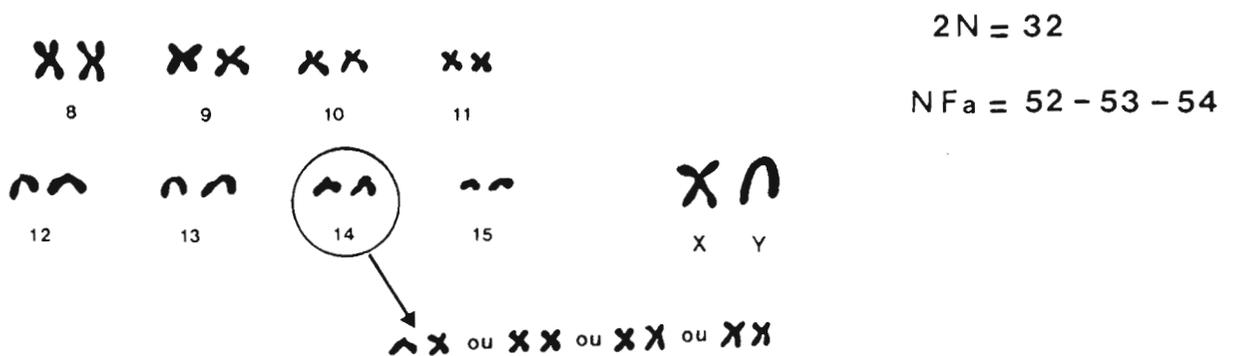
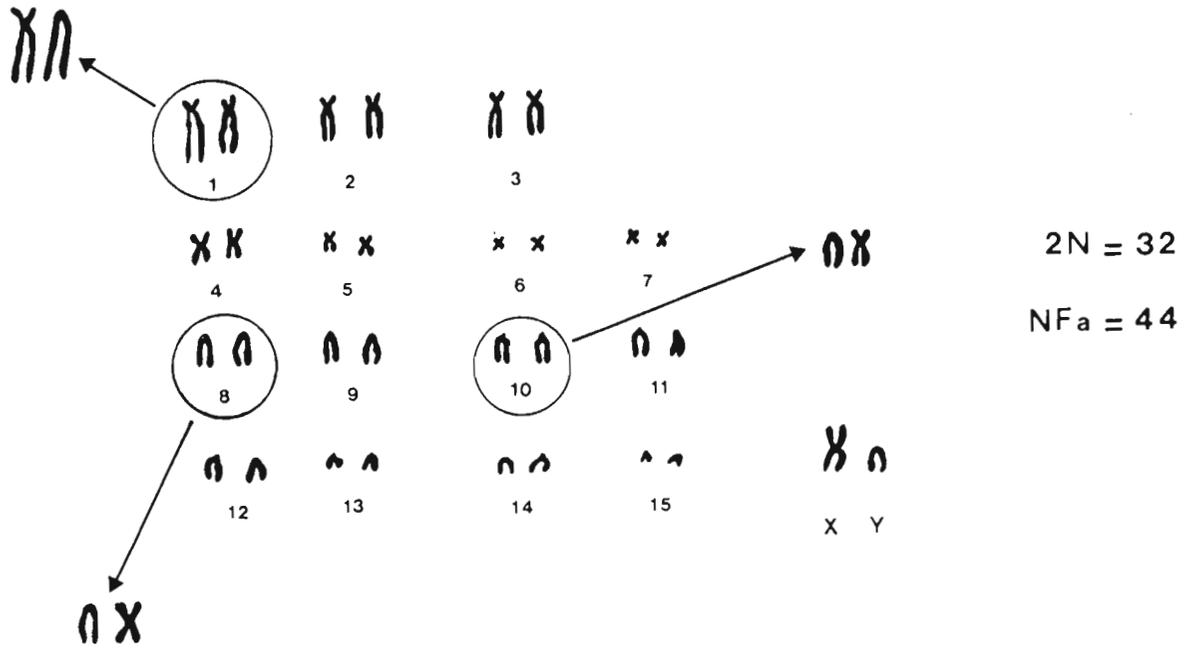
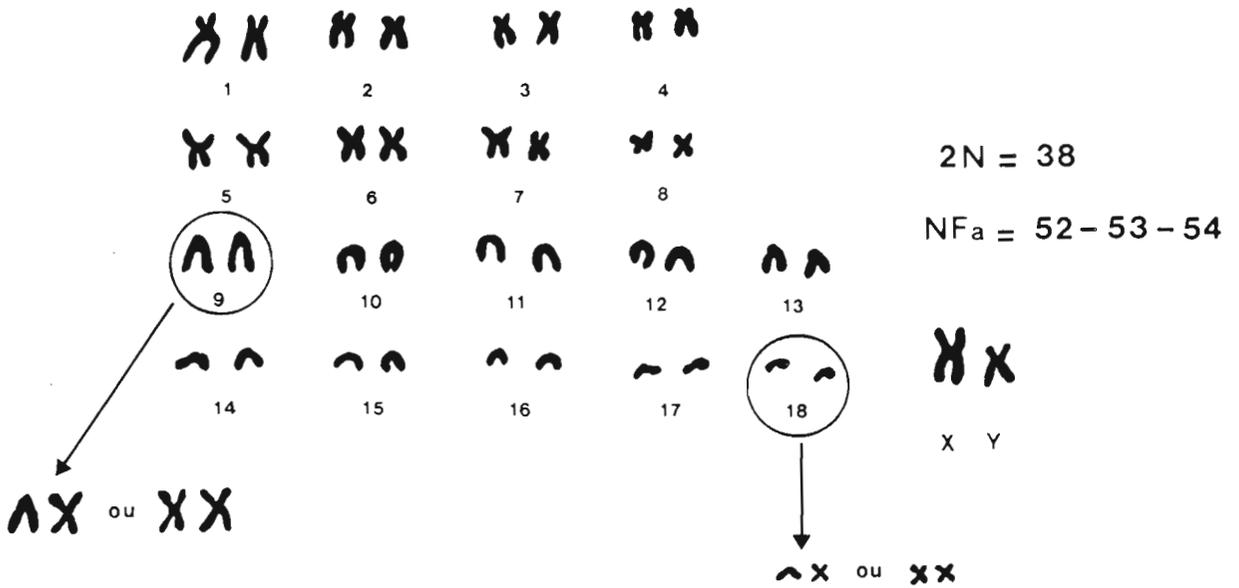


Figure n° 9: Les trois groupes chromosomiques:
caryotype standard et polymorphisme observé

du chromosome X environ.

Au cours de cette étude, deux types de variations de ce caryotype standard ont été relevés, l'un concernant le nombre diploïde et le deuxième le nombre fondamental. Parmi les individus analysés, 4 ont en effet présenté un cas de mosaïcisme chromosomique : en effet, 8 à 10% des mitoses seulement possédaient 38 chromosomes, 65-82% 39 chromosomes et 10-25% 40 chromosomes. La nature de ces chromosomes supplémentaires et la cause de ce mosaïcisme n'ont pas pu être déterminées.

La variabilité du NFa est due à un polymorphisme observé sur 2 paires différentes (cf. fig. n° 9A). Le polymorphisme de la paire n° 17 est le moins fréquent : nous avons trouvé 8 individus hétérozygotes Ac - M et 1 individu homozygote M - M. Enfin la paire n° 9 est de loin la plus variable :

- 13 homozygotes Ac - Ac
- 13 hétérozygotes Ac - M
- 9 homozygotes M - M

Pour 2 individus, la mauvaise qualité des préparations ne nous a pas permis de déterminer le nombre fondamental. D'après les résultats précédents, le NFa pouvait donc théoriquement varier de 50 à 56 dans ce groupe. En réalité nous n'avons observé que 3 valeurs différentes : 52, 53 et 54. Ceci est dû au fait que nous n'avons pas observé d'individu présentant plus d'une paire de chromosomes différente du caryotype standard. Ce polymorphisme ne peut pas être relié à l'origine géographique des individus. On peut trouver dans une même localité les 3 formules possibles pour les paires n° 9 et n° 17.

b) Caryotype à $2N = 32$ et $NFa = 44$:

Ce caryotype est représenté sur la figure n° 9B. Ce groupe auquel se rapportent 29 individus, présente une formule remarquablement stable par rapport au précédent. Le nombre diploïde est constant et le NFa ne diffère de 44 que chez 3 individus : deux d'entre eux présentent une variation pour une seule paire (la n° 1 ou la n° 8), le 3^{ème} est hétérozygote pour les paires n° 1 et n° 10. Pour la quasi totalité des individus la formule chromosomique s'établit donc comme suit :

- 3 paires de submétacentriques
- 4 paires de métacentriques
- 8 paires d'acrocentriques
- le chromosome X est un grand métacentrique

- le chromosome Y est un acrocentrique de taille sensiblement égale à la moitié du X.

c) Caryotype à $2N = 32$ et $NFa = 52$ à 54

17 individus présentant cette formule ont été étudiés. Le caryotype standard et les variations observées sont indiquées sur la figure n° 9C. Le nombre diploïde ($2N$) est comme dans le groupe précédent de 32 mais le NFa est ici très différent et de plus très variable. Le polymorphisme ne porte dans ce groupe que sur une seule paire. Il s'agit de la paire n° 14 que l'on peut rencontrer sous 5 formes :

- homozygote Ac - Ac : 3 individus
- hétérozygote Ac - M : 1 "
- homozygote M - M : 3 "
- hétérozygote M - SM : 4 "
- homozygote SM - SM : 4 "

Mis à part, cette paire n° 14, le restant du caryotype est identique chez tous les individus observés et se compose de :

- 7 paires de submétacentriques
- 4 paires de métacentriques
- 3 paires d'acrocentriques
- le chromosome X est un grand métacentrique
- le chromosome Y est un acrocentrique, aussi grand que le X.

2) Hybrides

a) Dans la nature

Un seul hybride naturel a été trouvé. Il s'agit d'un individu femelle issu d'un croisement entre les 2 groupes à $2N = 32$ chromosomes comme l'indique sa formule chromosomique qui est de : $2N = 32$, $NFa = 49$.

b) En captivité

Nous avons réussi, avec des succès variables, à croiser entre eux les 3 groupes chromosomiques définis précédemment (cf chapitre Reproduction) mais nous n'avons pu analyser que 2 types d'hybrides.

Nous avons tout d'abord réalisé les caryotypes de 5 individus issus de croisements entre $2N = 38/NFa = 52$ à 54 et $2N = 32/NFa = 44$. Quatre de ces

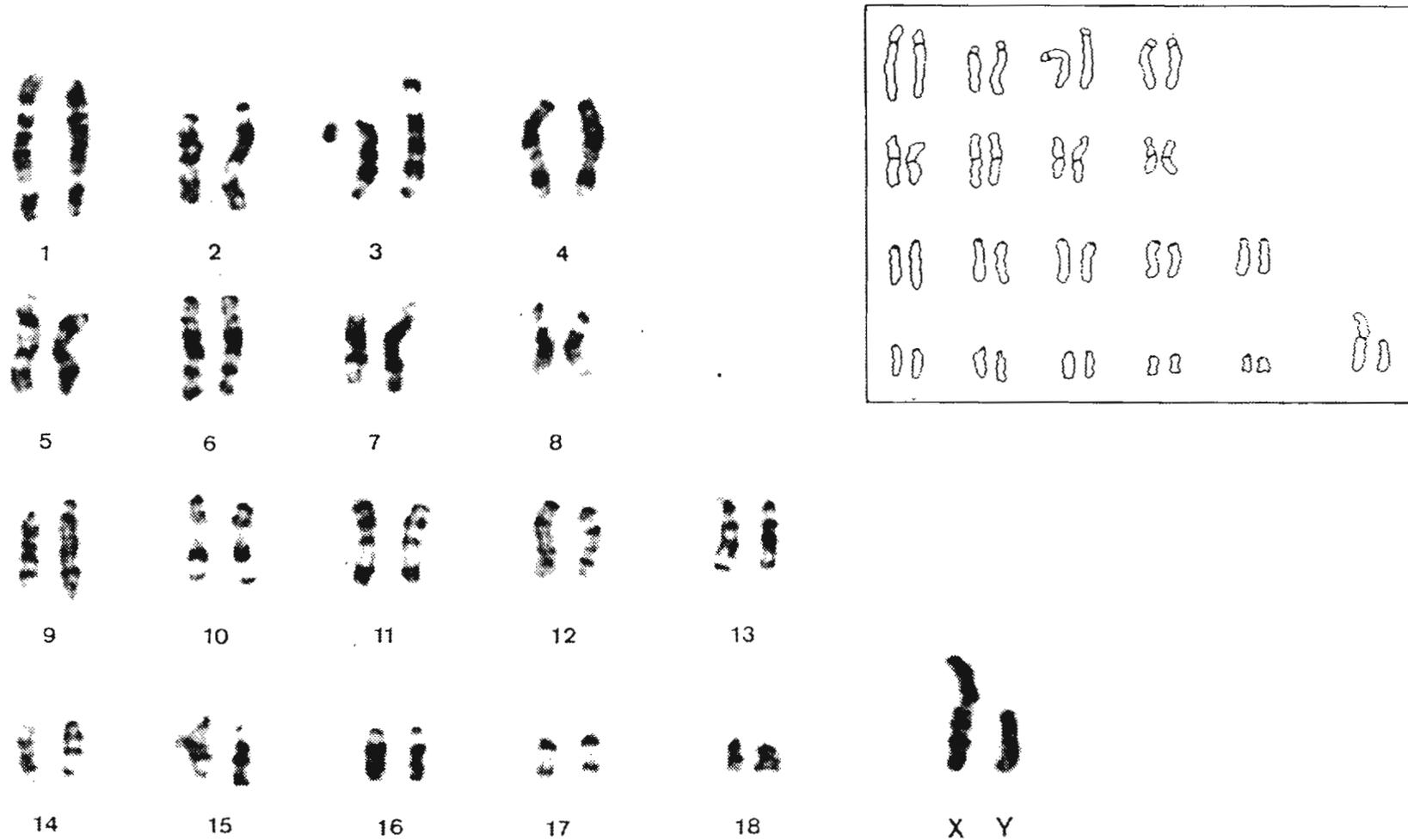


Figure n° 10: Marquage G (photos) et marquage C (schémas) pour le caryotype $2n=38$ / $NFa=52-54$

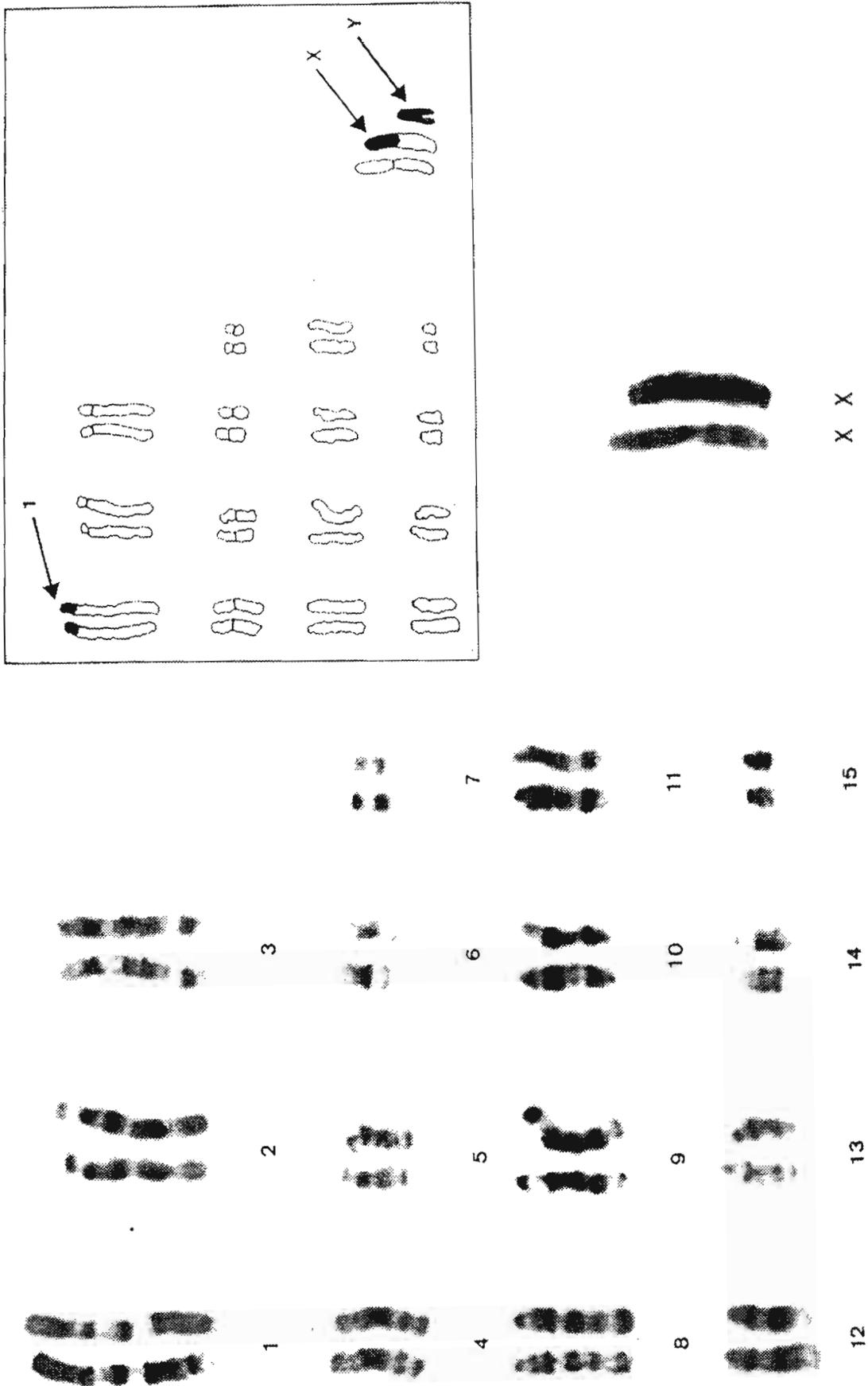


Figure n° 11: Marquage G (photos) et marquage C (schémas) pour le caryotype $2n=32 / NPa=44$

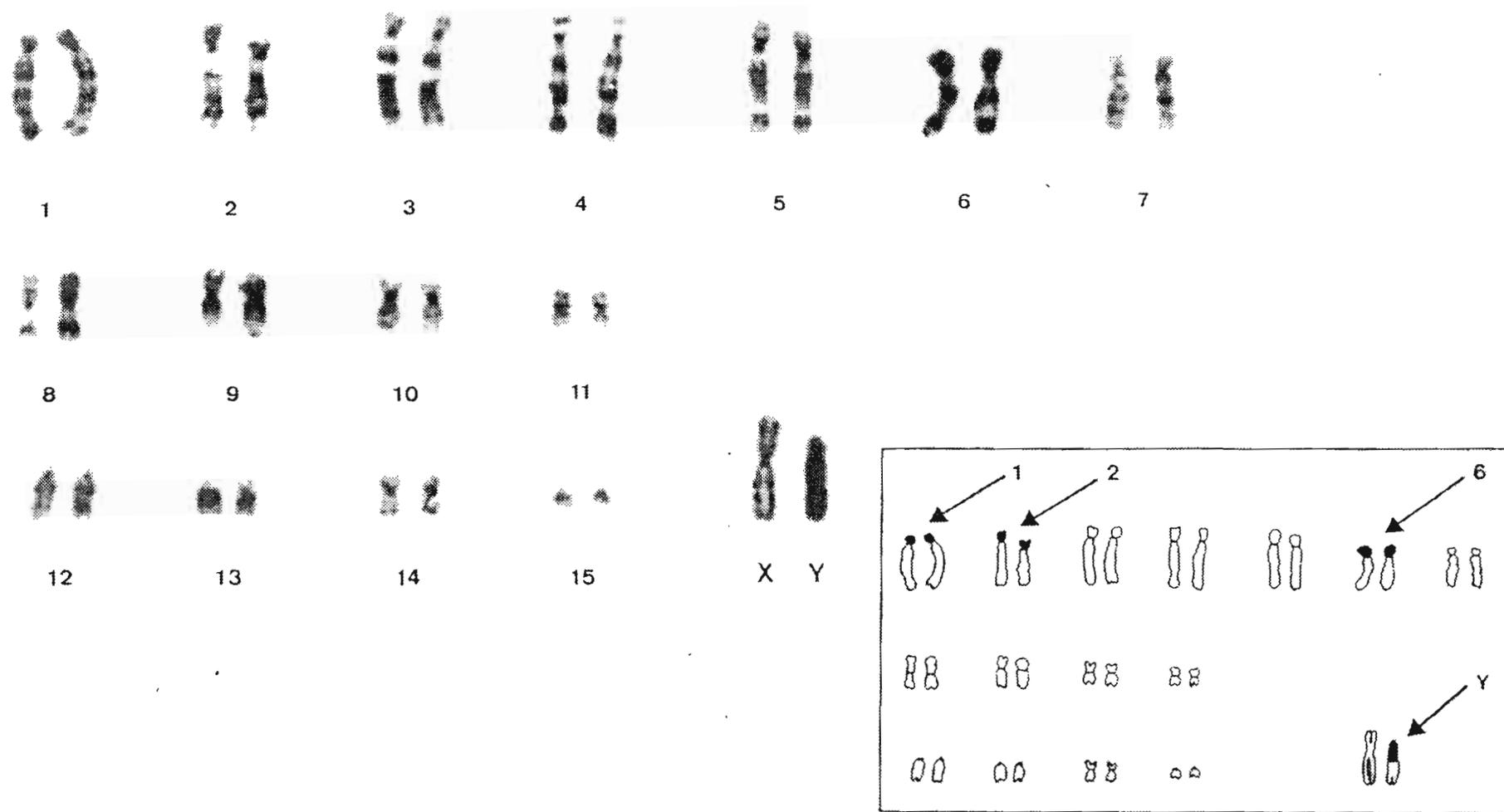


Figure n° 12: Marquage G (photos) et marquage C (schémas) pour le caryotype 2n=32 / NFA=52-54

hybrides ont un $2N$ de 35, le 5^{ème} présente aussi bien des mitoses à 34 chromosomes, qu'à 35 et 36 chromosomes. Le NFa n'a pu être établi que pour 3 d'entre eux : il est de 48 pour un mâle et une femelle, de 49 pour un 2^{ème} mâle.

Six hybrides entre les 2 groupes chromosomiques à $2N = 32$ ($NFa = 44$ et $NFa = 52$ à 54) ont été analysés. Tous ont la même formule chromosomique : un $2N$ de 32 comme leurs parents et un NFa de 50. Un fait important à noter : à l'autopsie 2 d'entre eux présentaient des fémurs atrophiés, phénomène que nous n'avions jamais observé auparavant.

3) Caractérisation des caryotypes par marquage G et C

Nous présentons un exemple pour chaque groupe chromosomique des résultats obtenus par marquage G dans les figures 10, 11 et 12. La disposition des bandes claires et sombres ainsi obtenus permet d'abord de caractériser chaque chromosome et ensuite de tenter d'établir des homologies entre les 3 caryotypes. Actuellement le dépouillement de ces résultats n'est pas terminé mais nous avons déjà pu mettre en évidence un certain nombre d'homologies, en combinant ces résultats avec ceux du banding C que nous présentons ci-après. Pour cette raison et aussi parce qu'il ne s'agit à ce stade de l'étude que d'hypothèses, nous repousserons la présentation de ces homologies dans la partie Discussion de ce chapitre.

Les figures n° 10, 11 et 12 présentent pour chaque groupe chromosomique un schéma (d'après photos) du marquage C. On note que pour le groupe chromosomique à $2N = 38$ seuls les centromères apparaissent marqués en noir. Pour le groupe à $2N = 32$ et $NFa = 44$ on remarque en plus des zones sombres sur les bras du chromosome n° 1, sur le X et le Y. Enfin le groupe à $2N = 32$ et $NFa = 52$ à 54 présente lui un marquage encore plus important puisqu'il concerne les paires n° 1, n° 2, n° 6, et le chromosome Y.

IV - DISCUSSION :

1) Systématique :

La diversité caryotypique mise en évidence chez les mammifères depuis de nombreuses années, a conduit à l'utilisation de marqueurs cytogénétiques en systématique. Dans le genre Mastomys, cet outil a permis de caractériser 3 espèces en Afrique, possédant des nombres diploïdes différents: $2n=38$, 36 et 32. L'étude de ce genre au Sénégal a mis en évidence 3 entités caryotypiques dont l'une correspond au groupe décrit précédemment avec un nombre diploïde de 38 chromosomes. En revanche, l'existence de deux caryotypes ayant tous deux 32 chromosomes mais se distinguant par des Nfa différents pose le problème de leur rattachement aux espèces connues. De plus, le critère chromosomique en soi ne permettant pas de définir une espèce, nous proposons, dans un premier temps, de résoudre le statut taxonomique de ces caryotypes par l'analyse de leurs interactions en sympatrie et leurs capacités d'hybridation, puis de les rattacher aux taxons définis par les auteurs précédents.

a) Critère de sympatrie

Les captures effectuées à travers tout le pays ont permis de mettre en évidence la distribution de ces trois caryotypes. Le groupe $2n=38$ est le plus étendu et se trouve en sympatrie d'une part avec celui à $2n=32$ (Nfa=44) sur la côte Ouest, et d'autre part avec celui à $2n=32$ (Nfa=54) dans le Sud-Est du Sénégal. Dans ces deux régions, des cas de syntopie ont été relevés, le premier dans les Niayes du Cap-Vert (Ouest) et le deuxième dans les villages du département de Kédougou (Est). Un cas exceptionnel de syntopie temporaire des trois groupes chromosomiques a été mis en évidence dans la localité de Fadiga (Sud-Est). Parmi tous les individus analysés dans les localités de syntopie, un seul hybride a été rencontré, provenant de Fadiga, et qui, d'après son caryotype, correspond à un hybride de première génération entre les deux formes à $2n=32$.

b) Fertilité

Les expériences de croisement en captivité entre les trois groupes chromosomiques ont permis d'obtenir des hybrides, mais l'analyse des résultats montre que le succès reproducteur dans son ensemble est plus réduit que celui des croisements entre individus du même groupe.

Dans le cas de croisements entre des individus à $2n=38$ et l'un ou l'autre des groupes à $2n=32$, le succès reproducteur est moindre, et la

fertilité et la survie des jeunes sont nettement réduites. Les croisements entre les deux groupes à $2n=32$ ne présentent pas les caractéristiques précédentes, mais la présence de malformations du fémur chez 2 des 6 hybrides autopsiés souligne l'existence d'éventuels problèmes développementaux.

L'existence de 3 groupes chromosomiques distincts dans les localités de sympatrie et de syntopie, ainsi que l'absence quasi complète d'hybrides naturels, montrent qu'ils se comportent comme trois espèces biologiques. Malgré l'interfécondité dont ils font preuve en laboratoire, l'hybridation dans la nature est un événement rare, ce qui suggère l'existence de mécanismes d'isolement prézygotiques.

c) Attribution spécifique

En nous fondant sur les travaux antérieurs de divers auteurs, nous proposons la nomenclature suivante pour ces trois espèces :

- la 1^{ère} dont la formule chromosomique est $2N = 38/NFa = 52-54$ se distingue des 2 autres par son pelage : tous les individus ont un pelage dorsal brun et un pelage ventral crème. Ceci correspond bien à l'espèce décrite sous le nom de M. erythroleucus par Petter (1957) et dont le caryotype a été publié par Matthey (1958).

- la 2^{ème} espèce présente un caryotype de $2N = 32/NFa = 44$. Ce Nfa n'est actuellement connu que du Sénégal. Il s'agit ici des Mastomys à pelage noir, inféodés aux milieux humides signalés par Hubert et al (1973) et dénommés M. huberti par Petter (1977).

- la 3^{ème} formule chromosomique, $2N = 32/NFa = 52-54$ est nouvelle pour le Sénégal mais c'est la plus largement répandue dans l'aire de répartition du genre. Elle a été décrite pour la 1^{ère} fois par Matthey (1955) en Côte d'Ivoire, puis découverte par ce même auteur au Congo, en République Centrafricaine et au Tchad (Matthey, 1965, 1966a et b). Plus récemment Hallett (1977, 1979) a montré son existence en Afrique du Sud et Lyons et al (1977) ont fait de même au Zimbabwe. Enfin Capanna et al (1982) ont eux aussi trouvé ce caryotype en Somalie. Green et al (1980) ont proposé une révision systématique du genre Mastomys pour l'Afrique australe, basée sur la comparaison des localités d'origine des types des différentes espèces et la répartition des deux caryotypes connus dans la même région : ils en concluent que la formule à $2N = 36/NFa = 56$ doit être attribuée à l'espèce

M. coucha tandis que le caryotype $2N = 32/NFa = 52-54$ correspond à M. natalensis. Nous suivrons désormais cette opinion et appellerons les Mastomys du Sénégal présentant la même formule : M. cf natalensis. Nous utiliserons la restriction "cf" dans l'attente d'une comparaison directe entre des individus du Sénégal et ceux d'Afrique du Sud : en effet les résultats du banding G montrent une similitude quasi complète avec les figures présentées par Capanna et al (1982) en Somalie, mais quelques différences apparaissent avec celles publiées par Lyons et al (1980) pour le Zimbabwe.

En résumé :

- $2N = 38/NFa = 52 \text{ à } 54$ — M. erythroleucus
- $2N = 32/NFa = 44$ — M. huberti
- $2N = 32/NFa = 52 \text{ à } 54$ — M. cf natalensis

2) Polymorphisme du nombre fondamental autosomique :

Au sein de chaque espèce le nombre diploïde (2N) est constant si l'on excepte les 4 M. erythroleucus présentant des chromosomes surnuméraires pour une majorité de mitoses, par contre le NFa est lui variable.

Chez M. cf natalensis, les variations du NFa correspondent à des remaniements de la paire 14 qui peut se présenter sous 3 formes: submétacentrique (forme standard), métacentrique et acrocentrique. L'analyse par le marquage G ne distingue pas les formes acrocentriques des formes submétacentriques, mais indique néanmoins que la forme acrocentrique (ou submétacentrique) est dérivée de la forme métacentrique par une inversion péricentrique. En outre, ce chromosome présente parfois un segment hétérochromatique. Malgré la petite taille du chromosome 14 qui rend difficile l'étude des modifications de sa morphologie, des analyses plus étendues permettront de vérifier si ce chromosome est impliqué dans deux remaniements distincts : ajout d'hétérochromatine et inversion péricentrique, rendant compte des trois morphologies observées. La présence dans une même population de ces différentes formes identifiées sur des préparations sans marquage suggère qu'elles constituent un polymorphisme chromosomique.

Le polymorphisme observé pour la paire n° 14 chez M. cf natalensis n'est pas nouveau pour cette espèce. Matthey (1966) l'avait signalé au Tchad, Lyons et al (1980) l'ont à leur tour découvert au Zimbabwe. De même Hallett(1979) indique 3 paires d'acrocentriques chez M. natalensis en Afrique

du Sud et en Namibie, au lieu de 4 paires chez des individus provenant du Zimbabwe. Matthey (1966), qui ne disposait pas à l'époque des techniques de banding, attribuait ce polymorphisme à une inversion péricentrique. Cette opinion a été confirmée par Lyons et al (1980) à partir de l'observation des bandes G. Capanna et al (1982) résument les données antérieures et montrent que la forme à NFa=54 semble la plus répandue. Il est à noter, toutefois, que ces auteurs n'ont distingué que deux formes (acrocentrique et submétacentrique) de ce chromosome. La mise en évidence de la forme métacentrique chez ces Mastomys du Sénégal pose le problème de sa correspondance et de sa distribution en Afrique. Les relations entre les populations à NFa=52 et 54, ainsi que l'origine du polymorphisme (contact entre populations homozygotes pour les deux formes ou maintien d'origine sélectif?) ne peuvent être que spéculatives en l'absence de données supplémentaires.

Pour M. huberti le NFa est peu variable puisque seuls 3 individus présentent une variation par rapport au caryotype standard de l'espèce. Nous ne connaissons pas l'origine de ces différences et cette espèce n'étant actuellement connue que du Sénégal, nous ne disposons d'aucune autre donnée comparative.

M. erythroleucus est l'espèce qui présente le plus grand polymorphisme tant par le nombre d'individus que par le nombre de paires de chromosomes concernés. Nous ne disposons pas encore de suffisamment de résultats en banding G et C pour déterminer la nature de ce polymorphisme : ajout d'hétérochromatine ou inversion péricentrique ou encore les deux à la fois comme pour M. cf natalensis. Hubert et al (1983) ont noté au Sénégal des variations du NFa de 50 à 52, ce qui est inférieur à nos observations mais entre parfaitement dans la fourchette théorique (50 à 56) que nous avons définie dans le paragraphe résultats. Ceci est d'ailleurs aussi le cas du NFa de 56, observé chez un individu de la région du Ferlo, par ces mêmes auteurs et qu'ils qualifient de particulier. Matthey (1966) note pour M. erythroleucus en Côte d'Ivoire des variations identiques : NFa = 50 à 52. Les Mastomys du Maroc ont d'après Tranier (1974) un $2N = 38$ et un NFa = 50. Il faut enfin signaler l'existence exceptionnelle de NFa très élevés rencontrés par Kral (1971) au Zaïre, avec NFa = 60 et par Matthey (in Hubert et al, 1983) en Centrafrique : NFa = 68 ou 70.

3) Hypothèses sur la phylogénie chromosomique :

Matthey (1966b) considérait que : "... nous avons affaire à des formes résultant visiblement de la dislocation d'un système polymorphe robertsonien ancien" et "... M. erythroleucus représente du point de vue chromosomique le type le plus primitif et M. sp. 32 le plus évolué". Cette hypothèse était la plus logique puisque on ne connaissait alors qu'un même nombre fondamental pour 3 nombres diploïdes de 38, 36 et 32 : il suffit en effet d'une fusion pour passer de 38 à 36 et de deux de plus pour passer de 36 à 32 tout en conservant le même nombre fondamental.

Capanna et al (1982) émettent déjà des doutes sur cette hypothèse, en comparant leurs résultats en banding G pour M. natalensis ($2N = 32$) à ceux publiés par Lyons et al (1977) pour M. coucha ($2N = 36$) : ils réussissent à établir un certain nombre d'analogies entre les 2 caryotypes, mais ne parviennent pas à définir quels chromosomes acrocentriques auraient pu fusionner pour donner des métacentriques (ou submétacentriques). Par contre ils mettent en évidence d'autres types de remaniements chromosomiques : délétion et inversion péricentrique.

Nos propres résultats confirment l'opinion de Capanna et al (1982) : d'après l'observation du banding G que nous avons réalisé il n'est pas possible au Sénégal de passer de la formule $2N = 38/NFa = 52-54$ à celle de $2N = 32/NFa = 52-54$ par de simples fusions centriques. Il apparaît donc évident que d'autres types de remaniements chromosomiques sont intervenus.

Viegas-Péquignot et al (1986) dans le cadre d'une synthèse sur l'évolution chromosomique des Muridés comparent M. huberti à M. erythroleucus dont ils ont précédemment publié le caryotype en banding R (Viegas-Péquignot et al, 1983) : à partir d'un ancêtre commun les 2 espèces seraient séparées par 8 remaniements chromosomiques dont 1 seul est une fusion centrique.

Au vu de nos résultats de marquage G et C des caryotypes chez ces trois espèces, certaines hypothèses peuvent être avancées concernant leur degré d'homologie et l'origine des remaniements. La reconnaissance de segments homologues est plus aisée entre les deux espèces à 32 chromosomes qu'entre l'une ou l'autre de celles-ci et M. erythroleucus: ceci pourrait suggérer que ces deux espèces auraient moins divergé entre elles qu'elles ne l'ont fait de ce dernier. Les homologies proposées entre les caryotypes des

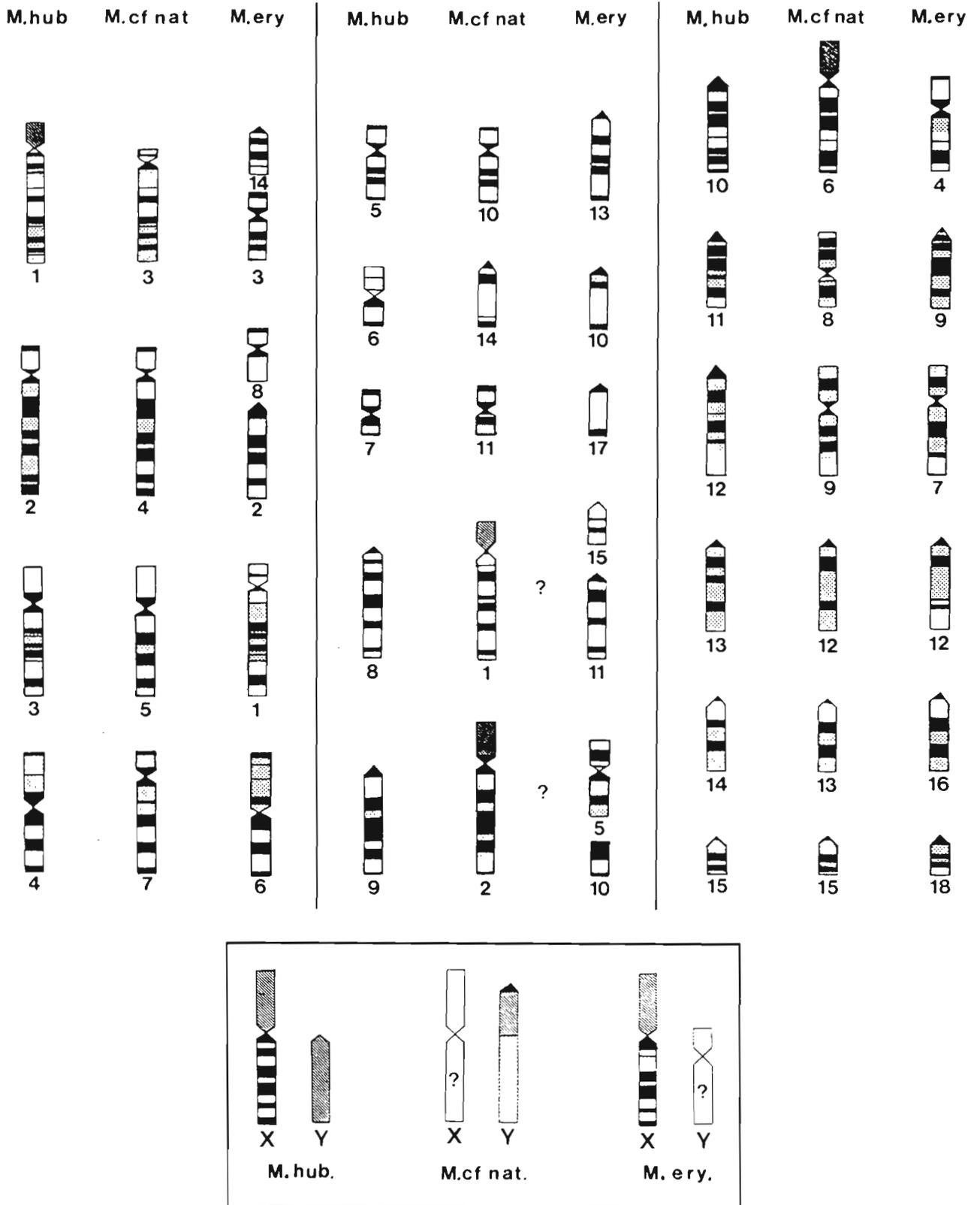


Figure n° 13: Homologies entre chromosomes des trois espèces
 (■ et ▨: banding G, ▩: banding C)

trois espèces de Mastomys sont schématisées sur la Fig.13.

M. huberti / M. cf natalensis

Une homologie totale existe entre l'alternance des bandes sombres et claires pour 6 paires de chromosomes. La correspondance entre 7 autres paires de chromosomes peut être établie en faisant intervenir 4 inversions péricentriques et 4 additions/délétions de bras hétérochromatiques. L'homologie entre les deux paires restantes n'a pas pu être déterminée de façon certaine : les chromosomes 6 et 7 de M. huberti et 11 et 14 de M. cf natalensis.

M. erythroleucus / M. huberti / M. cf natalensis

Seules 3 paires de chromosomes acrocentriques sont homologues chez les trois espèces. En outre, M. erythroleucus présente 3 paires de chromosomes homologues mais seulement avec ceux de l'une ou l'autre des deux espèces à 32 (2 avec M. huberti et 1 avec M. cf natalensis). Finalement, des inversions péricentriques permettent de faire correspondre 3 paires de chromosomes de M. erythroleucus avec ceux des deux autres espèces. Les remaniements supplémentaires sont vraisemblablement complexes, représentant plusieurs évènements consécutifs (inversions suivies de fusions ou vice-versa, translocations réciproques de segments de chromosomes etc...).

Le schéma des chromosomes sexuels après marquage G est représenté sur la fig.13. Le chromosome X a une morphologie identique dans les trois espèces de Mastomys. Chez M. erythroleucus et M. huberti, l'homologie des bandes G et C montre que la structure est similaire, celle-ci n'ayant pas pu être déterminée avec précision chez M. cf natalensis.

Les 3 espèces se distinguent par contre par une morphologie caractéristique de leur chromosome Y. Si M. huberti et M. cf natalensis possèdent tous deux un chromosome Y acrocentrique, celui chez ce dernier a une taille beaucoup plus importante. Le marquage C indique qu'il est constitué en partie par de l'hétérochromatine constitutive. Le chromosome Y de M. erythroleucus est lui de forme submétacentrique. Sa composition en hétérochromatine n'a pas pu être analysée.

Aucune tentative d'homologie n'a été entreprise sur les chromosomes

Y, car ils apparaissent fortement colorés et sans structure nette après marquage G. En particulier, il n'a pas été possible de retrouver les homologies entre certains segments des chromosomes X et Y qu'ont décrit Capanna *et al* (1982) chez des M. natalensis de Somalie. Par ailleurs, une différence de taille du chromosome Y peut être notée entre le caryogramme que nous présentons ici pour cette espèce et le leur dans lequel le chromosome Y atteint seulement les 2/3 du chromosome X. La présence de bandes C positives sur ce chromosome suggère que des variations de la quantité d'hétérochromatine existent peut-être chez M. natalensis dans son aire de répartition.

L'établissement de ces correspondances, si elle a déterminé certains des remaniements responsables de la différenciation chromosomique de ces trois espèces, ne permet pas d'établir la phylogénie précise de ce groupe. Celle-ci ne sera possible qu'à l'aide de données supplémentaires sur les caryotypes de M. coucha par exemple, et d'espèces de genres voisins.

En conclusion, le genre Mastomys ne constitue donc pas un système robertsonien simple comme on en connaît dans le genre Mus (cf synthèse in Britton-Davidian 1985), ou dans le genre Nannomys, souris naines africaines, (Matthey 1970, Jotterand 1972), mais un cas plus complexe où les inversions péricentriques et les modifications de la quantité d'hétérochromatine et non les fusions semblent jouer un rôle prépondérant.

Il est à noter également que ces espèces sont très différenciées cytogénétiquement, puisqu'au minimum 10 remaniements chromosomiques les distinguent. La variabilité chromosomique au sein de chaque espèce est due aux mêmes types de remaniements que ceux qui différencient ces espèces. L'étendue et la complexité de cette variabilité et sa nature posent le problème du rôle des remaniements chromosomiques dans la cladogenèse de ce genre.

ELECTROPHORESE

I - INTRODUCTION :

Il nous a paru intéressant d'employer cette technique tout d'abord pour tenter de caractériser chacune des 3 espèces mise en évidence par la caryologie, ensuite pour comparer les différentes populations entre elles au sein d'une même espèce.

Les données électrophorétiques concernant le genre Mastomys sont actuellement peu nombreuses et fragmentaires. Les résultats les plus intéressants en systématique ont été obtenus au Zimbabwe par Green et al (1978) et Gordon (1978) puis en Afrique du Sud toujours par la même équipe (Green et al 1980), enfin en Sierra Leone par Robbins et al (1983) : ces auteurs sont parvenus à distinguer dans chaque cas des profils d'hémoglobine différents pour les 2 espèces en présence, comme nous l'avons déjà indiqué au chapitre précédent (Caryologie). Plus récemment, Iskandar (1984) a analysé quelques individus de l'espèce M. erythroleucus dans une synthèse sur la famille des Muridés : ceci lui a permis d'établir les relations phylétiques du genre Mastomys avec les genres proches : Praomys et Myomys.

Enfin plusieurs travaux ont déjà été publiés sur les Mastomys du Sénégal, mais ils ne concernent que les 2 espèces alors connues (M. erythroleucus et M. huberti) et portent sur l'analyse d'un petit nombre de systèmes enzymatiques car ils ont été réalisés essentiellement à partir de sérums sanguins. Une première étude effectuée sur des animaux de Bandia a pour objet la comparaison des variations du polymorphisme enzymatique avec celles des densités de population (Kaminski et Hubert, in Hubert 1982). Puis des études comparatives sur la variabilité électrophorétique chez M. erythroleucus, M. huberti et Arvicanthis niloticus ont été réalisées par Kaminski et Petter (1984) et Kaminski et al (1987).

II - MATERIEL ET METHODES :

251 individus appartenant aux 3 espèces ont été ainsi

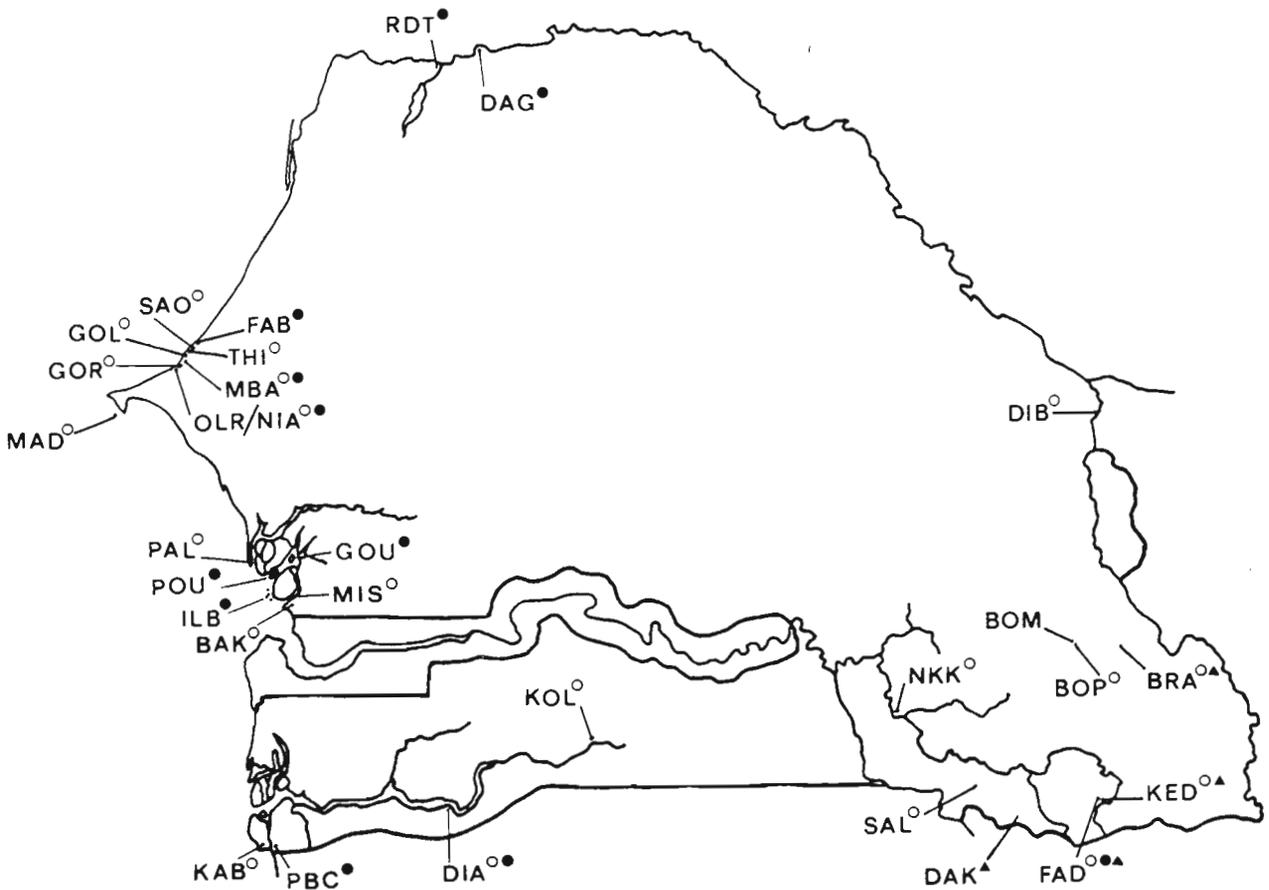


Figure n° 14: Localités de provenance des individus analysés par électrophorèse
(O=*M. erythroleucus*, ●=*M. huberti*, ▲=*M. cf natalensis*)

BAK = Bakadadjï	GOL = Golam	NIA = Niaga
BOM = Bombou-Mandingue	GOR = Gorom	NKK = Simenti
BOP = Bombou-Peulh	GOU = île Gouk	OLR = Lac Retba
BRA = Bransan	ILB = île aux boeufs	PAL = Palmarin
DAG = Dagana	KAB = Kabrousse	PBC = Parc Basse-Casamance
DAK = Dakatéli	KED = Kédougou	POU = île Poutak
DIA = Diattacounda	KOL = Kolda	RDT = Richard-toll
DIB = Diboli	MAD = Madeleine	SAL = Salémata
FAB = Fas-Boye	MBA = M'baouane	SAO = Sao
FAD = Fadiga	MIS = Missira	THI = Thiayes

Système enzymatique	Locus	Tissu	Tampon
1) Super-oxyde dismutase	SOD 1	Rein	LiOH 8,3
Malate deshydrogénase	MDH 1	Rein	TC 6,7
" "	MDH 2	Rein	TC 6,7
Isocitrate deshydrogénase	IDH 1	Rein	TC 6,7
" "	IDH 2	Rein	TC 6,7
Malico-enzyme	ME 1	Rein	TC 6,7
Glutamate oxaloacét.transam.	GOT 2	Rein	TC 6,7 et LiOH 8,3
2) Nucléoside phosphorylase	NP 1	Hémolysat	TM 6,9 et TEB 8,6
Carbonate deshydrogénase	CAR 2	Hémolysat	TM 6,9 et TEB 8,6
Guanine déaminase	GDA 1	Hémolysat	TEB 8,6
Estérase	Es 2	Coeur	LiOH 8,3
"	Es 4	Coeur	LiOH 8,3
"	Es 10	Foie	TM 6,9

Tableau n°I: locus analysés sur 48 individus, puis abandonnés:

i) Locus monomorphes 2) Locus difficilement interprétables

Système enzymatique	Locus	Tissu	Tampon
Manose 6 phosphate isomérase	MPI 1	Rein	LiOH 8,1
Lactate deshydrogénase	LDH A	Rein	TC 6,3
" "	LDH B	Rein	TC 6,3
6 Phosphogluconate deshydrogén.	PGD 1	Rein	TC 6,3
Alpha-glycérophosphate deshydr.	αGPD	Rein	TC 6,3
Phosphoglucomutase	PGM 1	Hémolysat	TC 6,0
"	PGM 2	Foie	TM 6,9
Glutamate oxaloacétate transam.	GOT 1	Rein	LiOH 8,1
Estérase	Es 15	Coeur	LiOH 8,1
Sorbitol-deshydrogénase	SDH 1	Foie	TM 6,9
Super-oxyde dismutase	SOD 2	Rein	LiOH 8,1
Alcool deshydrogénase	ADH 2	Foie	TM 6,9
Hémoglobine	Hbb	Hémolysat	THCl 8,2

Tableau n°II: Liste des 13 locus analysés pour la totalité des échantillons.

analysés. Leurs localités de provenance sont indiquées sur la carte n° 14. Ces animaux ont été autopsiés : leurs mensurations corporelles et crâniennes forment une part importante de l'échantillon étudié au chapitre morphologie. Le sang et les organes de chaque individu ont été prélevés puis stockés dans un congélateur à -40°C durant quelques jours à quelques semaines au laboratoire de Dakar avant d'être expédiés à Montpellier pour faire l'objet des analyses décrites ci-dessous.

Les électrophorèses sont réalisées sur gel d'amidon selon les techniques décrites dans Pasteur et al (1987).

Sur une première série de 48 individus appartenant aux espèces M. erythroleucus et M. huberti nous avons effectué divers essais de tampons selon les différents tissus analysés. A l'issue de ces tests un certain nombre de systèmes enzymatiques se sont révélés monomorphes ou difficilement interprétables. Ils ont été par la suite abandonnés mais nous en avons indiqué la liste dans le tableau n° L.

Nous avons poursuivi cette étude sur les 13 locus qui s'étaient révélés polymorphes sans ambiguïté : leur liste accompagnée des tissus et des tampons correspondant figure dans le tableau II. Dans cette deuxième phase nous avons non seulement augmenté l'échantillon des deux premières espèces, mais nous y avons aussi ajouté la 3^{ème} espèce M. cf natalensis dont nous ne possédions pas de tissus au début de l'étude.

A partir des résultats individuels ainsi obtenus nous avons calculé les paramètres classiques en génétique des populations :

- fréquences alléliques
- Nombre moyen d'allèles par locus
- taux d'hétérozygotie théorique par locus
- taux de polymorphisme
- distances génétiques de Nei

Le traitement des données pour obtenir chacun de ces paramètres est indiqué dans Pasteur et al (1987).

Les analyses factorielles ont été réalisées avec le logiciel BIOMEKO mis au point par M. Roux et J.D. Lebreton.

Pour pouvoir être traitées par l'AFC, les données brutes, contenues dans la matrice génotypique, sont recodées sous la forme d'un tableau contenant autant de colonnes que d'allèles. Chaque individu est représenté

par une suite de 0, 1 ou 2. La valeur 2 indique que l'individu est homoszygote pour l'allèle concerné, la valeur 1 signifie que l'individu possède l'allèle à l'état hétérozygote et la valeur 0 que l'individu ne possède pas l'allèle.

III - RESULTATS :

Les résultats bruts, individu par individu, pour chaque locus figurent en annexe. Nous n'avons conservé que les individus dont les résultats sont connus pour la totalité des 13 locus analysés : soit 212 sur les 251 indiqués au début de ce chapitre.

A partir de ces tableaux nous avons calculé les fréquences alléliques pour chacune des 3 espèces en présence (cf tableau n° III). Puis nous avons fait de même pour 5 populations de M. erythroleucus (tableau n° IV) et pour 3 groupes de M. huberti (tableau n° V). L'échantillon de la 3^{ème} espèce, M. cf natalensis est trop réduit pour pouvoir être fractionné. Le tableau n° III permet de noter qu'il n'existe pas de locus diagnostique entre les 3 espèces. On observe aussi que l'espèce M. cf natalensis est monomorphe pour la majeure partie des locus étudiés : de ce fait cette espèce se distingue des deux autres par l'absence de nombreux allèles rencontrés chez ces dernières.

La variabilité génétique a été examinée à l'aide des 3 paramètres suivants : taux de polymorphisme, taux d'hétérozygotie et nombre moyen d'allèles. Ils ont été calculés sur 20 loci : soit les 13 loci polymorphes, étudiés sur l'ensemble des individus, plus les 7 loci qui s'étaient révélés monomorphes lors des 1^{ers} tests. Les 3 paramètres ont été mesurés au seuil de 95% : c'est à dire que nous n'avons pas pris en compte les allèles rares. Toutes ces données sont compilées dans le tableau n° VI pour chaque espèce, ainsi que pour les 5 populations de M. erythroleucus et les 3 de M. huberti.

Le tableau n° VII donne les taux d'hétérozygotie par locus pour les 3 espèces. Les tableaux n° VIII et n° IX présentent les mêmes résultats respectivement pour M. erythroleucus et M. huberti. Dans le 1^{er} cas on observe d'une part que M. cf natalensis n'est polymorphe que pour 4 loci, d'autre part que pour une majorité de loci il existe des taux d'hétérozygotie très différents entre les 3 espèces. Les comparaisons intra-spécifiques (tableau n° VIII et n° IX) montrent pour M. erythroleucus comme pour M. huberti une importante baisse de l'hétérozygotie chez les populations insulaires.

		<u>M.erythroleucus</u> (N=122)	<u>M.huberti</u> (N=66)	<u>M.cf.natalensis</u> (N=24)
MPI	80	0,160	0,610	1
	100	0,840	0,390	0
LDH-B	60	0	0,008	0
	80	0,004	0,015	0
	100	0,992	0,977	1
LDH-A	120	0,004	0	0
	80	0,008	0	0
	100	0,650	0,960	1
GPGD	120	0,340	0,040	0
	80	0,004	0	0
	100	0,897	0,685	0,310
αGPD	120	0,086	0,045	0,690
	140	0,012	0,270	0
	80	0,450	0,098	0,979
	90	0,016	0,008	0
PGM-2	100	0,512	0,894	0,021
	120	0,020	0	0
	140	0,004	0	0
	80	0,016	0	0
PGM-1	100	0,970	0,886	1
	120	0,012	0,114	0
	100	0,734	0,940	1
G01-i	120	0,266	0,060	0
	80	0,004	0,023	0
	100	0,996	0,939	0,230
Es-15	120	0	0,038	0,770
	80	0,029	0,038	0,500
	100	0,430	0,288	0,480
	110	0,037	0,182	0
SDH	120	0,500	0,470	0
	130	0	0,015	0,020
	100	0,992	0,520	1
SoD-2	110	0	0,008	0
	120	0,008	0,470	0
	20	0,025	0,060	0
	80	0	0	0,040
ADH-2	100	0,975	0,910	0,960
	110	0	0,030	0
	120	0	0	0
	100	0,650	0,970	1
Hbb	120	0,350	0,030	0
	100	0,660	0,240	0
	110	0,340	0,760	1

Tableau n° III : Fréquences alléliques pour les 3 espèces de Mastomys.

		Dep. Kedougou (N = 16)	Niayes (N=24)	Kabrousse (N = 26)	Ile Madeleine (N = 20)	Simenti (N = 13)
MPI	80	0,09	0,23	0,33	0	0
	100	0,91	0,77	0,67	1	1
LDHB	80	0	0,02	0	0	0
	100	1	0,98	1	1	0,96
	120	0	0	0	0	0,04
LDHA	80	0	0,02	0	0	0
	100	0,53	0,67	0,83	0,80	0,58
	120	0,47	0,31	0,17	0,20	0,42
6PGD	80	0	0,22	0	0	0
	100	0,97	0,94	0,67	0,975	1
	120	0,03	0,02	0,31	0	0
	140	0	0,02	0,02	0,025	0
αGPD	80	0,53	0,54	0,58	0	0,54
	100	0,47	0,42	0,42	1	0,42
	120	0	0,02	0	0	0,04
	140	0	0,02	0	0	0
PGM 2	80	0,06	0,02	0	0	0,04
	100	0,88	0,96	1	1	0,96
	120	0,06	0,02	0	0	0
PGM 1	100	0,62	0,87	0,88	0,80	0,58
	120	0,38	0,13	0,12	0,20	0,42
GOTi	80	0	0	0,02	0	0
	100	1	1	0,98	1	1
Es15	80	0,06	0,08	0	0	0,04
	100	0,66	0,35	0,38	0,10	0,77
	110	0,06	0,04	0,04	0	0
	120	0,22	0,50	0,58	0,90	0,19
SDH	100	1	1	1	1	1
SOD2	20	0,09	0,04	0	0	0,04
	100	0,91	0,96	1	1	0,96
ADH2	100	0,53	0,62	0,81	0,77	0,69
	120	0,47	0,38	0,19	0,23	0,31
Hbb	100	0,75	0,79	0,23	1	0,69
	110	0,25	0,21	0,77	0	0,31

Tableau n°IV: Fréquences alléliques pour 5 populations de M. erythroleucis

		Niayes (N=17)	Fleuve (N=15)	Saloum (N=18)
MPI	80	0,56	1	0,06
	100	0,44	0	0,94
LDH-B	60	0,03	0	0
	100	0,97	1	1
LDH-A	100	0,88	1	1
	120	0,12	0	0
GPGD	100	0,70	0,73	0,53
	120	0,09	0,07	0
	140	0,21	0,20	0,47
αGPD	80	0,26	0,03	0
	90	0	0,03	0
	100	0,74	0,94	1
PGM-2	100	0,85	0,93	0,83
	120	0,15	0,07	0,17
PGM-1	100	0,85	1	1
	120	0,15	0	0
GOT-1	80	0	0	0,03
	100	1	0,90	0,97
	120	0	0,10	0
ES 15	100	0,29	0,53	0,08
	110	0,32	0,20	0,16
	120	0,32	0,27	0,75
	130	0,06	0	0
SDH	100	0,94	0,17	0
	110	0	0,03	0
	120	0,06	0,80	1
SOD-2	20	0,21	0	0
	100	0,79	0,87	1
	110	0	0,13	0
ADH-2	100	0,91	1	1
	120	0,09	0	0
Hbb	100	0,56	0,23	0
	110	0,44	0,77	1

Tableau n° V : Fréquences alléliques pour 3 groupes de M.huberti

	N	P%	\bar{H}	A
<u>M.erythroleucus</u>	122	40	0,18	1,4
<u>M.huberti</u>	66	50	0,18	1,5
<u>M.cf natalensis</u>	24	15	0,07	1,15
<u>M.erythroleucus:</u>				
Dept. Kédougou	16	45	0,17	1,6
Niayes	24	40	0,17	1,4
Kabrousse	26	40	0,16	1,4
Niokolo-koba	13	30	0,14	1,3
Ile Madeleine	20	20	0,06	1,2
<u>M.huberti:</u>				
Niayes	17	55	0,20	1,7
Fleuve	15	40	0,12	1,45
Iles Saloum	18	20	0,07	1,25

Tableau n° VI : Variabilité génétique sur 20 loci

N = nombre d'individus étudiés P% = taux de polymorphisme

\bar{H} = taux d'hétérozygotie A = nombre moyen d'allèles

Locus	<u>M.erythroleucus</u>	<u>M.huberti</u>	<u>M.cf.natalensis</u>
MPI	0,27	0,48	0
LDH-B	0,02	0,05	0
LDH-A	0,46	0,08	0
6-PGD	0,19	0,54	0,43
α -GPD	0,53	0,19	0
PGM-2	0,06	0,20	0
PGM-1	0,39	0,11	0
GOT-1	0,01	0,12	0,35
Es-15	0,56	0,66	0,52
SDH	0,01	0,50	0
SOD-2	0,05	0,17	0,08
ADH-2	0,55	0,06	0
Hbb	0,55	0,37	0

Tableau n°VII: Taux d'hétérozygotie par locus pour les trois espèces de Mastomys.

Locus	Dep. Kedougou	Niayes	Kabrousse	Simenti	Ile Madeleine
MPI	0,16	0,35	0,44	0	0
LDH-B	0	0,04	0	0	0
LDH-A	0,50	0,46	0,23	0,49	0,32
6-PGD	0,06	0,12	0,46	0	0,05
α -GPD	0,50	0,53	0,49	0,53	0
PGM-2	0,22	0,08	0	0,08	0
PGM-1	0,47	0,23	0,21	0,50	0,32
GOT-1	0	0	0,04	0	0
Es-15	0,51	0,62	0,52	0,37	0,18
SDH	0	0	0	0	0
SOD-2	0,16	0,08	0	0,08	0
ADH-2	0,50	0,47	0,31	0,43	0,35
Hbb	0,38	0,33	0,35	0,43	0

Tableau n°VIII: Taux d'hétérozygotie par locus pour 5 populations de M. erythroleucus.

LOCUS	Niayes	Fleuve	Iles Saloum
M-PI	0,49	0	0,11
LDH-B	0,06	0	0
LDH-A	0,21	0	0
6-PGD	0,46	0,42	0,50
α -GPD	0,39	0,12	0
PGM-2	0,26	0,13	0,28
PGM-1	0,26	0	0
GOT-1	0	0,18	0,06
ES-15	0,71	0,61	0,41
SDH	0,11	0,32	0
SOD	0,33	0,23	0
ADH-2	0,16	0	0
Hbb	0,49	0,35	0

Tableau n° IX : Taux d'hétérozygotie par locus pour 3 populations de M. huberti.

	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf.nat</u>
<u>M.erythroleucus</u>	-	0,118	0,318
<u>M.huberti</u>		-	0,246
<u>M.cf natalensis</u>			-

Tableau n° X : Distances génétiques de Nei entre les 3 espèces.

	Kedougou	Niayes	Kabrousse	Simenti	Ile Mad.
Département Kedougou	-	0,022	0,083	0,006	0,085
Niayes		-	0,049	0,031	0,050
Kabrousse			-	0,077	0,117
Simenti				-	0,092
Ile Madeleine					-

Tableau n° XI : Distances génétiques de Nei entre 5 populations de M.erythroleucus

	Niayes	Fleuve	Iles Saloum
Niayes	-	0,110	0,182
Fleuve		-	0,122
Iles du Saloum			-

Tableau n° XII : Distances génétiques de Nei entre 3 groupes de M. huberti

Les distances génétiques de Nei ont été calculées entre les 3 espèces (tableau n° X), puis entre populations d'une même espèce : tableau n° XI pour M. erythroleucus et tableau n° XII pour M. huberti. Pour les comparaisons interpécifiques, la distance la plus faible est observée entre M. erythroleucus et M. huberti (0,118). M. cf natalensis est quant à lui aussi éloigné de l'un que de l'autre (0,318 et 0,246). Au sein de l'espèce M. erythroleucus les distances génétiques entre populations varient de 0,006 à 0,117. Les M. huberti du Fleuve sont aussi éloignés de ceux des Niayes (0,110) que de ceux des îles du Saloum (0,122), la distance entre ces deux derniers groupes est légèrement plus élevée (0,182).

Analyse factorielle des correspondances :

Nous avons tout d'abord analysé l'ensemble des individus (212) : nous avons représenté sur la figure n° 15 le plan 1-2 de cette 1^{ère} analyse globale : on observe un recouvrement très important entre M. erythroleucus et M. huberti. A l'inverse M. cf natalensis se distingue parfaitement des deux espèces précédentes. On notera aussi la petite taille du nuage de points formé par les individus de cette espèce, toujours par opposition aux deux autres.

Nous avons ensuite procédé à des analyses espèce par espèce. La figure n° 16 représente le plan 1-2 de l'AFC réalisée sur les individus de l'espèce M. erythroleucus (N = 122). La plupart des populations se recouvrent largement. On remarquera cependant que l'échantillon de l'île Madeleine se trouve légèrement excentré et surtout présente un nuage de points beaucoup plus concentré que ceux des différentes populations continentales.

En ce qui concerne M. cf natalensis nous n'avons pas procédé à une comparaison entre populations vu la faiblesse des échantillons.

Enfin pour M. huberti nous avons procédé à 2 types d'analyses. Tout d'abord une AFC, comme précédemment, dont le plan 1-2 est représenté sur la figure n° 17. Les différentes populations se séparent beaucoup plus que chez M. erythroleucus : c'est en particulier le cas des individus des îles du Saloum qui se séparent complètement des individus continentaux. Le nuage de points de cette population insulaire est très condensé comme celui de la population du fleuve. Ceci est à l'opposé de ce que l'on observe pour les 2 groupes restants (Niayes et Casamance) dont les nuages de points sont très

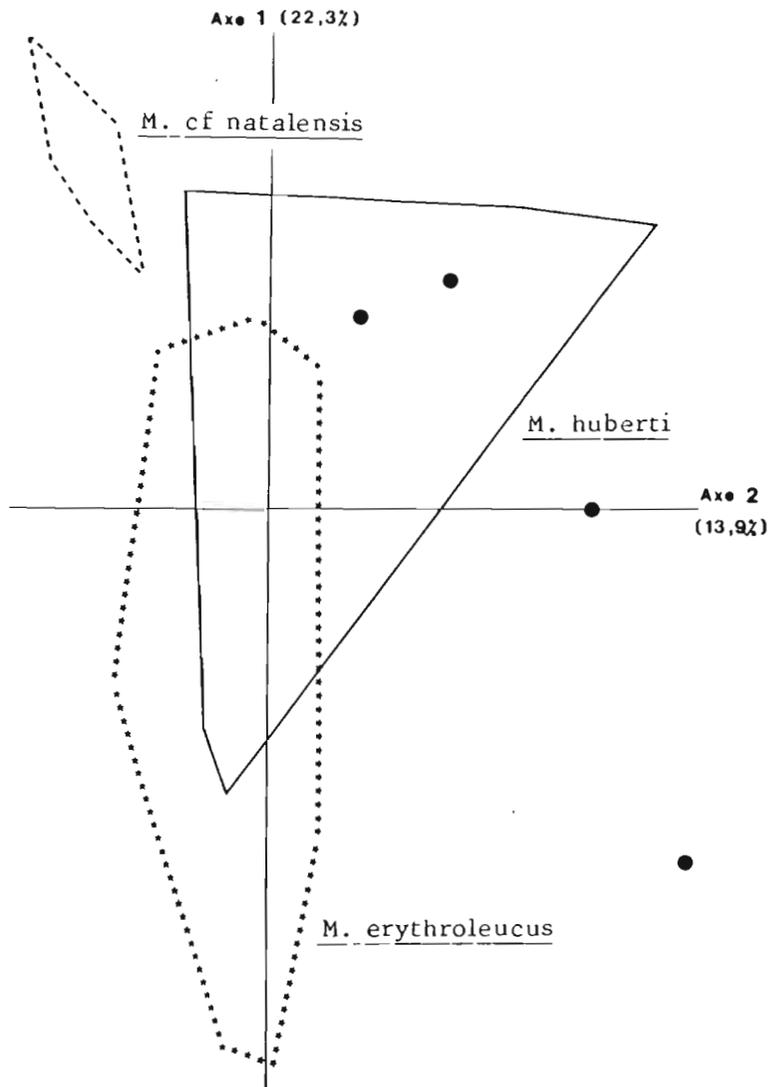


Figure n° 15: Electrophorèse: AFC sur les 3 espèces
 ● = individus aberrants de M. erythroleucis
 (au moins 2 allèles rares)

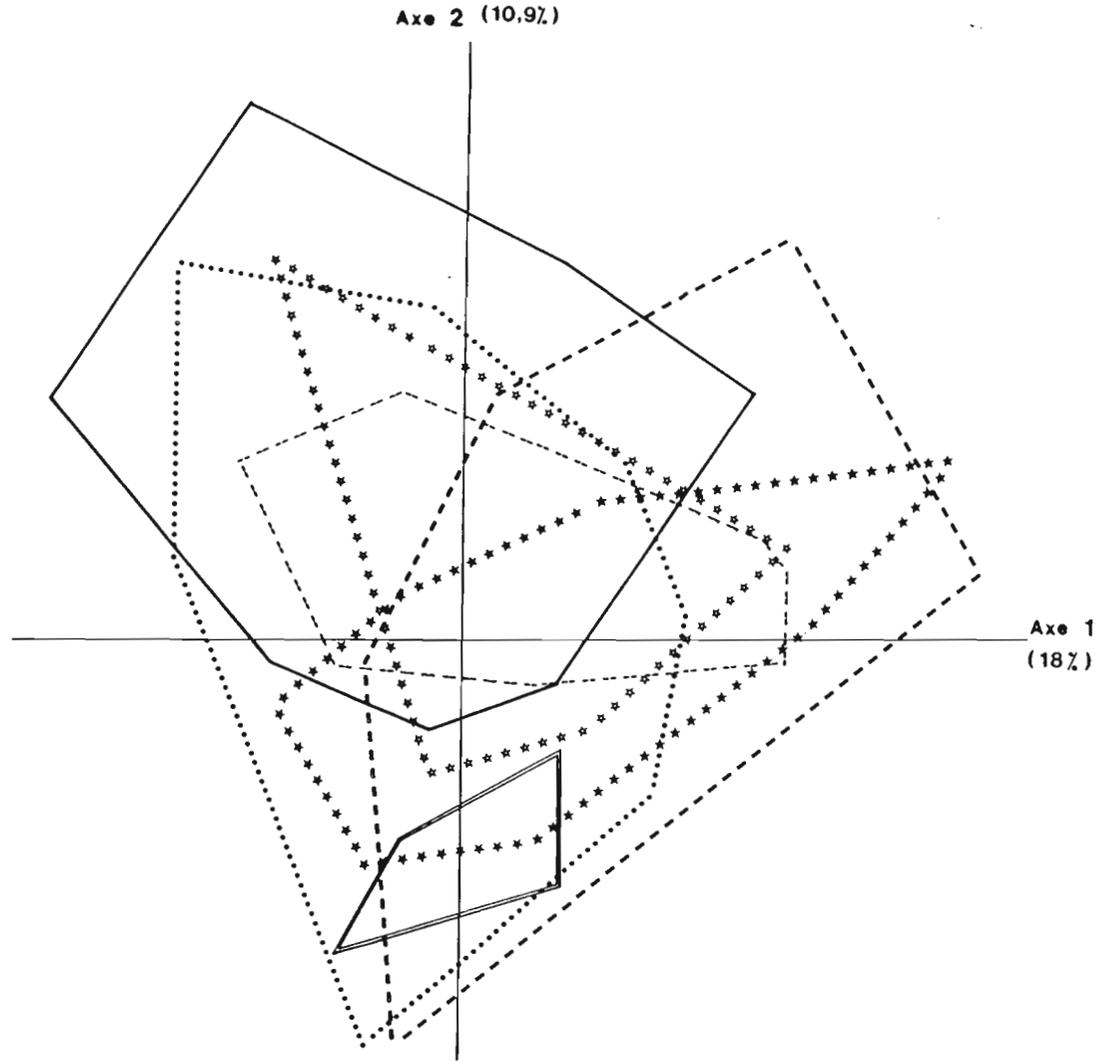


Figure n° 16: Electrophorèse: AFC sur 7 échantillons de M. erythroleucis

— Kabrousse	- - - Saloum	★ ★ Diboli	== ile Madeleine
- · - Simenti	··· Niayes	★ ★ Departement Kédougou	

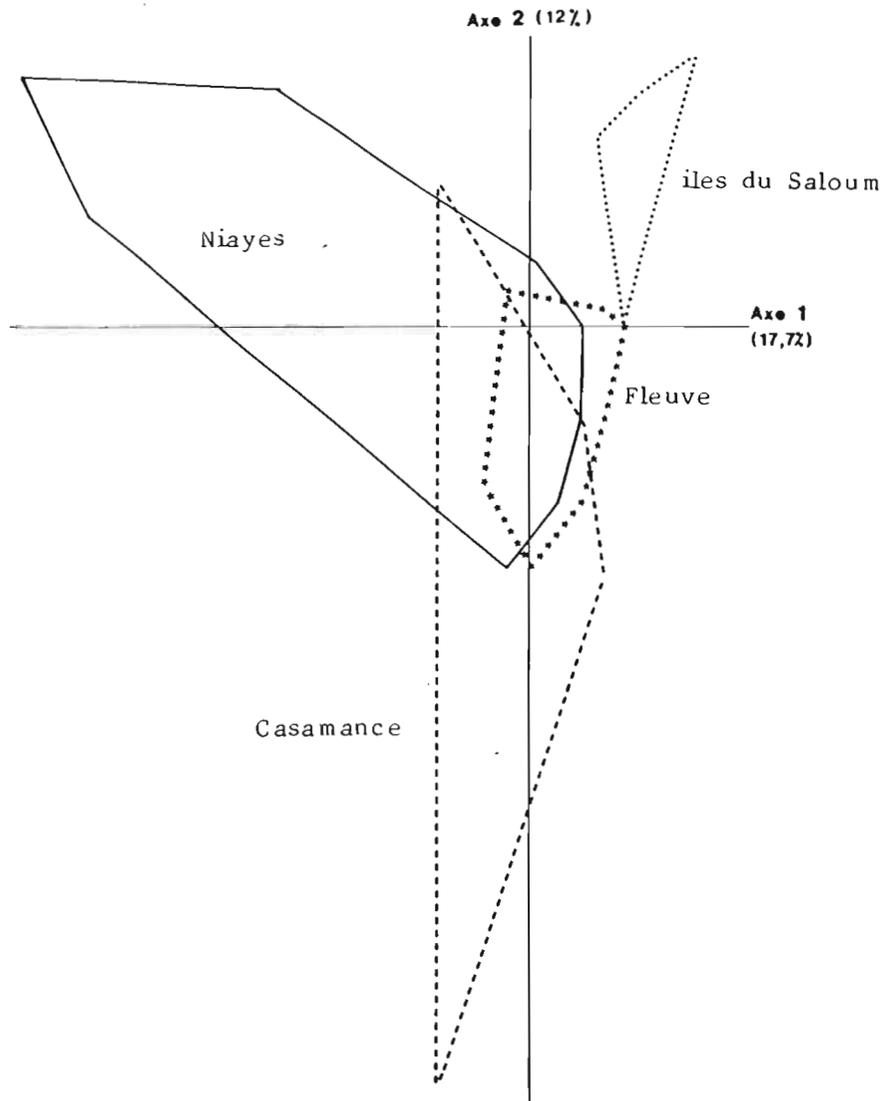


Figure n° 17: Electrophorèse: AFD sur 4 groupes de M. huberti

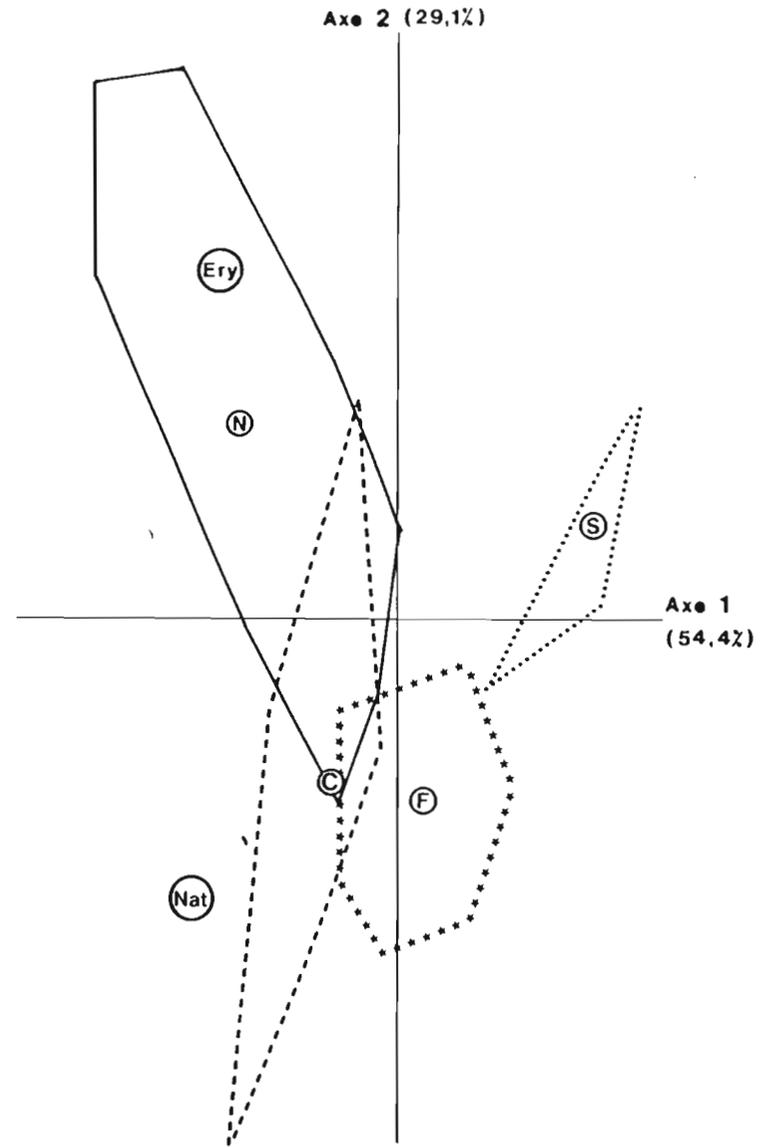


Figure n° 18: Electrophorèse: AFD sur 4 groupes de M. huberti et les centres de gravité des 2 autres espèces

étirés.

Nous avons ensuite procédé à une analyse factorielle discriminante (AFD) sur ces 4 groupes de M. huberti et sur les centres de gravité des deux autres espèces.

Le résultat ainsi obtenu pour le plan 1-2 est représenté sur la figure n° 18. On voit que le centre de gravité de M. erythroleucus se trouve dans le 1/3 supérieur du nuage de points des M. huberti des Niayes tandis que le centre de gravité des M. cf natalensis lui est opposé sur l'axe 2 et se trouve près des M. huberti de Casamance.

IV - DISCUSSION

1) Comparaisons interspécifiques :

L'analyse électrophorétique ne nous a donc pas permis de séparer de façon sûre les 3 espèces en présence : il n'y a pas de locus diagnostique parmi ceux que nous avons étudié. L'espèce M. cf natalensis se distingue cependant nettement des deux autres et ceci est bien illustré par le plan 1-2 de l'AFC (figure n° 15), non pas par la présence d'allèles spécifiques mais au contraire par l'absence d'allèle existant chez les 2 autres espèces : ceci se traduit par un nombre de loci polymorphes très inférieur à ceux de M. erythroleucus et M. huberti (3 contre 8 et 10).

Contrairement à ce qui a été observé au Zimbabwe, en Afrique du Sud et en Sierra Leone (Green et al 1978, Gordon 1978, Green et al 1980, Robbins et al 1983), les profils électrophorétiques de l'hémoglobine ne permettent pas de distinguer les espèces en sympatrie. Nous avons reproduit sur la figure n° 19, les zymogrammes obtenus par ces auteurs ainsi que nos propres résultats. On voit qu'il existe d'importantes différences entre les 3 expériences. Green et al (1978) n'observent que 2 profils différents et chacun d'entre eux correspond à un caryotype. Robbins et al (1983) notent eux une situation plus complexe : au caryotype $2N = 38$ correspondent 4 profils différents tandis que le caryotype $2N = 32$ est caractérisé par un 5^{ème}. Pour notre part nous observons 3 profils différents dont aucun n'est typique d'une espèce : ainsi 2 sont commun à M. erythroleucus et M. huberti, le dernier se rencontrant chez les 3 espèces. Les différences existant entre les 3 auteurs résultent sans doute de situations particulières à chaque pays échantillonné

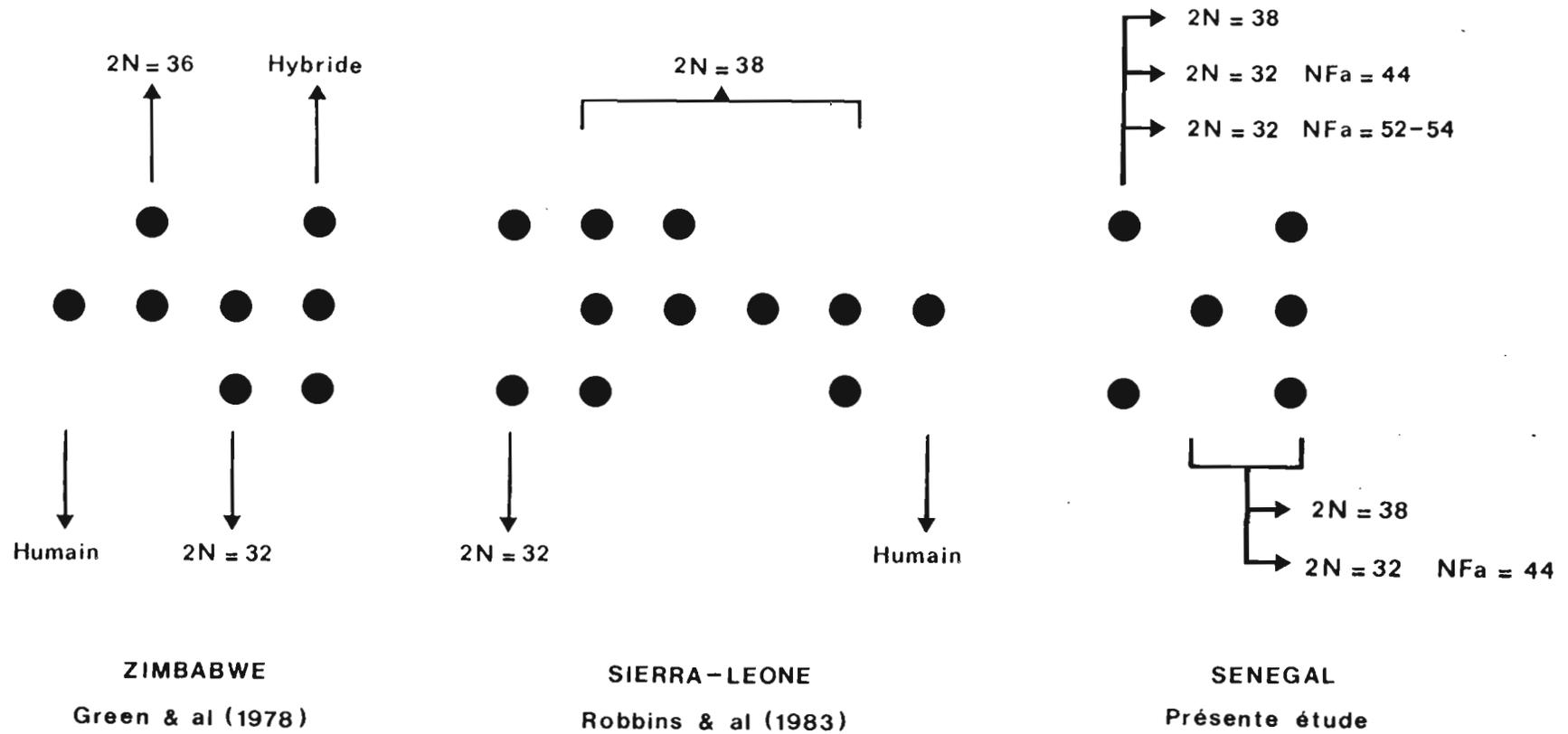


Figure n° 19. Correspondance entre profils electrophorétiques des hémoglobines et caryotypes

mais peut-être aussi de différences dans l'interprétation des zymogrammes.

En ce qui concerne les distances génétiques entre espèces (distances de Nei) on observe dans le tableau n° X que les espèces les plus proches sont M. erythroleucus et M. huberti ($D = 0,118$). M. cf natalensis est un peu plus éloigné de M. erythroleucus ($D = 0,318$) que de M. huberti ($D = 0,246$). Ce résultat est en contradiction avec les conclusions de l'étude caryologique pour laquelle M. huberti et M. cf natalensis sont des espèces jumelles avec un même nombre diploïde ($2N = 32$) différent de celui de M. erythroleucus ($2N = 38$). Nous avons compilé dans le tableau n° XIII, les données existantes sur les petits rongeurs africains. On voit que la distance entre M. erythroleucus et M. huberti est la plus faible de toutes, à l'opposé la distance notée par Verheyen et al (1986) pour 2 espèces de Lophuromys est de très loin la plus forte : de ce fait ces auteurs proposent d'attribuer chaque espèce à un sous-genre différent. Les valeurs obtenues dans le genre Mastomys peuvent donc paraître faibles comparées aux autres genres africains mais il faut noter d'une part que nous avons analysé moins de loci et surtout que la majorité de ces études portent sur quelques individus (entre 5 et 30 en général) alors que nos données en concernent plus de 200. Enfin si nous comparons le genre Mastomys à des genres nord-américains ou à répartition plus étendue on trouve des distances génétiques du même ordre entre espèces : ainsi sur 15 loci analysés les distances de Nei vont de 0,114 à 0,909 pour 4 espèces de Peromyscus (Patton et al 1981) et de 0,101 à 0,535 pour 3 espèces de Dipodomys (Best et al 1986). Dans le genre Rattus, pour 28 loci, Pasteur et al (1982) mesurent des distances de 0,130 à 0,338 pour 6 espèces. Pour les 5 espèces et semi-espèces européennes de Mus, au niveau de 22 loci analysés, Bonhomme et al (1984) indiquent des valeurs de 0,060 à 0,340. Zimmerman et al (1978), puis Graf (1982) ont tenté d'établir un parallèle entre les distances de Nei et le niveau taxonomique des entités comparées : si l'on considère les moyennes on observe une augmentation de D en passant de la population locale à la sous-espèce, puis aux espèces jumelles et enfin aux espèces bien différenciées, mais les gammes de distances observées pour différents rongeurs et aux différents niveaux se recoupent largement, de ce fait il n'est pas possible à partir d'une valeur de D de déduire la distance taxonomique qui sépare les 2 groupes comparés. Ainsi les valeurs que nous observons pour les Mastomys entrent aussi bien dans le cadre d'une divergence entre formes chromosomiques, sous-espèces, espèces jumelles ou espèces bien différenciées.

Genre	Nb d'espèces	Nb de loci	D. Nei	Auteurs
<u>Acomys</u>	2	32	0,313	Iskandar 1984
<u>Arvicanthis</u>	2	38	0,222	"
<u>Grammomys</u>	2	34	0,206	"
<u>Hybomys</u>	2	34	0,251	"
<u>Hylomyscus</u>	2	33	0,323	"
<u>Malacomys</u>	3	33	0,278 à 0,440	"
<u>Praomys</u>	3	42	0,316 à 0,511	"
<u>Gerbillus</u> *	2	33	0,126	"
<u>Nannomys</u>	2	30	0,380	Bonhomme <u>et al</u> 1982
"	2	22	0,440	Bonhomme <u>et al</u> 1984
"	5	24	0,177 à 0,579	Iskandar <u>et al.</u> à par.
"	3	21	0,222 à 0,769	Van Rompaey <u>et al</u> 1984
<u>Lophuromys</u>	2	22	1,276	Verheyen <u>et al</u> 1986
<u>Mastomys</u>	3	20	0,118 à 0,318	présente étude

Tableau n°XIII: Distances de Nei entre espèces d'un même genre chez différents rongeurs africains (Muridés et Gerbillidés^{*}).

Kaminski et Petter (1984) ainsi que Kaminski et al (1986) indiquent que M. huberti présente une plus grande variabilité que M. erythroleucus : ceci est en accord avec nos données sur les taux de polymorphisme (50% contre 40%) et sur les nombres moyens d'allèles (1,5 contre 1,4), par contre les taux d'hétérozygotie sont identiques pour les 2 espèces ($H = 0,18$). M. cf natalensis, pour lequel nous ne disposons d'aucune donnée comparative, présente lui des valeurs très inférieures aux 2 précédentes espèces pour les 3 paramètres. Ces différences, au point de vue variabilité génétique, entre M. cf natalensis et les 2 autres espèces de Mastomys doivent être considérées avec précaution. S'il s'agit bien au Sénégal de la même espèce que dans le reste de l'Afrique au Sud du Sahara, l'échantillon que nous avons analysé provient de l'extrême limite nord-ouest de l'aire de répartition et n'est donc en aucun cas représentatif de la variabilité génétique de l'ensemble de l'espèce. Ainsi Jacquart (1986) a montré que dans l'espèce Mus spretus, le taux de polymorphisme qui est de 30% en Afrique du Nord et de 21% en Espagne, chute à 8% en région méditerranéenne française, limite nord de répartition de l'espèce.

Cependant si l'on replace nos données dans l'ensemble de celles actuellement connues chez les rongeurs il apparaît que ce sont M. erythroleucus et M. huberti qui montrent une variabilité anormalement élevée tant pour le taux de polymorphisme que pour le taux d'hétérozygotie : d'après la synthèse de Nevo et al (1984) on constate que nos données pour ces 2 espèces correspondent aux valeurs maximales connues dans le complexe d'espèces Peromyscus maniculatus ($H = 0,117$ et $P = 44\%$) d'une part et dans les genres Proechymys ($H = 0,153$ et $P = 45\%$), Thomomys ($H = 0,094$ et $P = 40\%$) et Arvicola ($H = 0,035$ et $P = 45\%$) d'autre part. Tous les autres genres de rongeurs présentent des valeurs bien inférieures. Ainsi dans le genre Rattus les taux de polymorphisme varient selon les espèces de 0 à 25% et les taux d'hétérozygotie de 0 à 0,09 (Patton et al 1975, Pasteur et al 1982, Cheylan 1986) ; Britton-Davidian (1985) cite des taux de polymorphisme de 27% pour Mus musculus domesticus et de 19% pour Mus spretus ; enfin Bonhomme et al (1984) indiquent des taux d'hétérozygotie de 0 à 0,08 pour les souris européennes du genre Mus. Le nombre de loci analysés par les divers auteurs est souvent plus élevé que le nôtre mais cela ne suffit pas à expliquer les différences observées. En effet nous avons indiqué dans le paragraphe Matériel et méthodes qu'un certain nombre de loci difficilement interprétables

ont été abandonnés après les 1^{ers} tests : or ces difficultés provenaient d'une très forte variabilité de ces loci. Il est donc probable que l'augmentation du nombre de loci analysés chez Mastomys conduira à une augmentation de la variabilité. En ce qui concerne cette variabilité il semble finalement que le cas le plus proche des Mastomys du Sénégal soit celui décrit pour le genre Nannomys au Ruanda par Van Rompaey et al (1984) : là aussi 3 espèces ont été étudiées sur 21 loci et elles présentent des taux de polymorphisme de 19%, 38% et 43% (contre 15%, 40% et 50%). L'analogie avec les Mastomys est moins évidente pour les taux d'hétérozygotie qui sont nettement inférieurs : 0,076-0,090 et 0,158 contre 0,07 et 0,18 (2 fois).

2) Comparaisons intra-spécifiques :

a) M. erythroleucus :

Le plan 1-2 de l'AFC réalisée sur cette espèce (figure n°16) montre qu'aucun groupe ne se distingue totalement des autres. On remarquera toutefois la petite taille du nuage de points formé par les individus de l'île Madeleine : ceci traduit une grande similitude génétique au sein de cette population. Ce groupe insulaire se trouve cependant inclus dans le groupe continental le plus proche et dont on peut le supposer dérivé : celui des Niayes.

En ce qui concerne les distances de Nei, les valeurs les plus fortes s'observent entre l'île Madeleine et le continent. Il n'y a pas de corrélation entre la distance génétique séparant deux populations et la distance géographique entre elles. Ces distances sont en moyenne nettement plus élevées que celles connues entre populations d'autres genres de rongeurs africains : $D = 0,022$ entre 2 populations d'Hylomyscus stella (Iskandar et al 1987), idem entre 2 populations de Nannomys setulosus (Iskandar et al, à paraître) et $D = 0$ à $0,006$ pour 3 populations de Lophuromys flavopunctatus (Verheyen et al 1986). Ces études ont été réalisées sur de très petits échantillons, ce qui peut expliquer les différences observées. A un stade plus général, d'après les synthèses de Zimmerman et al (1978) et Graf (1982), nos données entrent dans la gamme connue des comparaisons entre populations. Enfin la population insulaire présente une distance minimale ($D = 0,050$) avec la population continentale la plus proche (les Niayes) et est nettement plus éloignée des 3 autres groupes continentaux géographiquement plus éloignés. La distance moyenne entre la population insulaire et les populations

continentales ($D = 0,086$) est deux fois supérieure à celle entre les 4 groupes continentaux ($D = 0,044$). La différenciation entre île et continent est donc plus importante qu'entre populations continentales.

La variabilité génétique est sensiblement du même ordre pour 3 groupes continentaux, elle diminue pour la localité de Simenti et pour celle de l'île Madeleine de façon encore plus nette. Les groupes Département de Kédougou et Niayes sont constitués d'individus provenant de plusieurs localités adjacentes. Ils ne présentent pourtant pas une variabilité supérieure à la localité de Kabrousse. Ceci n'est guère étonnant car M. erythroleucus est un généraliste occupant tous les milieux : de ce fait il y a pour cette espèce, continuité entre localités voisines. Le cas de Simenti est un peu particulier : il s'agit aussi d'une localité, mais située au milieu du parc National du Niokolo-koba où les Mastomys occupent les zones herbeuses bordant les mares et la forêt. Ainsi la mare de Simenti est entourée d'importants blocs forestiers qui peuvent isoler de façon plus ou moins marquée la population de M. erythroleucus qui y vit. Ce relatif isolement pourrait expliquer la diminution de variabilité observée. Sur l'île Madeleine, où l'isolement avec le continent est total on note à la fois une baisse du taux de polymorphisme, du nombre moyen d'allèles et de façon encore plus marquée du taux d'hétérozygotie (0,06 contre 0,14 à 0,17). Cette réduction de l'hétérozygotie sur les îles semble être la règle chez les mammifères, si l'on se réfère à la synthèse de Kilpatrick (1981). Il existe cependant des exceptions notables qui permettent d'affiner cette vision globale. Ainsi Navajas-Navarro (1986) n'observe pas de réduction sur les îles méditerranéennes pour l'espèce Mus musculus, à l'exception d'un petit îlot présentant une diminution faible. Dans la même zone d'étude, Cheylan (1986) note une baisse de variabilité pour Rattus rattus uniquement dans les îlots de superficie inférieure à 1 Ha, et au contraire une augmentation dans les îles de taille moyenne (10 à 1000 Ha). Kilpatrick (1981) pense que la réduction de variabilité génétique en milieu insulaire, peut provenir d'effet fondateur, de dérive génétique, de goulots d'étranglements, de changements dans les pressions sélectives ou de combinaisons de ces différents facteurs. Navajas-Navarro (1986) explique l'identité d'hétérozygotie entre îles et continent par le fait que les populations insulaires de souris sont issues de voies de colonisation multiples. Ceci pourrait être aussi le cas pour les Rattus des îles moyennes tandis que effet fondateur et goulots d'étranglements

pourraient être à l'origine de la moindre variabilité sur les îlots (Cheylan 1986). Il semble donc que lorsque l'on parle de variabilité génétique réduite sur les îles il convient de prendre en compte la taille de l'île (qui conditionne la taille de la population), le degré d'isolement et son ancienneté par rapport au continent.

Dans le cas de l'île Madeleine, l'isolement daterait environ de 8000 ans mais une occupation humaine est connue de 3000 à 1000 BP de façon épisodique (Descamps 1982). Quelques tentatives d'implantation ont eu lieu à l'époque coloniale, mais elles ont été brèves et le fait d'individus isolés. Si elles ont pu emmener quelques rongeurs il s'agissait plus sûrement de Rattus rattus que de Mastomys. On peut donc estimer que le flux génique avec le continent est quasiment coupé depuis 1000 ans. Les densités de population de M. erythroleucus subissent sur l'île Madeleine des fluctuations, moins marquées que sur le continent certes, mais qui passent par des minima de l'ordre de 10 ind./Ha (Granjon 1987). Plusieurs années successives de sécheresse, comme il s'en produit régulièrement dans le Sahel, peuvent sans doute abaisser encore ce seuil. Si l'on estime à 10 Ha la surface de l'île, utilisable par les rongeurs, on peut donc penser que la population passe par des goulots d'étranglements au cours desquels ne subsistent que moins de 100 individus. Ceci est encore un nombre élevé, mais de tels faits se sont sans doute produits plusieurs dizaines de fois depuis 1000 ans et ont pu occasionner la disparition d'allèles.

b) M. huberti :

L'image présentée par le plan 1-2 de l'AFC (figure n° 17) est ici très différente de ce qui a pu être observé pour M. erythroleucus les 4 groupes que nous avons défini se distinguent nettement mieux les uns des autres à l'exception du groupe du Fleuve du fait de sa position centrale. Ainsi les individus des îles du Saloum se distinguent complètement de tous les autres. Les nuages de points de Basse Casamance et des Niayes se recoupent pour 1/3 environ : le 1^{er} étant étiré plutôt le long de l'axe 1, le 2^{ème} nettement le long de l'axe 2. On note aussi la grande dispersion de ces groupes comparés à la compacité des nuages de points du Fleuve et des îles du Saloum. L'étirement des nuages des Niayes et de Basse Casamance est déjà un bon indicateur de l'absence de panmixie dans ces groupes. Ceci a été confirmé par des tests de simulation d'échantillons aléatoires (Matthieu et al,

à paraître). Ceux-ci montrent que le tableau réel des données de M. erythroleucus peut être obtenu de façon aléatoire et correspond bien à un échantillon panmictique. Dans la cas de M. huberti, il n'est pas possible de retrouver le tableau de données réel par des tirages aléatoires. Il n'y a donc pas panmixie dans notre échantillon, certaines associations d'allèles étant plus fréquentes qu'attendues. On pourrait tout d'abord penser que cela est du au fait que nous avons regroupé plusieurs localités dans chaque groupe et que chacune correspond à une population bien individualisée. M. huberti est une espèce strictement limitée aux milieux humides et a de ce fait une répartition très morcelée : cette observation écologique renforce donc l'hypothèse que nous venons d'évoquer. Mais si l'on observe le plan 1-2 de l'AFC, individu par individu cette hypothèse ne tient pas : en effet dans le cas de la Basse Casamance les points extrêmes sur l'axe 2 appartiennent à des individus de la même localité et dans le cas des Niayes les points extrêmes sur l'axe 2 comme sur l'axe 1 proviennent aussi d'individus de la même localité. Cette dispersion génétique ne correspond donc pas à une dispersion géographique.

L'AFD que nous avons ensuite réalisée sur les mêmes individus (cf figure n° 18) permet d'avancer une autre hypothèse. On voit sur cette figure que le centre de gravité de l'espèce M. erythroleucus se situe dans le nuage de points des M. huberti des Niayes tandis que celui de l'espèce M. cf natalensis est voisin des M. huberti de Casamance. Ceci pourrait signifier qu'il y a introgression entre M. erythroleucus et M. huberti d'une part, entre M. cf natalensis et M. huberti, d'autre part. Dans le 1^{er} cas l'hypothèse est plausible puisque les 2 espèces se trouvent en sympatrie et même en syntopie dans la région des Niayes. Il faut cependant rappeler que l'étude caryologique ne nous a pas permis de déceler d'hybrides naturels entre ces 2 espèces. Sans doute serait-il intéressant d'analyser un plus grand nombre d'individus dans les zones de syntopie. Par contre le 2^{ème} cas paraît beaucoup plus douteux : tout d'abord si la proximité entre M. cf natalensis et M. huberti de Casamance est évidente sur le plan 1-2 de l'AFD, ceci est moins net sur le plan 1-3 où le centre de gravité de M. cf natalensis se trouve près de celui de M. erythroleucus parmi les M. huberti des Niayes ; ensuite l'introgression suppose contact or il n'y a pas de M. cf natalensis en Casamance, les plus proches sont à plus de 300km. Mais leurs gènes pourraient y être à l'état fossile, témoins d'une présence passée (cf. chapitre Répartition biogéographique et écologique).

Les distances de Nei entre les 3 groupes de M. huberti sont en moyenne plus élevées que celles observées entre les 5 groupes de M. erythroleucus ($D = 0,138$ contre $D = 0,081$). Ainsi la distance moyenne entre Ile et Continent est aussi plus élevée chez M. huberti que chez M. erythroleucus ($D = 0,152$ contre $D = 0,086$). Ces distances plus grandes entre populations ne sont guère étonnantes au vu de la répartition morcelée de M. huberti. Il est difficile ici de discuter de la signification des distances génétiques entre les îles du Saloum et le continent. En effet d'une part nous avons regroupé 3 îles différentes pour avoir un échantillon suffisant et nous n'avons pas pu obtenir suffisamment d'individus continentaux autour du Delta du Saloum pour les comparer, comme nous avons pu le faire entre l'Ile Madeleine et les Niayes pour M. erythroleucus.

Par contre la comparaison peut être effectuée en ce qui concerne la variabilité génétique. Comme pour M. erythroleucus on observe sur les îles une baisse très nette pour les 3 paramètres mesurés, mais la différence entre les 2 groupes continentaux est presque aussi importante que celle observée entre le groupe continental le moins variable (Fleuve) et les îles. Par exemple le taux de polymorphisme est de 55% pour le groupe des Niayes, il descend à 40% pour le Fleuve et atteint seulement 20% sur les îles du Saloum. Il serait donc important pour cette espèce de disposer de données sur d'autres populations continentales afin de voir la gamme de variabilité existant sur le continent et aussi d'augmenter l'échantillon des différentes îles afin de pouvoir les comparer entre elles.

En conclusion, les Mastomys du Sénégal constituent donc, du point de vue électrophorétique, un cas très particulier. Malgré l'absence de locus diagnostique, les analyses permettent néanmoins de reconnaître une des espèces en présence. Les taux de polymorphisme sont très élevés. Pour M. huberti, plusieurs populations s'écartent fortement de la panmixie et on peut se demander s'il n'y a pas des phénomènes d'introgession avec les deux autres espèces.

ETUDE BIOMETRIQUE

I - INTRODUCTION :

Pendant très longtemps la morphologie, tant corporelle que crânienne, a été le seul moyen de distinguer les espèces de Rongeurs entre elles. C'est sur de tels critères qu'ont été décrites les différentes espèces de Mastomys jusqu'à l'apparition des premiers travaux caryologiques de Matthey (1954, 1955, 1958). Mais c'est encore grâce à la morphologie et à la biométrie que Petter (1957) a mis en évidence l'existence de 2 espèces sympatriques en Afrique de l'Ouest. Puis l'électrophorèse des protéines a elle aussi amené de nouveaux résultats en systématique dès 1978 avec les études de Green et al (cf chapitre précédent). L'apparition de ces nouvelles techniques ne doit pas conduire pour autant à l'abandon de la biométrie. En effet, d'une part, comme nous venons de le voir dans le cas des Mastomys du Sénégal, l'électrophorèse ne permet pas toujours de distinguer des espèces entre elles, d'autre part la caryologie demande beaucoup de temps et de moyens pour analyser finalement peu d'individus. Les mensurations sont plus rapides à prendre et les traitements statistiques informatisés permettent de comparer aisément un très grand nombre d'individus sous différents angles. Enfin à partir des résultats des techniques biochimiques ou caryologiques il peut être intéressant de revenir à la morphologie car comme le fait justement remarquer Mayr (1974) : "lorsque l'on soumet des espèces jumelles à une analyse rigoureuse, on se rend habituellement compte qu'elles diffèrent par toute une série de caractères morphologiques". Ceci a été bien illustré dans le cas des souris méditerranéennes (Darviche et Orsini, 1982).

Pour toutes ces raisons il nous a paru important de procéder à une étude biométrique. Nous avons tout d'abord procédé sur l'ensemble des individus aux mensurations corporelles classiques. Puis nous avons préparé les crânes d'une partie d'entre eux et mesuré la longueur totale du crâne, de la mandibule et des rangées dentaires. Les mensurations corporelles concernant les Mastomys sont extrêmement abondantes dans la littérature mais la plupart d'entre elles ne distinguent ni les sexes, ni les âges or ceci est extrêmement important comme nous allons le montrer plus loin. De plus aucune de ces études n'est reliée à une analyse chromosomique, il n'est donc pas sûr qu'elles

ne concernent qu'une seule espèce. Les mêmes restrictions peuvent être faites pour les mensurations crâniennes, telles celles utilisées par Rosevear (1969) dans sa révision du genre Mastomys en Afrique de l'Ouest.

Enfin le traitement informatique de mensurations crâniennes a déjà permis à Van der Straeten (1979) de séparer entre eux sans ambiguïté les genres Mastomys, Praomys et Myomyscus. De même Thorpe et al (1982) ont montré l'utilité de telles analyses pour différencier des formes chromosomiques dans l'espèce Mus musculus. C'est pourquoi nous avons procédé dans un 2^{ème} temps à des séries de mesures plus importantes sur la mandibule puis sur le crâne qui ont été traitées par analyses factorielles discriminantes (AFD).

II - MENSURATIONS CORPORELLES

A) Matériel et Méthodes

Au cours des prospections réalisées à travers tout le pays nous avons autopsié une partie des animaux capturés : soit immédiatement, soit après quelque temps en captivité. Pour cette étude morphologique nous n'avons pris en compte que les individus jugés adultes après observation des organes génitaux lors des autopsies.

Au total 923 individus des deux sexes et appartenant aux 3 espèces ont été ainsi mesurés. L'échantillon par sexe et par espèce est indiqué dans le tableau n° XIV et dans les tableaux n° XVII à n° XIX pour les différentes populations.

Pour chaque individu nous avons procédé aux cinq mensurations suivantes :

- Poids = P
- Longueur tête + corps = T+C
- Longueur de la queue = Q
- Longueur de la patte postérieure (sans les griffes) = PP
- Hauteur du pavillon de l'oreille = OR

Les pesées ont été réalisées avec un peson et notées à 1g près. Les longueurs T+C et Q ont été mesurées à 1mm près tandis que les longueurs PP et OR l'ont été à 0,5mm près.

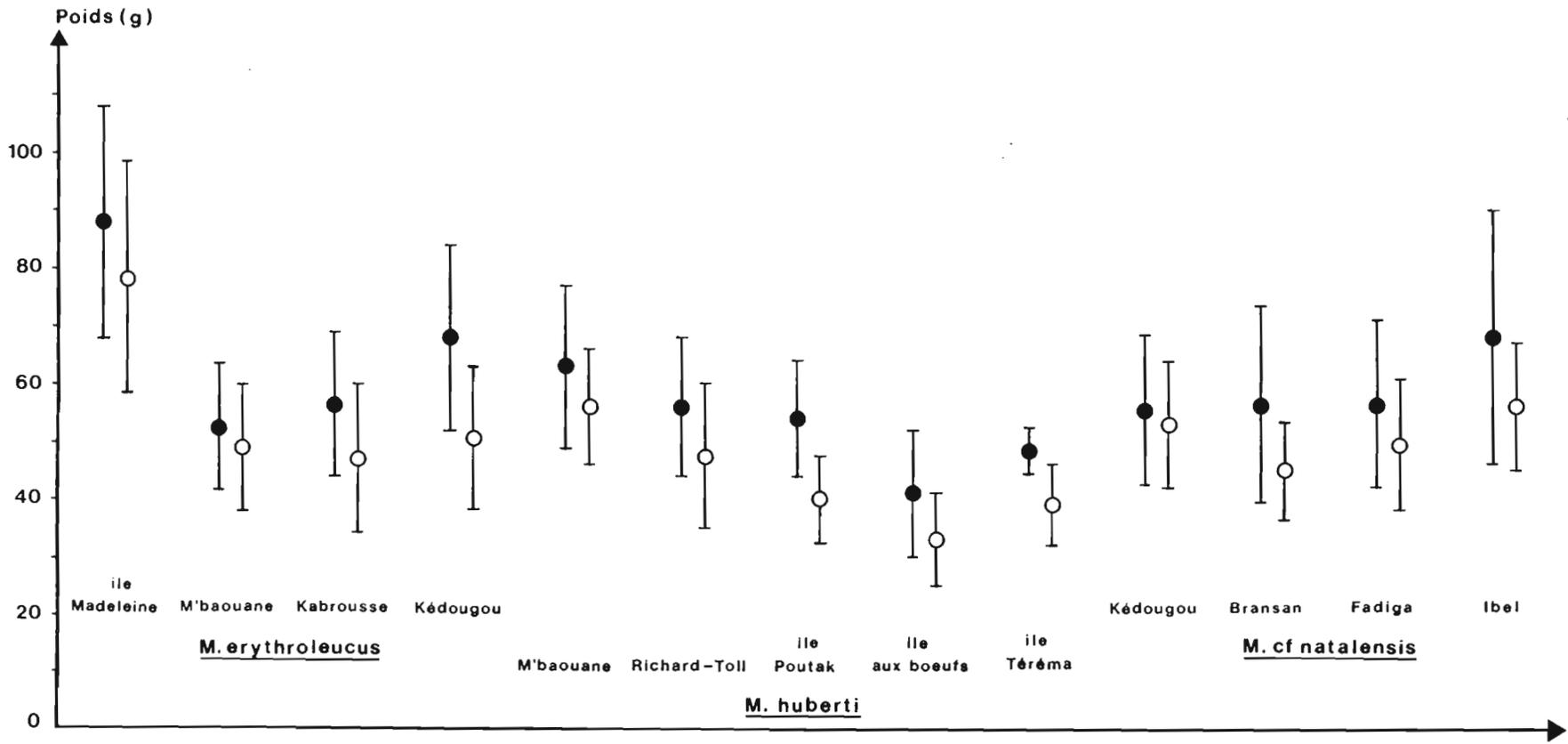


Figure n° 20: Poids des adultes sauvages autopsiés (moyenne + écart-type, ●=♂ O=♀)

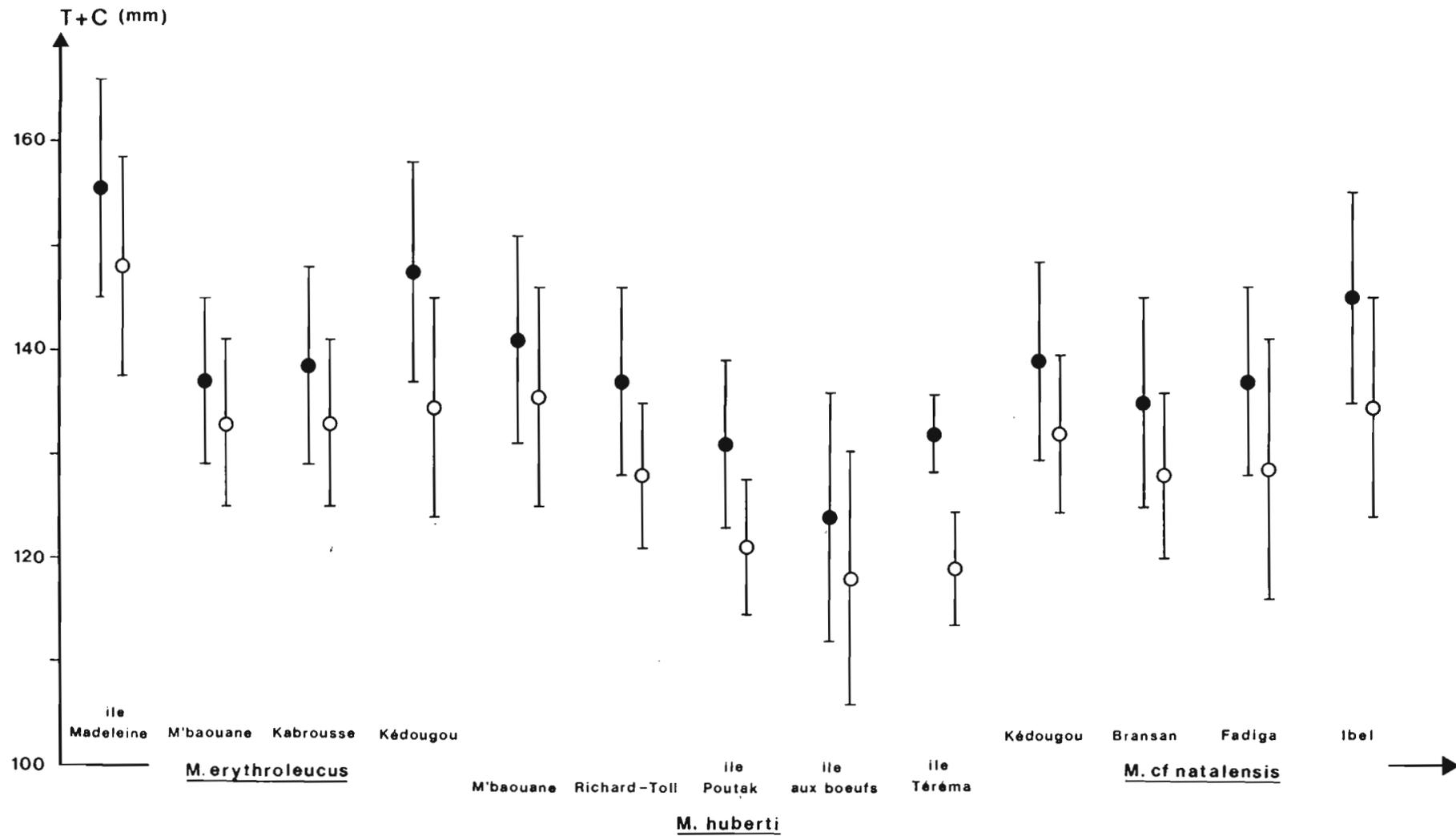


Figure n° 21: Longueur corporelle des adultes sauvages autopsiés (moyenne + écart-type, ●=♂ O=♀)

	<u>M.erythroleucus</u>			<u>M.huberti</u>			<u>M.cf.natalensis</u>		
	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ
♂ Poids	174	62,6	17,8	119	59,1	13,0	58	57,9	16,0
T+C	174	142,0	11,9	120	138,6	9,6	59	139,0	9,7
Q	148	122,8	10,6	107	113,7	10,3	53	120,6	10,2
Pp	173	24,3	1,1	120	25,1	1,1	59	25,1	1,2
Or	170	19,1	0,9	120	18,6	0,9	49	19,3	0,95
♀ Poids	158	50,3	12,9	115	51,5	11,3	99	51,4	11,3
T+C	158	134,0	9,9	115	131,6	9,6	100	130,8	8,8
Q	137	121,4	9,9	109	113,0	8,9	93	118,6	10,1
Pp	155	23,9	1,0	115	24,6	1,1	100	24,5	1,26
Or	143	19,0	0,9	115	18,4	0,9	83	19,0	0,92

Tableau n°XIV: Mensurations corporelles après autopsies d'animaux adultes, capturés dans la nature : moyenne par sexe et par espèce (Poids en g, longueur en mm).

ESPECE	POIDS	T+C	Q	Pp	Or
<u>M.erythroleucus</u>	S ***	S ***	NS	S ***	NS
<u>M.huberti</u>	S ***	S ***	NS	S ***	NS
<u>M.cf.natalensis</u>	S **	S ***	NS	S ***	NS

Tableau n°XV: Dimorphisme sexuel au sein de chaque espèce pour les 5 mensurations corporelles.

Sexe	Espèces comparées	Poids	T+C	Q	Pp	Or
♂	<u>M.ery.xM.hub.</u>	NS	S **	S ***	S ***	S ***
	<u>M.ery.xM.cf nat.</u>	NS	NS	NS	S ***	NS
	<u>M.hub.xM.cf nat.</u>	NS	NS	S ***	NS	S ***
♀	<u>M.ery.xM.hub.</u>	NS	S *	S ***	S ***	S ***
	<u>M.ery.xM.cf nat.</u>	NS	S **	S *	S ***	NS
	<u>M.hub.xM.cf nat.</u>	NS	NS	S ***	NS	S ***

Tableau n°XVI: Comparaisons entre espèces, par sexe, pour les 5 mensurations corporelles.

	ILE MADELEINE			M'BAOUANE			KABROUSSE			KEDOUGOU			
	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	
♂	Pds	51	88,0	20,0	12	52,5	11,3	31	56,4	12,4	15	68,0	16,3
	T+C	58	155,4	10,7	12	137,2	7,9	31	138,7	9,4	15	147,4	10,6
	Q	36	127,9	6,9	12	115,8	11,9	26	123,6	12,6	14	126,4	10,2
	Pp	58	26,1	0,8	12	24,4	0,7	31	25,1	1,0	15	23,8	0,7
	Or	55	20,5	1,0	12	18,9	1,1	31	18,8	0,6	15	19,4	0,9
♀	Pds	51	78,3	19,8	19	48,9	11,2	26	46,8	13,1	20	50,3	11,9
	T+C	54	148,2	10,6	19	133,2	8,1	26	132,9	8,1	20	134,6	10,5
	Q	37	124,7	9,0	18	121,3	9,8	20	125,2	9,4	18	117,9	8,9
	Pp	53	25,3	1,0	19	24,3	0,9	26	24,3	0,7	20	23,8	1,0
	Or	52	20,3	1,2	19	18,9	0,8	26	18,8	0,7	19	19,2	0,8

Tableau n°XVII : Mensurations corporelles après autopsies pour 4 populations de M. erythroleucus.

	KEDOUGOU			BRANSAN			FADIGA			IBEL			
	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	
♂	Pds	18	55,5	13,1	8	56,6	17,2	8	56,6	14,6	9	68,2	22,2
	T+C	18	139,1	9,5	8	135,1	10,1	8	136,9	9,1	9	144,8	10,1
	Q	18	120,3	8,6	6	124,0	10,2	8	121,3	9,9	5	130,6	4,7
	Pp	18	25,2	0,9	8	24,6	1,4	8	24,6	1,0	9	25,6	1,1
	Or	18	19,1	1,0	6	19,2	0,5	8	19,1	0,5	9	18,8	1,1
♀	Pds	34	53,3	11,0	14	45,3	8,5	11	49,6	11,3	10	56,0	11,2
	T+C	34	131,8	7,4	15	128,0	7,8	11	128,6	12,7	10	134,6	10,6
	Q	30	119,0	10,0	15	117,2	8,4	11	117,4	9,4	8	116,9	13,6
	Pp	34	24,5	1,2	15	24,1	1,2	11	24,8	1,2	10	24,3	1,4
	Or	34	19,1	0,7	11	18,8	0,6	10	18,4	1,5	10	19,3	1,1

Tableau n°XIX : Mensurations corporelles après autopsies pour 4 populations de M. cf natalensis.

	M'BAOUANE			RICHARD-TOLL			ILE POUTAK			ILE AUX BOEUFs			ILE TEREMA		
	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ	N	\bar{X}	σ
♂ Pds	46	62,8	14,0	45	56,3	11,7	22	54,1	9,9	22	41,0	10,8	8	48,4	3,7
T+C	47	140,8	10,0	46	137,1	8,9	23	131,0	8,0	22	124,2	12,0	8	131,9	3,8
M Q	41	115,5	10,5	45	110,0	13,9	21	109,2	7,6	20	109,9	9,1	8	114,9	4,8
Pp	47	25,7	1,1	46	24,6	0,8	23	23,2	1,2	22	23,6	0,9	8	23,4	0,9
Or	47	18,6	0,9	46	18,6	0,9	23	17,5	0,7	22	17,7	0,8	8	17,3	0,7
♀ Pds	43	55,7	10,1	43	47,7	11,9	16	40,2	7,5	8	33,0	7,7	8	39,0	6,8
T+C	43	135,6	10,6	43	127,9	7,0	16	121,3	6,7	9	118,0	12,2	8	119,1	5,7
F Q	39	116,5	10,2	42	110,9	5,5	14	104,9	7,3	7	112,0	12,1	8	113,5	7,2
Pp	43	25,4	1,1	43	24,1	0,7	16	22,3	1,3	9	22,9	0,7	8	23,3	0,6
Or	43	18,6	0,9	43	18,2	0,7	16	17,5	0,7	9	17,6	1,1	8	17,6	0,7

Tableau n°XVIII: Mensurations corporelles après autopsies pour 5 populations de M. huberti.

ESPECE	LOCALITÉ	POIDS	T+C	Q	Pp	Or
<u>M.ery.</u>	M'Baouane	NS	NS	NS	NS	NS
	Kédougou	S ^{***}	S ^{***}	S ^{**}	NS	NS
	Kabrousse	S ^{**}	S [*]	NS	S ^{***}	NS
	Ile Madeleine	S [*]	S ^{***}	NS	S ^{***}	NS
<u>M.hub.</u>	M'Baouane	S ^{**}	S [*]	NS	NS	NS
	Richard-toll	S ^{***}	S ^{***}	NS	S ^{**}	NS
	Ile Poutak	S ^{***}	S ^{***}	NS	S [*]	NS
	Ile aux boeufs	NS	NS	NS	S [*]	NS
	Ile Terema	S ^{**}	S ^{***}	NS	NS	NS
<u>M.cf.nat.</u>	Kédougou	NS	S [*]	NS	S [*]	NS
	Bransan	NS	NS	NS	NS	NS
	Fadiga	NS	NS	NS	NS	NS
	Ibel	NS	S [*]	S [*]	S [*]	NS

Tableau n°XX: Dimorphisme sexuel dans différentes populations des
3 espèces de Mastomys :

NS = pas de dimorphisme sexuel

S^{*} = différence entre mâle et femelle significative au seuil 5%

S^{**} = 1% S^{***} = 0,1%

Sexe	Localités comparées	POIDS	T+C	Q	Pp	Or
♂	M' Baouane x Kédougou	S ^{**}	S [*]	S [*]	S [*]	NS
	M' Baouane x Kabrousse	NS	NS	S [*]	S [*]	NS
	Kédougou x Kabrousse	S ^{**}	S ^{**}	NS	S ^{****}	S ^{**}
	Ile Madeleine x M' Baouane	S ^{****}				
	Ile Madeleine x Kédougou	S ^{****}	S ^{**}	NS	S ^{****}	NS
	Ile Madeleine x Kabrousse	S ^{****}	S ^{****}	NS	S ^{****}	S ^{****}
♀	M' Baouane x Kédougou	NS	NS	NS	NS	NS
	M' baouane x Kabrousse	NS	NS	S [*]	NS	NS
	Kédougou x Kabrousse	NS	NS	NS	NS	NS
	Ile Madeleine x M' Baouane	S ^{****}	S ^{****}	NS	S ^{****}	S ^{****}
	Ile Madeleine x Kédougou	S ^{****}	S ^{****}	S ^{**}	S ^{****}	S ^{****}
	Ile Madeleine x Kabrousse	S ^{****}	S ^{****}	NS	S ^{****}	S ^{****}

Tableau n°XXI : Comparaisons entre différentes populations de M. erythroleucus pour 5 Mesurations corporelles.

Sexe	Localités comparées	Poids	T+C	Q	Pp	Or
♂	Fadiga x Ibel	NS	NS	NS	NS	NS
	Fadiga x Bransan	NS	NS	NS	NS	NS
	Fadiga x Kédougou	NS	NS	NS	NS	NS
	Ibel x Bransan	NS	NS	NS	NS	NS
	Ibel x Kédougou	NS	NS	S [*]	NS	NS
	Kédougou x Bransan	NS	NS	NS	NS	NS
♀	Fadiga x Ibel	NS	NS	NS	NS	NS
	Fadiga x Bransan	NS	NS	NS	NS	NS
	Fadiga x Kédougou	NS	NS	NS	NS	S [*]
	Ibel x Bransan	S ^{**}	NS	NS	NS	NS
	Ibel x Kédougou	NS	NS	NS	NS	NS
	Kédougou x Bransan	S [*]	NS	NS	NS	NS

Tableau n°XXIII: Comparaisons entre différentes populations de M. cf natalensis pour 5 mensurations corporelles.

Sexe	Localités comparées	POIDS	T+C	Q	Pp	Or
♂	M' Baouane x Richard-Toll	S*	NS	S*	S***	NS
	M' Baouane x Ile Poutak	S**	S***	S*	S***	S**
	M' Baouane x Ile aux Boeufs	S***	S***	S*	S***	S***
	M' Baouane x Ile terema	S**	S*	NS	S***	S***
	Richard-Toll x Ile Poutak	NS	S**	NS	S***	S***
	Richard-Toll x Ile aux Boeufs	S***	S***	NS	S***	S**
	Richard-Toll x Ile Terema	NS	NS	NS	S***	S**
	Ile Poutak x Ile aux Boeufs	S***	S*	NS	NS	NS
	Ile Poutak x Ile terema	NS	NS	NS	NS	NS
	Ile aux Boeufs x Ile Terema	NS	NS	NS	NS	NS
♀	M' Baouane x Richard-Toll	S***	S***	S**	S***	S*
	M' Baouane x Ile Poutak	S***	S***	S***	S***	S***
	M' Baouane x Ile aux boeufs	S***	S***	NS	S***	S**
	M' Baouane x Ile Terema	S***	S***	NS	S***	S**
	Richard-toll x Ile Poutak	S*	S**	S**	S***	S***
	Richard-Toll x Ile aux boeufs	S***	S***	NS	S***	S*
	Richard-Toll x Ile Terema	S*	S***	NS	S**	S*
	Ile Poutak x Ile aux Boeufs	S*	NS	NS	S**	NS
	Ile Poutak x Ile Terema	NS	NS	S**	S*	NS
	Ile aux boeufs x Ile Terema	NS	NS	NS	NS	NS

Tableau n°XXII : comparaisons entre populations de M. huberti par sexe et pour 5 mensurations corporelles.

B) RESULTATS :

1) Par sexe et par espèce :

Nous avons consigné dans le tableau n° XIV les moyennes, écart-types et tailles de l'échantillon pour chacun des paramètres mesurés, selon le sexe et l'espèce considérés. Pour M. erythroleucus et M. huberti seuls les individus continentaux ont été ici pris en compte.

L'existence ou non d'un dimorphisme sexuel au sein de chaque espèce a été vérifiée par un test de comparaison de moyenne dont les résultats figurent dans le tableau n° XV.

De la même façon, nous avons comparé les 3 espèces entre elles pour chaque sexe et chaque mensuration dans le tableau n° XVI.

2) Par population :

Pour M. erythroleucus nous avons distingué 3 populations continentales (M'Baouane, Kabrousse et Kedougou) et une population insulaire (Ile Madeleine) : cf tableau n° XVII.

Le tableau n° XVIII, indique les mensurations observées pour 5 populations de M. huberti : 2 continentales (M'Baouane et Richard-Toll) et 3 insulaires situées dans le delta du Saloum (Poutak, Ile aux boeufs et Terema).

Enfin pour la 3^{ème} espèce, M. cf natalensis cf tableau n° XIX, les 4 populations étudiées sont toutes commensales.

Les résultats concernant les poids et les longueurs tête+corps (T+C) sont illustrés par les figures n° 20 et 21. Comme précédemment pour les 3 espèces, nous avons ici testé pour chaque population l'existence d'un dimorphisme sexuel (cf tableau n° XX).

De même nous avons comparé entre elles les différentes populations de chaque espèce :

- tableau n° XXI pour M. erythroleucus
- " n° XXII pour M. huberti
- " n° XXIII pour M. cf natalensis

3- Proportions corporelles :

Nous avons voulu comparer les proportions de la queue et de la patte postérieure par rapport à la longueur tête+corps entre les 3 espèces d'une part et entre individus continentaux et insulaires

	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Continent ♂	160	115	8.7
" " ♀	145	110	11.8
" Ile Madeleine ♂	41	122	10.5
" " ♀	41	119	7.5
<u>M. huberti</u> Continent ♂	107	122	9.8
" " ♀	125	116	7.7
" Iles Saloum ♂	60	117	8.3
" " ♀	31	112	8.5
<u>M. cf natalensis</u> ♂	61	115	8.1
" ♀	98	110	8.8

Tableau.n° **XXIV**: Rapport (Tête+corps / Queue) X 100

	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Continent ♂	173	172.3	15.4
" " ♀	156	178.9	12.6
" Ile Madeleine ♂	58	168.4	12.0
" " ♀	53	171.7	12.4
<u>M. huberti</u> Continent ♂	117	181.1	11.4
" " ♂+♀	110	187.8	11.5
" Saloum ♂+♀	64	181.9	14.4
" " ♀	34	188.9	12.3
<u>M. cf natalensis</u> ♂	59	180.6	12.8
" " ♀	99	187.6	13.9

Tableau.n° **XXV**: Rapport (Patte postérieure / Tête+Corps) X 1000

	$\frac{T+C}{Q} \times 100$	$\frac{Pp}{T+C} \times 100$
<u>M. erythroleucus</u> Continent	S ***	S ***
" " Ile Madeleine	NS	NS
<u>M. huberti</u> Continent	S ***	S ***
" Iles Saloum	S **	S *
<u>M. cf natalensis</u>	S ***	S **

Tableau n° **XXVI**: dimorphisme sexuel pour 2 proportions corporelles.

	$\frac{T+C}{Q} \times 100$	$\frac{Pp}{T+C} \times 1000$
<u>M. ery.</u> ♂ Continent x Ile Madeleine	S ***	S *
" ♀ " "	S ***	S ***
<u>M. hub.</u> ♂ Continent x Iles Saloum	S ***	NS
" ♀ " "	S *	NS

Tableau n° **XXVII**: Comparaison Ile-Continent pour 2 proportions corporelles.

Sexe	Espèces comparées	$\frac{T+C}{Q} \times 100$	$\frac{Pp}{T+C} \times 1000$
♂	<u>M. ery.</u> x <u>M. hub.</u>	S ***	S ***
	<u>M. ery.</u> x <u>M. cf nat.</u>	NS	S ***
	<u>M. hub.</u> x <u>M. cf nat.</u>	S ***	NS
♀	<u>M. ery.</u> x <u>M. hub.</u>	S ***	S ***
	<u>M. ery.</u> x <u>M. cf nat.</u>	NS	S ***
	<u>m. hub.</u> x <u>M. cf nat.</u>	S ***	NS

Tableau n° **XXVIII**: Comparaison entre espèces, par sexe, pour 2 proportions corporelles (Individus continentaux seulement pour M. erythroleucus et M. huberti).

d'autre part. Les résultats du rapport $T+C/Q \times 100$ sont indiqués dans le tableau n° XXIV, ceux du rapport $PP/T+C \times 100$ dans le tableau n° XXV.

Nous avons ensuite comparé ces résultats :

- entre les 2 sexes pour chaque espèce : tableau n° XXVI
- entre individus continentaux et insulaires : tableau n° XXVII
- entre espèces pour chaque sexe : tableau n° XXVIII

C) DISCUSSION

*Dimorphisme sexuel :

A partir du tableau n° XV on constate qu'il existe un dimorphisme sexuel chez les trois espèces pour trois des cinq paramètres étudiés : le poids et les longueurs tête+corps et patte postérieure. Dans ces trois cas les mâles présentent des moyennes significativement supérieures aux femelles. Par contre pour les longueurs de la queue et de l'oreille les différences entre sexes ne sont pas significatives.

L'étude du dimorphisme sexuel par population au sein de chaque espèce (tableau n° XX) nous amène cependant à nuancer ce qui précède.

Ainsi pour l'espèce M. erythroleucus, une des quatre populations étudiées (M'Baouane) ne présente aucune différence significative entre sexes quelle que soit la mensuration considérée. A l'inverse l'échantillon de Kedougou est le seul dont les mâles ont une queue nettement plus longue que les femelles.

En ce qui concerne M. huberti l'une des populations insulaires (Ile aux Boeufs) ne présente pratiquement pas de dimorphisme sexuel (excepté pour la patte postérieure).

Enfin chez M. cf natalensis, la population de Fadiga ne présente aucune différence significative entre mâles et femelles et celle de Bransan, une seule (patte postérieure). Les différences significatives sont souvent faibles dans cette espèce (seuil 5%) mais ceci peut être du à la faiblesse des effectifs mesurés pour chaque population et ne reflète donc pas forcément un dimorphisme sexuel moins accentué chez cette espèce.

Les variations observées d'une population à l'autre dans une même espèce montrent que l'on peut obtenir à partir d'autopsies d'animaux de terrain, des "images" relativement différentes. En fait ces variations sont autant le reflet de différences morphologiques réelles entre populations que le

PAYS/AUTEURS	Sexe	Poids		T+C		Q		Pp		Or		
		N	\bar{X} (m-M)									
Malawi (Hanney 1965)	♂	-	-	23	126+9*							
	♀	-	-	26	114+6,1							
Ouganda (Delany 1975)	♂	50	43,2(23-70)	57	122,8(90-154)	57	112,3(88-150)	59	23,7(18-30)	58	16,6(14-24)	
	♀	50	40,4(20-60)	53	125,1(95-148)	53	114,0(95-135)	50	23,2(19-27)	50	16,8(11-21)	
Zimbabwe ** (Smithers & Wilson 1979)	♂	7	63,5(47-81)	11	244(218-269)	11	119(101-138)	-	-	-	11	19(18-20)
	♀	6	67,4(54-81)	11	237(211-275)	11	111 (99-137)	-	-	-	11	19(18-20)
Afrique du Sud (De Graaf 1981)	♂	5	62	61	117(100-145)	56	117(107-156)	66	23(20-26)	63	18(16-22)	
	♀	6	54	46	115(102-133)	47	113(101-143)	44	22(20-25)	42	18(16-20)	

Tableau n° **XXIX**: Mensurations corporelles dans le genre Mastomys selon divers auteurs

	<u>M.erythroleucus</u>	<u>M.huberti</u>	<u>M.cf.natalensis</u>	<u>M. erythroleucus</u>
Poids	=	=	=	
T+C	sup	=	inf	
Q	sup	inf	=(m) et inf(f)	
Pp	inf	=	sup	
Or	sup	inf(m) et =(f)	=	
T+C/Q	inf	sup	=	
Pp/T+C	inf	=	sup	

Tableau n° **XXX**: Comparaison entre les 3 espèces de Mastomys pour les mensurations et proportions corporelles
(a sup b: espèce a plus grande que espèce b; a=b: différence non significative, a inf b: a plus petit que b).

reflet de la structure d'âge de chaque sexe dans l'échantillon étudié, à l'instant t. Ceci est particulièrement net pour le poids et la longueur T+C dont la croissance se poursuit (de façon ralentie) durant l'âge adulte, alors qu'à l'inverse la patte postérieure atteint sa taille maxima avant l'âge adulte (cf chapitre croissance en captivité).

Le dimorphisme sexuel a été peu étudié chez les Mastomys : la plupart des mensurations publiées ne distinguent pas les mâles des femelles. Nous avons cependant rassemblé dans le tableau n° XXIX les quelques données existantes en ce domaine. Si l'échantillon mesuré par Hanney (1965) présente un dimorphisme sexuel très net, ce n'est pas le cas pour les trois autres études publiées. Pour Smithers et Wilson (1979) les mâles sont aussi plus grands que les femelles mais les effectifs mesurés semblent trop faibles pour que les différences observées soient significatives. Les observations de De Graaf (1981) vont dans le même sens avec un échantillon cette fois-ci conséquent mais des différences très faibles. Delany (1975) est le seul à présenter des résultats inverses : les femelles semblent plus grandes que les mâles. Mais on ne peut tenir compte de ses résultats car les poids et tailles minima montrent clairement que cet échantillon comprend des individus juvéniles, en proportion inconnue pour chaque sexe.

***Comparaison entre espèces :**

Les mâles de l'espèce M. erythroleucus ont pour toutes les mensurations une taille supérieure à ceux de l'espèce M. huberti sauf pour la patte postérieure qui est nettement plus grande chez ces derniers. Ce paramètre est le seul qui distingue les M. erythroleucus mâles des M. cf natalensis mâles, encore une fois à l'avantage des derniers nommés.

Les mâles de M. huberti se distinguent des mâles de M. cf natalensis par une queue et des oreilles significativement plus courtes.

Chez les femelles la comparaison entre M. erythroleucus et M. huberti donne des résultats analogues à ceux déjà notés pour les mâles. Par contre les différences entre M. erythroleucus et M. cf natalensis sont plus marquées chez les femelles que les mâles : la patte postérieure est toujours plus courte chez M. erythroleucus, mais en plus on observe que ces femelles sont plus grandes (T+C et Q) que celles de M. cf natalensis. Ces dernières ont une queue plus courte que les femelles de M. huberti et c'est là la seule mensuration qui les différencie.

Nous avons récapitulé toutes les différences observées entre espèces dans le tableau n° XXX. Aucune mensuration ne permet à elle seule de distinguer les 3 espèces mais cela devient possible en combinant au moins 2 d'entre elles : ceci est vrai pour les moyennes mais les extrêmes se chevauchent largement. Le critère le plus sûr semble la longueur du pied (Pp) et encore mieux le rapport Pp/T+C qui permet de distinguer M. erythroleucus des 2 autres espèces. En effet d'une part cette mensuration est la moins variable et d'autre part la taille définitive du pied est atteinte avant l'âge adulte (cf chapitre Croissance en élevage). Rosevear (1969) avait déjà noté l'utilité de ce caractère puisque c'est l'un des 2 principaux qu'il a employé pour reconnaître différents groupes dans le genre Mastomys.

Pour toutes les autres mensurations il est important de noter que la différence entre sexes est toujours plus forte que les différences entre espèces.

* Comparaison entre populations d'une même espèce :

Dans l'espèce M. erythroleucus on observe que les mâles de Kedougou sont significativement plus grands pour pratiquement toutes les mensurations que les autres mâles continentaux issus de Kabrousse et de M'Baouane. Par contre chez les femelles on ne note presque aucune différence entre les trois échantillons continentaux. Les individus de l'Île Madeleine se distinguent de leurs congénères continentaux par une taille supérieure dans toutes les mensurations considérées, ceci est vrai pour les mâles comme pour les femelles.

Nous nous trouvons là dans un cas "classique" de gigantisme insulaire (Foster 1964, Thaler 1973, Case 1978, Heaney 1978, Lomolino 1985). Cette augmentation en pourcentage par rapport aux individus continentaux est extrêmement forte pour le poids (de + 41% à + 68%), nettement plus faible pour les autres paramètres (de + 9% à + 13% pour la longueur corporelle et de + 3% à 10% pour les appendices et les membres). Le gigantisme pondéral de cette population semble bien être parmi les plus élevés, si ce n'est le plus élevé, de ceux connus chez les rongeurs insulaires (Lomolino 1985). Par contre l'augmentation de taille corporelle est moins spectaculaire, ainsi Lawlor (1982) signale des gains de taille supérieurs à 20% dans certaines populations des genres Peromyscus et Neotoma sur des îles du golfe de Californie. Dans l'ensemble nos résultats sont du même ordre de grandeur que ceux notés par

Cheyland (1986) entre la Corse, la Sardaigne et la Sicile d'une part et leurs îlots satellites d'autre part, pour différentes populations de Rattus rattus : soit de + 30,9% à + 58,2% pour le poids et de + 7,1% à + 14,5% pour la taille corporelle (T+C).

La diminution de la prédation et de la compétition interspécifique sont pour beaucoup d'auteurs (Foster 1965, Sondaar 1977, Case 1978, Heaney 1978, Lawlor 1982, Lomolino 1986, Angerbjörn 1986) les principaux facteurs concourant à l'augmentation de la taille chez les petits rongeurs insulaires. Lawlor (1982) fait aussi intervenir le régime alimentaire et les disponibilités alimentaires. Dans le cas des M. erythroleucus de l'île Madeleine toutes ces hypothèses semblent se vérifier : M. erythroleucus a sur le continent un régime alimentaire très varié (Hubert et al 1981) et ne doit donc pas être handicapé par la légère réduction de la diversité spécifique en végétaux sur l'île (Lo et Maynard 1982), d'autant plus que l'absence totale de compétiteurs doit lui permettre d'élargir sa niche alimentaire. La pression de prédation sur l'île est extrêmement faible, comparée au continent : à Bandia Hubert (1977) dénombre 12 espèces de petits carnivores, auxquelles il faut ajouter 2 à 3 espèces de rapaces nocturnes et au moins 4 espèces de serpents, tandis que sur l'île Madeleine ne subsiste qu'un seul prédateur possible des Mastomys, une couleuvre Psammophis phillipsi (Joger 1982).

Chez les mâles de l'espèce M. huberti on observe des différences importantes entre les 2 populations continentales (M'baouane et Richard-Toll). A l'inverse les différences entre les mâles des trois populations insulaires sont faibles. A l'exception de la comparaison entre les mâles de l'île Terema et ceux de Richard-Toll (sans doute à cause des faibles effectifs pour Terema), les différences entre îles et continent sont très marquées mais de façon inversée par rapport à l'espèce M. erythroleucus : les individus insulaires sont ici significativement plus petits que leurs homologues du continent.

Les remarques que nous venons de faire pour les mâles de M. huberti sont également valables pour les femelles : on peut même remarquer que les différences entre femelles de diverses populations sont plus importantes et plus souvent significatives que chez les mâles. Ceci est à l'opposé de ce que nous venons de noter pour les femelles de M. erythroleucus.

M. huberti dans les îles du Saloum, représente donc un des rares cas de nanisme insulaire connu chez les petits rongeurs (cf synthèses de Foster 1964, et Lomolino 1985). Nous avons décrit dans l'introduction de ce travail

(cf présentation des principales zones d'étude) l'aspect des îles du Saloum, qui diffèrent radicalement de l'île Madeleine. Il s'agit ici de bancs de sable, pratiquement sans relief, bordés en partie de mangroves. Ils sont recouverts d'une végétation infiniment moins diversifiée que sur le continent et poussant sur des sols salés. On peut donc penser dans ce cas que la limitation des ressources alimentaires tant en diversité, quantité et qualité constitue la pression la plus importante que subissent les populations de M. huberti et que diminution de prédation et compétition interspécifique n'arrivent pas à contrebalancer : ce bilan négatif aboutissant à une réduction de la taille corporelle.

Enfin en ce qui concerne l'espèce M. cf. natalensis on n'observe pratiquement pas de différences significatives entre localités tant chez les mâles que chez les femelles. Mais la faiblesse des effectifs pour trois des quatre populations comparées peut en être la cause.

III - MENSURATIONS CRANIENNES

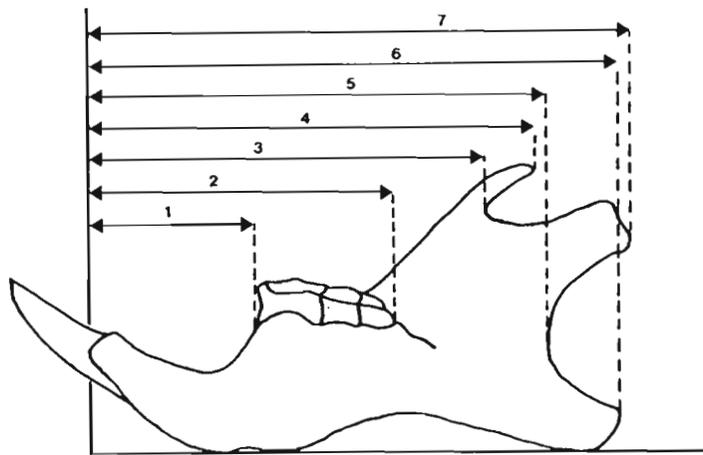
A) Matériel et Méthodes

20 individus adultes par population pour les mesures prises sur la mandibule et 15 pour celles effectuées sur le crâne ont fait l'objet de cette étude.

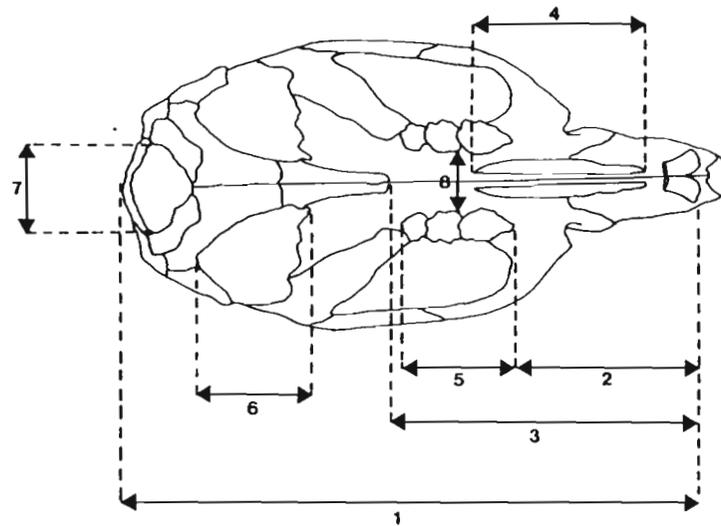
Les mesures ont été effectuées avec un "measuroscope" NIKON (grossissement 10). Elles ont été enregistrées au 1/100 mm.

En ce qui concerne la mandibule les mensurations ont été effectuées selon un procédé dérivé de celui mis au point par Festing (1972) pour identifier différentes souches de souris de laboratoire : la mandibule est placée sur la platine de mesure, face interne vers l'observateur ; les coordonnées sont ensuite prises de gauche à droite, puis de bas en haut, comme indiqué sur la figure n° 22 A.

Pour le crâne, le même matériel de mesure a été employé : une première série de mesures est effectuée sur la face interne, puis le crâne est retourné face externe vers l'observateur, ce qui permet d'effectuer la 2^{ème} série de mesures indiquées sur le schéma n° 22 B.



(A)



(B)

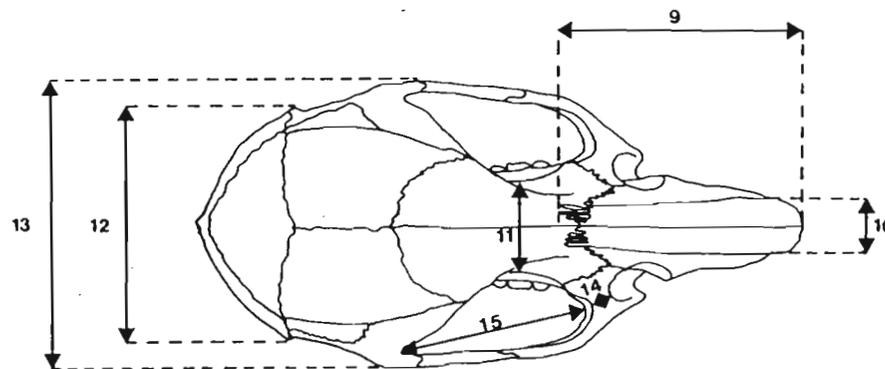
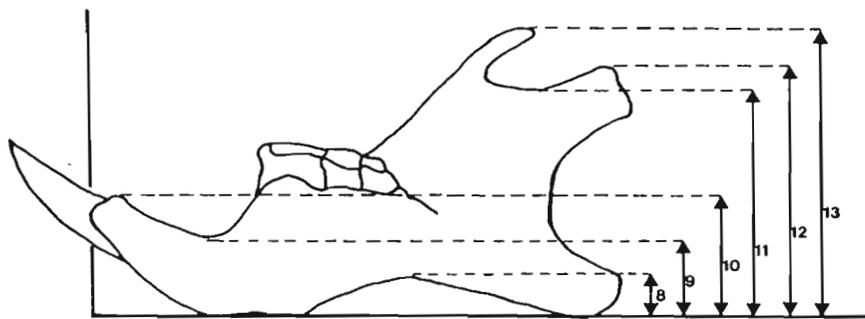


Figure n° 22: (A) Mensurations mandibulaires (face interne)

(B) Mensurations craniennes

B) Résultats :

A partir des données individuelles nous avons d'abord calculé les longueurs moyennes du crâne, de la mandibule et des rangées dentaires. Puis nous avons étudié les proportions de ces rangées dentaires par rapport aux longueurs crâniennes et mandibulaires. Enfin nous avons traité par analyse factorielle discriminante (AFD) l'ensemble des mesures mandibulaires, puis de la même façon les mesures crâniennes.

1) Les longueurs moyennes du crâne, de la mandibule et des rangées dentaires

Comme pour la morphologie corporelle nous avons séparé les mâles et les femelles. Nous avons regroupé les résultats par espèce en distinguant toutefois les individus insulaires d'une part et continentaux de l'autre. Pour l'espèce M. erythroleucus nous avons procédé à des mensurations d'individus supplémentaires pour obtenir un échantillon suffisant de l'île Madeleine et pour avoir une population continentale de référence (Niayes). Ceci n'a pas été possible pour l'espèce M. huberti où nous avons dû nous contenter de comparer les individus insulaires à l'ensemble des continentaux.

Tous ces résultats sont notés dans les tableaux n° XXXI à n° XXXIV, et illustrés par les figures n° 23 et 24. Enfin il nous a paru intéressant de calculer les proportions respectives des rangées dentaires (figure n° 25).

Les différences observées pour chaque paramètre entre les différents échantillons ont été testées par un test de comparaison de moyenne dont les résultats figurent dans les tableaux :

- N° XXXV pour la comparaison entre mâle et femelle
- N° XXXVI " " " entre île et continent
- N° XXXVII " " " entre espèces.

En ce qui concerne le dimorphisme sexuel, on observe son existence pour la longueur du crâne à l'île Madeleine chez M. erythroleucus mais pas sur le continent. C'est l'inverse pour M. huberti où on le trouve dans l'échantillon continental mais pas dans les îles du Saloum. Les mâles ont aussi un crâne plus long que les femelles chez M. cf. natalensis. Les différences observées pour les autres paramètres ne sont jamais significatives à l'exception de la rangée dentaire inférieure (RDI) chez les M. huberti des îles

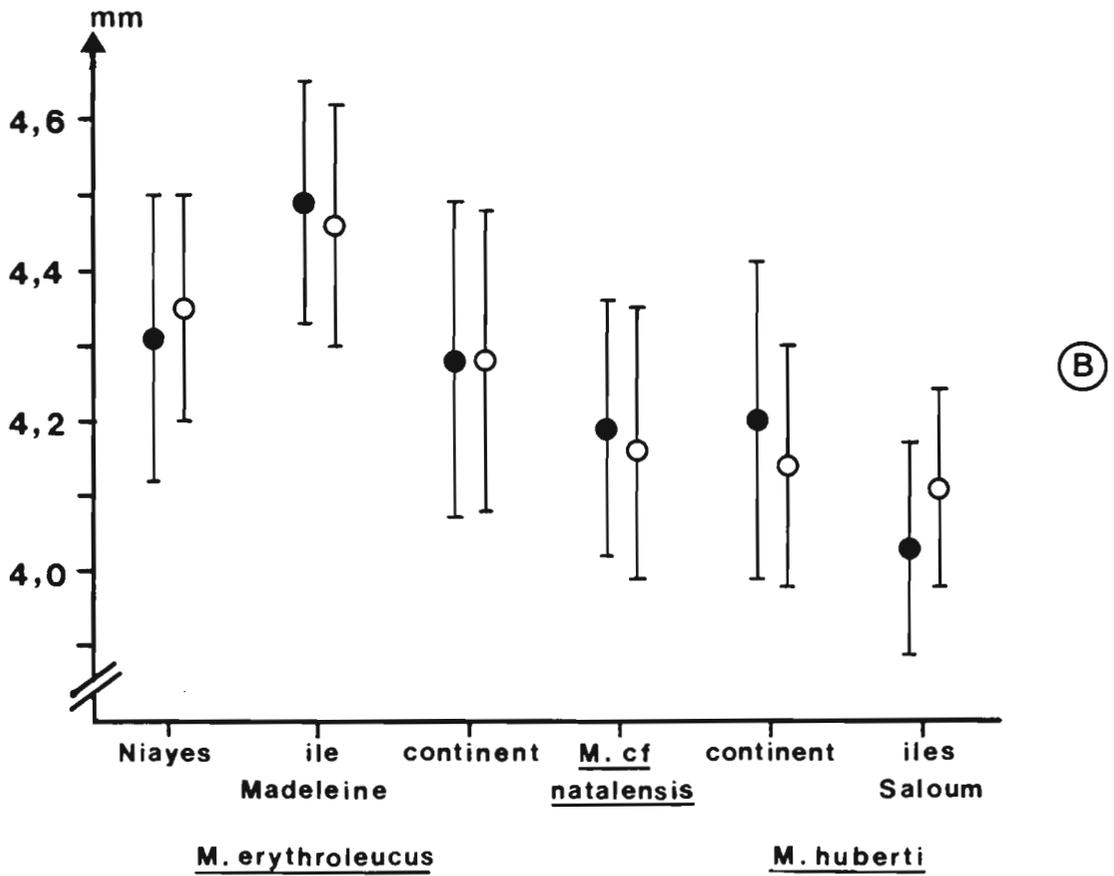
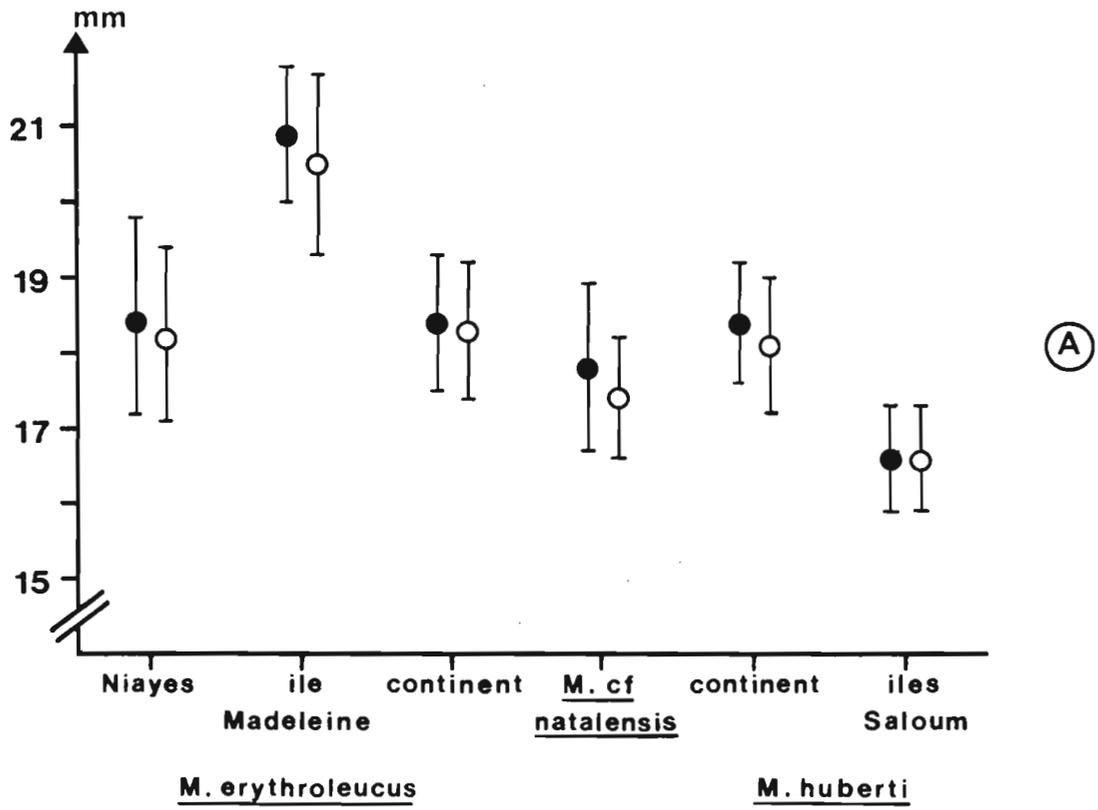


Figure n° 23: (A) longueur totale de la mandibule (moyenne \pm écart-type, ●=♂ ○=♀)
 (B) longueur de la rangée dentaire inférieure (RDI)

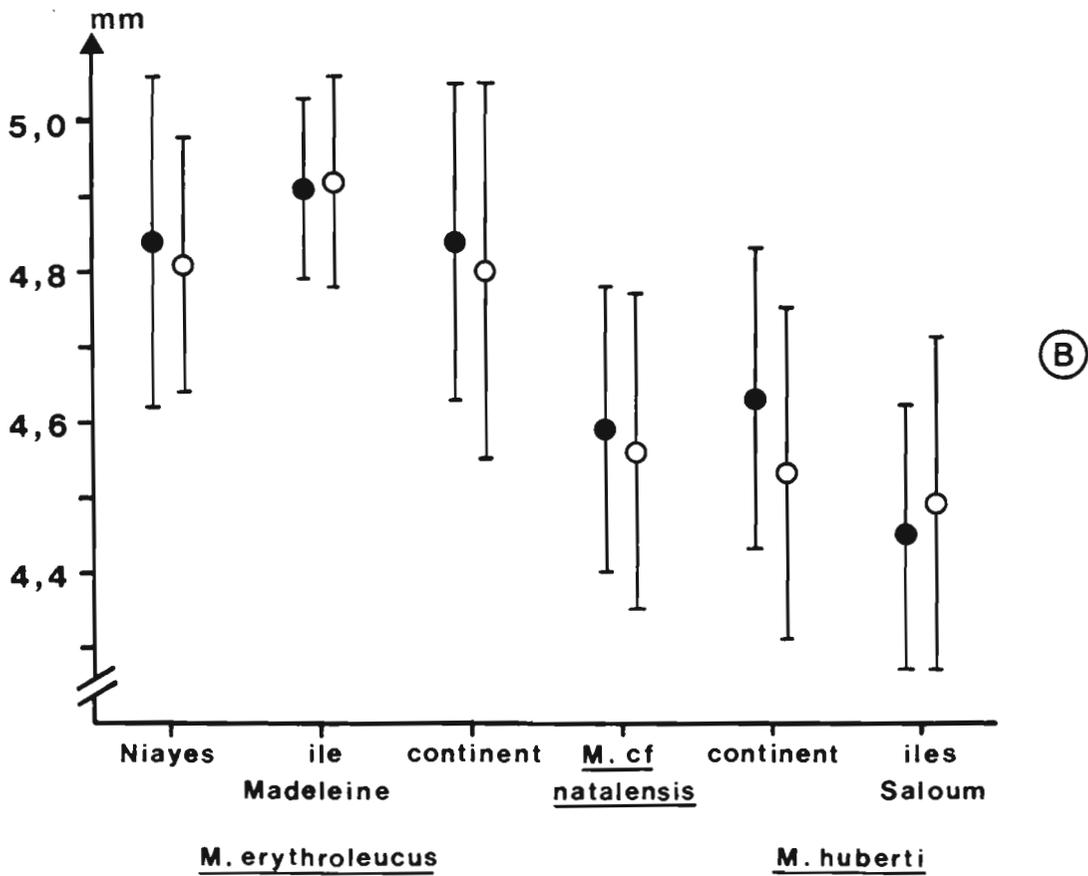
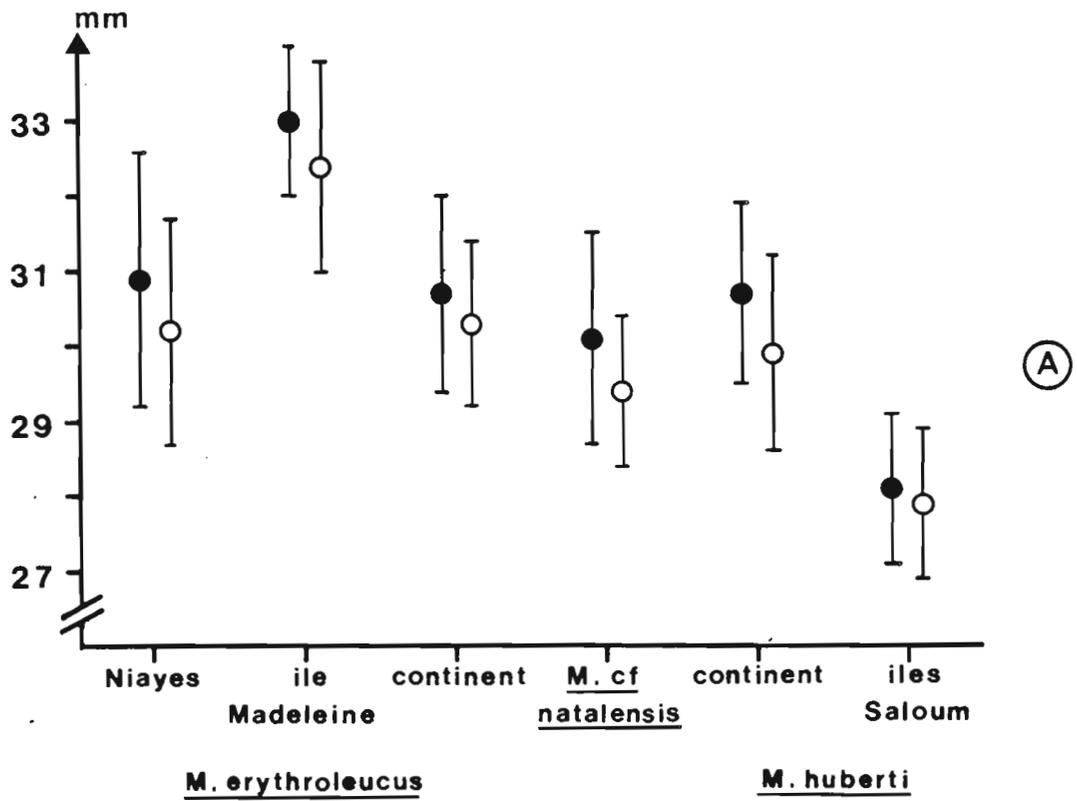


Figure n° 24: (A) longueur totale du crane (moyenne \pm écart-type, ● = ♂ ○ = ♀)

(B) longueur de la rangée dentaire supérieure (RDS)

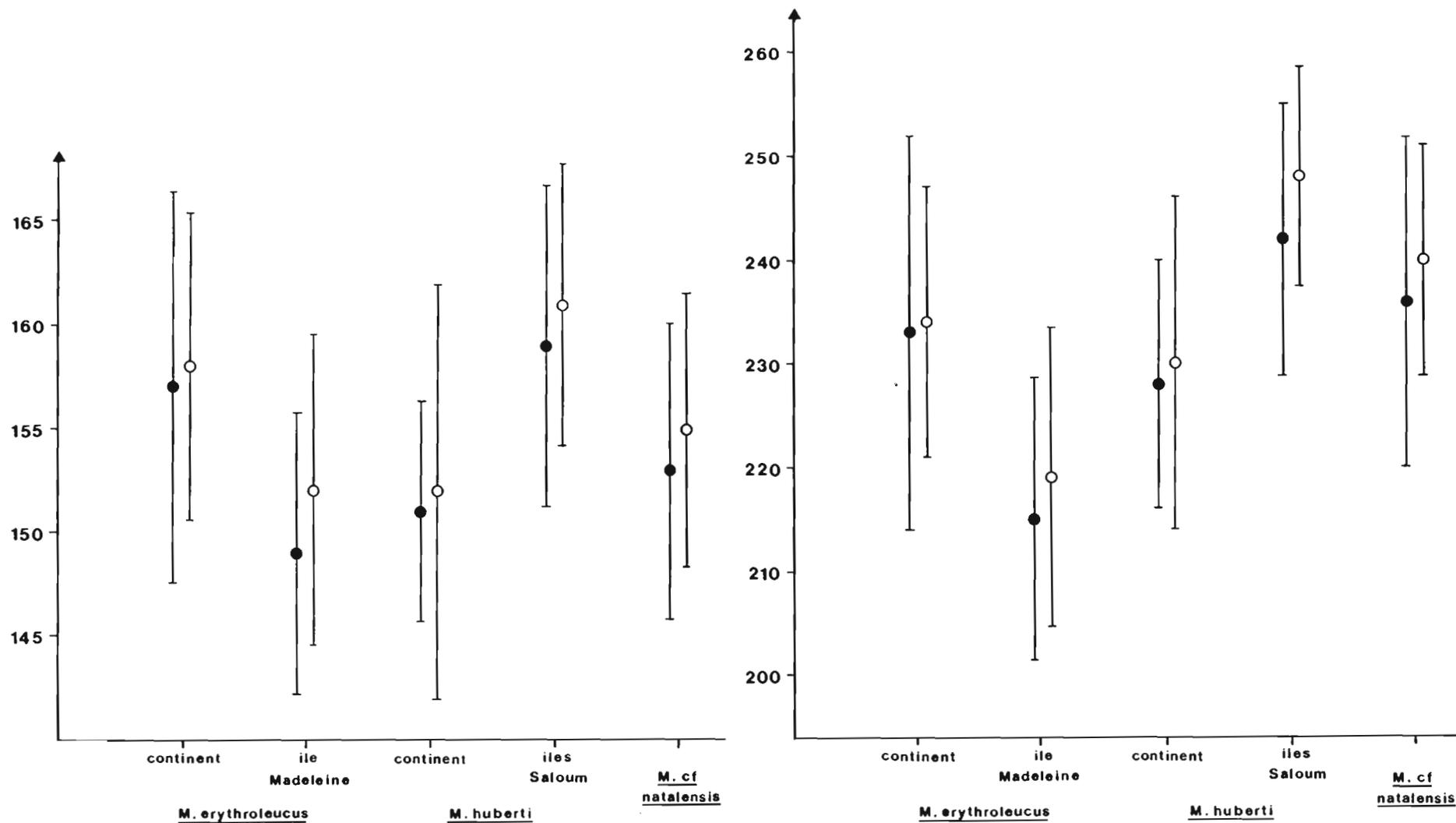


Figure n° 25: (A) rapport des longueurs RDI/mandibule (B) rapport des longueurs RDS/crane
 (moyenne ± écart-type, ●=♂ ○=♀)

	MANDIBULE		
	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Niayes ♂	16	18,40	1,28
" " ♀	26	18,21	1,19
" Continent ♂	31	18,40	0,90
" " ♀	27	18,31	0,91
" Ile Madeleine ♂	43	20,88	0,93
" " ♀	34	20,46	1,19
<u>M. huberti</u> Continent ♂	20	18,43	0,80
" " ♀	21	18,07	0,94
" Iles Saloum ♂	38	16,63	0,72
" " ♀	18	16,56	0,70
<u>M. cf natalensis</u> ♂	25	17,82	1,09
" ♀	28	17,36	0,84

Tableau n°XXXI: Longueur de la mandibule par sexe et par espèce.

	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Niayes ♂	16	4,31	0,19
" " ♀	26	4,35	0,15
" Continent ♂	31	4,28	0,21
" " ♀	27	4,28	0,20
" Ile Madeleine ♂	43	4,49	0,16
" " ♀	34	4,46	0,16
<u>M. huberti</u> Continent ♂	20	4,20	0,21
" " ♀	21	4,14	0,16
" Iles Saloum ♂	38	4,03	0,14
" " ♀	18	4,11	0,13
<u>M. cf natalensis</u> ♂	25	4,19	0,17
" " ♀	28	4,16	0,19

Tableau n°XXXII: Longueur de la rangée dentaire inférieure par sexe et par espèce.

	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Niayes ♂	16	30,87	1,70
" " ♀	26	30,22	1,47
" Continent ♂	32	30,69	1,28
" " ♀	27	30,27	1,06
" Ile Madeleine ♂	43	33,0	1,02
" " ♀	34	32,44	1,37
<u>M. huberti</u> Continent ♂	20	30,74	1,19
" " ♀	21	29,87	1,29
" Iles Saloum ♂	38	28,12	0,94
" " ♀	18	27,89	0,97
<u>M. cf natalensis</u> ♂	25	30,07	1,37
" " ♀	28	29,39	0,96

Tableau n°XXXIII : Longueur du crâne par sexe et par espèce.

	N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> Niayes ♂	16	4,84	0,22
" " ♀	26	4,81	0,17
" Continent ♂	32	4,84	0,21
" " ♀	27	4,80	0,25
" Ile Madeleine ♂	43	4,91	0,12
" " ♀	34	4,92	0,14
<u>M. huberti</u> Continent ♂	20	4,63	0,20
" " ♀	21	4,53	0,22
" Iles Saloum ♂	38	4,45	0,17
" " ♀	18	4,49	0,22
<u>M. cf natalensis</u> ♂	25	4,59	0,19
" " ♀	28	4,56	0,21

Tableau n°XXXIV : Longueur de rangée dentaire supérieure par sexe et par espèce.

	Crâne	Mandib.	RDS	RDI	RDS RDI	
					Crâne	Mandib
<u>M. ery.</u> Continent	NS	NS	NS	NS	NS	NS
" Ile Madeleine	S*	NS	NS	NS	NS	NS
<u>M. hub.</u> Continent	S*	NS	NS	NS	NS	NS
" Iles Saloum	NS	NS	NS	S*	NS	NS
<u>M. cf nat.</u>	S*	NS	NS	NS	NS	NS

Tableau n°XXXV Dimorphisme sexuel pour les mensurations crâniennes.

	Crâne	Mandib	RDS	RDI	RDS RDI	
					Crâne	Mandib
<u>M. ery.</u> ♂♂	S***	S***	NS	S***	S***	S***
" ♀♀	S***	S***	S*	S***	S***	S***
<u>M. hub.</u> ♂♂	S***	S***	S***	S***	S***	S***
" ♀♀	S***	S***	NS	NS	S***	S***

Tableau n°XXXVI: Comparaison île-continent par sexe et pour les mensurations crâniennes.

	Crâne	Mandib	RDS	RDI	RDS RDI	
					Crâne	Mandib
♂ M.ery. x M.hub.	NS	NS	S***	NS	S**	NS
M.ery. x M.cf nat	NS	S*	S***	NS	NS	NS
M.hub. x M.cf nat	NS	S*	NS	NS	NS	NS
♀ M.ery. x M.hub.	NS	NS	S***	S**	S**	NS
M.ery. x M.cf nat	S**	S***	S***	S*	NS	NS
M.hub. x M.cf nat	NS	S**	NS	NS	NS	S*

Tableau n°XXXVII: Comparaison entre espèces et par sexe pour les 5 mensurations crâniennes.

du Saloum.

Au niveau de la comparaison îles-continent (tableau n° XXXVI) pratiquement toutes les différences observées sont significatives chez M. erythroleucus : les mâles comme les femelles insulaires présentent des tailles plus importantes en valeur absolue, mais lorsque l'on considère les proportions des rangées dentaires par rapport au crâne ou à la mandibule selon le cas les individus de l'île Madeleine montrent alors des rangées dentaires plus petites que leurs homologues continentaux.

Une fois de plus c'est exactement l'inverse que l'on observe chez l'espèce M. huberti lorsque l'on compare les individus des îles du Saloum à ceux du continent.

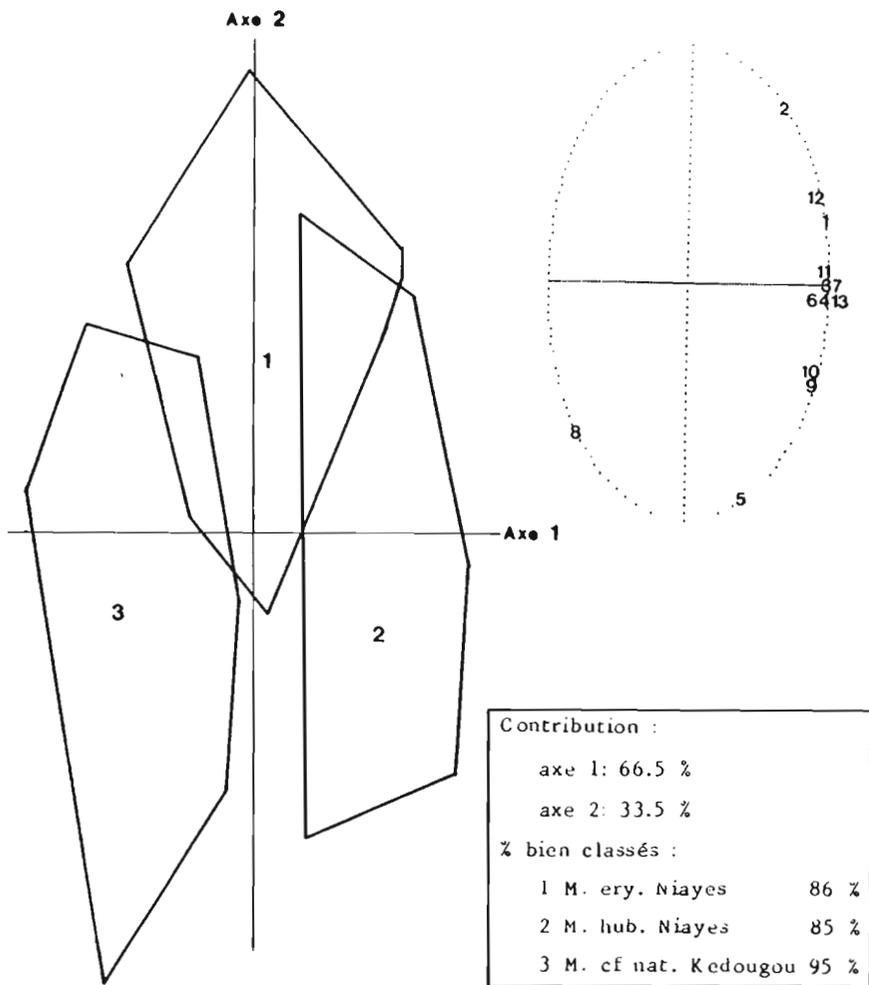
Si l'on compare les trois espèces entre elles (tableau n° XXXVII) on constate de très fortes différences entre M. erythroleucus et M. cf. natalensis, des différences limitées aux rangées dentaires entre M. erythroleucus et M. huberti.

2) Analyses factorielles discriminantes sur 13 mesures mandibulaires

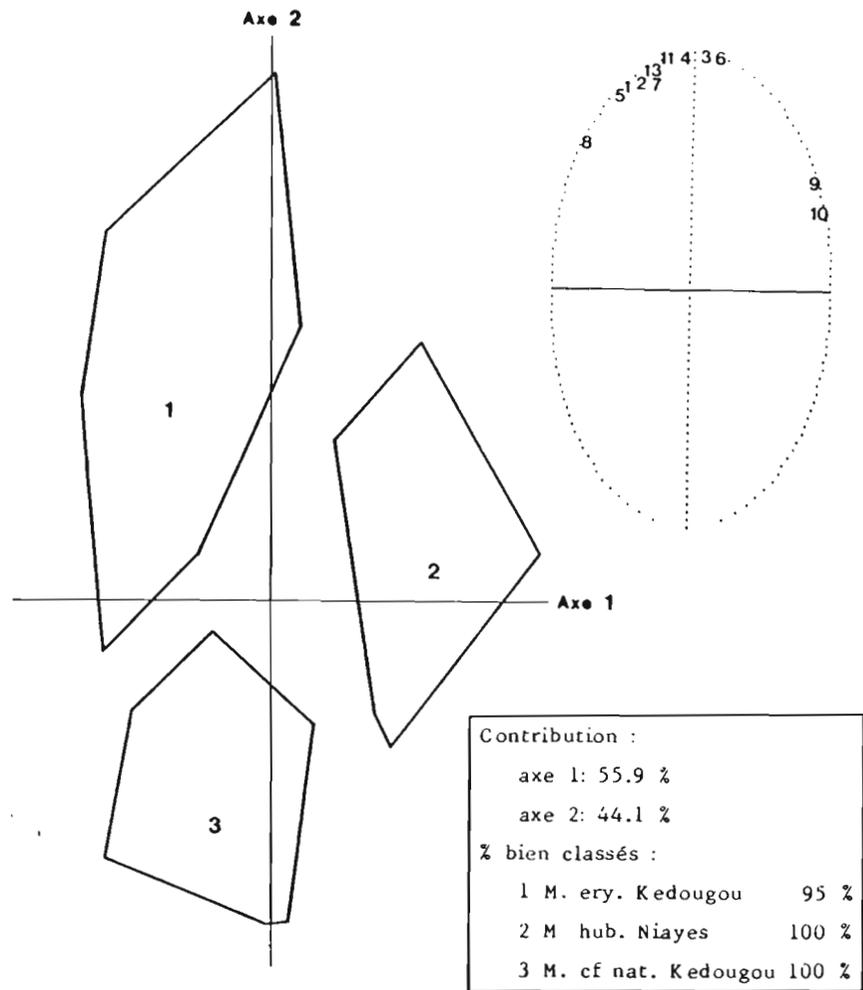
Ces analyses ont été effectuées selon le programme de Foucart (1982). Nous ne figurerons ici, sauf précision contraire que les plans 1-2 de ces analyses.

a) Comparaison entre espèces

Nous avons tout d'abord comparé 3 populations correspondant chacune à une espèce différente, c'est ce qui est représenté sur la figure n° 26; la 1^{ère} AFD a été réalisée avec 2 populations sympatriques de M. erythroleucus et M. huberti auxquelles nous avons ajouté une population de M. cf natalensis provenant d'une autre région. On voit que M. huberti et M. cf natalensis se séparent nettement sur l'axe 1 mais la 3^{ème} espèce M. erythroleucus vient s'intercaler entre les 2 et les recouper partiellement : on voit ici que les 2 populations sympatriques ne sont pas totalement discriminées par l'analyse. La 2^{ème} AFD a été réalisée en remplaçant dans le fichier précédent la population de M. erythroleucus des Niayes par une population de la même espèce mais sympatrique de celle de l'espèce M. cf natalensis : cette fois-ci les 3 nuages de points sont complètement séparés.



Ⓐ M. erythroleucus et M. huberti sympatriques



Ⓑ M. erythroleucus et M. cf natalensis sympatriques

Figure n° 26: Biométrie mandibule: AFD sur 3 populations et 3 espèces:

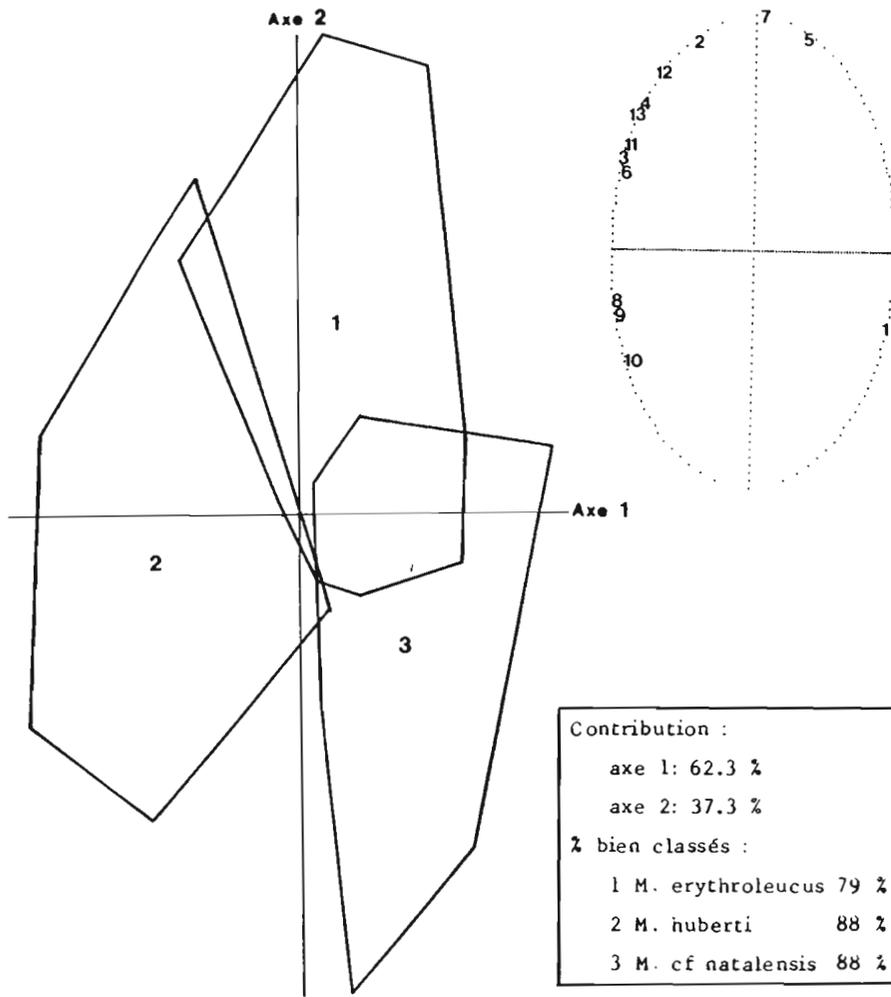


Figure n° 27: Biométrie mandibule: AFD sur 11 populations et 3 espèces

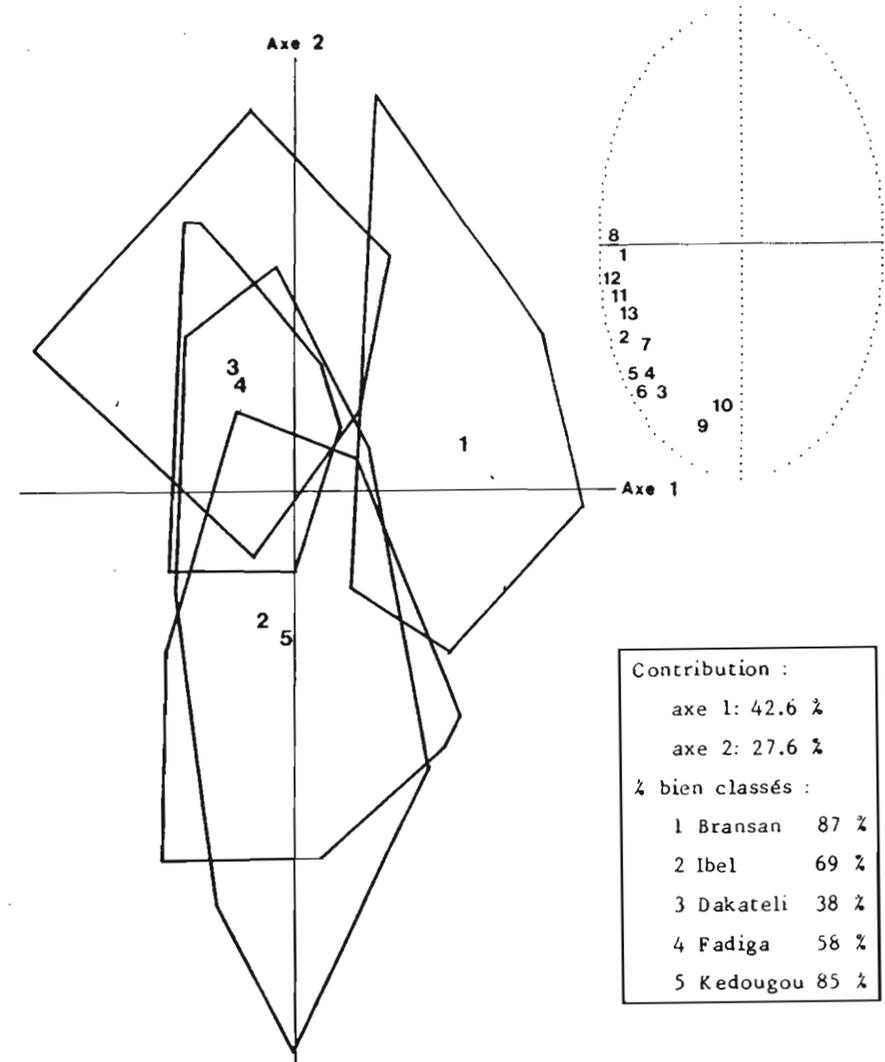


Figure n° 28: Biométrie mandibule: AFD sur 5 populations de *M. cf natalensis*

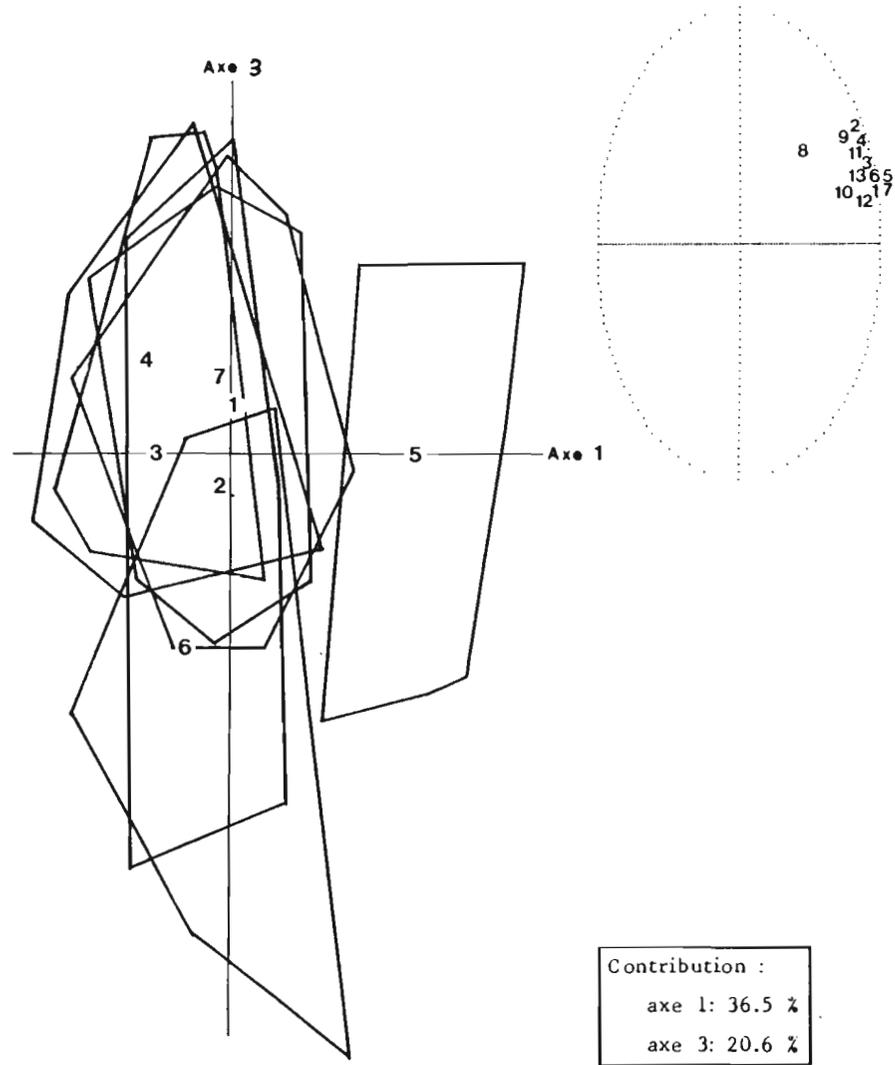
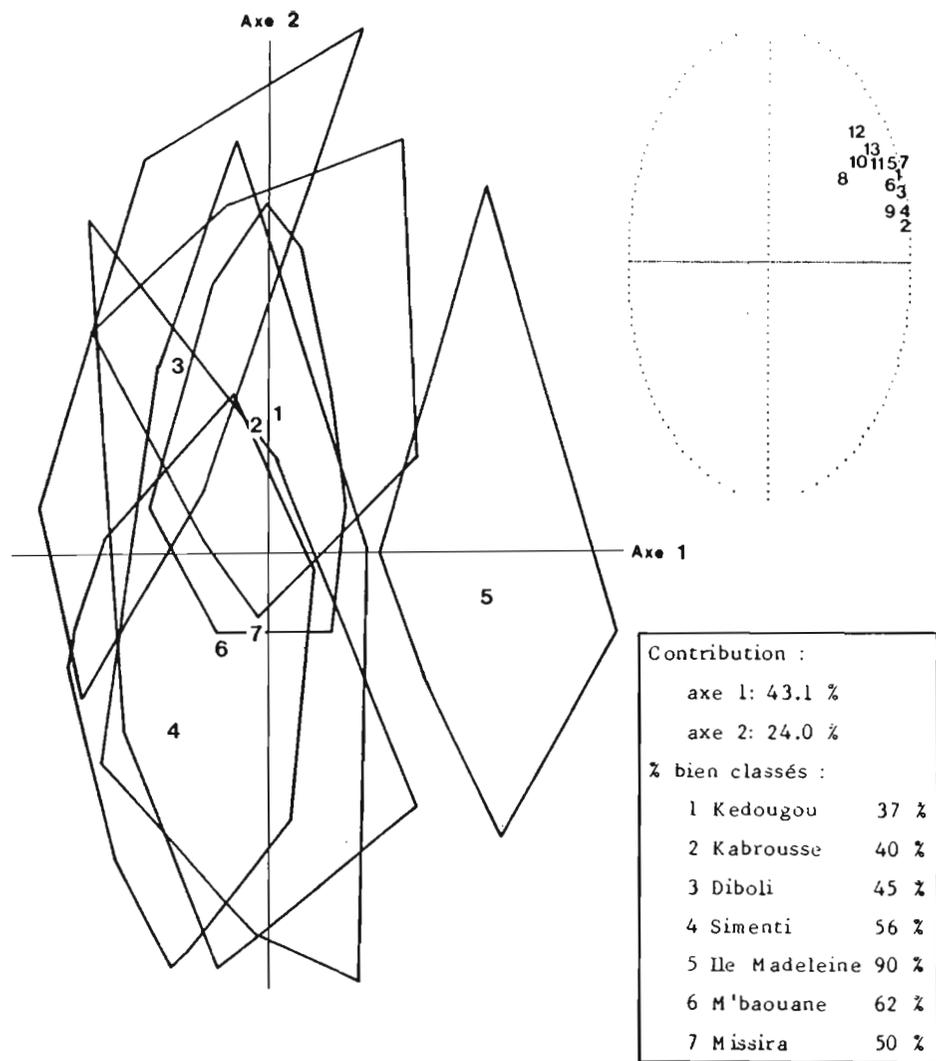


Figure n° 29: Biométrie mandibule: AFD sur 7 populations de *M. erythroleucus*

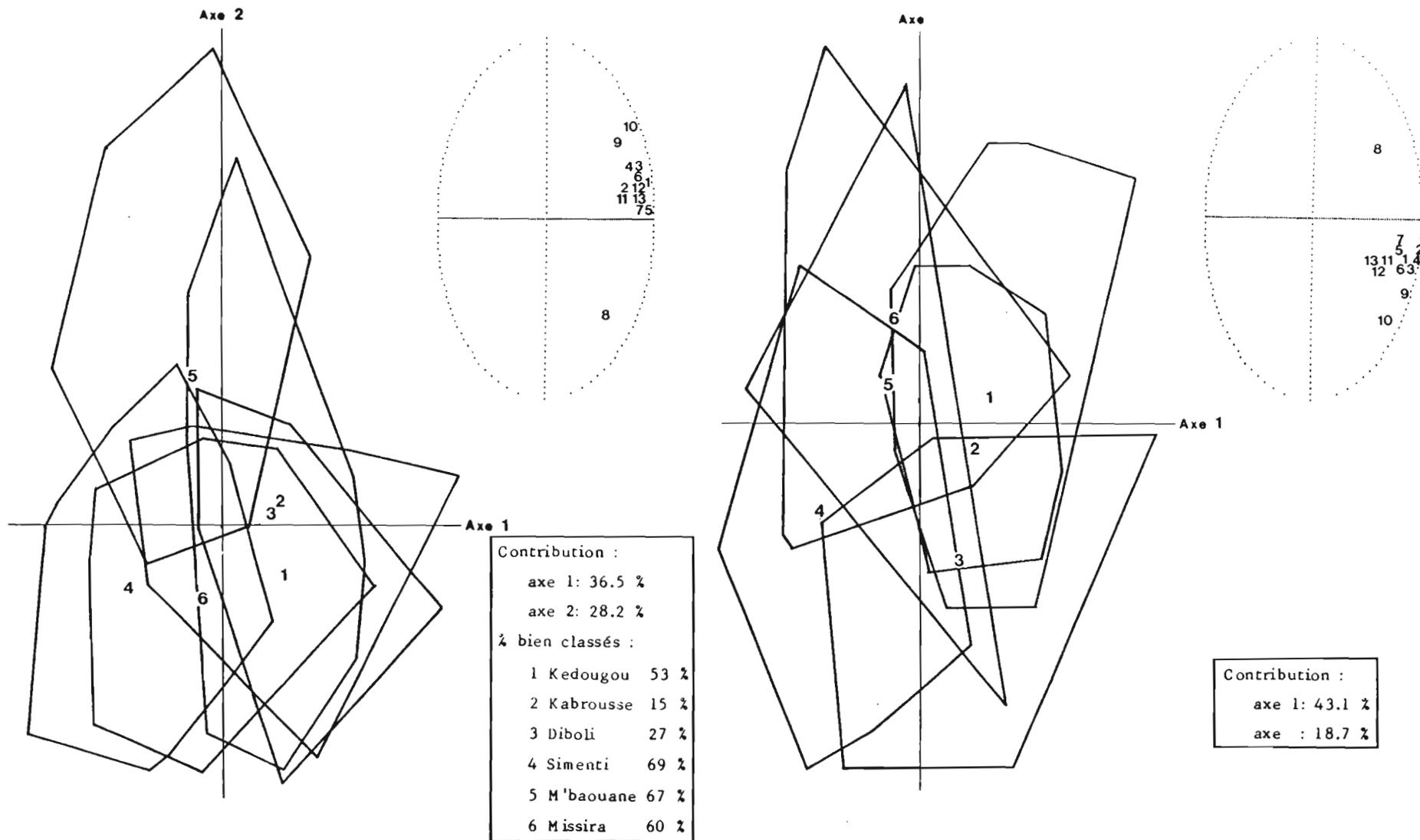


Figure n° 30: Biométrie mandibule: AFD sur 6 populations continentales de M. erythroleucus

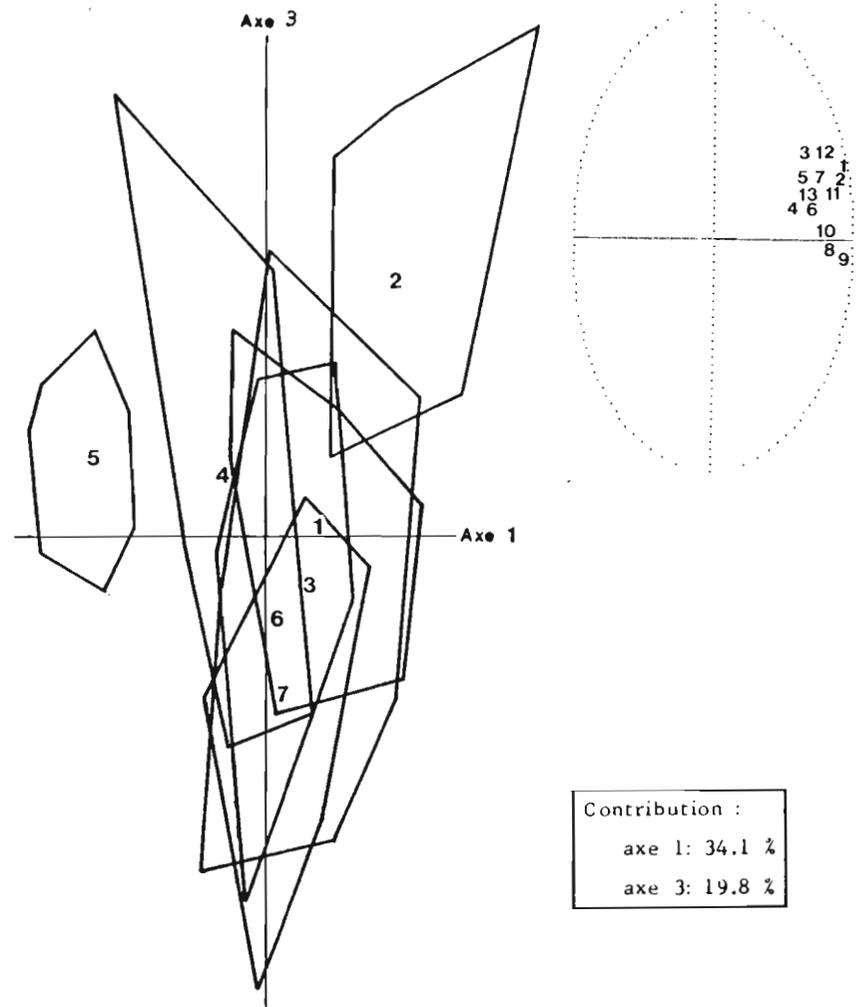
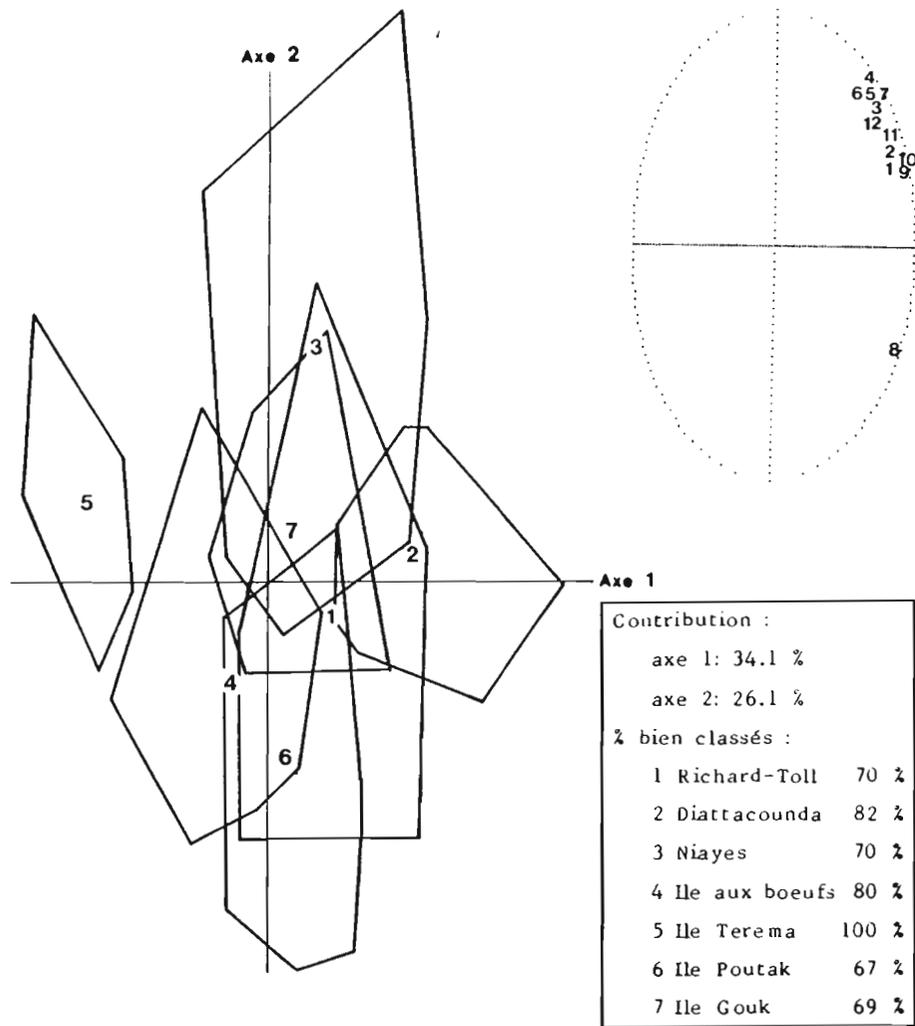


Figure n° 31: Biométrie mandibule: AFD sur 7 populations de M. huberti

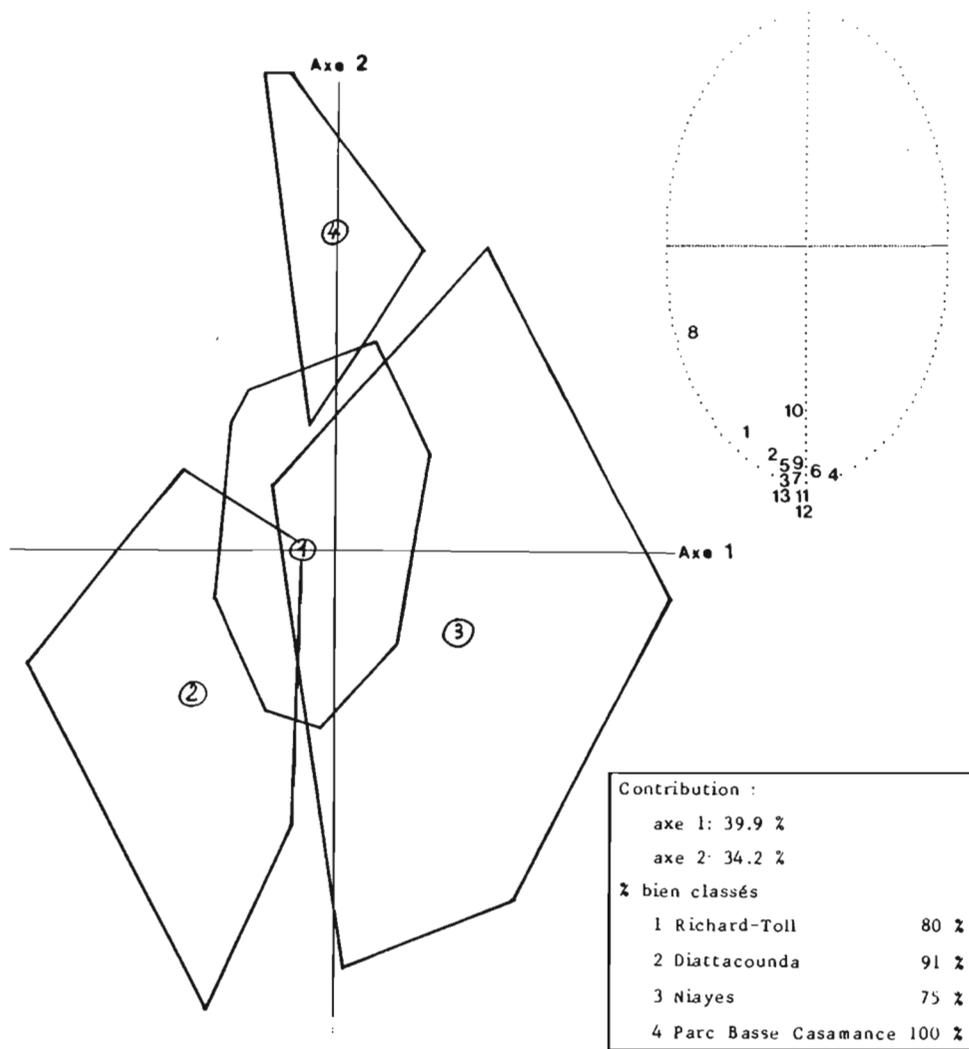


Figure n° 32: Biométrie mandibule: AFD sur 4 populations continentales de M. huberti

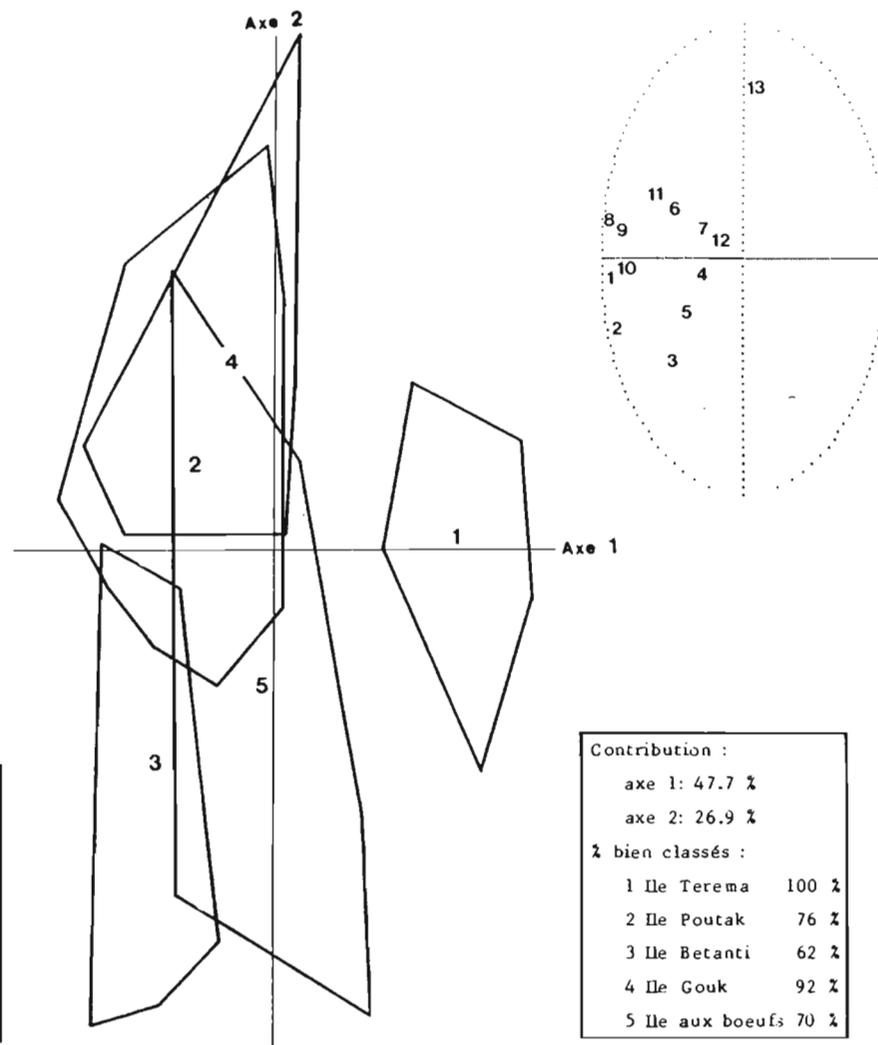


Figure n° 33: Biométrie mandibule: AFD sur 5 populations insulaires de M. huberti

Ces 2 exemples limités à des populations montrent que la discrimination entre les espèces n'est pas totale. Ceci est confirmé par la 3^{ème} analyse pour laquelle nous avons pris en compte toutes les populations continentales des 3 espèces. Pour M. erythroleucus et M. cf natalensis nous avons extrait 3 mâles et 3 femelles dans chacune des 4 populations pour lesquelles nous avons des données, pour M. huberti nous avons pris 4 mâles et 4 femelles dans les 3 populations mesurées, ceci de façon à avoir un échantillon de taille identique (24 individus) pour chaque espèce. Le plan 1-2 de cette analyse est représenté sur la figure n° 27. On observe qu'il existe des recouvrements partiels entre les 3 espèces : notable dans le cas de M. erythroleucus et M. cf natalensis plus faible dans celui de M. erythroleucus et M. huberti, quasiment nul entre M. huberti et M. cf natalensis.

D'après le cercle de corrélation des variables, il semble que M. erythroleucus soit surtout positivement corrélé aux variables n° 5 et n° 7, tandis que M. cf natalensis serait lié de la même façon à la variable n° 1. A l'opposé M. huberti ne présente pas de corrélation avec une variable particulière mais est plutôt caractérisé par des valeurs élevées pour une majorité de variables.

b) Comparaisons intraspécifiques :

*) Entre populations de M. erythroleucus :

Le plan 1-2 de l'analyse portant sur toutes les populations de M. erythroleucus mesurées est indiqué dans la figure n° 29. On remarque que toutes les populations continentales sont enchevêtrées et s'opposent sur l'axe 1 à celle de l'île Madeleine. Le plan 1-3 n'apporte rien de nouveau, il est à peu près identique au 1-2 : seule la population de l'île Madeleine se détache des autres et comme précédemment sur l'axe 1. Le pourcentage d'individus bien classés confirme ces observations, il varie de 37 à 62% chez les populations continentales et atteint 90% pour celle de l'île Madeleine.

Le cercle de corrélation des variables nous montre qu'elles sont toutes très proches les unes des autres. Il semble donc ici que ce soit une taille globale (sur toutes les variables) plus grande qui sépare la population de l'île Madeleine des autres. Nous avons refait cette AFD en enlevant l'île

Madeleine de l'échantillon analysé : on voit sur la figure n° 30 que les populations continentales ne se séparent pas davantage. Certaines populations apparaissent encore plus hétérogènes ainsi Kabrousse et Diboli avec 15% et 27% de bien classés.

***)Entre populations de M. huberti:**

Toutes populations confondues :

La figure n° 31 correspond à l'analyse regroupant toutes les populations de M. huberti. L'île de Terema se distingue de toutes les autres populations . Les populations de Diattacounda et de l'île aux Boeufs se séparent sur l'axe 1. Les 4 autres populations se recourent entre elles et avec les 2 précédentes.

Entre populations continentales :

Le plan 1-2 de l'analyse entre les 4 populations continentales mesurées est représenté sur la figure n° 32 : la population la plus isolée est celle du Parc de Basse Casamance, celles de Diattacounda et des Niayes sont presque totalement séparées sur l'axe 1. Enfin celle de Richard-Toll se trouve en plein milieu du plan et de ce fait recoupe les 3 autres. On voit sur le cercle de corrélation que la majorité des variables se regroupent sur l'axe 2 en négatif.

Entre populations insulaires :

Il s'agit ici de M. huberti provenant de cinq îles différentes situées dans le delta du Saloum. On voit sur la figure n° 33 que l'île Terema se distingue des autres sur l'axe 1 et que celles de Gouk et Betanti se séparent sur l'axe 2. Les deux populations restantes recourent ces 2 dernières et se recourent aussi entre elles.

***)Entre populations de M. cf natalensis :**

Le plan 1-2 de cette analyse portant sur 5 populations est indiqué dans la fig 28. La population de Bransan se distingue presque complètement des autres sur l'axe 1. Par contre le taux de recouvrement entre les autres populations est assez important.

3) Analyse factorielle discriminante sur 15 mesures crâniennes :

Ces mesures sont indiquées sur la fig n° 22 et ont été analysées à l'aide du même programme AFD que pour les mesures mandibulaires (Foucart, 1982).

a) Comparaison entre espèces:

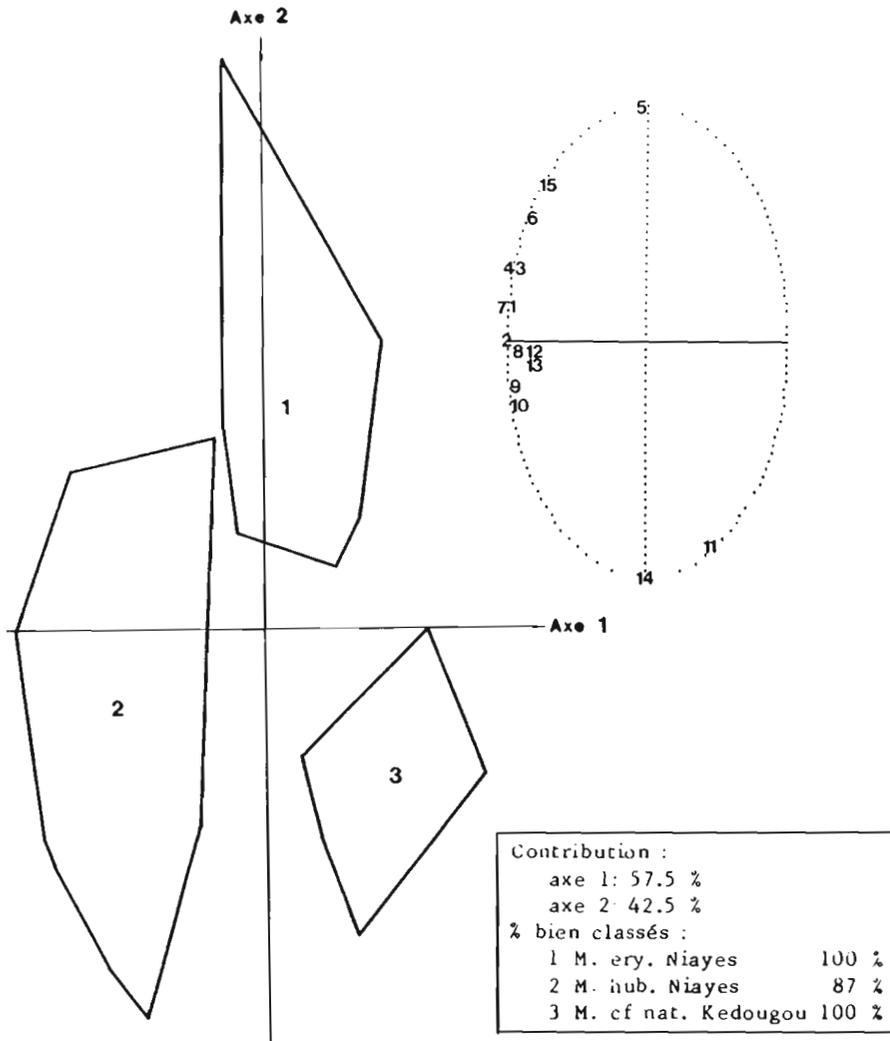
La figure n° 34 A représente le plan 1-2 de l'AFD réalisée sur 3 populations appartenant chacune à une espèce différente, avec les populations de M. erythroleucus et M. huberti sympatriques. La figure suivante (n° 34 B) représente la même situation avec cette fois-ci des populations de M. erythroleucus et M. cf natalensis sympatriques. Dans les 2 cas, les 3 espèces se distinguent quasi complètement, ceci devient cependant moins net lorsque l'on considère, comme précédemment dans le cas des mandibules, non plus des populations mais pour chaque espèce un échantillon formé d'individus pris au hasard dans chaque population continentale. C'est ce que représente la figure n° 35 où l'on voit que la distinction est quasiment totale entre M. erythroleucus et M. huberti sur l'axe 2, le chevauchement entre M. natalensis et M. erythroleucus est lui aussi faible mais se situe sur l'axe 1. Par contre on observe un recouvrement notable entre M. huberti et M. natalensis.

Dans les 3 analyses les M. cf natalensis semblent fortement corrélés aux variables 11 et 14. Pour M. erythroleucus la corrélation paraît surtout forte avec la n° 5 mais aussi avec les n° 3, 4, 6 et 9. M. huberti semble lui n'avoir pas de corrélation avec une variable en particulier mais il est plutôt caractérisé par une forte taille pour une majorité de variables.

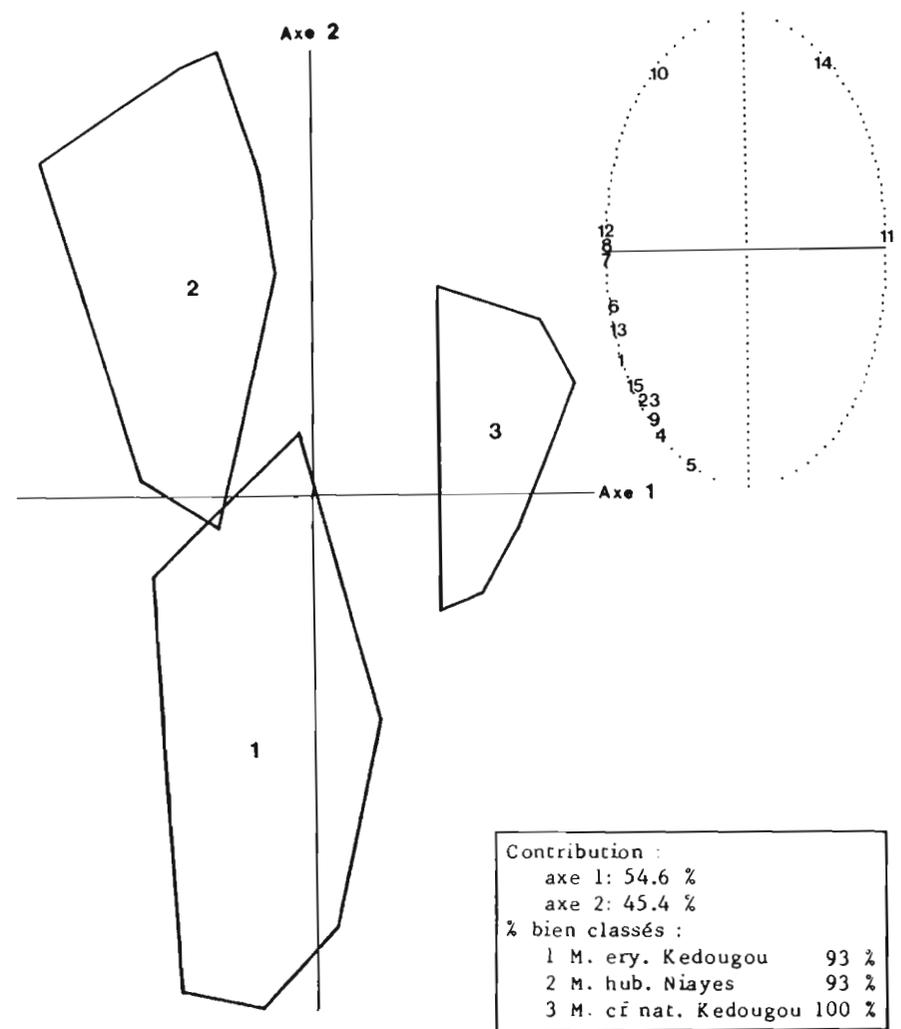
b) Comparaisons intraspécifiques :

*) Entre populations de M. erythroleucus :

Nous avons comparé des individus provenant de 5 localités différentes : 4 continentales et une insulaire. Le plan 1-2 de cette analyse est représenté sur la figure n° 36. On observe que les individus de



Ⓐ M. erythroleucus et M. huberti sympatriques



Ⓑ M. erythroleucus et M. cf natalensis sympatriques

Figure n° 34: Biométrie crânienne: AFD sur 3 populations et 3 espèces

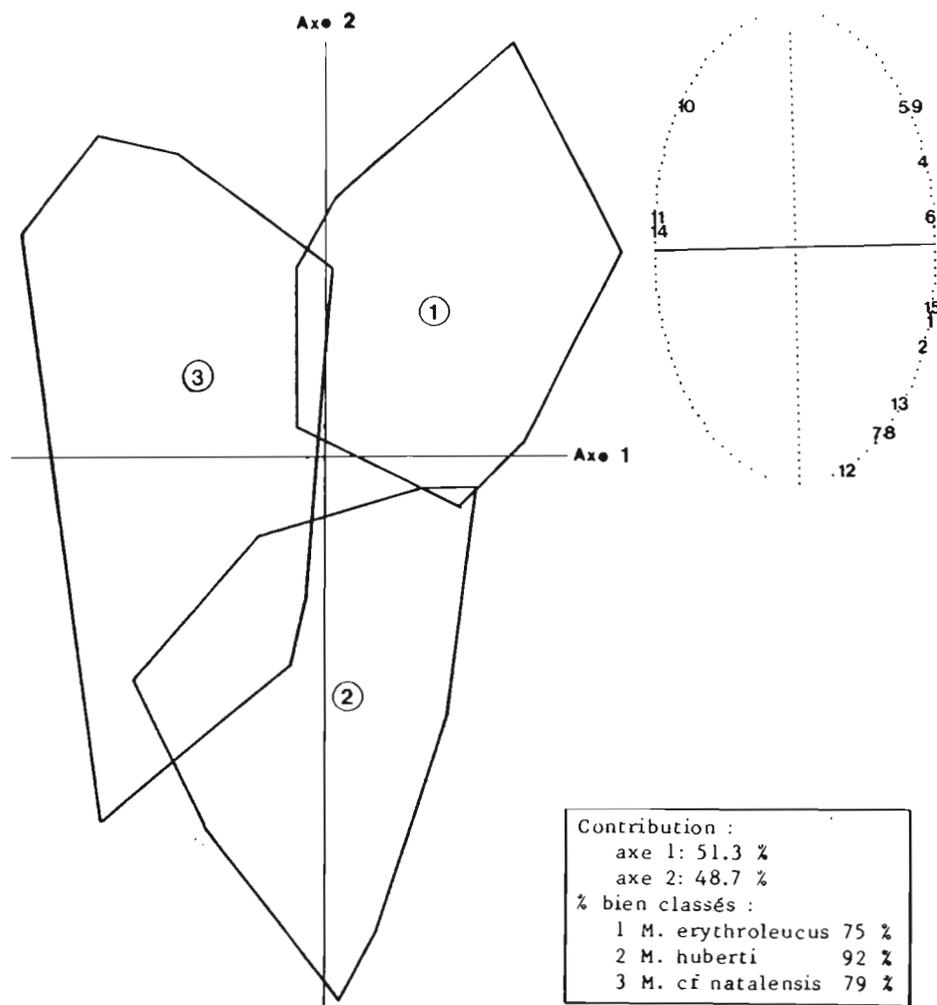


Figure n° 35: Biométrie crânienne: AFD sur 11 populations et 3 espèces

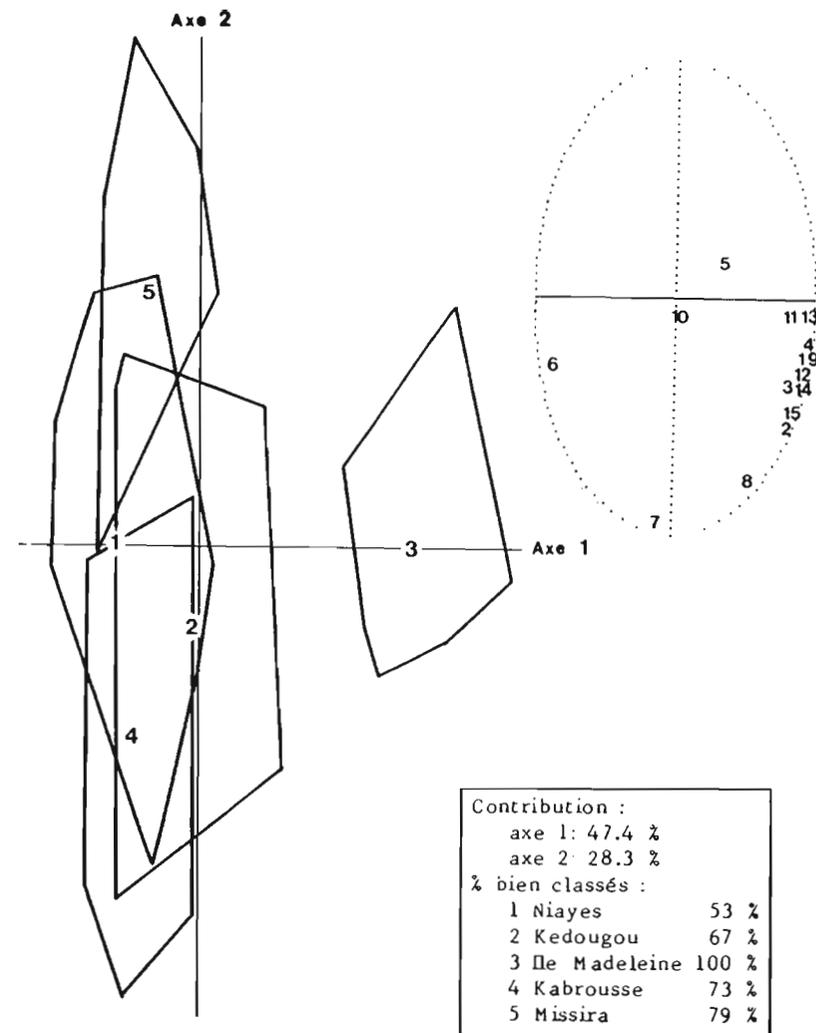


Figure n° 36: Biométrie crânienne: AFD sur 5 populations de *M. erythroleucus*

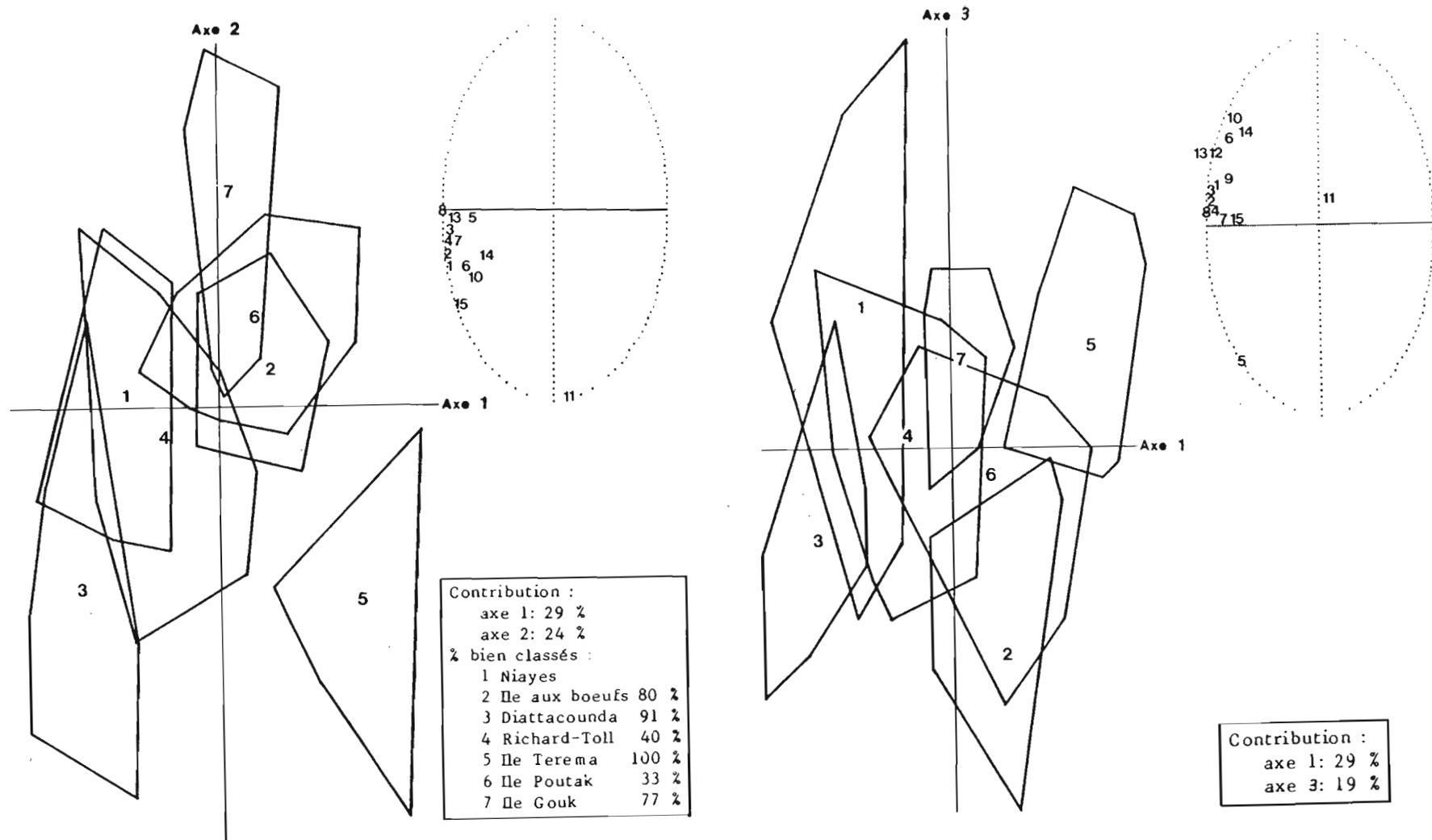


Figure n° 37: Biométrie crânienne: AFD sur 7 populations de M. huberti

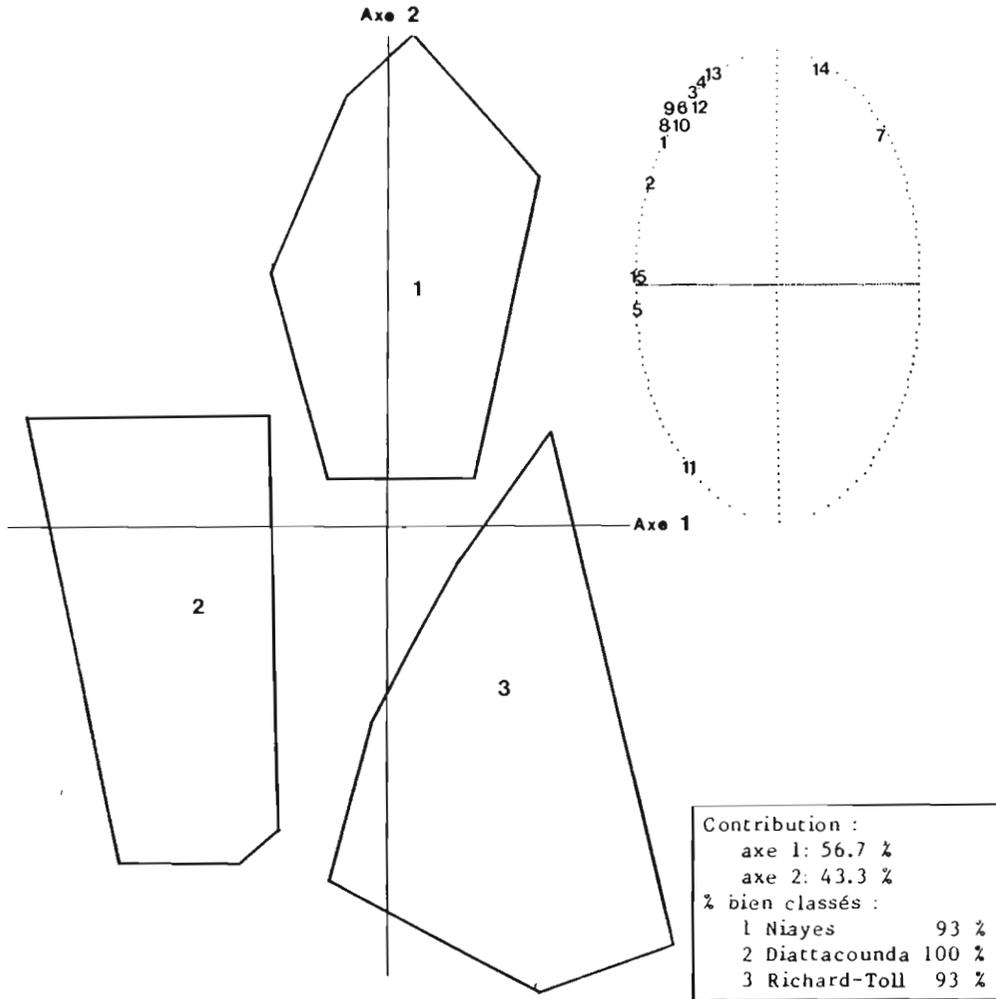


Figure n° 38: Biométrie cranienne: AFD sur 3 populations continentales de M. huberti

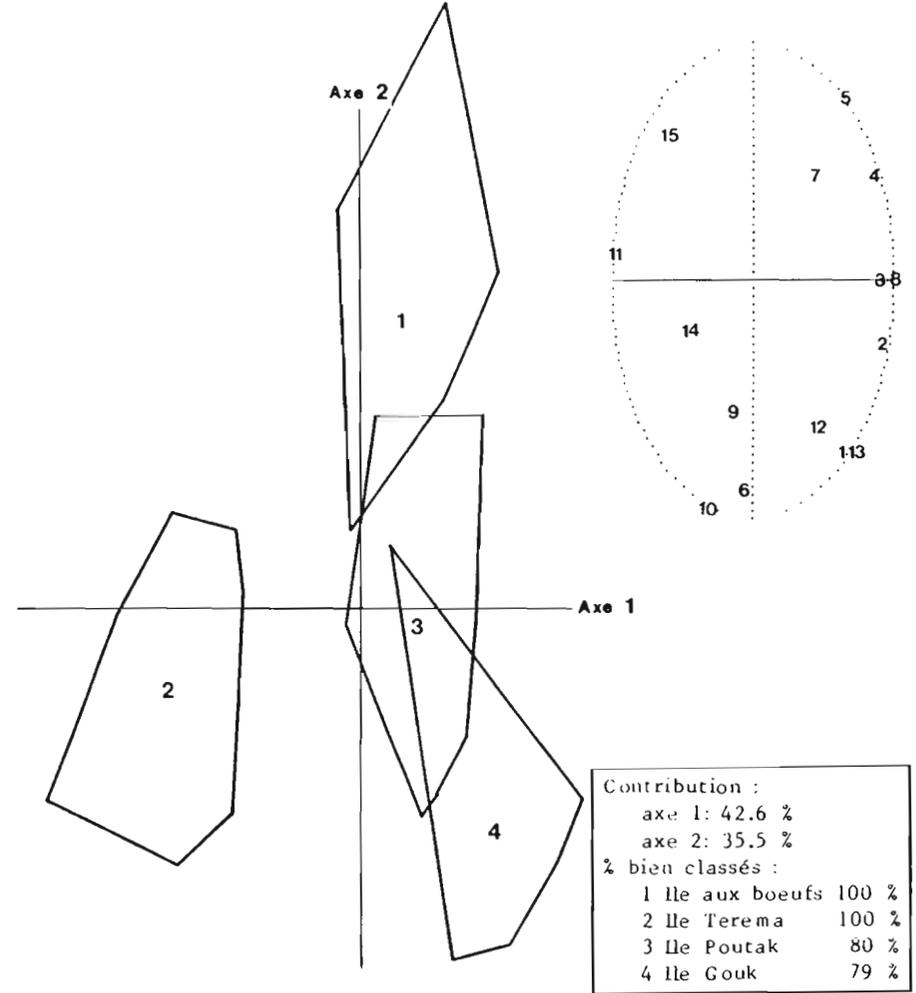


Figure n° 39: Biométrie cranienne: AFD sur 4 populations insulaires de M. huberti

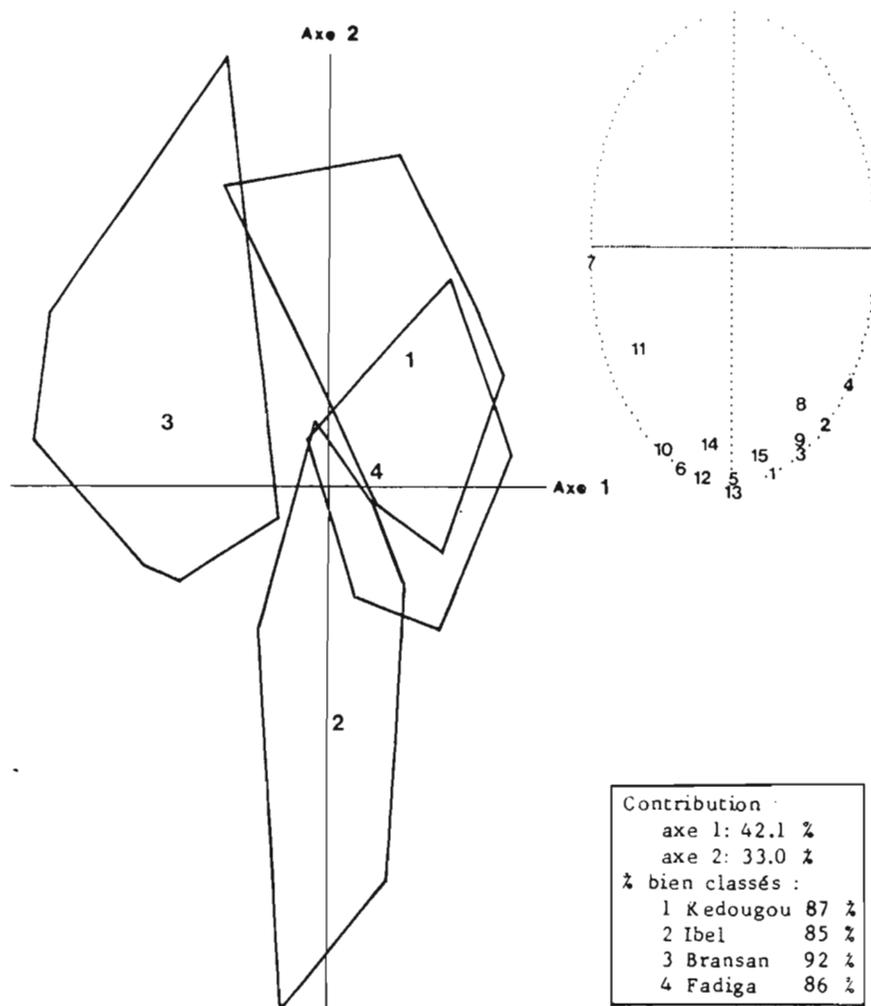


Figure n° 40: Biométrie cranienne: AFD sur 4 populations de *M. cf natalensis*

l'île Madeleine se détachent complètement des individus continentaux sur l'axe 1, ils s'en distinguent par de fortes tailles pour une majorité de variables (cf cercle de corrélation). Les localités continentales se recouvrent totalement sur cet axe, par contre sur l'axe 2 celles de Kabrousse et Missira se séparent nettement. Cette opposition semble principalement liée à la variable n° 7. On remarque aussi que le pourcentage de bien classés est moyen dans les populations continentales par rapport à celui de l'île Madeleine (100%).

*) Entre populations de M. huberti :

Dans cette espèce nous avons analysé 7 populations différentes : 3 continentales et 4 insulaires. Une première analyse globale a porté sur l'ensemble de ces populations et le résultat est indiqué dans la figure n° 37. Sur le plan 1-2 on observe le complet isolement de l'île Terema. Les 3 autres populations insulaires sont groupées et s'opposent à Terema sur l'axe 2. Ceci semble corrélé avec la variable n° 11. Alors que c'est sur l'axe 1 que Terema se distingue des populations continentales. L'axe 1 est ici corrélé avec une majorité de variables, il semble donc séparer plutôt les petits et les grands individus.

Deux populations continentales se distinguent des insulaires sur l'axe 1: Diattacounda et les Niayes. Par contre Richard-Toll de par sa position centrale recoupe partiellement le groupe des 3 populations insulaires, mais aussi les 2 autres populations continentales. Enfin l'île de Poutak et Richard-Toll se distinguent des autres populations par un pourcentage d'individus bien classés très faibles. Sur le plan 1-3 deux populations occupent une position centrale et de ce fait recouvrent largement les autres : Richard-Toll (comme sur le plan 1-2) et l'île de Poutak.

Les 2 autres populations continentales se recourent fortement et on remarque l'étirement très important de la population des Niayes le long de l'axe 3. Les 3 populations insulaires se séparent par contre complètement.

Après cette analyse globale nous avons séparé les populations continentales des populations insulaires. Ainsi la figure n° 38 représente le plan 1-2 d'une AFD limitée aux 3 populations continentales : celles-ci se distinguent complètement les unes des autres. La population de Diattacounda se sépare des 2 autres sur l'axe 1, principalement corrélé aux variables n° 5

et 15. La distinction entre les Niayes et Diattacounda se faisant surtout sur l'axe 2.

L'AFD limitée aux 4 populations insulaires (fig n° 39) met encore en évidence l'isolement total de Terema, qui est basé sur l'axe 1, corrélé aux variables n° 3 et 8 d'un côté et n° 11 de l'autre. Les 3 autres populations insulaires s'échelonnent le long de l'axe 2, les deux extrêmes (Iles aux Boeufs et Gouk) étant complètement séparées.

*)Entre populations de M. cf natalensis :

Nous avons comparé pour cette espèce des individus provenant de 4 localités différentes. On observe sur le plan 1-2 de l'AFD (fig n° 44) que la population de Bransan se sépare presque totalement des trois autres sur l'axe 1 et semble corrélée surtout avec la variable n° 7. Les populations de Kedougou et Ibel ne se recoupent pas entre elles alors que celle de Fadiga de par sa position centrale, se superpose en partie aux 2 précédentes. Sur l'axe 2 la population de Ibel semble se distinguer des autres par des valeurs généralement plus élevées pour l'ensemble des variables.

4)Discussion

*)Remarques méthodologiques :

Les mensurations mandibulaires ont été à l'origine utilisées pour distinguer différentes souches de souris d'élevage (Festing, 1972) et ceci avec succès. Par la suite cette méthode a été appliquée à des populations sauvages d'une même espèce, mais vivant dans des biotopes différents (Holbrook, 1982) ou présentant des formules chromosomiques différentes (Thorpe et al, 1982). Ces premiers résultats paraissant prometteurs, d'autres études ont suivi, portant sur des formes chromosomiques ou des espèces jumelles (Corti et al 1985, 1987, Nevo et al 1987, Auffray 1988) ou sur des populations insulaires (Navajas-Navarro, 1986), le présent travail sur les Mastomys se rattache à ces deux cas. Les résultats obtenus sur les souris robertsoniennes et sur les Mastomys apparaissent finalement moins intéressants qu'attendus. Auffray (1988) ne retrouve que partiellement les résultats de Thorpe et al (1982) : si la discrimination est totale lorsque l'on

compare des échantillons homogènes (individus provenant d'une même ferme) entre 3 populations robertsoniennes, elle n'est plus possible lorsque l'échantillon de chaque population est constitué d'individus provenant de plusieurs localités. C'est ce que nous venons de montrer dans le cas des Mastomys (cf résultats). Les souches de laboratoire sont le fruit d'une sélection rigoureuse ayant éliminé tous les individus s'écartant de la norme établie : elles ont de ce fait une variabilité individuelle très faible. Des différences minimes de mensurations entre deux souches peuvent donc se révéler significatives. A l'inverse des différences beaucoup plus importantes entre deux populations sauvages ne le seront pas à cause d'une très forte variabilité individuelle. Le relatif échec des AFD sur mandibule nous a poussé à entreprendre une nouvelle série de mensurations sur les crânes. Ces AFD crâniennes se sont révélées plus performantes mais les mensurations mandibulaires conservent deux avantages majeurs : tout d'abord elles sont plus faciles et plus rapides à réaliser ; ensuite les mandibules sont presque toujours entières dans les pelotes de réjection de rapaces ce qui n'est pas le cas des crânes, cette comparaison est encore plus inégale pour le matériel fossile.

***) Comparaison entre espèces :**

La longueur du crâne ne permet pas de différencier les 3 espèces en présence. Par contre M. cf. natalensis présente une mandibule significativement plus petite que les 2 autres espèces et ceci aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Au niveau des rangées dentaires, les mâles et femelles de M. erythroleucus ont des valeurs significativement supérieures à leurs homologues des autres espèces pour la rangée supérieure (RDS). Ce sont là les seules certitudes que peuvent nous apporter les simples mesures de longueurs. Les analyses factorielles sur un plus grand nombre de variables apportent un important supplément d'information. Les AFD sur la mandibule et le crâne se révèlent ici complémentaires : ainsi les mensurations mandibulaires permettent de séparer presque complètement les M. huberti des M. cf. natalensis alors que les mensurations crâniennes différencient de la même façon M. erythroleucus et M. huberti. En ce qui concerne, non plus l'ensemble des populations comme ci-dessus, mais seulement les comparaisons entre populations sympatriques on peut noter que l'AFD sur le crâne se révèle

plus performante que celle sur la mandibule : en effet elle différencie aussi bien les M. erythroleucus des M. huberti dans la région des Niayes (cf figure n° 34 A), que les M. erythroleucus des M. cf natalensis provenant de Kédougou (cf figure n° 34 B) alors que l'AFD sur la mandibule ne discerne que M. erythroleucus et M. cf natalensis (cf figure n° 26).

*) Comparaison entre populations d'une même espèce :

M. erythroleucus :

La population de l'île Madeleine se caractérise par l'existence d'un dimorphisme sexuel et par une taille supérieure aux populations continentales pour les 4 longueurs mesurées (mandibule, crâne et rangées dentaires). Cependant, comme nous l'avons déjà indiqué, la taille relative des rangées dentaires (rapportées à la longueur du crâne ou de la mandibule) est en fait plus faible chez les individus insulaires. Ceci est en contradiction avec les observations faites sur les souris des îles méditerranéennes (Orsini 1982, Navajas 1986). Par contre l'augmentation globale de taille tant crânienne que corporelle est en accord avec ce que l'on observe dans la majorité des espèces de rongeurs présentant des populations insulaires (Foster 1964, Lomolino 1985). Les AFD crânienne ou mandibulaire ne nous apportent rien de neuf pour cette espèce : dans les deux cas seule la population insulaire se distingue des autres. Elle n'est pas particulièrement corrélée à une variable mais se caractérise plutôt par des valeurs élevées pour beaucoup d'entre elles : on en revient donc à un problème général de taille. En ce qui concerne les populations continentales, elles ne se différencient guère entre elles, comme l'indiquent le plan 1-2 des AFD comme les pourcentages d'individus bien classés très faibles en particulier pour la mandibule. Ce dernier point montre bien que la corrélation entre les variables mesurées et l'appartenance à un groupe est faible : autrement dit, du point de vue de la morphologie crânienne on peut se demander si la distinction de différentes populations continentales est justifiée et si en fait il ne serait pas plus normal de considérer que cette espèce n'est constituée que d'une seule population continentale sur l'ensemble du pays.

M. huberti :

Pour cette espèce, contrairement à ce que nous venons de noter pour M. erythroleucus, il existe un dimorphisme sexuel très net chez les individus continentaux : les mâles présentant une taille supérieure aux femelles.

Les individus insulaires (Iles du Saloum) ont des longueurs crâniennes et mandibulaires nettement inférieures à leurs homologues continentaux. Ceci est vrai aussi pour les rangées dentaires. Par contre si l'on considère les tailles relatives de ces rangées dentaires la situation se renverse complètement : les individus insulaires présentent alors des valeurs supérieures. Pour la comparaison entre populations insulaires et continentales, cette espèce se révèle donc rigoureusement inversée par rapport à la précédente. Toujours à l'inverse de M. erythroleucus, les AFD permettent bien de distinguer différentes populations chez M. huberti, tant sur le continent que dans les îles du Saloum. Ainsi l'île la plus isolée (Terema) se révèle toujours bien distincte de tous les autres groupes. Pour ces derniers les mesures crâniennes se révèlent plus discriminantes que celles sur les mandibules. Les populations insulaires se différencient des populations continentales non sur un critère précis, mais une taille globale plus petite. Les populations continentales sont parfaitement séparées (cf fig. N° 38) exception faite de celle de Richard-Toll qui pour les mensurations mandibulaires recoupe partiellement les 3 autres de par sa position centrale (cf fig. n° 32). La distinction entre populations insulaires est du même ordre qu'entre populations continentales. Pour cette espèce la création a priori de populations, se révèle à l'analyse, pour la biométrie crânienne et mandibulaire, parfaitement justifiée : il semble bien que les entités définies présentent une homogénéité tant sur les îles que sur le continent.

M. cf. natalensis :

On ne peut véritablement parler de dimorphisme sexuel dans cette espèce puisque nous n'avons noté de différence significative entre mâles et femelles que pour un seul des paramètres mesurés : la longueur du crâne (cf tableau n° XXXV). En ce qui concerne la distinction des différentes populations les AFD présentent des résultats intéressants mais cependant inférieurs à ceux que l'on pourrait attendre : en effet cette espèce étant strictement commensale, l'isolement entre les différentes localités doit être extrêmement important; L'AFD réalisée sur les

mensurations crâniennes (fig n° 40) semble montrer cependant une liaison entre le degré de séparation des différents nuages de points et la distance géographique entre les localités de provenance de ces 4 groupes.

d) Conclusions :

Au niveau spécifique : M. cf natalensis se distingue des deux autres espèces par une mandibule plus courte ; M. erythroleucus a lui une rangée dentaire supérieure (RDS) plus longue que celle des 2 autres espèces.

L'AFD mandibulaire discrimine presque totalement M. huberti de M. cf natalensis tandis que l'AFD crânienne agit de même entre M. erythroleucus et M. huberti.

Chez M. erythroleucus les AFD ne discriminent pas les différents échantillons continentaux. Par contre la population de l'île Madeleine se distingue nettement par des valeurs plus élevées pour tous les paramètres.

Chez M. huberti les populations continentales se révèlent aussi distantes entre elles que les populations insulaires. Dans cette espèce les individus insulaires ont des mensurations nettement inférieures aux continentaux.

Chez M. cf natalensis, selon l'AFD crânienne, le degré de divergence morphologique entre populations semble lié à la distance géographique entre ces populations.

REPRODUCTION

I - INTRODUCTION

Plusieurs études ont été consacrées à la reproduction des Mastomys, essentiellement dans la nature. C'est à dire que ces auteurs ont après autopsies, déterminé les proportions de jeunes et d'adultes sur le total des captures, le taux d'adultes en état reproductif aux différentes saisons et enfin le nombre d'embryons par femelle gestante. Tous les auteurs pensent avoir étudié une entité monospécifique qu'ils nomment M. natalensis, plus rarement M. coucha. En fait aucune étude de reproduction, avant celle-ci n'a été couplée ou précédée d'une étude caryologique. On ne sait donc jamais si les résultats annoncés se rapportent à une seule espèce ou à un mélange d'au moins deux espèces comme le suggère par exemple le travail de Chidumayo (1984) qui trouve des nombres moyens d'embryons par femelle gestante totalement différents entre milieu naturel et habitations. Les résultats de Sheppe (1973) qui observe lui aussi des différences importantes selon les biotopes pourraient être interprétées de la même manière.

En conditions naturelles, toutes les études réalisées mettent en évidence une saisonnalité de la reproduction chez Mastomys : certes on peut rencontrer des femelles gestantes tout au long de l'année mais il existe bien 1 ou 2 pics annuels étroitement corrélés avec la périodicité des pluies. Le maximum de reproduction coïncide toujours avec la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche. Il existe un seul pic de reproduction dans les régions à saison des pluies annuelle unique, deux dans les régions équatoriales à régime des pluies annuel bimodal. Nous avons extrait la figure n° 41 de Hubert (1977) pour illustrer la 1^{ère} situation : elle représente la périodicité de la reproduction chez M. erythroleucus sur le quadrat de Bandia, au Sénégal. La figure n° 42 provient des travaux de Neal (1977) réalisés en Ouganda et illustre le 2^{ème} cas. Dans le même article, cet auteur présente une synthèse complète des diagrammes corrélant hauteur des pluies et pourcentage de reproduction pour le genre Mastomys, parus avant 1976. Ceux publiés depuis par Chidumayo (1981 et 1984) ne font que confirmer ces données antérieures. En fait ce rythme de reproduction n'est pas propre aux Mastomys, mais bien caractéristique de tous les rongeurs, voire même de la

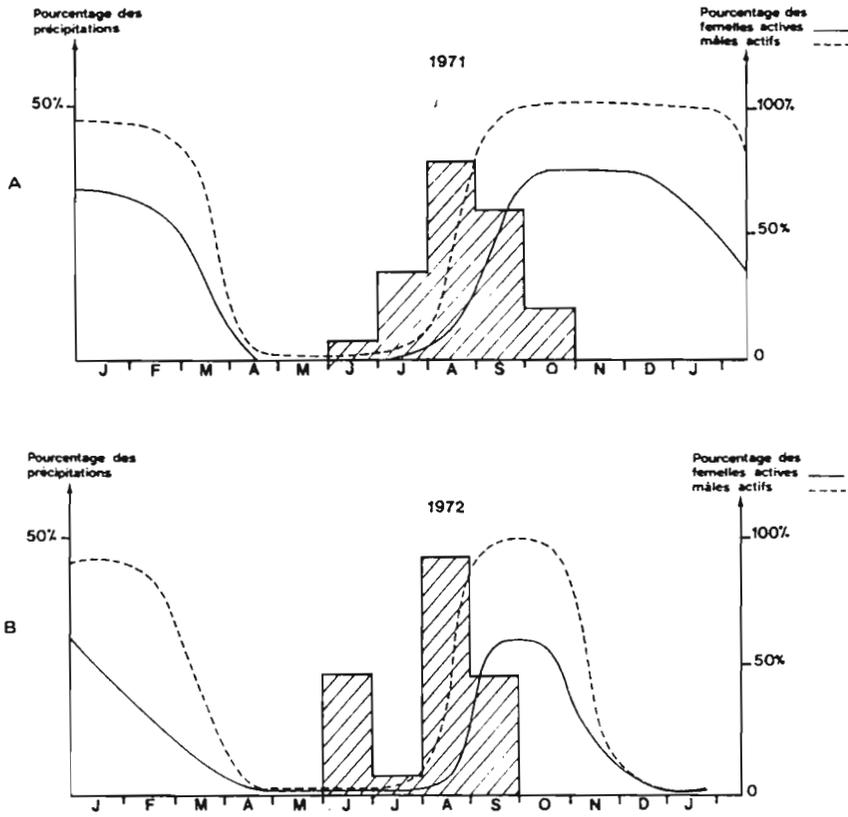


Figure n° 41: Cycle reproducteur de *Mastomys erythroleucus*, établi à partir du pourcentage de mâles et de femelles sexuellement actifs dans la population totale. En A, « champs » et « forêt » en 1971 ; en B, « champs » en 1972 (Hubert, 1977)

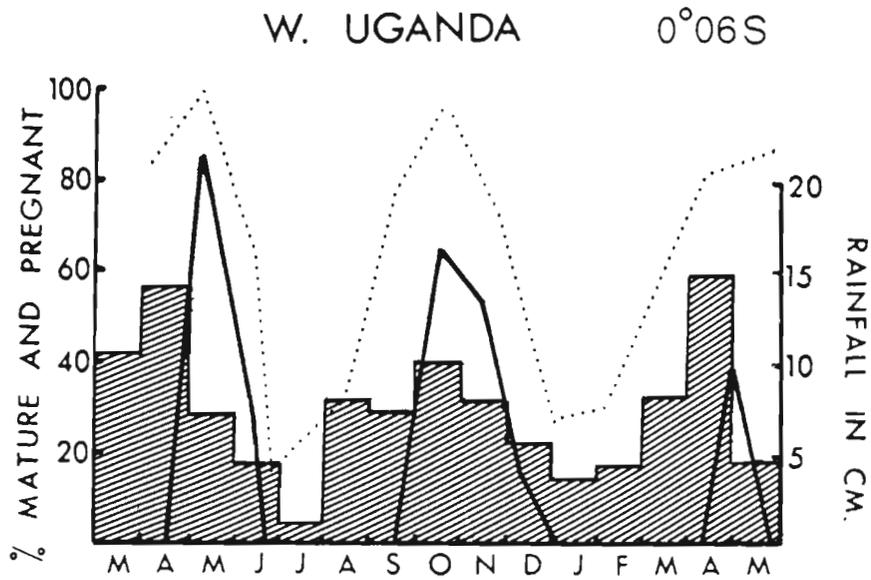


Figure n° 42: Pluviométrie et reproduction chez *M. natalensis* en Ouganda (Neal, 1977):

---Nb. de ♀ adultes, —Nb. de ♀ gestantes, ▨ pluies

plupart des mammifères africains (Delany et Happold 1979).

La reproduction en élevage a par contre fait l'objet de moins de recherches. Il faut tout d'abord citer le travail monumental de Oliff (1953) et Johnston et Oliff (1954) portant sur plusieurs milliers d'individus : cette étude a été réalisée sur les souches de laboratoire créées en 1939 en Afrique du Sud. Quelques années plus tard, toujours en Afrique du Sud de nouvelles études ont été réalisées par Meester (1960), Davis (1963) et Coetzee (1965). En ce qui concerne le Sénégal, Hubert et Adam (1975) ont publié une étude sur la reproduction et la croissance en élevage de 4 espèces de rongeurs dont M. erythroleucus. Leurs résultats quelque peu différents des nôtres, ne peuvent malheureusement être comparés de façon valable, faute de données précises (taille de l'échantillon étudié, moyennes, écarts-types, extrêmes).

Nous avons réalisé une étude sur la reproduction en captivité des 3 espèces de Mastomys et nous avons aussi pratiqué des croisements entre elles afin de mesurer leur degré d'isolement reproductif. Nous avons axé notre travail sur les points suivants :

- taux de fertilité des couples
- taille des portées
- Sex-ratio
- taux de survie

Pour d'autres paramètres que nous n'avons pas mesuré, nous indiquons ci-après les données existant dans la littérature. D'après Johnston et Oliff (1954), le 1^{er} oestrus intervient chez la femelle à l'âge de 104 jours (+ 9,15 jours) avec des valeurs extrêmes de 64 jours et 145 jours, la 1^{ère} mise bas a lieu aux environs du 130^{ème} jour. Mais Meester (1960) indique seulement 77 jours et Coetzee (1965), 94 jours pour la 1^{ère} mise bas. Toujours d'après Johnston et Oliff (1954) le cycle oestrien est de 8,8 jours (+ 0,4 jour), un oestrus post-partum intervient 2,6 jours (+ 0,5 jours) après la mise bas.

II - MATERIEL ET METHODES :

Nous avons pratiqué l'autopsie de femelles capturées dans la nature pour connaître le nombre moyen d'embryons. Cependant, durant notre étude, les densités de rongeurs ont été très faibles et nos données en ce domaine sont donc peu nombreuses.

L'essentiel de nos observations sur la reproduction a donc été réalisé en captivité. Pour cela nous avons formé des couples à partir d'individus capturés dans la nature ou dans les villages suivant les espèces. Ces couples ont été élevés dans des cages constituées d'un bac en matière plastique recouvert d'une grille métallique. Deux modèles de taille différente ont été utilisés : l'un de 40 x 40 x 18 cm, l'autre de 40 x 20 x 18 cm. Le fond des cages est recouvert d'une litière de copeaux renouvelée régulièrement. Une boîte métallique garnie de frisons est placée dans chaque cage et permet aux animaux de se fabriquer un nid. La nourriture de base est constituée de granulés pour l'élevage de lapins auxquels sont ajoutés occasionnellement du mil germé et des insectes (grillons essentiellement). L'eau est fournie en suffisance par l'intermédiaire d'un biberon fiché dans le couvercle de la cage. La durée de l'éclairage journalier est celle régnant à l'extérieur. L'animalerie est chauffée la nuit durant les mois les plus froids (Décembre à Février).

Les couples sont observés chaque matin et les dates de naissance correspondent à la 1^{ère} observation de la présence de jeunes. Dès l'apparition d'une nouvelle portée les jeunes sont séparés de leurs parents. La détermination du sexe à la naissance n'a été faite qu'en fin d'étude sur un petit nombre de portées : nous avons préféré éviter autant que possible de manipuler les jeunes avant qu'ils ne soient agés de quelques jours.

Au cours de cette étude les paramètres suivants ont été mesurés :

- Proportion de couples s'étant reproduit
- Nombre moyen de portées par femelle
- Taille moyenne des portées
- Intervalles entre portées d'une même femelle
- Sex-ratio à la naissance
- " " au sevrage
- Taux de survie des portées au sevrage
- " " des individus "

L'ensemble de ces données a été établi à partir de l'observation de 74 couples de M. erythroleucus, 57 couples de M. huberti et 13 couples de M. cf natalensis. Nous avons de plus tenté des croisements entre ces 3 espèces et pour cela formé 9 couples entre M. erythroleucus et M. huberti, 15 couples entre M. erythroleucus et M. cf natalensis et enfin 10 couples entre M. huberti et M. cf natalensis.

III - RESULTATS :

1) Nombre d'embryons par femelle gestante :

Les résultats obtenus après autopsies des femelles capturées dans la nature figurent dans le tableau n° XXXVIII. Ils ont été regroupés par espèce, en distinguant toutefois les individus insulaires des continentaux. Vu la faiblesse de l'échantillon il n'a pas été possible de comparer les données par milieu ou par saison. Dans le tableau n° XXXVIII la seule différence significative (à 1%) est celle observée entre les M. erythroleucus du continent et ceux de l'île Madeleine ($t = 2,94$, $P = 0.01$).

2) Reproduction en élevage des 3 espèces :

a) Taux de reproduction :

Le nombre de couples formés par espèce et par population est indiqué dans le tableau n° XXXIX qui regroupe les résultats obtenus pour ce 1^{er} paramètre reproductif : la proportion de couples s'étant reproduit au moins une fois, dans chaque groupe considéré. On observe une baisse de ce taux de M. erythroleucus (82%) à M. cf natalensis (62%) en passant par M. huberti (78%). De même on note une diminution du nombre de couples reproductifs sur les îles chez M. huberti comme chez M. erythroleucus. Mais aucune des différences n'est significative. La seule qui le soit ($\chi^2_c = 6,37$, $P = 0.05$) est celle qui existe chez M. huberti entre les couples continentaux et les couples mixtes (formés d'un individu continental et d'un individu insulaire).

b) Taille des portées :

Le tableau n° XL regroupe les données concernant la taille des portées pour les différentes populations étudiées. On observe des différences entre espèces, mais aussi entre populations d'une même espèce au niveau des moyennes mais les écarts-types étant élevés, une seule différence est significative : celle qui sépare les M. erythroleucus continentaux des M. huberti continentaux ($t = 2,25$, $P = 0.02$).

c) Intervalles entre les portées :

	N	\bar{X}	σ	min-Max
<u>M.erythroleucus</u> Continent	12	8,1	4,1	2 - 17
Ile Madeleine	18	13,0	4,7	8 - 20
<u>M.huberti</u> Continent	19	9,2	3,4	2 - 18
Iles Saloum	4	7,5	1,0	6 - 8
<u>M.cf natalensis</u>	29	8,7	2,6	3 - 13

Tableau n° **XXXVIII**: Nombre d'embryons par femelle gestante. D'après les autopsies d'animaux capturés dans la nature.

	Nb couples reproducteurs / Nb total de couples	% de couples reproducteurs
<u>M.erythroleucus</u> Continent	45/55	82%
Ile Madeleine	9/14	64%
Continent x Ile	4/5	80%
<u>M.huberti</u> Continent	29/37	78%
Ile Saloum	6/12	50%
Continent x Ile	2/8	25%
<u>M.cf natalensis</u>	8/13	62%

Tableau n° **XXXIX**: Nombre de couples s'étant reproduit au moins 1 fois par rapport au nombre de couples formés

Espèces	Localités	\bar{X}	σ	N
<u>M.erythroleucus</u>	Diattacounda	7,9	2,4	8
	Kabrousse	6,4	2,2	23
	Dept. Kedougou	7,1	2,3	33
	Niayes	7,6	3,9	45
	Diboli	8,3	3,46	29
	Saloum	9,2	4,1	6
	Fleuve	7	-	1
	Total ery. Continent	7,5	3,26	145
	Ile Madeleine	6,9	2,1	16
<u>M.huberti</u>	Diattacounda	7,3	2,1	20
	Parc Basse Casamance	10	-	1
	Niayes	6,2	3,05	50
	Fleuve	6,8	1,5	12
	Total hub. Continent	6,6	2,7	83
	Iles Saloum	6,4	2,1	19
<u>M.cf natalensis</u>		6,5	2,45	22

Tableau n°XL : Taille des portées obtenues en élevage.

Le 3^{ème} paramètre que nous avons mesuré est l'intervalle moyen entre 2 portées successives d'un même couple : ceci est représenté dans le tableau n° XLL. On observe qu'il existe une très grande variabilité pour ce paramètre : de ce fait aucune des différences observées entre populations n'est significative, de même pour les comparaisons entre îles et continent et pour celles entre espèces. Seule la différence entre les M. erythroleucus de l'île Madeleine et les M. huberti des îles du Saloum s'avère significative ($t = 2,18$, $P = 0.05$).

Dans le tableau n° XLII nous avons indiqué pour les échantillons les plus importants, l'intervalle minimum observé entre 2 mises bas d'une même femelle : ce qui donne une idée de la durée de gestation, soit de 21 à 23 jours.

d) Taux de survie

Selon Oliff (1953) le sevrage intervient aux environs de 21 jours chez M. natalensis d'Afrique du Sud, ce qui est le cas de la plupart des Muridés. On peut donc raisonnablement penser qu'il en est de même chez nos 3 espèces, mais pour plus de sûreté nous avons noté la survie à 30 jours.

Nous avons tout d'abord compté le nombre de portées qui franchissent ce cap, soit dans leur intégralité, soit en partie : (tableau n° XLIII). La seule différence notable se situe entre M. erythroleucus du continent et de l'île Madeleine (83% et 62,5%) mais elle n'est cependant pas significative.

Ensuite pour un nombre plus restreint de portées nous avons comparé le nombre de jeunes survivants à 10 jours et 30 jours : (tableau n° XLIV). L'échantillon étant beaucoup plus petit que précédemment nous avons regroupé les résultats par espèce. A 10 jours aucune des différences observées entre taux de survie n'est significative. Par contre les M. cf natalensis sont significativement moins nombreux à survivre au sevrage (30 jours) que les M. erythroleucus continentaux d'une part ($X^2 = 12,6$, $P = 0.01$) et que les M. huberti continentaux d'autre part ($X^2_c = 4,83$, $P = 0.05$).

Enfin dans le tableau n° XLV nous avons comparé les taux de survie respectifs des mâles et des femelles : aucune des différences observées n'est significative.

e) Sex-ratio à la naissance :

Le tableau n° XLVI indique les résultats de nos

Espèce	Localité	$\bar{X}(j)$	σ	Nb d'inter- portées	Nb couples	
<u>M.erythroleucus</u>	Diboli	47	39,5	22	4	
	Dep.Kedougou	61	39,3	19	7	
	Niayes	52	26,8	24	7	
	Kabrousse	53	31,5	9	6	
	Diattacounda	35,7	2,9	3	1	
	Saloum	144	-	1	1	
	TOTAL ERY CONTINENT		53,6	36,0	78	22
	Ile Madeleine	68,4	31,0	7	6	
<u>M.huberti</u>	Niayes	58	28,0	35	7	
	Diattacounda	64	32,1	15	4	
	Fleuve	79,6	37,0	5	2	
	TOTAL HUB CONTINENT		61,5	30,4	55	13
		Iles Saloum	42	13,9	8	4
<u>M.cf.natalensis</u>		50	16,6	10	7	

Tableau n°XLI: Intervalle moyen entre deux portées successives d'un même couple.

<u>M. erythroleucus</u>	Diboli	22 jours
	Niayes	24 "
	Dep. Kedougou	27 "
	Kabrousse	30 "
	Ile Madeleine	30 "
<u>M. huberti</u>	Niayes	26 "
	Ile Saloum	27 "
	Diattacounda	30 "
<u>M. cf natalensis</u>		21 "

Tableau n°XLII: Intervalle minimum observé entre 2 portées successives d'un même couple.

Espèce	Localité	Nb portées à la naissance	Nb portées à 30 jours	%survie
<u>M.erythroleucus</u>	Niayes	45	37	82%
	Dep.Kedougou	33	30	91%
	Diboli	29	24	83%
	Kabrousse	23	18	78%
	Diattacounda	8	6	-
	Saloum	6	5	-
	Fleuve	1	1	-
	TOTAL ERY CONTINENT	145	121	83%
	Ile Madeleine	16	10	62,5%
<u>M.huberti</u>	Niayes	56	43	77%
	P. Basse Casamance	1	1	-
	Diattacounda	20	19	95%
	Fleuve	12	12	100%
	TOTAL HUB CONTINENT	89	75	84%
	Iles Saloum	19	17	89%
<u>M.cf.natalensis</u>		22	18	82%

Tableau n° XLIII: Taux de survie des portées après le sevrage.

	Nb portées	Nb de jeunes		
		Naissance	10 jours	30 jours
<u>M.erythroleucus</u> Continent	14	126 (100%)	109 (87%)	101 (80%)
Ile Madeleine	3	27 (100%)	26 (96%)	26 (96%)
<u>M.huberti</u> Continent	9	68 (100%)	55 (81%)	49 (72%)
Iles Saloum	3	20 (100%)	19 (95%)	16 (80%)
<u>M.cf natalensis</u>	4	34 (100%)	24 (71%)	17 (50%)

Tableau n° XLIV : Taux de survie à 10j et 30j.

	Nombre de jeunes		% de survie
	à la naissance	à 30 jours	
<u>M. erythroleucus</u> Continent ♂	51	47	92
" " ♀	33	28	85
" Ile Madeleine ♂	16	15	94
" " ♀	11	11	100
<u>M. huberti</u> Continent ♂	22	20	91
" " ♀	16	12	75
" Iles Saloum ♂	11	8	73
" " ♀	9	8	89
<u>M. cf natalensis</u> ♂	13	7	54
" " ♀	13	6	46

tableau n°XLV :Taux de survie après le sevrage, comparés entre mâle et femelle (aucune différence observée entre mâle et femelle n'est significative).

observations en ce domaine pour chaque espèce. Nous avons séparé couples continentaux et insulaires pour M. erythroleucus et M. huberti. Les proportions entre mâles et femelles ne sont jamais significativement différentes du rapport 1/1.

3) Résultats des tentatives de croisement entre espèces :

Nous avons tout d'abord noté pour chaque type de croisement le nombre de couples s'étant reproduit au moins une fois par rapport au nombre de couples formés (tableau n° XLVII). Le taux de réussite est significativement plus élevé ($X^2_c = 6,08$, $P = 0.05$) pour le croisement M. huberti x M. cf natalensis que pour le croisement M. erythroleucus x M. cf natalensis. Les autres différences observées ne sont pas significatives.

Si l'on compare maintenant ces résultats d'hybridation aux taux de reproduction de couples formés de 2 partenaires de la même espèce (cf tableau n° XXXIX) on note des différences significatives dans les cas suivants : l'hybridation entre M. erythroleucus et M. cf natalensis est moins souvent réussie que l'accouplement entre 2 M. erythroleucus (13% contre 82%, $X^2_c = 21,9$, $P = 0.05$) et aussi que celui de 2 M. cf natalensis (13% contre 62%, $X^2_c = 5,27$, $P = 0.05$). Le croisement entre M. erythroleucus et M. huberti est moins souvent productif que le croisement de référence entre 2 M. erythroleucus (44% contre 82%, $X^2_c = 4,16$, $P = 0.05$).

Pour ces hybridations nous avons aussi mesuré la taille des portées : ce paramètre est indiqué dans le tableau n° XLVIII où figurent également les sex-ratio à la naissance et la survie au sevrage. Ce dernier paramètre est donné à titre indicatif, les échantillons sont trop faibles pour être comparés de façon valable. Les sex-ratio observés ne sont pas différents du rapport 1/1. En ce qui concerne la taille des portées, la comparaison entre croisements intraspécifiques (tableau n° XL) et interspécifiques (tableau XLVIII) donne les résultats suivants : l'hybridation entre M. erythroleucus et M. huberti est significativement moins productive que l'accouplement entre 2 M. erythroleucus d'une part ($x = 3,9$ contre 7,5, $t = 3,96$, $P = 0.001$) et aussi que celui entre 2 M. huberti (3,9 contre 6,6, $t = 3,39$, $P = 0.001$). Le croisement M. erythroleucus avec M. cf natalensis a produit trop peu de portées pour pouvoir être comparé aux autres. Enfin le croisement M. huberti avec M. cf natalensis ne diffère pas des croisements intraspécifiques de

	Nb Portées	Sex-Ratio	
<u>M. erythroleucus</u> Continent	40	121	142
Île Madeleine	4	11	10
<u>M. huberti</u> Continent	16	55	50
Îles Saloum	19	59	63
<u>M. cf natalensis</u>	17	44	62

Tableau n°XLVI, Sex-ratio à la naissance (aucune différence significative avec le rapport 1/1).

Croisements	Nb de couples		% de couples reproducteurs
	reproducteurs	Nb de couples formés	
<u>M. ery</u> x <u>M. hub</u>	0/3	4/9	44%
<u>M. ery</u> x <u>M. hub</u>	4/6		
<u>M. ery</u> x <u>M.cf nat</u>	1/7	2/15	13%
<u>M. ery</u> x <u>M.cf nat</u>	1/8		
<u>M. hub</u> x <u>M.cf nat</u>	5/6	7/10	70%
<u>M. hub</u> x <u>M.cf nat</u>	2/4		

Tableau n°XLVII: Croisements inter-espèces : Nombre de couples s'étant reproduits au moins une fois par rapport au nombre de couples formés.

Croisements	Taille des portées			Sex-ratio	% de survie
	X	σ	N		
M. ERY. x M. HUB.	3,9	3,1	14	23♂/20♀	64%
M. ERY. x M. cf NAT.	6,0	3,6	3	9 / 9	-
M. HUB. x M. cf NAT.	6,1	2,1	14	28 / 32	79%

Tableau n°XLVIII Taille des portées issues des croisements entre espèces réalisés en captivité.

référence (M. huberti x M. huberti et M. cf natalensis x M. cf natalensis) en ce domaine.

IV - DISCUSSION

1) Nombre d'embryons par femelle :

Nous avons noté dans le tableau n° XLIX toutes les données publiées dans ce domaine afin de les comparer aux nôtres, à l'exception de l'étude réalisée par Hubert (1982) que nous détaillons plus loin. On remarque tout de suite que nos données sont parmi les plus basses. Le chiffre extrêmement faible (4,5) indiqué par Rahm (1970) attire encore plus l'attention : il peut cependant s'expliquer par le fait qu'il s'agit d'animaux capturés en milieu forestier, biotype inhabituel pour les Mastomys. Les autres données varient du simple au double (6,6 à 13,4). Ces différences peuvent être dues, comme nous l'avons déjà dit, au fait qu'il ne s'agit pas forcément de la même espèce d'une étude à l'autre et au sein d'une même étude il peut y avoir mélange de 2 ou 3 espèces : cela pourrait expliquer les différences observées selon les biotopes échantillonnés par Sheppe (1973) et Chidumayo (1984). Plusieurs auteurs ont également noté des différences de taille de portées suivant la saison. Coetzee (1965) et Sheppe (1973) indiquent que la taille des portées est plus élevée en fin de saison de reproduction qu'au début. Neal (1977) observe exactement l'inverse : la taille des portées diminue tout au long de la saison de reproduction. L'étude réalisée à Bandia (Sénégal) sur M. erythroleucus par Hubert (1982) entre 1976 et 1981 apporte de nouveaux éléments : de 1976 à 1979 le nombre maximum d'embryons par femelle s'observe en milieu de saison de reproduction, mais en 1980 c'est exactement l'inverse. De plus ce travail montre que le nombre moyen d'embryons par femelle gestante peut varier du simple au double dans une même localité, d'une année sur l'autre. Chapman et al (1959) observent eux aussi des variations, mais irrégulières au cours de l'année. Brambell et Davis (1941) ainsi que Hanney (1965) mentionnent que le nombre d'embryons est positivement corrélé avec le poids de la mère, donc avec son âge.

En conclusion nos données sur les individus continentaux des 3 espèces sont du même ordre de grandeur entre elles, mais assez faibles par rapport à

AUTEURS	PAYS	N	\bar{X}	σ	m-M
Hatt, 1940	Zaïre	5	9,2	4,8	3-16
Brambell et Davis, 1941	Sierra-Leone	17	11,8	2,7	7-17
Chapman <u>et al.</u> , 1959	Tanzanie	10	11,2	-	4-11
Goormans et Christiansen, 1960	Zaïre	23	9,6	-	-
Hanney, 1965	Malawi	27	11	-	7-17
Coetzee, 1965	Afrique du sud	114	9,5	3,2	1-19
Dieterlen, 1967	Zaïre	-	9,8	-	-
Reichsten, 1967	Tanzanie	34	13,4	-	7-17
Rahm, 1970	Zaïre	33	4,5	-	1-12
Smithers, 1971	Botswana	-	11	-	-
Hubbard, 1973	Tanzanie	40	6,6	3,7	2-16
Sheppe, 1973	Zambie	-	11	-	-
Delany, 1975	Ouganda	41	12,6	2,9	7-19
Taylor et Green, 1976	Kenya	76	12	-	5-24
Cross, 1977	Sierra-Leone	2	9	-	9-9
Neal, 1977	Ouganda	41	12,6	-	7-19
Smithers et Wilson, 1979	Zimbabwe	17	10,9	-	6-20
Chidumayo, 1984	Zambie	95	12,4	-	1-20
" "	"	10	7,4	-	4-11
Gliwicz, 1985	Mozambique	6	7,5	0,9	7-9
Gautun et Sicard, 1985	Burkina-Faso	21	14,7	-	?-28

Tableau n°XLIX: Nombre moyen d'embryons par femelle.

ce qui est déjà connu. Les M. erythroleucus de l'île Madeleine se situent par contre dans la moyenne. Mais comme nous venons de le montrer par cette revue bibliographique le nombre moyen d'embryons par femelle est un paramètre extrêmement variable dans le temps et dans l'espace, qui dépend sans doute de nombreux facteurs difficilement appréhendés.

2) Reproduction en captivité

a) Taux de reproduction des couples :

Bien que les différences observées ne soient pas significatives on peut noter que chez M. erythroleucus comme chez M. huberti le taux de reproduction est moins élevé pour les couples insulaires (cf tableau n° XXXIV). Chez M. huberti l'accouplement entre un individu insulaire et un continental est significativement moins productif que celui entre 2 individus continentaux. La différence avec les couples insulaires n'est pas significative mais les échantillons sont très faibles : il pourrait donc y avoir là un début d'isolement reproductif entre M. huberti insulaires et continentaux. Nous ne disposons d'aucune donnée comparative pour le taux de reproduction dans le genre Mastomys et même pour l'ensemble des rongeurs africains il semble bien que seul Gautun (1972) l'ait noté pour trois espèces différentes du genre Lemniscomys : les variations qu'il observe dans ce genre sont plus importantes qu'entre espèces de Mastomys puisque cela va de 33% pour L. griselda à 75% pour L. barbarus en passant par 49% et 60% pour deux souches différentes de L. striatus. Ces valeurs sont donc globalement plus faibles que celles que nous avons mesurées chez les Mastomys continentaux : ces derniers sont donc plus fertiles que les Lemniscomys ou s'adaptent mieux aux conditions de captivité.

b) Taille des portées :

Les données connues pour M. natalensis en Afrique du Sud varient selon les souches de 6,6 individus par portée (Davis 1963) à 8,5 (Meester 1960). Oliff (1953) sur un total de 1123 portées obtient une moyenne intermédiaire entre les 2 précédentes : 7,3. Cette valeur est proche de celle que nous avons obtenue pour les populations continentales de M. erythroleucus ($\bar{x} = 7,5$). M. huberti, tant dans les îles du Saloum ($\bar{x} = 6,4$) que sur le continent ($\bar{x} = 6,6$) est moins prolifique que M. erythroleucus. C'est aussi le cas pour M. cf natalensis ($\bar{x} = 6,5$).

Les individus insulaires femelles, tant chez M. erythroleucus que chez

M. huberti, ne se différencient pas significativement de leurs homologues continentaux quant à la taille des portées.

On notera que le nombre de jeunes à la naissance est nettement inférieur au nombre d'embryons par femelle gestante comme le montre le tableau comparatif ci-dessous :

	Nb. Embryons	Nb. Jeunes
<u>M. erythroleucus</u>	8,1	7,5
<u>M. huberti</u>	9,2	6,6
<u>M. cf natalensis</u>	8,7	6,5

De même, toujours au Sénégal, Hubert et Adam (1975) indiquent des tailles de portées de 7 à 13 individus pour M. erythroleucus, alors que Hubert (1982) trouve des nombres d'embryons par femelle gestante de 7 à 19 pour la même espèce. En Afrique du Sud aussi pour M. natalensis les chiffres relevés pour les nombres d'embryons (9,5 pour Coetzee [1965] et 11 pour Smithers [1971]) sont supérieurs à ceux notés pour le nombre de jeunes à la naissance (6,6 et 7,4 pour Davis 1963, 7,3 pour Oliff 1953 et 8,5 pour Meester 1960). Ces différences peuvent s'expliquer par le fait que lors des autopsies de femelles gestantes nous avons plusieurs fois observé des embryons en voie de résorption. Ce fait a déjà été signalé pour les Mastomys par Field (1975) et Neal (1977). Ceci montre bien que la taille des portées est un meilleur paramètre que le nombre d'embryons pour estimer la fécondité réelle des différentes espèces.

c) Intervalles entre portées :

Les intervalles minimum observés (cf tableau n° V) confirment les données de Oliff (1953) et Meester (1960) pour M. natalensis et celles de Hubert et Adam (1975) pour M. erythroleucus : il semble bien que pour toutes les espèces du genre Mastomys la durée de la gestation soit de 21 à 23 jours et qu'il existe un oestrus post-partum sauf peut-être pour M. huberti dont la gestation serait un peu plus longue, à moins que les femelles ne puissent être fécondées que quelques jours après la mise-bas.

En ce qui concerne les intervalles moyens on notera qu'il existe une

très forte variabilité individuelle, ce qui fait que la plupart des différences observées ne sont pas significatives. Il existe quand même une tendance à l'allongement des interportées chez les M. erythroleucus insulaires tandis que c'est exactement l'inverse que l'on observe chez les M. huberti insulaires. Les données de Oliff (1953) pour M. natalensis sont du même ordre de grandeur que les nôtres : 61,5 jours entre 2 portées en moyenne. Par contre Meester (1960) indique un intervalle moyen très inférieur : 33,1 jours mais pour 15 inter-portées seulement et sur une courte période d'observation.

d) Taux de survie :

Les 3 espèces l'ont représenté des résultats équivalents en ce qui concerne la proportion de portées sevrées, à l'exception des M. erythroleucus de l'île Madeleine qui semblent présenter une réussite inférieure en ce domaine mais l'échantillon observé est faible et la différence non significative. Seul Oliff (1953) a mesuré ce paramètre et note pour M. natalensis une valeur identique aux nôtres : 83% des portées survivent après le sevrage alors que nous obtenons 83% pour M. erythroleucus, 84% pour M. huberti et 82% pour M. cf natalensis.

Oliff (1953) indique que le nombre de jeunes survivant au sevrage représente 66% des naissances. Meester (1960) n'a comme nous compté ce taux de survie que sur quelques portées dont l'élevage a été mené à terme et trouve ainsi une survie de 83% qui est du même ordre de celle que nous obtenons pour M. erythroleucus (80%) et M. huberti (72%). Par contre M. cf natalensis présente lui un taux de survie très inférieur (50%). Si nous ajoutons ces taux de survie dans les portées passant le cap du sevrage, au taux de survie du total des portées nous retrouvons des valeurs semblables à celle signalée par Oliff (1953).

Enfin, contrairement à ce qu'indiquent Hubert et Adam (1975), soit au sevrage 2/3 de femelles pour 1/3 de mâles, nous n'avons pas observé de différences de survie entre mâles et femelles pour aucune des 3 espèces.

e) Sex-ratio à la naissance :

Pour aucun des groupes que nous avons étudié, nous n'avons observé de proportions différentes du rapport 1/1. Il en est de même pour Oliff (1953) et Meester (1960).

3) Hybridation entre espèces :

Les premières tentatives d'hybridation entre, à l'époque, "races chromosomiques" de Mastomys sont dues à Hallett (1977). Cet auteur a croisé d'une part des individus d'Afrique du Sud à $2N = 32$ chromosomes et $2N = 36$ et d'autre part des individus à $2N = 32$ chromosomes toujours d'Afrique du Sud avec des $2N = 38$ provenant de la Côte d'Ivoire. Dans le 1^{er} cas des hybrides à $2N = 34$ ont été obtenus mais le 2^{ème} type de croisement n'a pas donné de résultats. C'est d'ailleurs celui que nous avons eu le plus de mal à faire aboutir : seuls 2 couples sur 15 formés entre M. erythroleucus et M. cf natalensis se sont reproduits et encore faut-il noter que les 1^{ères} portées sont apparues plus de 6 mois après la formation de ces couples.

A l'inverse l'hybridation entre les 2 espèces à $2N = 32$ chromosomes (M. huberti et M. cf natalensis) est obtenue sans difficulté. Ceci n'est pas étonnant : en 1^{ère} génération la fusion de gamètes à nombre haploïde identique ne doit pas poser de problèmes majeurs. Mais il sera important de voir si ces hybrides sont ou non stériles et quels sont les résultats de croisement en retour (back-cross), ce que nous n'avons pas eu le temps de tester.

Le croisement entre l'espèce à $2N = 38$ M. erythroleucus, avec M. huberti ($2N = 32$) est intermédiaire entre les deux précédents : il réussit dans près de la moitié des cas mais le nombre de jeunes par portée est alors très inférieur à celui de chacune des 2 espèces prises isolément.

Il s'avère donc que les hybridations entre M. erythroleucus et M. cf natalensis d'une part, entre M. erythroleucus et M. huberti d'autre part sont déjà en 1^{ère} génération, et malgré un faible échantillon, significativement moins fécondes que les croisements intraspécifiques. Pour le croisement entre M. huberti et M. cf natalensis, les expériences demandent à être poursuivies jusqu'en 2^{ème} génération avant de pouvoir formuler une opinion.

4) Conclusions :

Cette étude sur la reproduction nous a tout d'abord permis de mettre en évidence l'existence d'une résorption embryonnaire en comparant le nombre moyen d'embryons par femelle gestante avec la taille

des portées à la naissance. Nous avons ensuite pu confirmer l'existence d'un oestrus post-partum et une durée de gestation entre 21 et 23 jours (sauf peut-être pour M. huberti). Contrairement aux observations de Hubert et Adam (1975) nous n'avons pas noté une meilleure survie des femelles après le sevrage. Le sex-ratio à la naissance est lui aussi équilibré. Enfin il existe un début d'isolement reproductif entre M. erythroleucus et les 2 autres espèces.

Les caractéristiques reproductives de chaque espèce peuvent être résumées comme suit :

- M. erythroleucus :

Après une gestation de 21 jours les femelles mettent bas 7,5 jeunes tous les 54 jours en moyenne, dont 66% survivront au sevrage. Le sex-ratio est alors équilibré comme il l'était déjà à la naissance. Chez les femelles de l'île Madeleine on constate une tendance à la baisse pour tous les paramètres reproductifs mesurés.

- M. huberti :

La gestation pourrait être supérieure à 23 jours ou bien les femelles ne pourraient pas être fécondées aussitôt après la mise bas. Les portées sont en moyenne de 6,6 jeunes tous les 62 jours et 60% d'entre eux survivent au sevrage. Le sex-ratio est de 1/1 à la naissance comme au sevrage. On n'observe pas de différences entre femelles continentales et insulaires pour les capacités de reproduction. M. huberti semble moins productive que l'espèce précédente (M. erythroleucus).

- M. cf natalensis :

Cette espèce produit en moyenne 6,5 jeunes tous les 50 jours, après une gestation de 21 jours. Seuls 41% des survivent au sevrage. Comme dans les 2 cas précédents le sex-ratio est équilibré à la naissance et au sevrage. Avec une taille de portée analogue à celle de M. huberti mais un taux de survie des jeunes très inférieur, M. cf natalensis semble donc l'espèce la moins prolifique.

CROISSANCE EN CAPTIVITE

I - INTRODUCTION

L'étude des rythmes de croissance constitue la suite logique d'une étude sur les modalités de la reproduction. C'est pourquoi la plupart des travaux publiés sur le genre Mastomys traitent simultanément de ces deux problèmes (Pirlot 1957, Chapman et al 1959, Meester 1960, Hubert et Adam 1975, Baker et Meester 1977).

Les travaux de Pirlot (1957) et Chapman et al (1959) ont la particularité d'avoir été réalisés à partir d'autopsies d'animaux capturés dans la nature. Ils concernent uniquement la comparaison entre la taille de différents organes et la longueur totale de l'animal. Les autres études, ont eu lieu en captivité et se limitent aux premières semaines après la naissance (= "early post-natal development") à l'exception notable de celle effectuée par Hubert et Adam (1975) sur une durée supérieure à un an. Ces auteurs sont aussi, avec Baker et Meester (1977) les seuls, pour le genre Mastomys, à avoir noté l'évolution des mensurations corporelles, autres que le poids.

Si les premières études n'avaient d'autre but que d'établir la courbe de croissance d'une espèce donnée, les travaux plus récents ont été réalisés de façon comparative entre plusieurs espèces. Ainsi les travaux de Meester et Hallett (1970) et Hubert et Adam (1975) ne se limitent pas aux Mastomys, mais concernent aussi plusieurs espèces partageant les mêmes milieux. Une autre problématique devient de plus en plus fréquente et concerne la comparaison entre espèces taxonomiquement proches (appartenant au même genre) : c'est le cas par exemple des travaux de Pinter (1970) sur le genre Onychomys, Hirata et Nass (1974) pour le genre Rattus et Rickart (1977) pour 2 espèces de Peromyscus. C'est dans cette perspective que se situe la présente étude.

Enfin plus récemment sont apparus des travaux tentant de relier la croissance à d'autres caractères de la biologie des espèces étudiées : ainsi Dewsbury et al (1980) reliant l'âge d'apparition du dimorphisme sexuel aux structures sociales (polygamie ou monogamie) et Creighton et Strauss (1986) comparant rythmes de croissance et phylogénie chez des Cricéidés Nord-américains.

II - MATERIEL ET METHODES :

Pour des portées nées en animalerie et d'âge connu nous avons mesuré sur chaque individu une fois par semaine jusqu'à l'âge de 6 mois, cinq paramètres. Ceci est valable pour tous les individus à l'exception des M. huberti de Richard-Toll dont les données proviennent de portées sacrifiées à des âges différents. Les mensurations corporelles dont nous avons suivi l'évolution sont celles habituellement utilisées sur tous les petits rongeurs :

- poids
- longueur tête + corps (T+C)
- longueur de la queue (Q)
- hauteur du pavillon de l'oreille (Or)
- longueur du pied postérieur (Pp) sans les griffes.

Les pesées ont été effectuées avec un peson et notées à 1 g près. Les longueurs T+C et Q sont prises à 1 mm près et les longueurs Or et Pp à 0,5 mm près.

Les jeunes d'une même portée ont été élevés ensemble jusqu'à l'âge de 6 mois et séparés de leur parents dès l'apparition d'une nouvelle portée. Les caractéristiques des cages et de l'alimentation ont été définies au chapitre reproduction.

Toutes les portées mesurées descendent de couples différents. Le nombre de portées et le nombre d'individus (en début et fin d'expérience) sont indiqués par espèce et par localité de provenance des parents dans le tableau n° L.

Bien qu'ayant mesuré les individus toutes les semaines nous n'avons finalement retenu pour l'exploitation des résultats que les mensurations prises à 10 jours, puis à 30 jours et ensuite tous les 30 jours jusqu'à 6 mois.

III - RESULTATS

1°) Résultats bruts

Ils ont été groupés par sexe et par espèce en distinguant toutefois pour M. erythroleucus et M. huberti les individus nés de parents continentaux de ceux nés de parents insulaires. Pour chaque groupe ainsi défini et pour chaque paramètre mesuré, nous avons indiqué aux

Espèce	Localité	Nb de portées	Nb d'individus	
			à 10 jrs	à 6 mois
<u>M.erythroleucus</u>	Diattacounda	2	20	15
	Diboli	2	16	13
	Kabrousse	2	19	10
	Niayes	4	32	16
	Dep.Kedougou	2	17	11
	TOTAL CONTINENT	12	104	65
	Ile Madeleine	3	26	23
<u>M.huberti</u>	Diattacounda	4	24	20
	Niayes	4	19	15
	P.Basse Casamance	1	10	7
	TOTAL CONTINENT	9	53	42
	Iles du Saloum	3	19	13
<u>M.cf.natalensis</u>		4	24	18

Tableau n° L : Croissance en élevage: Nombre de portées par localité et Nombre d'individus mesurés (pour M. huberti, il faut ajouter 8 portées de la localité de Richard-Toll sacrifiées à des âges divers.

	Poids	T + C	Q	Pp	Or
<u>M.erythroleucus</u> Continent	180j	150j	-	-	-
<u>M.erythroleucus</u> Ile Madeleine	90j	90j	120j	60j	-
<u>M.huberti</u> Continent	60j	60j	60/120j	60j	-
<u>M.huberti</u> Iles du Saloum	-	-	-	-	-
<u>M.cf natalensis</u>	60j	60j	60j	90j	180j

Tableau n° LII : Date d'apparition d'un dimorphisme sexuel pour les 5 paramètres mesurés et les 5 groupes de Mastomys (différence significative au seuil 5% minimum).

différents âges, le nombre d'individus concernés, la moyenne et l'écart-type, dans le tableau n° LI, reportés en annexe. Les courbes de croissance représentées dans les figures n° 43 à n° 47 ont été établies à partir de ces données : chaque figure comprend cinq diagrammes correspondant chacun à l'évolution dans le temps d'une mensuration de façon comparative entre mâles et femelles. Nous avons ensuite procédé à des tests de comparaisons de moyennes entre les différentes catégories d'individus pour chaque paramètre et pour chaque classe d'âge.

2°) Comparaison entre sexes

Cette comparaison peut déjà être faite directement sur les figures n° 43 à n° 47. Le tableau n° LII indique les résultats des tests de comparaison de moyennes : pour chaque mensuration et au sein de chaque catégorie d'individus, est indiquée l'âge d'apparition d'un dimorphisme sexuel significatif. Dans tous les cas où ce dimorphisme a été observé, ce sont les mâles qui sont plus grands que les femelles, quelque soit le paramètre concerné.

3°) Comparaison Ile et Continent

Pour les 2 espèces présentant des populations insulaires, M. erythroleucus et M. huberti, le résultat de la comparaison des données de croissance entre individus nés de parents continentaux et ceux nés de parents insulaires est indiqué dans le tableau n° LIII. La longueur de la queue est le seul paramètre pour lequel il n'existe pas de différences entre individus d'origine insulaire et continentale. Dans tous les autres cas il y a des différences qui apparaissent plus ou moins tôt suivant l'espèce, le sexe ou la mensuration. Un fait important est à noter : dans le cas de M. erythroleucus toutes les différences observées ont dans le sens d'une plus grande taille des individus d'origine insulaire, pour l'espèce M. huberti c'est l'inverse : les individus d'origine insulaire présentent toujours des valeurs inférieures à celles de leurs homologues d'origine continentale.

4°) Comparaison entre espèces :

Pour les espèces M. erythroleucus et M. huberti nous n'avons ici pris en compte que les individus nés de parents continentaux. Le résultat de ces comparaisons est indiqué dans les tableaux

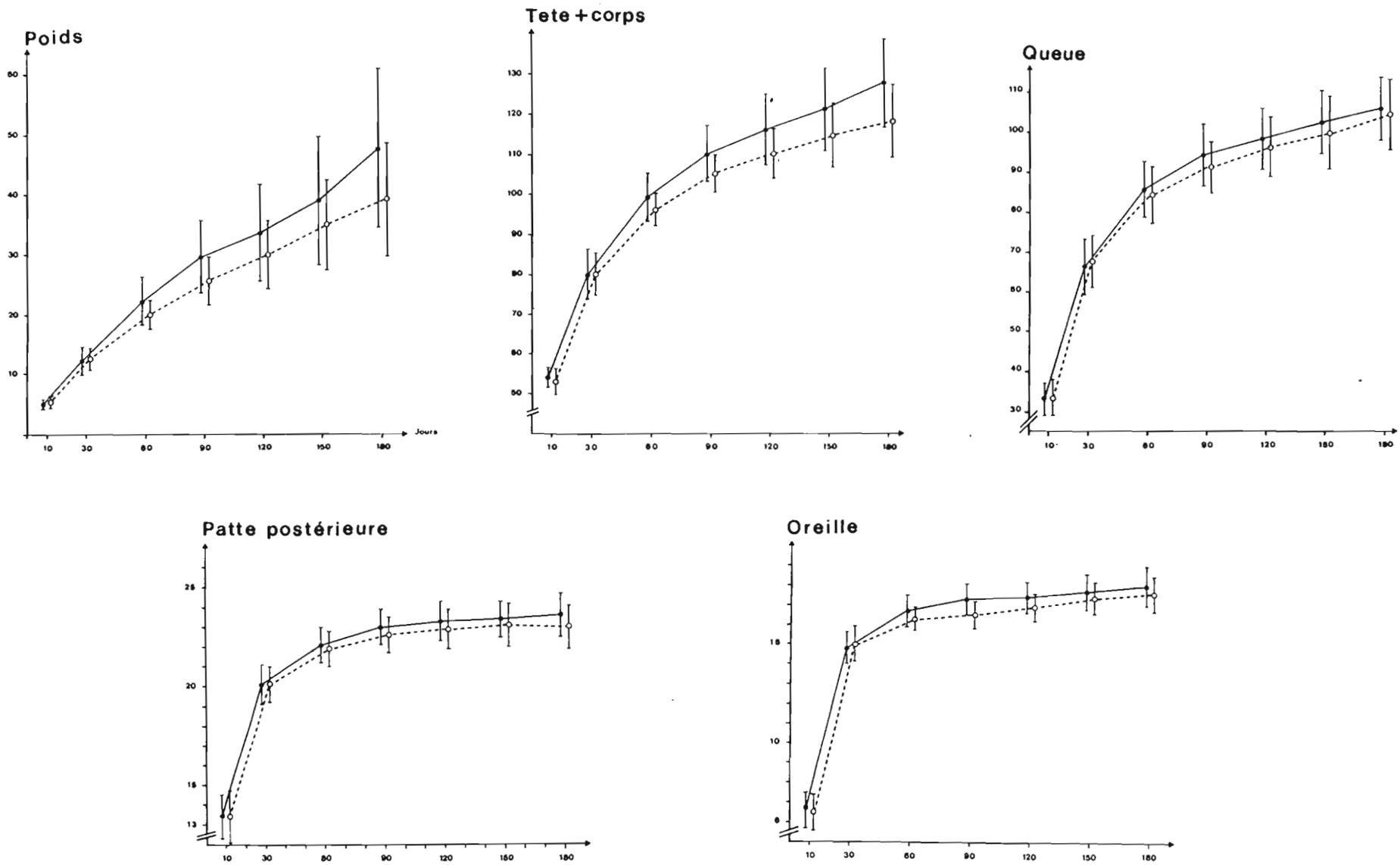


Figure n° 43: Croissance en élevage de *M. erythroleucis* individus nés de parents continentaux (● = ♂, ○ = ♀)

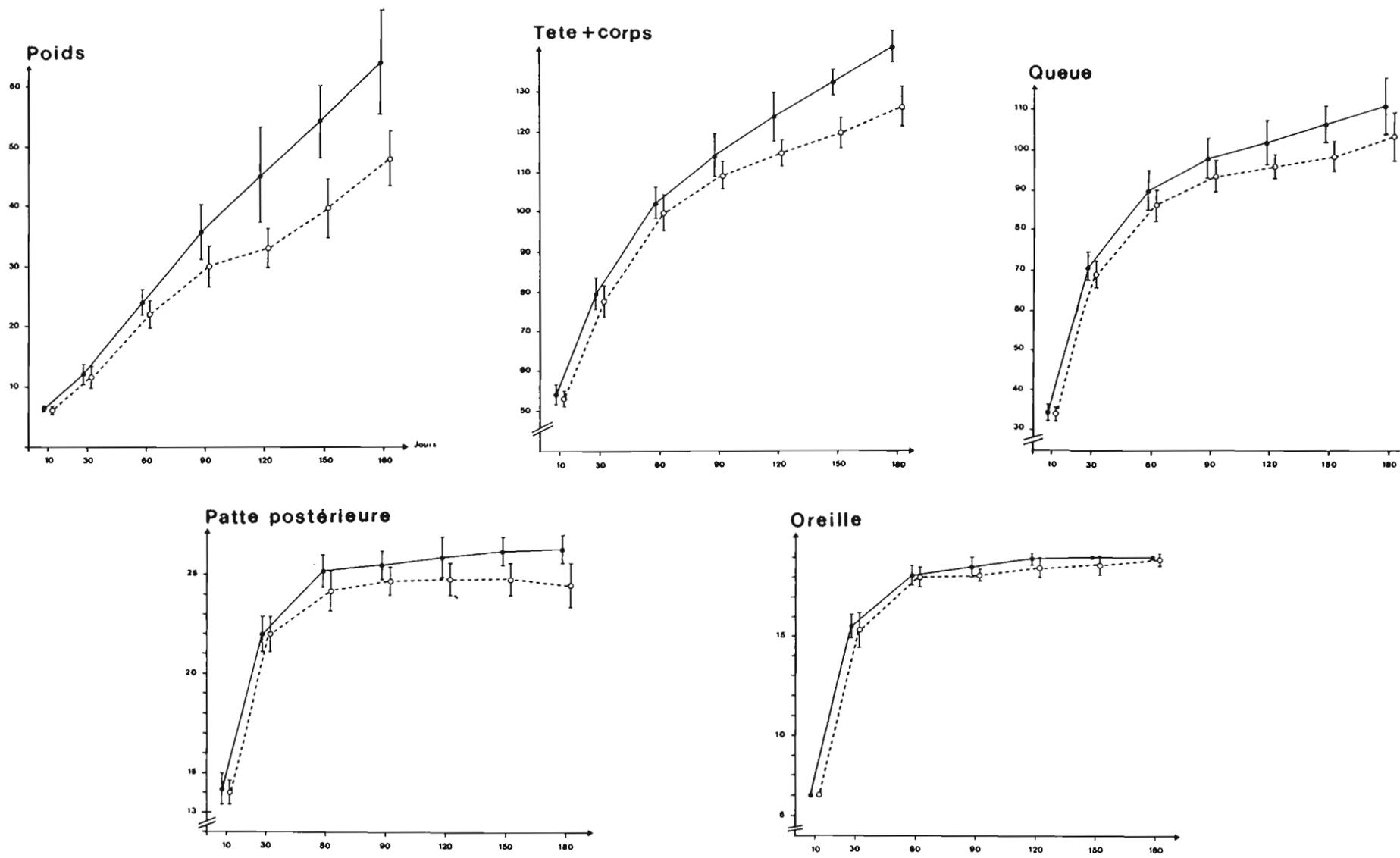


Figure n° 44: Croissance en élevage de *M. erythroleucus*: individus nés de parents insulaires (● = ♂, ○ = ♀)

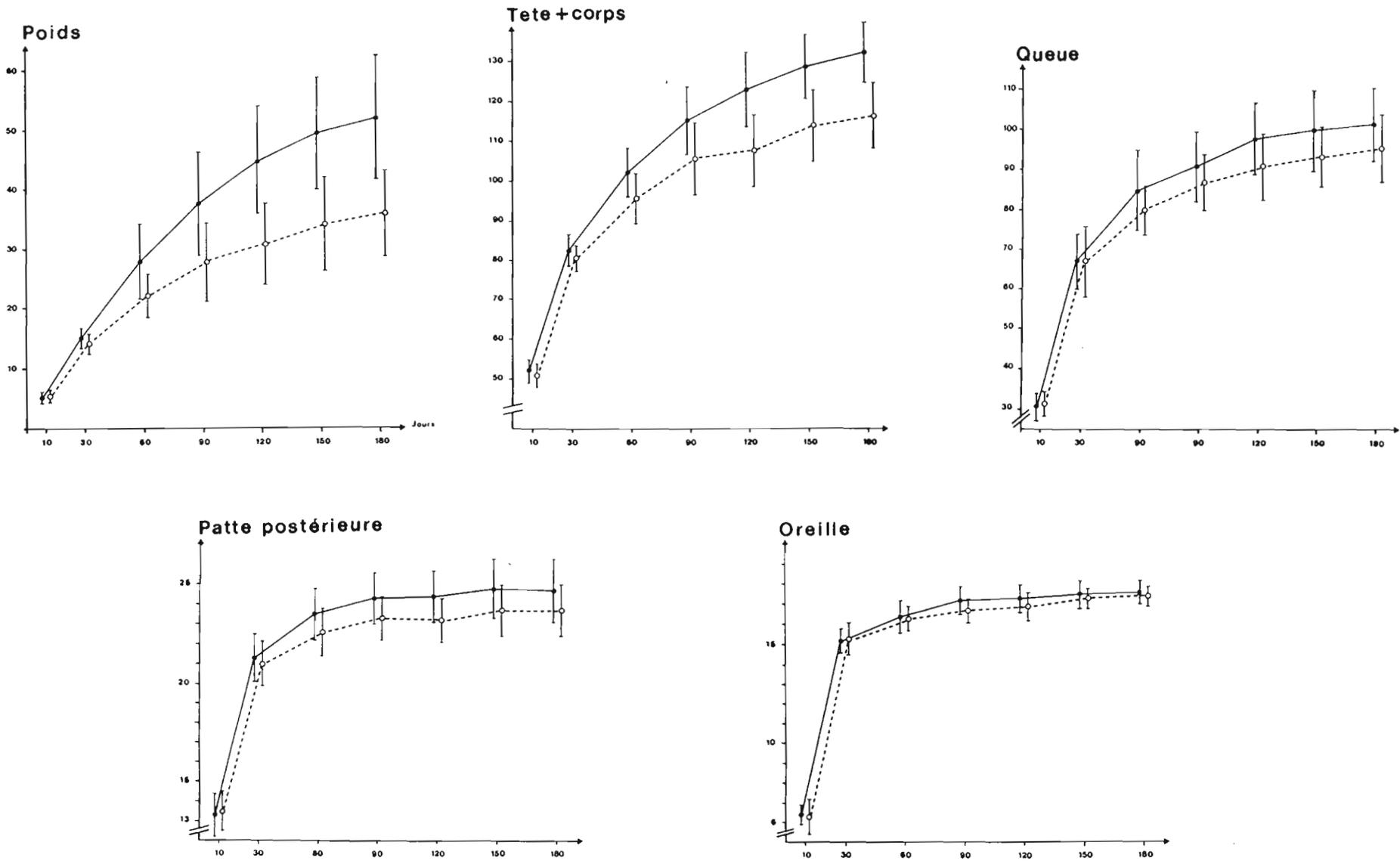


Figure n° 45: Croissance en élevage de *M. huberti*: individus nés de parents continentaux (● = ♂, ○ = ♀)

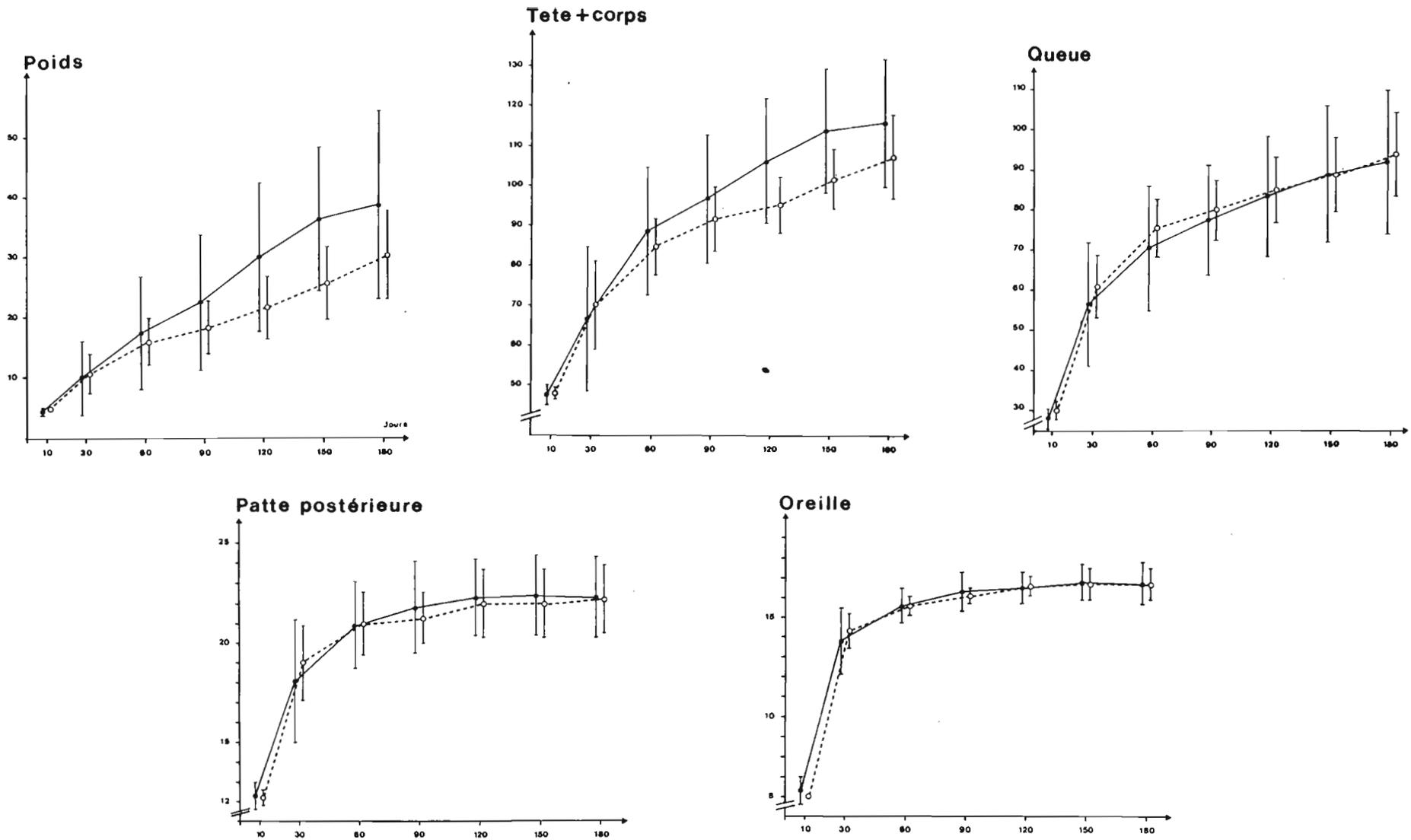


Figure n° 46: Croissance en élevage de *M. huberti*: individus nés de parents insulaires (● = ♂, ○ = ♀)

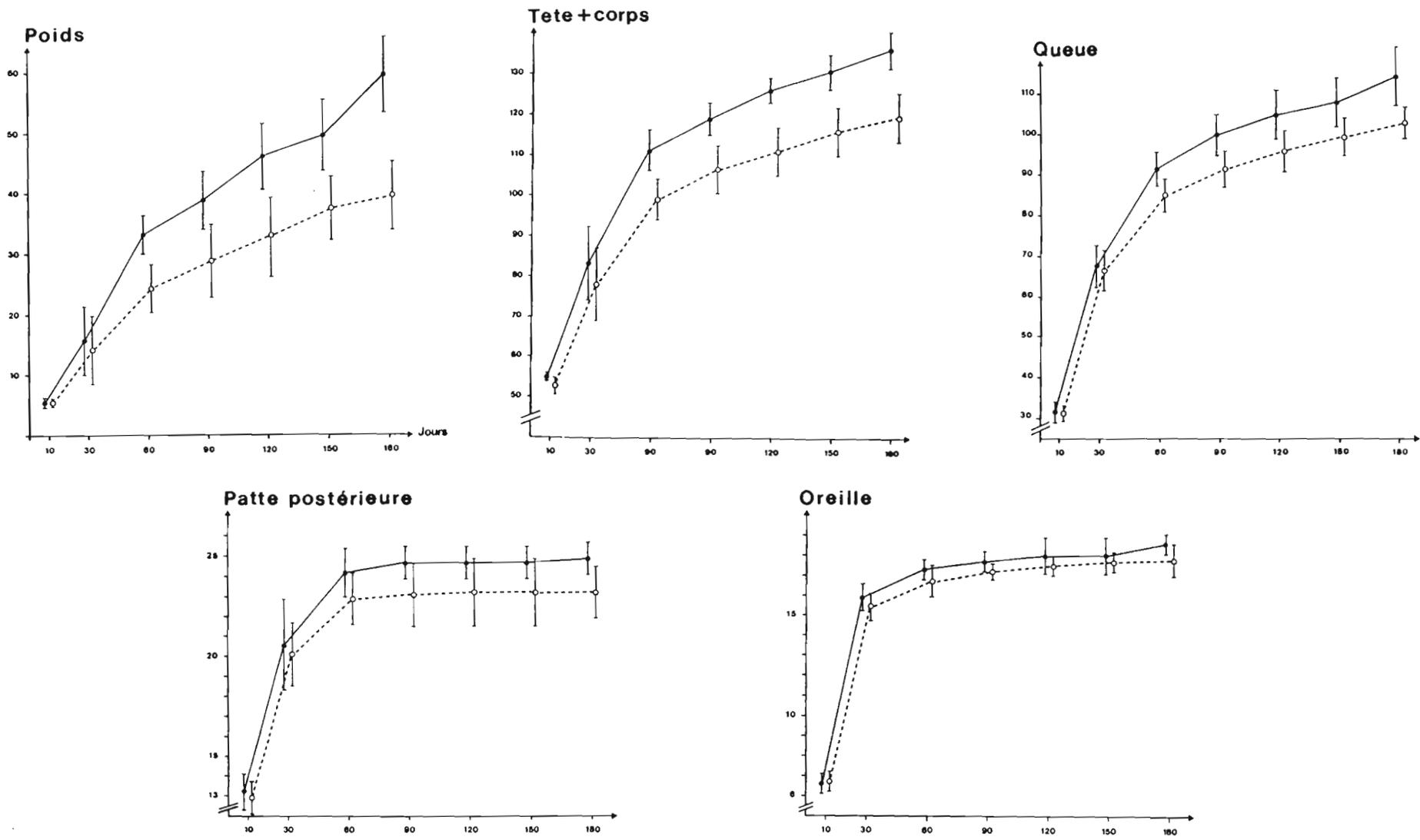


Figure n° 47: Croissance en élevage de *M. cf natalensis*: (● = ♂, ○ = ♀)

n° LIV A à LIV E. A partir de ces tableaux on note les différences significatives suivantes :

En ce qui concerne le poids (tableau n° LIV A) les M. erythroleucus mâles sont plus légers que les M. cf natalensis mâles dès le 30^{ème} jour et que les M. huberti mâles entre le 30^e et le 150^e jour, enfin les M. cf natalensis mâles ne sont significativement plus lourds que les M. huberti mâles qu'à partir de 180 jours.

Pour la longueur corporelle (T+C, tableau LIV B) les mâles de M. erythroleucus sont plus petits que ceux de M. huberti dès le 30^{ème} jour et que ceux de M. cf natalensis à partir du 60^{ème} jour. La différence entre les mâles de M. huberti et de M. cf natalensis n'est significative qu'à 60 jours, mais pas avant, ni après.

Le tableau n° LIV C nous permet de noter que les M. cf natalensis mâles ont une queue plus longue que celle des mâles de M. erythroleucus à 120 jours, puis à 180 jours, ainsi que celle des mâles de M. huberti à 90 jours et à 180 jours. Les femelles de M. cf natalensis ont une queue de taille supérieure aux femelles de M. huberti à 180 jours.

Le pied postérieur est plus petit chez les mâles de M. erythroleucus que chez les mâles de M. huberti dès le 30^{ème} jour et que chez les mâles de M. cf natalensis à partir du 60^{ème} jour (cf tableau n° LIV D).

Enfin pour l'oreille la seule différence significative concerne les mâles de M. cf natalensis et ceux de M. huberti à l'avantage des premiers à l'âge de 180 jours. (cf tableau n° LIV E).

IV - DISCUSSION

1°) Comparaison entre espèces, pour chacune des mensurations :

L'observation des figures n° 43 à n° 47 permet de séparer grossièrement les courbes de croissance en 3 catégories. Tout d'abord celles concernant l'évolution pondérale des individus ont certes en commun avec celles représentant la croissance corporelle (T+C) et caudale (Q) un point d'inflexion situé à 60 jours mais s'en distinguent par la 2^{ème} partie de la courbe : en effet si le début de la croissance est dans les trois cas, très rapide jusqu'à cette date, on observe ensuite un très net ralentissement pour les longueurs T+C et Q tandis que le poids continue

	Poids	T+C	Q	Pp	OR
<u>M. erythroleucus</u> ♂	90j	120j	NS	10j	180j
♀	180j	60-120 180j	NS	30j	180j
<u>M. huberti</u> ♂	10j	10j	NS	10j	180j
♀	30à150j	10j	NS	10j	180j

Tableau n° LIII : Comparaison par sexe et par espèce entre individus nés de parents continentaux et individus nés de parents insulaires : date d'apparition d'une différence significative entre île et continent pour les différentes mensurations.

(A) POIDS	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf nat</u>	
<u>M.erythroleucus</u> Continent		NS	NS	♀ x ♀
<u>M.huberti</u> Continent	30j à 150j		NS	
<u>M.cf natalensis</u>	30j	180j		
♂ x ♂				

(D) PIED POSTERIEUR	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf nat</u>	
<u>M.erythroleucus</u> Continent		NS	NS	♀ x ♀
<u>M.huberti</u> Continent	30j		NS	
<u>M.cf natalensis</u>	60j	NS		
♂ x ♂				

(B) TETE + CORPS	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf nat</u>	
<u>M.erythroleucus</u> Continent		NS	NS	♀ x ♀
<u>M.huberti</u> Continent	30j		NS	
<u>M.cf natalensis</u>	60j	60j seul.		
♂ x ♂				

(E) OREILLE	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf nat</u>	
<u>M.erythroleucus</u> Continent		NS	NS	♀ x ♀
<u>M.huberti</u> Continent	NS		NS	
<u>M.cf natalensis</u>	NS	180j		
♂ x ♂				

(C) QUEUE	<u>M.ery</u>	<u>M.hub</u>	<u>M.cf nat</u>	
<u>M.erythroleucus</u> Continent		NS	NS	♀ x ♀
<u>M.huberti</u> Continent	NS		180j	
<u>M.cf natalensis</u>	120/180j	90/180j		
♂ x ♂				

Tableau n°LIV : Comparaison entre espèces pour la croissance de 5 mensurations (NS = différence non significative, 30j = âge d'apparition d'une différence).

d'augmenter très rapidement. Enfin les rythmes de croissance du pied postérieur (Pp) et de l'oreille (Or) sont assez semblables et les courbes peuvent être décomposées non plus en 2 mais en 3 parties. Après une croissance très rapide entre le 10^{ème} et le 30^{ème} jour, on observe un très net ralentissement entre le 30^{ème} et le 60^{ème} jour, âge auquel la taille définitive est quasiment atteinte comme le montre les paliers existant jusqu'à la fin des mesures.

De façon un peu plus détaillée on peut faire, paramètre par paramètre, les remarques suivantes :

- La croissance pondérale se poursuit de façon régulière jusqu'à la fin de nos mesures sans marquer de palier. On observe un léger ralentissement de la croissance à partir du 60^{ème} jour en général, un peu plus tardivement pour les M. erythroleucus continentaux. Mais l'évolution du poids est quasiment linéaire chez les mâles insulaires de M. erythroleucus ; enfin ce paramètre est celui pour lequel on observe la plus forte variabilité individuelle.

- Pour la longueur T+C toutes les courbes présentent un net fléchissement à partir du 60^{ème} jour. Ceci est particulièrement net chez M. cf natalensis, beaucoup moins chez M. huberti dont les femelles d'origine continentale présentent même 3 phases distinctes : du 10^{ème} au 30^{ème} jour, puis un premier ralentissement entre le 30^{ème} et le 90^{ème} jour, suivi d'un deuxième à partir de cette date.

- Les courbes de croissance caudale sont, comme nous l'avons déjà dit, proches de celles concernant la longueur corporelle, mais il faut noter un fléchissement plus marqué à partir du 60^{ème} jour. Dans le cas des M. huberti d'origine continentale on peut même considérer qu'un palier est atteint à partir du 120^{ème} jour.

- Les rythmes de croissance des deux dernières mensurations (Pp et Or) sont assez stéréotypés et ne justifient pas de remarques particulières.

En conclusion : l'accroissement de la patte postérieure et de l'oreille s'effectue dans sa quasi totalité durant les 60 premiers jours de vie tandis que les longueurs T+C et Q atteignent ou s'approchent d'un palier entre 90 et 120 jours selon les cas ; par contre le poids continue de croître de façon importante jusqu'à la fin de nos mesures. Ceci correspond à peu près aux observations de Hubert et Adam (1975) sur M. erythroleucus qui estiment que la taille adulte est atteinte vers 12 semaines, âge auquel les mâles et les femelles sont aptes à se reproduire, mais notent une poursuite de

l'accroissement pondéral au delà de l'âge d'un an.

2°) Dimorphisme sexuel :

Comme le montre le tableau n° LII on voit que c'est pour l'espèce M. erythroleucus que l'existence d'un dimorphisme sexuel est la moins nette. Pour les individus d'origine continentale on n'observe de différences significatives que pour 2 paramètres (poids et T+C) et ceci de façon très tardive (respectivement à 150 et 180 jours). Par contre chez les individus insulaires le dimorphisme sexuel est non seulement plus précoce pour ces deux mensurations (90 jours) mais affecte 2 paramètres supplémentaires : la longueur de la queue à partir du 120^{ème} jour et celle du pied postérieur dès le 60^{ème} jour. La présentation des données de Hubert et Adam (1975) pour cette espèce, ne permet pas de juger de l'existence ou non d'un dimorphisme sexuel.

En ce qui concerne M. huberti le dimorphisme sexuel est très marqué chez les individus d'origine continentale puisqu'il concerne 4 mensurations (poids, T+C, Q et Pp) et apparaît très précocement pour toutes (à 60 jours). A l'inverse, on n'observe aucune différence significative entre mâles et femelles chez les individus d'origine insulaire : ceci en raison d'une très grande variabilité individuelle et de la petite taille de l'échantillon mesuré comme le montre bien l'importance des écart-types figurés sur les différentes courbes.

Chez M. cf natalensis, le dimorphisme sexuel est aussi précoce que chez les M. huberti continentaux et encore plus important puisqu'il concerne toutes les mensurations prises en compte : c'est en effet la seule espèce pour laquelle on note une différence significative au niveau de la taille de l'oreille. Bien que plusieurs études aient été consacrées à la croissance chez cette espèce nous ne disposons d'aucune donnée comparative car soit les auteurs ont limité leurs mesures aux 1^{ères} semaines suivant la naissance, soit ils n'ont pas distingué les mâles des femelles.

L'apparition du dimorphisme sexuel a été étudiée chez d'autres genres de rongeurs. Ainsi Pinter (1970) comparant la croissance de 2 espèces d'Onychomys (Cricétidés Nord-américains) note son existence pour le poids seulement et pas pour les longueurs corporelles : la différence entre mâles et femelles s'établissant de façon significative à l'âge de 70 jours pour la plus petite des espèces (22 g à l'âge adulte) et à 98 jours pour la grande (36 g à

l'âge adulte). Il ne faut pas en conclure qu'il existe une relation entre la précocité du dimorphisme sexuel et le poids adulte ou la durée de la croissance comme le montre bien les observations de Hirata et Nass (1974) sur le genre Rattus à Hawaï. Ces auteurs ont étudié la croissance de 3 espèces dont le rapport des poids à l'âge adulte est de 1, 2,5 et 4 et ils observent que le dimorphisme sexuel apparaît très tôt chez la plus grosse espèce (R. norvegicus) et chez la plus petite (R. exulans), respectivement à 35 et 49 jours, par contre il apparaît beaucoup plus tard (à 98 jours) chez l'espèce de taille intermédiaire (R. rattus). Nos propres observations sur le genre Mastomys vont dans le même sens, puisque partant d'espèces de taille adulte très proche et de durée de croissance identique nous aboutissons à des dimorphismes sexuels apparaissant à des âges très différents.

Enfin les travaux de Dewsbury et al (1980) sur 13 espèces de petits rongeurs Nord-américains soulèvent une hypothèse intéressante. Ces auteurs ont noté au cours de la croissance à 35 jours puis à 90 jours l'existence éventuelle d'un dimorphisme sexuel. Ils observent que les 3 espèces qui n'en présentent pas sont monogames alors que les autres sont de façon plus ou moins certaine polygames. Ceci est à rapprocher de nos observations sur l'espèce M. cf natalensis : les captures d'individus adultes se font dans le rapport d'1 mâle pour 2 femelles chez cette espèce, alors qu'elles ne sont pas différentes du rapport 1/1 pour les 2 autres espèces, or c'est chez cette espèce (M. cf natalensis) que le dimorphisme sexuel est le plus précoce et le plus marqué.

3°) Comparaison Ile et continent

a) M. erythroleucus

Pour l'espèce M. erythroleucus nous venons de voir que le dimorphisme sexuel est plus précoce et plus marqué chez les individus nés de parents insulaires. De ce fait si les différences entre femelles d'origine insulaire et femelles d'origine continentale sont faibles, les différences observées entre mâles sont par contre très importantes : les mâles insulaires sont nettement plus gros et plus grands que leurs congénères continentaux alors que chez les femelles la différence de poids et de taille est plus tardive et moins marquée.

La différence la plus remarquable entre île et continent concerne la croissance pondérale qui est quasiment linéaire chez les mâles insulaires : il

n'y a pas de différence de vitesse de croissance entre le 10^{ème} et le 30^{ème} jour, mais à partir de cette date l'écart se creuse et à 90 jours alors que la croissance en poids des individus continentaux marque un net ralentissement, celle des individus insulaires se poursuit au même rythme. La croissance pondérale des femelles insulaires suit le même rythme que celle des mâles continentaux.

Pour la longueur corporelle (T+C) les mêmes observations peuvent être faites, avec toutefois des différences moins marquées entre île et continent. On note aussi pour ce paramètre une variabilité individuelle beaucoup plus faible sur l'île.

Il n'y a pas de différence entre île et continent pour la longueur de la queue.

Les différences observées pour la patte postérieure (Pp) et l'oreille (Or) sont dues à une taille à 10 jours déjà supérieure chez les individus insulaires (mâles et femelles) et surtout à une croissance plus forte de ces derniers entre 30 jours et 60 jours.

En conclusion il semble donc bien qu'il faille séparer les paramètres mesurés en 2 catégories pour la comparaison île et continent chez M. erythroleucus : d'une part la patte postérieure et l'oreille dont la croissance est plus forte sur l'île que sur le continent mais de durée identique, la taille définitive étant atteinte dans les 2 cas à 60 jours ; d'autre part le poids et la longueur qui présentent une croissance non seulement plus forte mais aussi plus longue chez les individus insulaires puisque ceux-ci, et surtout les mâles, sont loin d'atteindre un palier dans leur croissance à la fin de nos observations.

b) M. huberti :

Cette espèce présente pour la comparaison entre île et continent des caractéristiques totalement opposées à celles que nous venons de noter pour M. erythroleucus :

- il n'y a plus de dimorphisme sexuel sur les îles
- les individus insulaires sont plus petits que leurs homologues continentaux.

D'après le tableau n° LIII on voit que la plupart des différences entre île et continent sont significatives dès le 10^{ème} jour. Par la suite l'allure des courbes de croissance n'est pas très différente entre les 2 groupes.

Il semble donc que pour cette espèce la croissance ne soit ni plus forte ou plus faible et ni plus longue ou plus courte sur les îles par rapport au continent mais que l'on ait affaire à des individus de taille plus petite dès la naissance ou les premiers jours.

C'est cette réduction de taille jointe à une variabilité individuelle plus forte qui rend non significatives les différences entre mâles et femelles issus de parents insulaires.

c) Conclusion

Nous avons donc affaire finalement à un cas de gigantisme insulaire et à un cas de nanisme. Ce dernier cas est plutôt rare chez les rongeurs comme en témoignent les synthèses de Foster (1964) et Lomolino (1985). En ce qui concerne le gigantisme insulaire plusieurs hypothèses ont été proposées pour l'expliquer (Foster 1964, Case 1978, Heaney 1978, Lawlor 1982) mais il semble bien que personne ne se soit intéressé aux modalités de son apparition. Certes certains auteurs ont noté l'existence d'une maturité sexuelle plus tardive chez les individus insulaires (Berry 1968, Lidicker 1973, Tamarin 1977, Gliwicz 1980, Melton 1982) : ce qui indiquera une croissance plus longue mais c'est la seule indication indirecte dont nous disposons. Dans le cas des M. erythroleucus de l'île Madeleine il semble que le gigantisme observé soit du à la fois à une croissance plus forte et plus longue comparativement aux individus continentaux. Le nanisme des M. huberti des îles du Saloum provient d'un mécanisme différent : les mensurations inférieures observées à l'origine sont simplement maintenues au cours de la croissance.

4°) Comparaisons entre espèces :

Les rythmes de croissance des femelles des trois espèces sont identiques. La seule différence significative apparaît tardivement (180 jours) et ne concerne que la longueur de la queue entre M. cf natalensis et M. huberti.

Pour les mâles, par contre les différences entre espèces sont plus nombreuses et apparaissent beaucoup plus tôt révélant des rythmes de croissance parfois différents.

Ainsi pour le poids corporel, M. erythroleucus a une croissance plus lente que M. huberti jusqu'au 120^{ème} jour où l'écart entre les 2 espèces est

maximum, puis ces vitesses s'inversent et les différences observées à 180 jours sont moindres. L'écart entre M. cf natalensis et M. erythroleucus s'établit de façon significative dès le 30^{ème} jour et augmente jusqu'au 60^{ème} jour, les rythmes de croissance sont ensuite parallèles.

Pour la longueur T+C, le schéma est le même pour ces deux dernières espèces, par contre l'écart observé entre M. cf natalensis et M. huberti est dû à une croissance plus rapide des premiers nommés entre le 30^{ème} et le 60^{ème} jour.

Les mêmes différences entre espèces s'observent pour la croissance de la queue mais de façon moins marquée et plus tardive.

Les courbes de croissance du pied postérieur de M. erythroleucus et M. huberti sont parallèles dès le 30^{ème} jour : la taille supérieure de M. huberti est ici due à une vitesse de croissance nettement plus forte entre le 10^{ème} et le 30^{ème} jour.

En ce qui concerne ce paramètre (Pp) et la longueur de l'oreille nous avons pu déterminer la taille définitive qui est atteinte vers 60 jours environ pour les 3 espèces. Pour les 3 autres mensurations dont la croissance se poursuit, de façon ralentie certes, jusqu'à la fin de nos mesures il est plus approprié de parler de taille adulte.

En conclusion les rythmes de croissance sont identiques chez les femelles et peu différents chez les mâles, ce qui n'est guère étonnant pour des espèces du même genre et de poids adulte voisin. Ceci a déjà été montré pour les 2 espèces du genre Taterillus étudiées à Bandia (Sénégal) par Hubert et Adam (1975) : sur la figure n° 48 nous avons reporté les courbes moyennes de la croissance pondérale des 4 espèces étudiées par ces auteurs et l'on voit que celles concernant les 2 Taterillus ont la même allure. D'autre part les observations de Hirata et Nass (1974) sur les 3 espèces de Rattus à Hawaï montrent une corrélation nette entre taille adulte et durée de la croissance : la plus petite espèce R. exulans atteint son poids définitif à 15 semaines ; à 11 semaines, R. rattus présente un point d'inflexion mais si sa croissance ralentit alors, elle n'a toujours pas atteint un palier à 20 semaines ; enfin la plus grosse des 3 espèces, R. norvegicus montre une croissance pondérale quasi linéaire jusqu'à 20 semaines.

Si l'on revient à la figure n° 48, deux autres faits importants sont à noter. Tout d'abord, Tatera gambiana, appartenant à la famille des Gerbillidés comme les Taterillus, mais d'un poids adulte double de ces derniers, présente

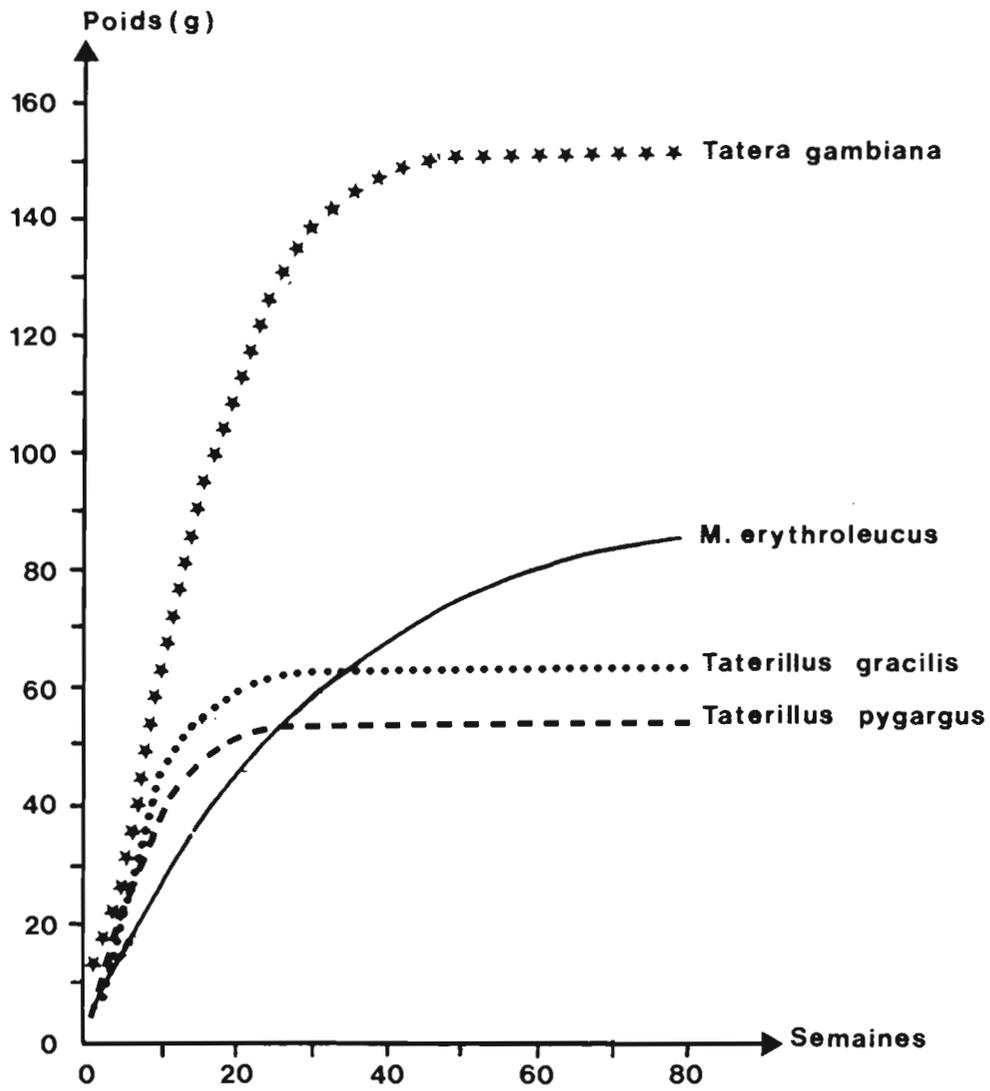


Figure n° 48: Croissance pondérale en élevage de 4 espèces de petits rongeurs du Sénégal. (d'après Hubert & Adam, 1975)

une courbe de croissance du même type : soit une 1^{ère} partie à pente très forte, suivi d'un ralentissement très net mais de courte durée car la taille définitive est atteinte rapidement. La courbe de croissance pondérale observée chez M. erythroleucus par ces auteurs est par contre très différente : la vitesse de croissance initiale est nettement plus faible, mais cette croissance dure beaucoup plus longtemps et n'atteint toujours pas de palier à l'âge de 70 semaines. Comme nous l'avons déjà dit la croissance pondérale se poursuit tout au long de la vie chez M. erythroleucus et il n'existe pas de poids définitif pour cette espèce, tout au moins en captivité. Le type de croissance pondérale présenté par M. erythroleucus ne semble pas être représentatif des Muridés africains. En effet les courbes de croissance publiées par Petter et al (1964) pour Lemniscomys striatus, par Brooks (1982) pour Rhabdomys pumilio et par Delany et Monro (1985) pour Arvicanthis niloticus sont du même type que celle des 3 Gerbillidés étudiés par Hubert et Adam (1975) avec un poids définitif atteint aux environs de 20 semaines dans tous les cas.

ETUDE DES RYTHMES D'ACTIVITE

I - INTRODUCTION :

Au même titre que le partage de l'espace, celui du temps peut être une façon efficace d'éviter la compétition entre espèces vivant dans le même milieu. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de comparer les rythmes d'activités des différentes espèces de Mastomys entre elles ainsi qu'avec 3 autres espèces, de genres différents, mais occupant souvent les mêmes biotopes. Par ailleurs la comparaison de ce paramètre est également intéressant entre populations subissant des contraintes différentes (vie sauvage opposée à vie commensale) ou une diminution de celles-ci (absence de prédation et compétition en milieu insulaire).

Il existe de nombreuses méthodes pour étudier les rythmes d'activité des petits rongeurs et on peut les classer en deux catégories différentes : celles employées sur le terrain et celles employées en laboratoire. Ainsi le radiotracking de plus en plus utilisé sur les rongeurs grâce à la miniaturisation des émetteurs se rattache à la première catégorie, mais il n'a pas encore été employé à ce jour sur des Mastomys. La comparaison entre taux de captures au lever du jour et en fin d'après-midi permet de façon simple de savoir si une espèce est diurne, nocturne ou les deux : c'est ce qu'ont fait Goormans et Christiansen (1960), Delany (1964) et Neal (1970) pour M. natalensis.

Au laboratoire on peut analyser les rythmes d'activité de groupes dans des enclos ou d'individus isolés dans des cages. La plupart des dispositifs expérimentaux sont basés sur l'emploi de cellules photo-électriques couplées à des enregistreurs automatiques (Veenstra 1958, Perrin 1981, Lodewjickx et al 1984 , Requirand et al 1987). Toutefois d'autres dispositifs ont aussi été employés : liaison entre un haut-parleur et le plancher de la cage afin d'enregistrer les bruits de déplacements (Mony et al 1978), cages placées en bascule et appuyant ainsi sur des contacteurs à chaque mouvement de l'animal (Natalini 1978) ou encore capteurs de pression placés en différents endroits de la cage (Cheeseman 1977 et Nevo et al 1981).

Pour notre part, nous avons opéré en laboratoire dans des cages individuelles, en utilisant des cellules photo-électriques reliées à un

enregistreur.

II - MATERIEL ET METHODES :

L'étude a porté sur les trois espèces de Mastomys ainsi que sur trois autres espèces de Muridés. Environ 200 individus ont été testés, mais suite à divers incidents techniques seuls une centaine d'enregistrements ont pu être correctement analysés. Ils se répartissent comme suit :

<u>M. erythroleucus</u> :	55	individus
<u>M. huberti</u> :	29	"
<u>M. cf natalensis</u> :	14	"
<u>Myomys daltoni</u> :	3	"
<u>Dasymys incomptus</u> :	6	"
<u>Arvicanthis niloticus</u> :	11	"

Tous ces animaux sont des adultes d'origine sauvage et ont été testés dans le 1^{er} mois suivant leur capture et même dans les 15 premiers jours chaque fois que cela a été possible. Les tests se sont déroulés dans une pièce aveugle équipée d'un système de "jour artificiel" avec lever et coucher de soleil simulés d'une durée d'une demi-heure : la lumière commence à s'allumer à 7^h du matin pour atteindre sa pleine intensité à 7^h30 après une augmentation progressive et régulière ; de la même façon la baisse d'intensité lumineuse intervient à partir de 19^h, l'obscurité devenant totale à 19^h30 et persistant jusqu'au lendemain matin à 7^h.

Le dispositif expérimental employé est représenté sur la fig. n° 49. Les animaux sont enfermés dans une cage en plexiglass équipée d'une boîte-nid d'un côté, d'une mangeoire et d'un biberon du côté opposé. L'eau et la nourriture (granulés) sont fournis en suffisance. Des cellules photo-électriques sont disposées devant la sortie du nid, devant le biberon et devant la mangeoire. Elles sont reliées à un appareil enregistreur dont le stylet encreur inscrit chaque occultation de cellule sur un rouleau de papier gradué à défilement continu. Chaque cellule est réglée de façon à correspondre à une hauteur différente du stylet-encreur sur le papier. Un exemple d'enregistrement ainsi obtenu est donné dans la figure n° 50.

Chaque individu est placé dans la cage pour une période continue d'acclimation de 48^h, suivie d'un enregistrement de 72^h

Les autres auteurs ayant procédé à des études de rythmes d'activité

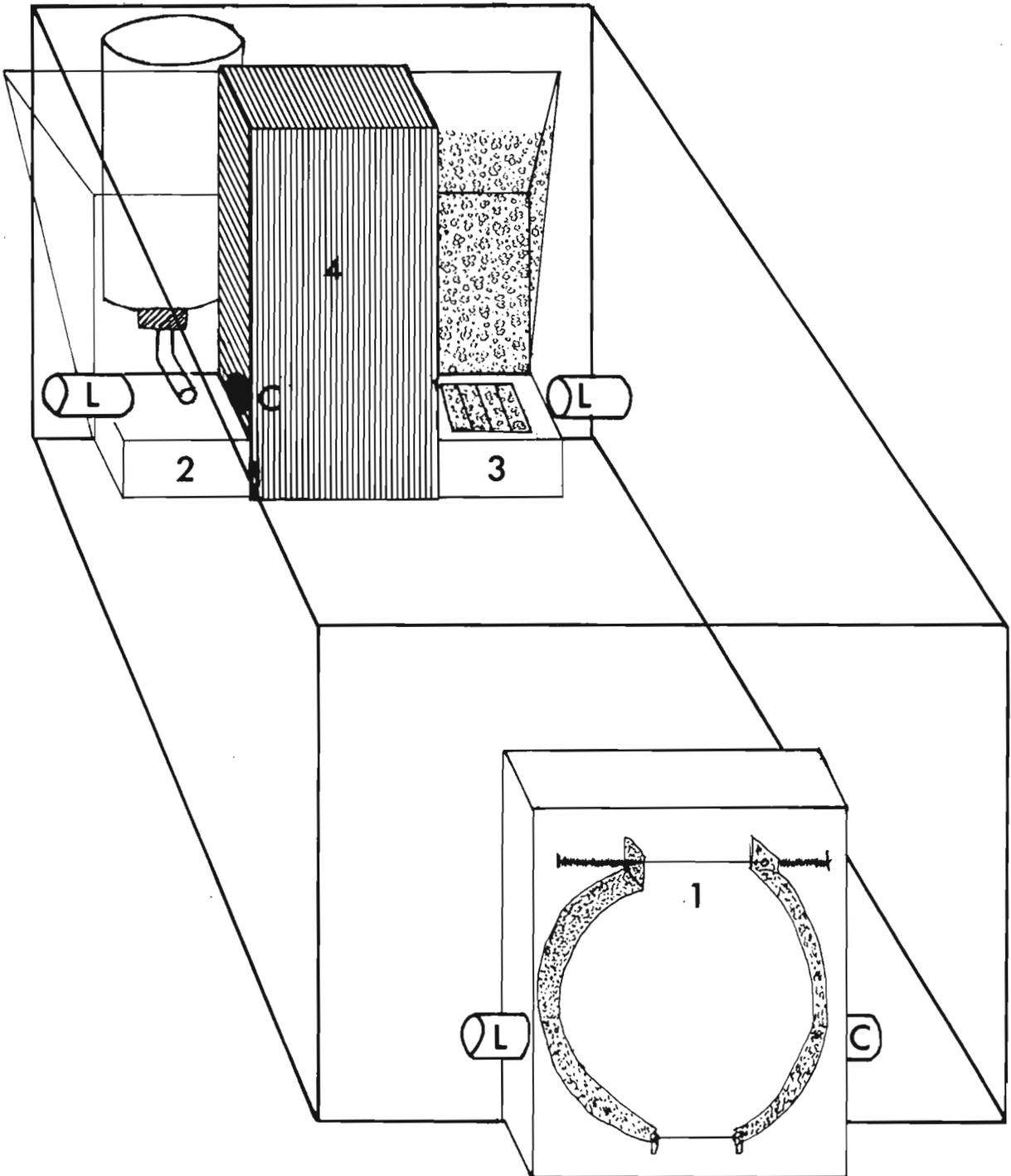


Figure n° 49: Dispositif employé pour la mesure des rythmes d'activité

L= lampe , C= cellule photo-electrique , 1= sortie du nid

2= mangeoire , 3= biberon , 4= boîtier de réglage des cellules

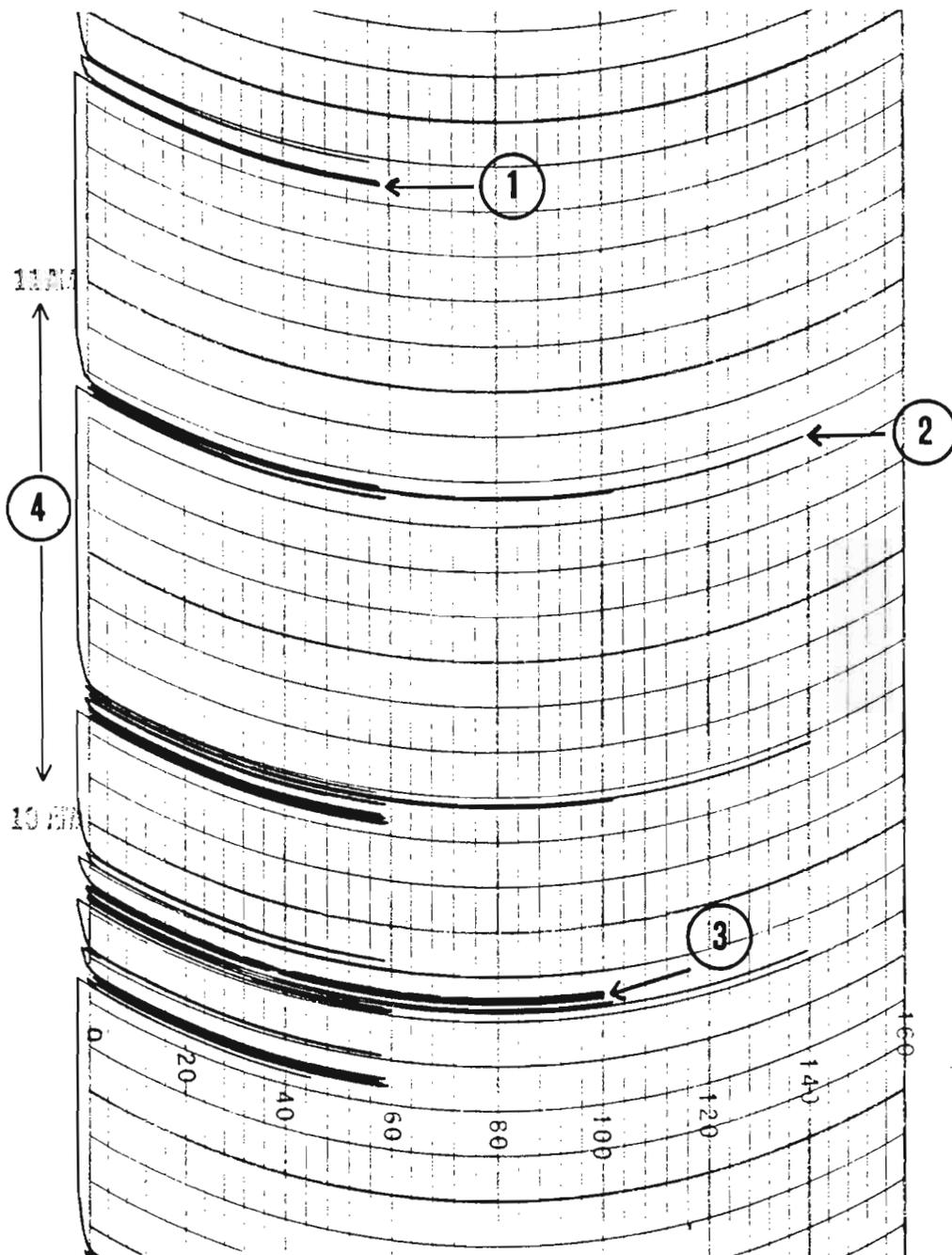


Figure n° 50: Exemple d'enregistrement de rythme d'activité

1= sortie ou entrée du nid 2= boisson

3= nourriture 4= heures d'enregistrement

sur des Mastomys ont opéré selon des protocoles légèrement différents. Ainsi les expériences de Veenstra (1958) ont duré 6 jours chacune et cet auteur ne mentionne pas de période d'acclimatation. Cheeseman (1977) après quelques heures d'habitation, a enregistré chaque animal durant 5 à 7 jours. Perrin (1981) indique comme nous une période d'acclimatation de 48^h, mais effectuée des enregistrements plus longs : 7 jours.

III - RESULTATS :

Nous n'avons pas détaillé les résultats selon les 3 postes initialement prévus : sortie du nid, mangeoire, biberon. En effet nous avons observé que les enregistrements de ces deux dernières cellules ne correspondent pas toujours à des actes d'alimentation ou de boisson : ces endroits étant les seuls angles saillants de la cage (cf fig. n° 49) beaucoup d'individus s'installent là pour ronger les parois. Nous avons donc comptabilisé ensemble les enregistrements des 3 cellules, heure par heure, pour chaque individu, ainsi que le total journalier. L'activité moyenne pour chaque tranche horaire a été obtenue par additions des 3 journées d'observation, puis transformée en pourcentage de l'activité totale. Ce dernier paramètre pouvant varier du simple au quadruple nous avons en effet préféré utiliser des pourcentages afin de donner la même importance à chaque individu dans le calcul des moyennes par espèce.

Nous avons initialement prévu de comparer plusieurs populations par espèce. Malheureusement près de la moitié des enregistrements s'étant révélés inexploitable cela n'a pas été possible. La centaine d'individus restants a donc été regroupée par espèce. Toutefois en ce qui concerne M. erythroleucus nous avons disjoint du groupe principal, deux cas particuliers : d'une part les individus commensaux de la localité de Richard-Toll, d'autre part les individus provenant de l'île Madeleine.

La figure n° 51 présente les résultats obtenus pour les 3 groupes ainsi définis de M. erythroleucus, les deux autres espèces de Mastomys se trouvent sur la figure n° 52, enfin les trois autres espèces de Muridés sympatriques des Mastomys ont été regroupées sur la figure n° 53.

Pour les 3 espèces de Mastomys, à l'exception des M. erythroleucus commensaux l'allure des courbes est sensiblement la même. Après un palier diurne, l'activité augmente avant la tombée de la nuit, atteint un maximum

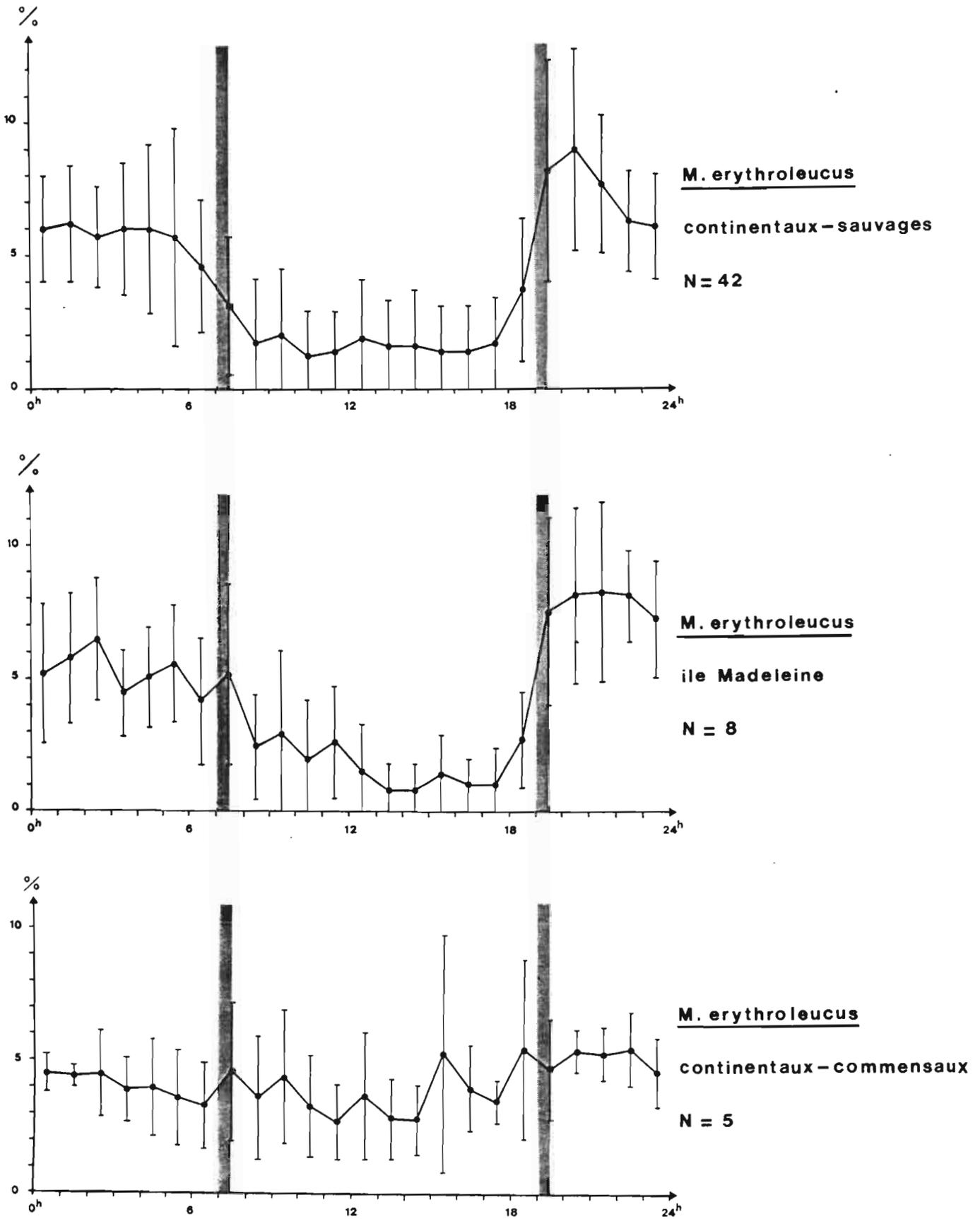


Figure n° 51: Rythmes d'activité journaliers de 3 groupes de M. erythroleucus
 ■■■■ = aube et crépuscule

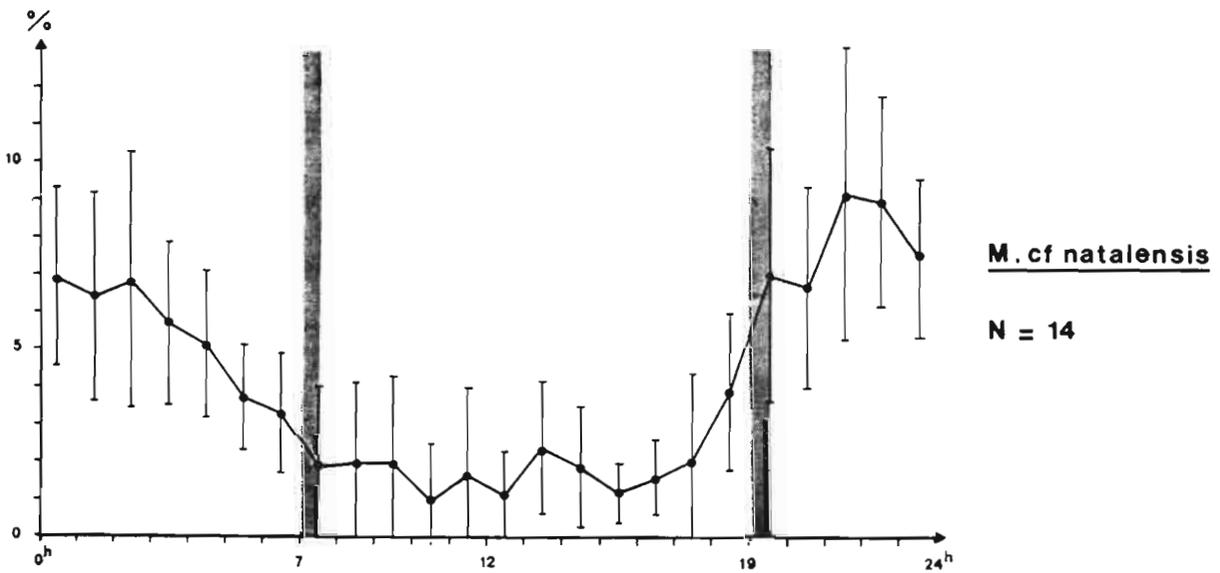
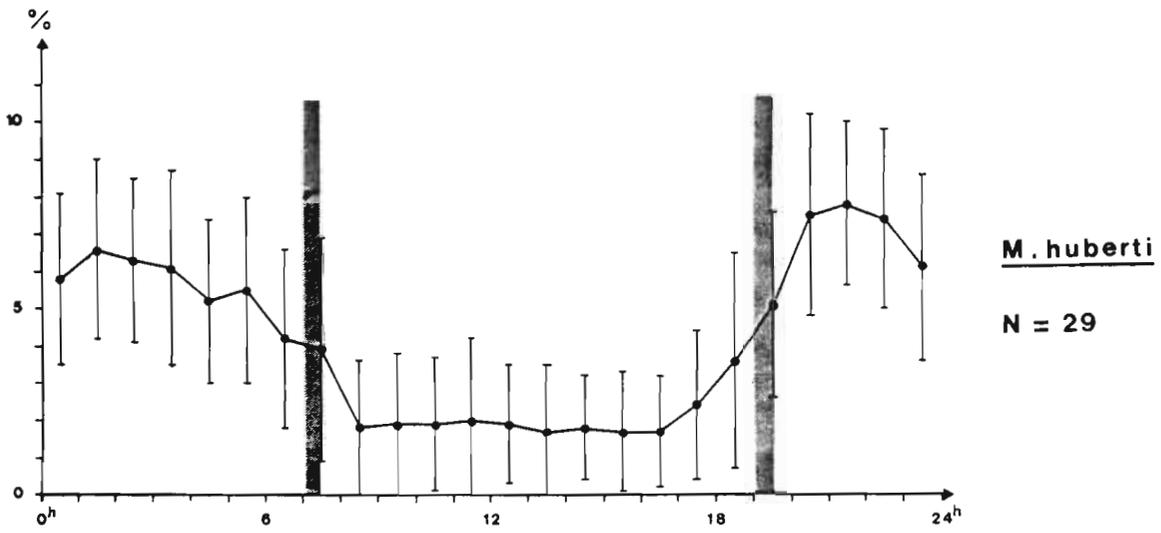


Figure n° 52: Rythmes d'activité journaliers de M. huberti et M. cf natalensis

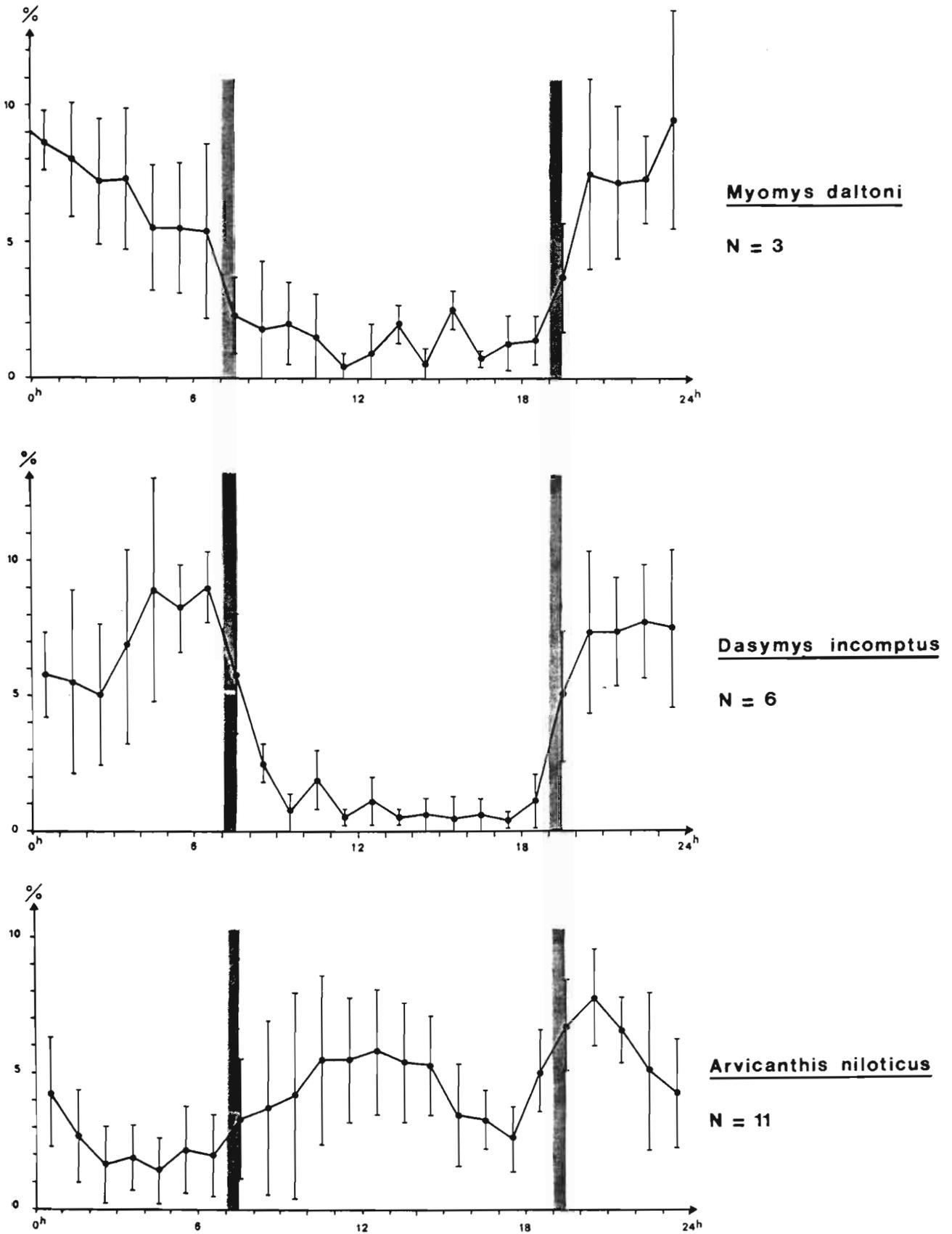


Figure n° 53: Rythmes d'activité journaliers de M. daltoni,
D. incomptus et A. niloticus

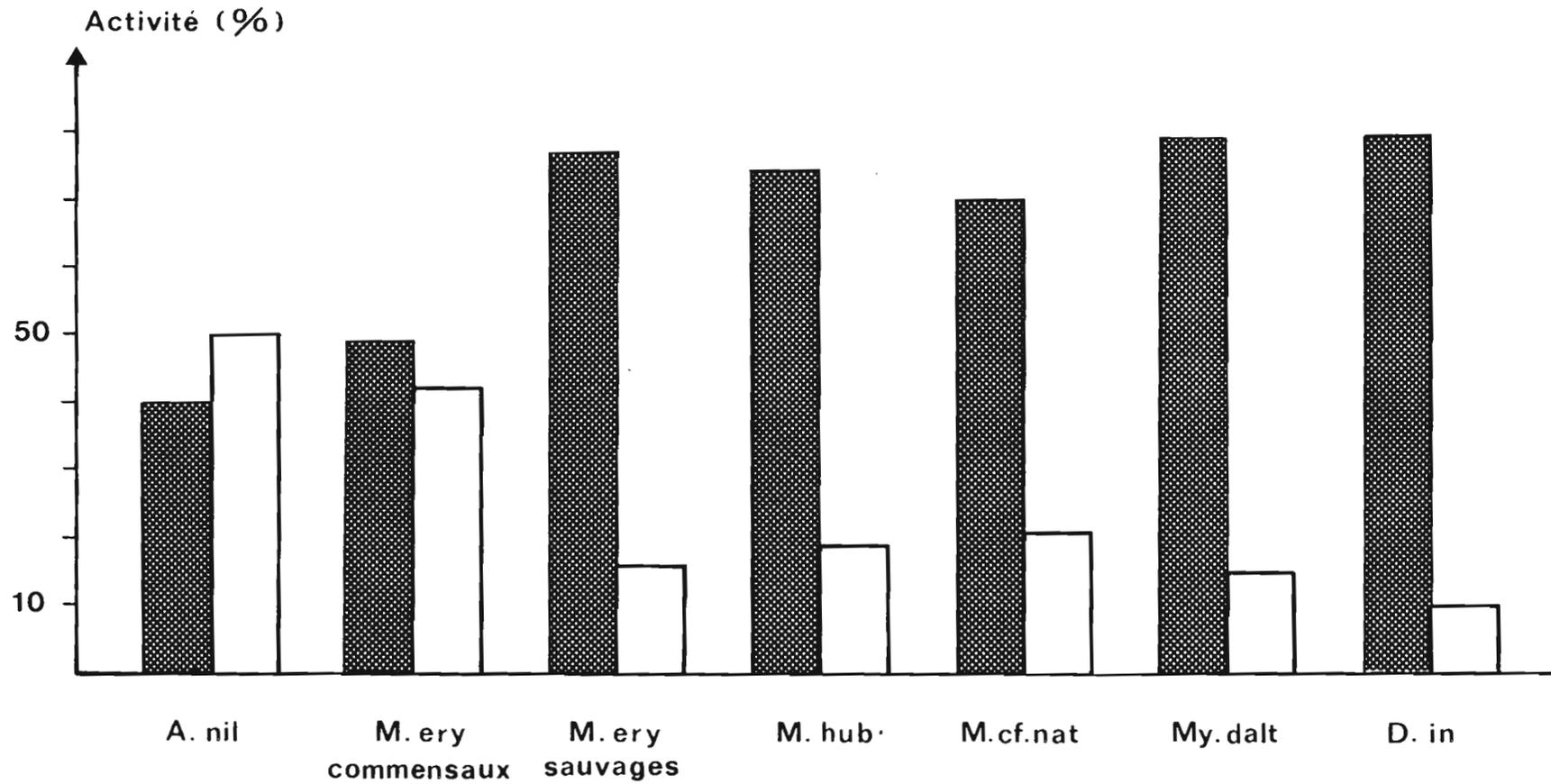


Figure n° 54: Activité diurne(□) et nocturne(▨) chez les 6 espèces étudiées

entre 20^h et 22^h, puis diminue lentement pendant le reste de la nuit jusqu'à un minimum vers 8^h du matin, après le lever du soleil. Il existe au sein de chaque espèce, une grande variabilité individuelle comme le montre bien l'importance des écarts-types. Les M. erythroleucus commensaux se différencient totalement de tous leurs congénères : leur taux d'activité est sensiblement le même à n'importe quelle heure du jour ou de la nuit. A l'inverse les individus insulaires ne se distinguent pas de leurs homologues continentaux, du point de vue des rythmes d'activité.

Myomys daltoni, malgré un échantillon très faible, semble lui aussi nettement nocturne avec un profil d'activité voisin de celui des Mastomys sauvages : un pic d'activité en début de nuit, suivi d'une diminution régulière jusqu'à l'aube.

Dasymys incomptus, est également nocturne mais présente un rythme quelque peu différent : on note 2 pics d'activité en début et fin de nuit, et une activité diurne quasiment nulle.

Arvicanthis niloticus présente un profil tout à fait particulier avec une forte activité diurne et un pic en tout début de nuit.

La figure n° 54 résume l'ensemble de ces résultats : nous avons totalisé pour chaque espèce les activités horaires moyennes durant les heures de nuit d'une part et durant celles de jour d'autre part. Ceci met en évidence une activité autant diurne que nocturne chez A. niloticus et chez les M. erythroleucus commensaux, alors que les autres espèces sont essentiellement nocturnes.

En plus des rythmes d'activité proprement dit, nous avons noté aussi l'activité totale journalière pour chacune de ces espèces : c'est le tableau n° LVL. Ici aussi les écarts-types sont élevés et aucune des différences observées n'est significative. Enfin pour les 3 espèces de Mastomys nous avons comparé dans le tableau n° II ce même paramètre pour les 2 sexes.

IV - DISCUSSION

Les courbes obtenues ont la même allure pour les 3 espèces de Mastomys et la variabilité individuelle est très forte : il ne semble donc pas y avoir, dans les conditions de cette expérience de différences entre espèces. Le profil d'activité que nous avons défini pour les Mastomys, à l'exception des M. erythroleucus commensaux, comprend donc un pic en début de nuit,

		N	\bar{X}	σ
<u>M. erythroleucus</u> :	Continent-sauvages	42	629	210
	Continent-commensaux	5	585	84
	Ile Madeleine	8	459	208
<u>M. huberti</u>	Continent-sauvages	29	596	194
<u>M. cf natalensis</u>	Continent-commensaux	14	702	274
<u>Arvicanthis niloticus</u>		11	743	436
<u>Dasymys incomptus</u>		6	520	173
<u>Myomys daltoni</u>		3	600	187

Tableau n° LV : Activité journalière . N = nb d'individus analysés, \bar{X} = Nb moyen de passages devant une cellule photoélectrique durant 24^h, σ = écart-type.

	N	\bar{X}	σ	
M. ERYTHROLEUCUS	17	618	252	≠ NS
	25	636	186	
M. HUBERTI	12	561	133	≠ NS
	16	613	235	
M. cf NATALENSIS	6	695	214	≠ NS
	8	708	342	

Tableau n° LVI : Comparaison de l'Activité journalière totale entre ♂ et ♀ d'une même espèce (Pour M. erythroleucus, individus continentaux uniquement).

suivi d'une décroissance régulière pour atteindre enfin un palier diurne. Ceci s'éloigne quelque peu du schéma habituellement connu chez les petits rongeurs et auquel par contre se conforme très bien Dasymys incomptus : c'est-à-dire un 1^{er} pic en début de nuit et un 2^{ème} moins important avant l'aube.

Il est important de noter aussi que l'extinction ou l'allumage des lumières ne provoque ni un démarrage, ni un arrêt de l'activité : dans nos expériences, les Mastomys augmentent leur activité avant le "crépuscule" et atteignent leur minimum après l'"aube".

Cette activité basale diurne, parfois importante, pourrait correspondre à des activités limitées à l'intérieur du terrier dans les conditions naturelles. En effet, Delany (1964), comme Neal (1970) n'ont jamais noté de captures diurnes, Goormans et Christiansen (1960) n'en signalent qu'une seule, et pour notre part nous n'en avons observé que sur l'île Madeleine en période de très fortes densités. Cette activité essentiellement nocturne est confirmée par les auteurs ayant procédé à des enregistrements en captivité. Il faut tout d'abord citer les travaux de Veenstra (1958) portant sur deux individus seulement de l'espèce M. natalensis : l'un d'origine sauvage, l'autre issu d'une souche de laboratoire. L'activité nocturne du 1^{er} représente 87% de l'activité totale sur 24^h et se divise en 2 pics. L'individu de souche est un peu moins nocturne (72%) et ne présente qu'un seul pic d'activité en début de nuit, son activité totale sur 24^h est six fois supérieure à celle de l'individu sauvage. Pour Cheeseman (1977), M. natalensis est une espèce nocturne : le maximum d'activité est atteint 1^h après la tombée de la nuit, une baisse sensible commence vers 4^h du matin et le niveau le plus bas s'observe à partir de 7^h du matin, peu après l'aube. Enfin Perrin (1981), observant des M. natalensis dans des conditions analogues aux nôtres, montre lui aussi qu'ils sont nocturnes mais à 97% au lieu de 70% dans notre cas. Comme nous il note que leur activité commence avant la tombée de la nuit, mais par contre selon lui elle cesse dès l'aube. Les différences observées entre nos résultats et ceux de Perrin (1981) peuvent provenir de dispositifs expérimentaux légèrement différents et (ou) de la très grande variabilité individuelle que nous avons montré : Perrin n'ayant testé que 3 individus.

Le cas des cinq individus commensaux de l'espèce M. erythroleucus est difficile à expliquer. Ces animaux ne présentent pas de cycle, leur activité est sensiblement la même à n'importe quelle heure du jour et de la nuit. Ceci pourrait être considéré comme une adaptation au commensalisme mais les M.

cf natalensis que nous avons testé et qui sont eux aussi commensaux présentent un rythme d'activité tout à fait comparable aux individus sauvages des 2 autres espèces : M. erythroleucus et M. huberti. Les individus insulaires appartenant à l'espèce M. erythroleucus ne se distinguent pas non plus de leurs homologues continentaux. Or c'est sur cette île que nous avons noté exceptionnellement (3 fois) des captures diurnes mais en période de très fortes densités. De même quand dans les villages on nous a signalé des rongeurs actifs durant la journée dans les cases, cela correspondait ensuite à des rendements de piégeage de l'ordre de 100%. Il semble donc que l'existence d'individus à tendance diurne soit liée à des densités de population élevées plutôt qu'à un mode de vie particulier.

Enfin en ce qui concerne les espèces sympatriques de celles du genre Mastomys, nous avons déjà vu que Dasymys incomptus est très nettement nocturne, tout comme M. huberti avec qui il occupe les milieux humides naturels mais il s'en distingue cependant par un rythme nocturne nettement bimodal et une activité diurne quasiment nulle. Nous ne disposons d'aucune donnée comparative pour cette espèce comme pour Myomys daltoni. Ce dernier est souvent rencontré en compagnie de M. erythroleucus dans la nature et dans les villages et ils présentent des rythmes d'activité tout à fait comparables. Arvicanthis niloticus peut se trouver en sympatrie avec chacune des 3 espèces de Mastomys, en extérieur comme en intérieur, mais il s'en distingue par une très forte activité diurne. Ceci correspond bien aux observations dans la nature de Poulet (1982) qui considère que cette espèce est aussi active le jour que la nuit.

En fin de compte ces observations sur A. niloticus pourraient peut-être expliquer le cas des M. erythroleucus de Richard-Toll. Dans les localités le long du fleuve Sénégal, l'espèce la plus abondante est A. niloticus (cf chapitre suivant) : on peut donc se demander s'ils n'imposeraient pas leur rythme d'activité aux autres rongeurs commensaux dont M. erythroleucus. De par leur nombre et leur activité continue ils peuvent être la cause d'un dérangement important, obligeant les autres espèces à calquer leur activité sur la leur ou à quitter les lieux. Une telle synchronisation interindividuelle a été mise en évidence expérimentalement chez Peromyscus maniculatus (Crowley et Bovet, 1980). Cette hypothèse pourra être testée de façon simple en analysant les rythmes d'activité de M. erythroleucus provenant de villages ou ils ne sont pas en compétition avec A. niloticus.

ESSAI DE SYNTHÈSE SYSTEMATIQUE

Nous avons résumé dans le tableau n° LVII les principales caractéristiques des 3 espèces telles que nous avons pu les établir lors de cette étude. A partir de là nous allons tout d'abord voir quel est l'apport des différentes techniques que nous avons employé à la résolution du problème systématique.

De la même façon nous verrons comment les analyses biométriques et électrophorétiques nous renseignent sur la variabilité individuelle au sein de chaque espèce et donc sur les structures populationnelles. Puis nous tenterons de définir la situation actuelle du genre Mastomys au Sénégal d'abord, sur l'ensemble de son aire de répartition ensuite. Enfin nous essaierons de voir quels sont les niveaux de spéciation dans ce genre et également quels ont été les processus de spéciation pouvant expliquer la situation actuelle.

I - Apport des différentes techniques

Si nous avons placé en tête de ce travail le chapitre caryologie c'est évidemment parce que c'est cette discipline qui amène les résultats les plus probants en systématique. Certes les résultats ainsi obtenus ne se suffisent pas à eux-mêmes, mais doivent être couplés à l'analyse de la répartition régionale et locale des caryotypes ainsi qu'aux expériences d'hybridation en captivité. Nous avons exposé cela en détail au chapitre II aussi le résumerons nous ici brièvement. Nous avons découvert au Sénégal 3 caryotypes différents, sans intermédiaire entre eux (sauf 1 cas exceptionnel), bien que l'on puisse les trouver en sympatrie, voire même en syntopie. Il est manifeste qu'il existe un isolement reproductif entre eux : il s'agit de 3 bonnes espèces fortement différenciées sur le plan cytogénétique puisque au moins 10 remaniements chromosomiques les distinguent deux à deux.

Les expériences de croisements en captivité ont abouti à la

	<u>M. erythroleucus.</u>	<u>M. huberti.</u>	<u>M. cf natalensis.</u>
CARYOTYPE 2N	38	32	32
NFa	52-54	44	52-54
ELECTROPHORESE locus diagnostique	0	0	0
Polymorphisme(20loci)	40 %	50 %	20 %
PÉLAGE	brun/crème	gris à noir	gris à noir
BIO METRIE Poids (g)	63 (50)	59 (51)	58 (51)
mâle (femelle) T+C (mm)	142 (134)	139 (132)	139 (131)
Q (mm)	122 (id)	144 (id)	120 (id)
Pp (mm)	24,3 (23,9)	25,1 (24,6)	25,1 (24,5)
Crâne (mm)	30,5 (id)	30,7 (29,9)	30,1 (29,4)
Mandibule (mm)	18,35 (id)	18,25 (id)	17,6 (id)
REPRODUCTION % de couples repro.	82 %	78 %	62 %
Nb de jeunes/portée	7,5	6,6	6,5
% survie au sevrage	66 %	60 %	41 %
Intervalle entre portée	54 jours	62 jours	50 jours
RYTHMES D'ACTIVITE	Nocturne	Nocturne	Nocturne

Tableau LVII : Principales caractéristiques des 3 espèces de Mastomys.

production d'hybrides mais avec les restrictions suivantes : dans deux cas le taux de réussite de ces croisements est très inférieur aux croisements intraspécifiques, le nombre de jeunes par portée et le nombre de portées par femelle sont eux aussi inférieurs, enfin ces hybrides ont un moindre taux de survie au sevrage. Le dernier type de croisement (entre les deux espèces à $2N = 32$) s'obtient presque aussi aisément que les reproductions entre parents de même espèce mais certains hybrides présentent des malformations osseuses.

L'apport des autres disciplines n'est certes pas négligeable mais il n'est pas non plus aussi décisif que celles évoquées ci-dessus.

Ainsi l'analyse factorielle des données électrophorétiques réussit à séparer les M. cf natalensis des deux autres espèces bien qu'il n'existe aucun locus diagnostique. Cette distinction de M. cf natalensis est apparemment surtout due à une variabilité génétique très inférieure par rapport aux deux autres espèces. Il s'agit peut-être d'une situation particulière au Sénégal due à un effet de limite d'aire de répartition (cf chapitre III).

La morphologie corporelle distingue M. erythroleucus des deux autres espèces par une longueur tête + corps supérieure et un pied postérieur au contraire plus court. Ceci est valable uniquement pour les mâles, les femelles n'étant pas significativement différentes. De plus le dimorphisme sexuel est toujours supérieur aux différences entre espèces. Enfin il faut noter que si les moyennes sont souvent différentes, la gamme des données présente toujours un important chevauchement.

Au niveau de la morphologie crânienne, M. erythroleucus se distingue aussi des deux autres espèces par une rangée dentaire supérieure plus longue tandis qu'une mandibule plus courte caractérise M. cf natalensis. Les analyses factorielles discriminantes sur les mensurations crâniennes et mandibulaires permettent de distinguer entre elles deux des trois espèces en présence, mais la troisième recouvre toujours partiellement les deux autres : ainsi peut-on différencier M. huberti de M. cf natalensis par les mensurations mandibulaires et M. erythroleucus de M. huberti par celles du crâne.

En ce qui concerne les capacités de reproduction, les trois espèces sont assez proches, on peut cependant établir un gradient depuis M. erythroleucus le plus fécond jusqu'à M. cf natalensis qui l'est le moins.

Enfin il n'y a aucune différence notable entre les 3 espèces pour les rythmes de croissance comme pour les rythmes d'activité.

Il apparait donc finalement que, hormis pour les critères chromosomiques, ces 3 espèces sont peu différenciées. En ce qui concerne la morphologie il faut considérer que M. huberti et M. cf natalensis sont deux espèces jumelles : non seulement par leurs mensurations mais aussi par la couleur de leur pelage. Au niveau de la caryologie ce sont aussi ces 2 espèces qui seraient les plus proches sans que l'on puisse parler là d'espèces jumelles puisqu'au moins 10 remaniements les séparent. De même c'est entre ces deux espèces que l'on obtient le plus facilement des hybrides en captivité et le seul hybride naturel connu provient aussi d'un tel croisement. Par contre les résultats de l'électrophorèse apportent une image inversée : M. huberti et M. erythroleucus sont indiscernables tandis que M. cf natalensis est bien isolée.

Il semble que M. cf natalensis et M. huberti soient globalement plus proches entre eux qu'ils ne le sont de M. erythroleucus. La concordance n'est cependant pas complète entre les résultats apportés par les différentes techniques, l'électrophorèse donne même des indications complètement opposées mais pour les raisons indiquées plus haut, les résultats de l'AFC sur les données électrophorétiques sont à considérer avec prudence.

Depuis quelques années, des études associant caryologie, électrophorèse et biométrie, ou seulement deux de ces techniques, ont été réalisées pour tenter de résoudre des problèmes de systématique ou établir des phylogénies chez les petits rongeurs. Il apparait que c'est seulement dans une minorité de cas que l'on trouve une bonne concordance entre divergence chromosomique et génique (Cothran et Smith 1983, Robbins et al 1985). Ceci n'est pas étonnant pour les genres Peromyscus (Robbins et al 1985) et Mastomys (présente étude) dans lesquels les remaniements chromosomiques observés sont principalement des inversions et des ajouts d'hétérochromatine et n'apportent donc pas de modifications majeures du génôme. Certains auteurs trouvent des résultats comparables pour la biométrie et l'électrophorèse (Patton et al 1975, Smith 1981), d'autres des résultats opposés (Schnell et al 1978, Wayne et O'Brien 1986).

En ce qui concerne les comparaisons entre biométrie et caryologie deux niveaux sont à considérer : les simples longueurs corporelles d'une part et les mensurations crâniennes ou squelettiques d'autre part. Chez les rongeurs la très grande majorité des espèces sont chromosomiquement bien différenciées (Patton et Sherwood 1983), mais il existe par contre

beaucoup d'espèces jumelles, c'est-à-dire morphologiquement semblables. A un niveau plus fin, grâce à l'emploi de plus en plus généralisé des analyses factorielles sur les mensurations osseuses, on parvient souvent à distinguer des espèces et à établir des phylogénies. Il semble bien, pour les genres de rongeurs les plus étudiés, qu'il y ait plus souvent concordance entre les données biométriques et caryologiques, qu'entre celles-ci et les résultats électrophorétiques : cf Hafner et al (1979) pour le genre Microdipodops, Hafner et al (1983) pour Thomomys, Stangl et Baker (1984) pour Peromyscus et Best et al (1986) pour Dipodomys. Ce serait aussi le cas des Mastomys d'après ce que nous venons de voir.

II - Statut spécifique actuel

Si l'on s'en tient aux données taxonomiques sûres, c'est à dire basées sur la caryologie, la situation du genre Mastomys s'établit à l'heure actuelle comme suit :

Au Sénégal coexistent 3 espèces. Deux sont morphologiquement semblables mais occupent des biotopes très différents : elles ont le même nombre diploïde ($2N = 32$) mais se distinguent par leur NFa qui est de 44 pour M. huberti inféodé aux milieux humides et de 52 à 54 pour M. cf natalensis strictement commensal. La 3^{ème} espèce M. erythroleucus est un généraliste occupant tous les milieux, elle se distingue des 2 autres par un nombre diploïde de 38, une longueur corporelle (T+C) légèrement supérieure, un pied postérieur plus court, et surtout un pelage dorsal fauve devenant crème sur le ventre, alors que les 2 espèces précédentes ont un pelage marron foncé à noir s'éclaircissant à peine sur le ventre.

Au Maroc Tranier (1974a) a montré l'existence de Mastomys à $2N = 38$ et NFa = 50 que l'on peut appeler M. cf erythroleucus : le cf restrictif étant de mise tant qu'une comparaison directe des bandes G n'a pas été effectuée avec ceux du Sénégal et (ou) des tentatives d'hybridation réalisées. Cependant les individus analysés proviennent d'une même localité, il faudrait disposer d'un échantillonnage plus étendu avant de conclure à l'existence d'une seule espèce de Mastomys au Maroc.

Au Zimbabwe, en Namibie et en Afrique du Sud vivent en sympatrie

deux espèces morphologiquement et écologiquement indiscernables pour le moment. Elles sont caractérisées par les formules chromosomiques suivantes : $2N = 36$, $NFa = 56$ pour M. coucha et $2N = 32$, $NFa = 52-54$ pour M. natalensis (Green et al 1980).

En Sierra Leone, Robbins et al (1983) mentionnent l'existence de 2 nombres diploïdes (32 et 38) mais n'indiquent pas de NFa , il peut donc exister comme au Sénégal deux espèces à $2N = 32$ et ce serait même logique si l'on se réfère à l'aire de répartition indiquée par Petter (1977) pour M. huberti : "... dans toute la savanne guinéenne jusqu'à la limite de la grande forêt".

En Centrafrique existeraient les trois nombres diploïdes connus chez Mastomys : 32, 36 et 38 (Matthey 1970) mais un seul individu à $2N = 36$ est connu à ce jour, sa formule chromosomique n'est pas exactement identique à ceux d'Afrique australe et son aspect extérieur l'a d'emblée distingué des autres Mastomys lors de la capture (Petter, in Matthey 1970) : s'agit-il d'un individu anormal issu du groupe à 38 chromosomes ou d'un véritable représentant du groupe à 36 chromosomes, ce qui augmenterait nettement la limite nord de l'aire de répartition de ce groupe, actuellement située au Zimbabwe. De plus dans ce pays aussi, sous le $2N = 32$ peuvent se cacher deux espèces jumelles.

Pour un certain nombre d'autres pays, on connaît quelques nombres diploïdes parfois accompagnés d'un nombre fondamental (synthèse in Hubert et al 1983). Mais ces résultats sont trop fragmentaires pour établir la situation spécifique du genre Mastomys dans ces pays.

Nous sommes surs à l'heure actuelle de l'existence d'au moins quatre espèces différentes dans le genre Mastomys :

- M. erythroleucus
- M. huberti
- M. coucha
- M. natalensis

Les trois premières ont une répartition limitée, la dernière par contre est connue dans toute l'aire de répartition du genre. S'agit-il réellement d'une seule espèce ? Des différences apparaissent dans les marquages chromosomiques entre l'Afrique de l'Est (Capanna et al 1982) l'Afrique australe (Lyons et al 1980) et l'Afrique de l'Ouest (présente étude). Des investigations plus poussées devraient permettre de connaître l'ampleur de

ces différences. Il sera aussi nécessaire de disposer de plus de points d'échantillonnage avant de pouvoir conclure : une seule espèce divisée en sous-espèces ou bien une super-espèce composée de semi-espèces ou d'allo-espèces. Ce dernier cas est le plus probable s'il s'agit d'une super-espèce puisque à ce jour aucune zone d'hybridation n'a été mise en évidence chez les petits mammifères africains malgré l'existence d'un très grand nombre d'espèces jumelles (Grubb 1978).

Enfin il reste à éclaircir le problème des Mastomys nains d'Afrique de l'Est (Kingdon 1974), appelés M. pernanus. Il n'est pas possible de dire s'il s'agit ou non d'une espèce particulière tant que des données caryologiques n'auront pas été obtenues.

III Variabilité intraspécifique et structure populationnelle :

1) M. erythroleucus

Tant pour les données électrophorétiques que pour les mensurations crâniennes, les divers échantillons continentaux ne se distinguent pas vraiment. Ceci est bien illustré par le recouvrement des nuages de points obtenus sur les différents plans des analyses factorielles (AFC et AFD). Seule la population insulaire (Ile Madeleine) se différencie nettement sur le plan morphologique. Pour les données électrophorétiques elle présente une beaucoup plus grande homogénéité que les divers échantillons continentaux, sans pour autant s'en distinguer.

De même le fort polymorphisme chromosomique noté chez cette espèce n'a pas de structuration géographique : on trouve les différentes formules dans une même localité.

Les faibles différences observées entre les échantillons continentaux sont logiques pour cette espèce généraliste dont la répartition est quasiment continue sur l'ensemble du pays (cf chapitre suivant). A partir de zones refuges permanentes, les villages et les zones humides, il occupe de façon plus ou moins durable et avec des densités très fluctuantes les régions plus sèches. La définition de la métapopulation donnée par Blondel (1986) s'applique donc parfaitement à la situation de M. erythroleucus au Sénégal : "ensemble de sous-populations interconnectées d'un même voisinage dont

certaines sont en déclin, voire s'éteignent localement et temporairement tandis que d'autres sont démographiquement excédentaires et réalimentent les premières".

2) M. huberti

Contrairement à l'espèce précédente, les analyses électrophorétiques permettent de caractériser les différents échantillons régionaux. Toutefois il existe au sein de chaque groupe des tensions, peut-être dues à des introgressions avec les deux autres espèces, qui nous amènent à douter de l'existence d'une panmixie dans chacun d'eux.

Les analyses biométriques différencient mieux que pour M. erythroleucus les différents échantillons. La divergence est du même ordre entre populations continentales, qu'entre populations insulaires. L'importance des distances entre populations continentales n'est pas corrélée à la distance géographique les séparant. D'un point de vue morphologique chaque groupe semble donc bien individualisé et relativement isolé. Il n'est donc pas abusif de parler pour cette espèce de populations. Cette structure bien définie n'est pas étonnante pour une espèce à la distribution en mosaïque car inféodée à des milieux particuliers (cf chapitre suivant).

3) M. cf natalensis

L'échantillon que nous avons analysé par électrophorèse est trop faible (N = 24) pour pouvoir être détaillé plus finement, mais on peut noter qu'il présente une grande homogénéité.

Les différences observées d'après les analyses biométriques sont un peu plus faibles que chez M. huberti mais ici elles semblent corrélées avec la distance entre les lieux de capture. M. cf natalensis est strictement commensal, mais il semble qu'il n'y ait pas isolement total et que des échanges aient lieu entre localités comme le suggère la corrélation entre divergence morphologique et distance géographique. Nous ne sommes pas dans un cas d'insularité continentale au sens strict.

La distribution de M. cf natalensis est donc aussi morcelée que celle

de M. huberti mais les relations entre les différentes localités semblent plus fréquentes dans la 1^{ère} espèce que dans la 2^{ème}. Ceci peut s'expliquer par l'apport régulier de nouveaux rongeurs d'un village à l'autre par les activités humaines pour l'espèce commensale tandis que la 2^{ème} est limitée à ces propres moyens pour passer d'une zone humide à une autre (cf chapitre suivant). De plus la destruction cyclique des rongeurs dans un village peut favoriser l'implantation d'individus étrangers et assurer ainsi une certaine homogénéisation. La situation de M. cf natalensis serait donc intermédiaire entre les populations bien isolées de M. huberti et la métapopulation de M. erythroleucus.

IV - Processus et stade de spéciation

Matthey (1966) considère que le stade de spéciation des Mastomys est intermédiaire entre celui des Nannomys et celui des Acomys. En effet chez les Nannomys certains groupes chromosomiques sont encore interféconds, c'est le cas du complexe minutoïdes-musculoïdes par exemple, alors qu'il n'y a pas d'hybrides chez les Mastomys. Du point de vue morphologique plusieurs espèces sont bien discernables chez les Acomys, ce qui n'est pas le cas pour Mastomys. Il nous faut nuancer cette dernière affirmation puisque nous avons montré qu'il était possible de distinguer M. erythroleucus des deux autres espèces, du moins au Sénégal.

Le cas des Mastomys paraît très proche de celui des Taterillus où il existe des espèces chromosomiquement bien différenciées (nombres diploïdes différents), mais très semblables morphologiquement (Petter 1974, Tranier 1974b).

Le genre Mastomys paraît donc composé de véritables espèces, parfois jumelles et sympatriques mais on ne connaît pas à l'heure actuelle de zones d'hybridation entre elles. La situation semble infiniment moins complexe que dans les genres Peromyscus (Stangl et Baker 1984), Thomomys (Patton 1985), Mus (Thaler et al 1981) par exemple, ou tous les degrés de spéciation peuvent exister. Mais peut-être la simplicité du cas Mastomys n'est-elle due qu'au faible nombre d'études réalisées.

En ce qui concerne les processus de spéciation on peut

aussi raisonner par analogie avec les Taterillus. Toujours selon Petter (1974) et Tranier (1974b), les espèces actuelles résulteraient de la fragmentation d'un peuplement initial continu, lors de la dernière période pluviale du quaternaire. Cette hypothèse repose sur le fait que les espèces actuelles sont séparées par des fleuves qui ont pu lors de périodes plus humides constituer des barrières infranchissables : on trouve ainsi un certain nombre d'allo-espèces se succédant d'Est en Ouest au sud du Sahara. L'existence de quelques couples d'espèces jumelles sympatriques, telle T. pygargus et T. gracilis au Sénégal (Hubert et al 1973), dans des zones sans barrière naturelle passée ou présente, permet d'envisager aussi l'existence de spéciation stasipatrique (White 1968).

Comme pour les Taterillus et aussi pour une majorité de mammifères africains (Grubb 1978), les fluctuations climatiques du quaternaire peuvent être invoquées pour expliquer les processus de spéciation et la répartition actuelle des Mastomys. Si chez les Taterillus cette spéciation s'est faite dans le sens Est-Ouest, ce serait plutôt dans le sens Nord-Sud pour les Mastomys au vu de la répartition actuelle des espèces. Dans le sens Est-Ouest les fleuves n'ont pas pu constituer de véritables barrières pour un genre fortement commensal. On peut supposer que les Mastomys sont originaires d'Afrique Centrale où se situerait le centre de différenciation primaire des Muridés africains (Misonne 1969). A partir de ce foyer l'extension du genre a varié selon les conditions climatiques, les Mastomys étant limités d'une part par une trop grande aridité, d'autre part par les milieux forestiers humides. Au nord ils ont atteint au maximum le Maroc (Cabrera 1932, in Saint-Girons et Petter 1965) et Israël (Tchernov 1968) tandis qu'au sud, ils occupent encore aujourd'hui toute l'Afrique australe (De Graaf 1981). Lors de périodes sèches l'aire de répartition a pu se contracter autour de l'équateur, laissant des populations relictuelles au nord et au sud dans des milieux refuges. Ces groupes ont pu évoluer indépendamment de la population-mère et diverger suffisamment pour qu'il y ait isolement reproductif lors d'une réunification avec le foyer principal, à la faveur d'un épisode climatique plus humide. Cette hypothèse correspond à un cas classique de spéciation allopatrique (Mayr 1974).

Cependant d'après ce que l'on sait de la répartition des 3 espèces au Sénégal on peut aussi envisager une spéciation stasipatrique. Au sein de l'aire de répartition, des populations occupant des milieux particuliers,

villages et zones humides, ont pu diverger de la population principale et atteindre finalement un niveau spécifique : ainsi M. cf natalansis pour les villages et M. huberti pour les milieux humides. Les Mastomys auraient alors atteint un stade de spéciation plus élevé que les populations robertsoniennes commensales de Mus musculus en Italie du Nord (Britton-Davidian 1985, Auffray 1988), qui s'hybrident encore avec la population-mère.

Tant que l'on ne connaîtra pas les répartitions précises des différentes espèces et leur phylogénie il ne sera pas possible de trancher entre ces deux hypothèses. Peut-être sont-elles toutes les deux intervenues comme pour les Taterillus.

SYNTHESE BIOGEOGRAPHIQUE ET ECOLOGIQUE

I - Répartition biogéographique

A partir des données systématiques établies d'après la caryologie et la morphologie, il devient possible de mieux comprendre comment ces 3 espèces sont réparties dans le pays et quels sont leurs préférendums écologiques.

Durant un peu plus de 3 ans nous avons prospecté toutes les régions du Sénégal et le plus grand nombre de biotopes possible : ceci a conduit à la capture de plusieurs milliers de Mastomys. La synthèse de ces captures nous a tout d'abord permis d'établir la carte de répartition des 3 espèces représentée sur la figure n° 55 . Nous n'avons pas employé de figuré particulier pour M. erythroleucus puisque cette espèce est présente sur l'ensemble du pays. C'est aussi cette espèce qui peuple l'île Madeleine près de Dakar. M. huberti présente lui une répartition plus restreinte : nous l'avons trouvé dans le tiers sud du pays (Département de Kédougou et toute la Casamance), dans la région du Saloum (sur les îles comme sur le continent), le long de ce que l'on appelle la "Grande Côte" entre Dakar et Saint-Louis et enfin il remonte le long de la vallée du fleuve Sénégal sur au moins 200 kilomètres. Les quelques piégeages effectués en amont se sont révélés négatifs en extérieur pour tous les Muridés : il serait nécessaire de les renouveler maintenant que les populations sauvages de rongeurs sont remontées à des densités plus importantes afin de fixer précisément cette limite. Enfin nous avons découvert la 3^{ème} espèce jusqu'alors inconnue au Sénégal, dans l'extrême sud du pays. C'est M. cf natalensis qui est cantonné au seul département de Kédougou. Il s'agit donc là de la limite Nord-Ouest de l'aire de répartition de cette espèce, connue jusqu'en Afrique du Sud et jusqu'au Kenya à l'Est.

Cette première analyse sommaire permet déjà de mettre en évidence des zones de sympatrie à 2 ou même 3 espèces du genre Mastomys. Ainsi M. erythroleucus, présent dans tout le pays se trouve en sympatrie avec M. huberti dans toutes les régions occupées par ce dernier. Un deuxième type de sympatrie à 2 espèces se rencontre dans le nord du

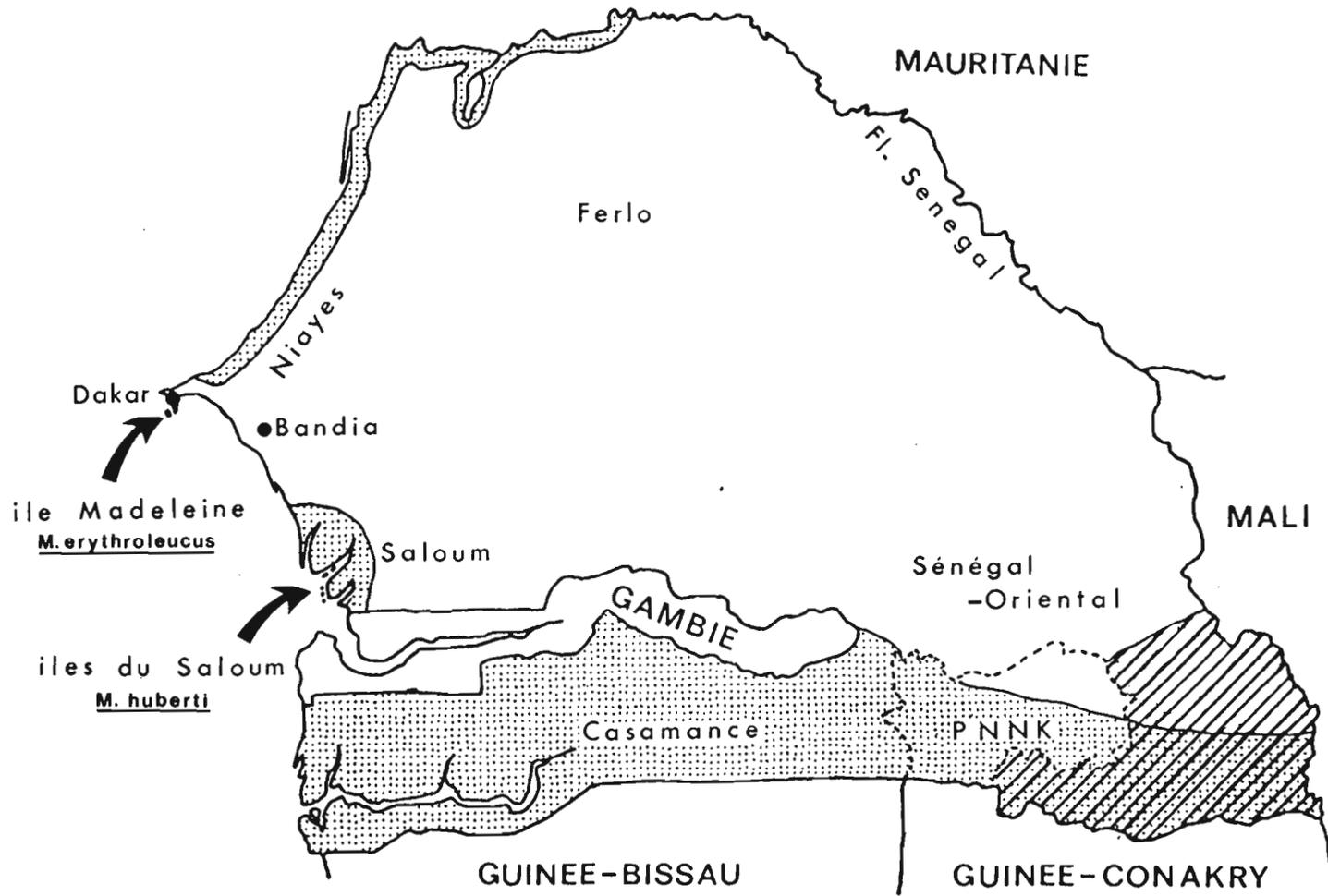


Figure n° 55: Répartition des 3 espèces de *Mastomys*
 (*M. erythroleucus* présent partout, sauf îles du Saloum)  = *M. huberti*  = *M. cf natalensis*

département de Kédougou : il concerne M. erythroleucus et M. cf natalensis. Enfin dans le reste du département de Kédougou les trois espèces coexistent le long de la frontière avec la Guinée-Conakry.

II - Répartition écologique

A cette échelle plus fine c'est toujours M. erythroleucus qui est le plus largement répandu. A l'état sauvage on le trouve pratiquement dans tous les milieux échantillonnés à l'exception des zones les plus arides où ne subsistent que les Gerbillidés. Il existe aussi une population abondante de cette espèce sur l'île Madeleine, à 2 kms au large de Dakar (cf fig. 55). Enfin nous l'avons capturé dans les villages à travers tout le pays mais avec des abondances extrêmement variables comme nous le verrons dans le paragraphe suivant.

M. huberti est lui exclusivement sauvage sur le continent : toutes ses populations sont en fait strictement inféodées aux milieux humides tant naturels (marécages, bords de fleuve) que cultivés (rizières, maraîchage dans les bas-fonds). C'est également cette espèce qui peuple les îles du Saloum (cf fig. 55) alors qu'on aurait pu s'attendre à trouver là M. erythroleucus comme c'est le cas sur l'île Madeleine. Dans ces îles M. huberti peut aussi occuper les villages temporaires de pêcheurs.

M. cf natalensis limité à l'extrême sud-est du pays, présente une répartition beaucoup plus restreinte puisqu'on ne le trouve que dans les villages. Ceci est clairement démontré par le bilan des captures effectuées dans cette région (tableau n° LVIII). Les quelques Mastomys à pelage noir capturés en extérieur, se sont tous révélés être des M. huberti après analyse caryologique. On peut donc affirmer qu'au Sénégal, M. cf natalensis est strictement commensal, particularité écologique qui le distingue sans ambiguïté de M. huberti, strictement limité aux milieux humides.

Si le paragraphe précédent nous avait permis de conclure sur la notion de sympatrie, les répartitions par biotopes que nous venons d'observer nous amènent tout naturellement à évoquer les cas de syntopie.

Ainsi M. erythroleucus et M. huberti peuvent se trouver ensemble dans les zones humides. Dans la région des Niayes, située au

Nord-Est de Dakar (figure n° 56), on trouve en arrière du cordon dunaire littoral, des dépressions, autrefois marécageuses, qui sont aujourd'hui de plus en plus mises en culture (maraîchage essentiellement). Dans ces milieux nous avons souvent capturé les 2 espèces simultanément à quelques mètres de distance mais aussi plus exceptionnellement dans le même piège.

A titre d'exemple nous avons indiqué dans le tableau n° LIX, les résultats des piégeages effectués dans ces bas-fonds, pour la localité de M'Baouane. On observe que M. huberti représente près de la moitié des captures tandis que M. erythroleucus et Arvicanthis niloticus en totalisent chacun un quart. Les Gerbillidés (Tatera et Taterillus) sont faiblement représentés et enfin 2 espèces sont exceptionnelles. Tout d'abord Rattus rattus : il s'agit ici du seul individu de cette espèce que nous avons capturé en extérieur et encore faut-il souligner qu'il a été piégé à côté d'un hangar. En février 1983 lors d'une mission avec A.R. Poulet et B. Sicard, nous avons capturé plusieurs Dasymys incomptus dans cette même niaye qui n'était alors qu'un marécage. Quelque mois plus tard défrichage et mise en culture ont commencé, et dès lors nous n'avons plus capturé qu'un seul Dasymys en 3 ans. De même en bordure du lac Retba nous n'avons piégé cette espèce que dans les zones marécageuses naturelles, jamais dans les cultures contiguës.

Les espèces que nous venons de citer présentent donc des abondances et des répartitions différentes. C'est ce que nous avons représenté sur la figure n° 56 qui montre qu'aucune espèce n'occupe totalement l'espace disponible. Chacune présente une amplitude d'habitat différente des autres. Si les Gerbillidés et D. incomptus sont complètement séparés par leur position opposée sur un gradient d'humidité, les autres espèces et en particulier les deux Mastomys montrent des recouvrements partiels. Les Gerbillidés envahissent les cultures en bord de dune où ils se trouvent en concurrence avec A. niloticus et M. erythroleucus qui sont les plus nombreux. Ces deux derniers sont aussi présents sur la partie du marécage asséchée et mise en culture mais l'espèce dominante est ici M. huberti : M. erythroleucus devient plus rare tandis que A. niloticus est aussi abondant que dans le milieu précédent. Enfin dans la zone marécageuse non cultivée, M. huberti est encore présent et on trouve aussi D. incomptus qui semble limité à ce milieu.

Dans la partie du département de Kédougou où les trois Mastomys

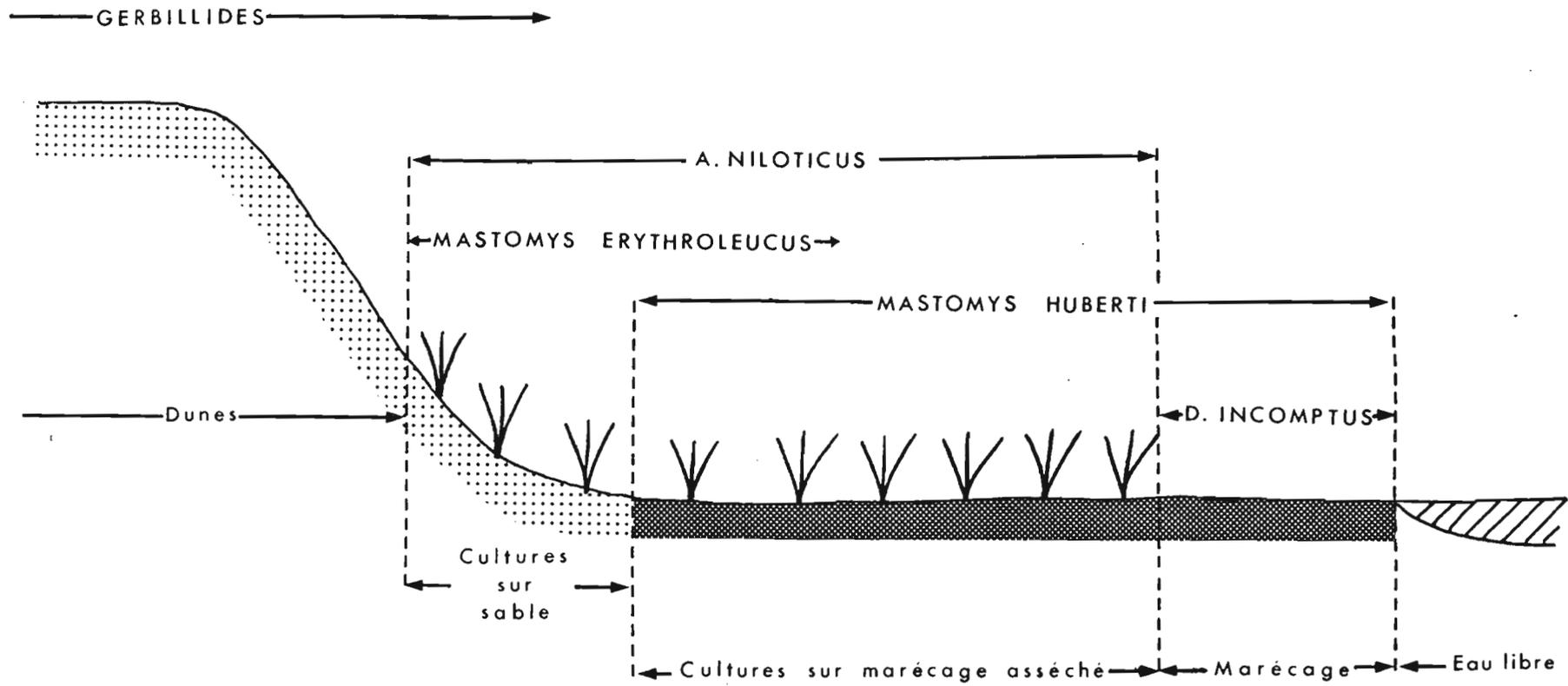


Figure n° 56: Amplitude d'habitat des différentes espèces dans un bas-fond cultivé en maraichage (= niaye)

	<u>M.erythro.</u>	<u>M.huberti</u>	<u>M.cf nat.</u>	Autres	Total
VILLAGES					
Nb de Capt.	38	0	424	32	494
% des Capt.	8%	0%	86%	6%	100%
BROUSSES et CULTURES					
Nb de Capt.	143	18	0	19	180
% des Capt.	79%	10%	0%	11%	100%

Tableau n°LVIII : Répartition des captures des 3 espèces de Mastomys
au Sénégal Oriental.

ESPECES	Nombre de captures	% du total
<u>Mastomys huberti</u>	141	43 %
<u>Mastomys erythroleucus</u>	76	23 %
<u>Arvicanthis niloticus</u>	86	26 %
<u>Taterillus sp.</u>	20	6 %
<u>Tatera gambiana</u>	4	1 %
<u>Dasymys incomptus</u>	1	0,3 %
<u>Rattus rattus</u>	1	0,3 %
TOTAL	329	100 %

Tableau n°LIX : Fréquences des différentes espèces de petits rongeurs
capturés dans les niayes de M'Baouane.

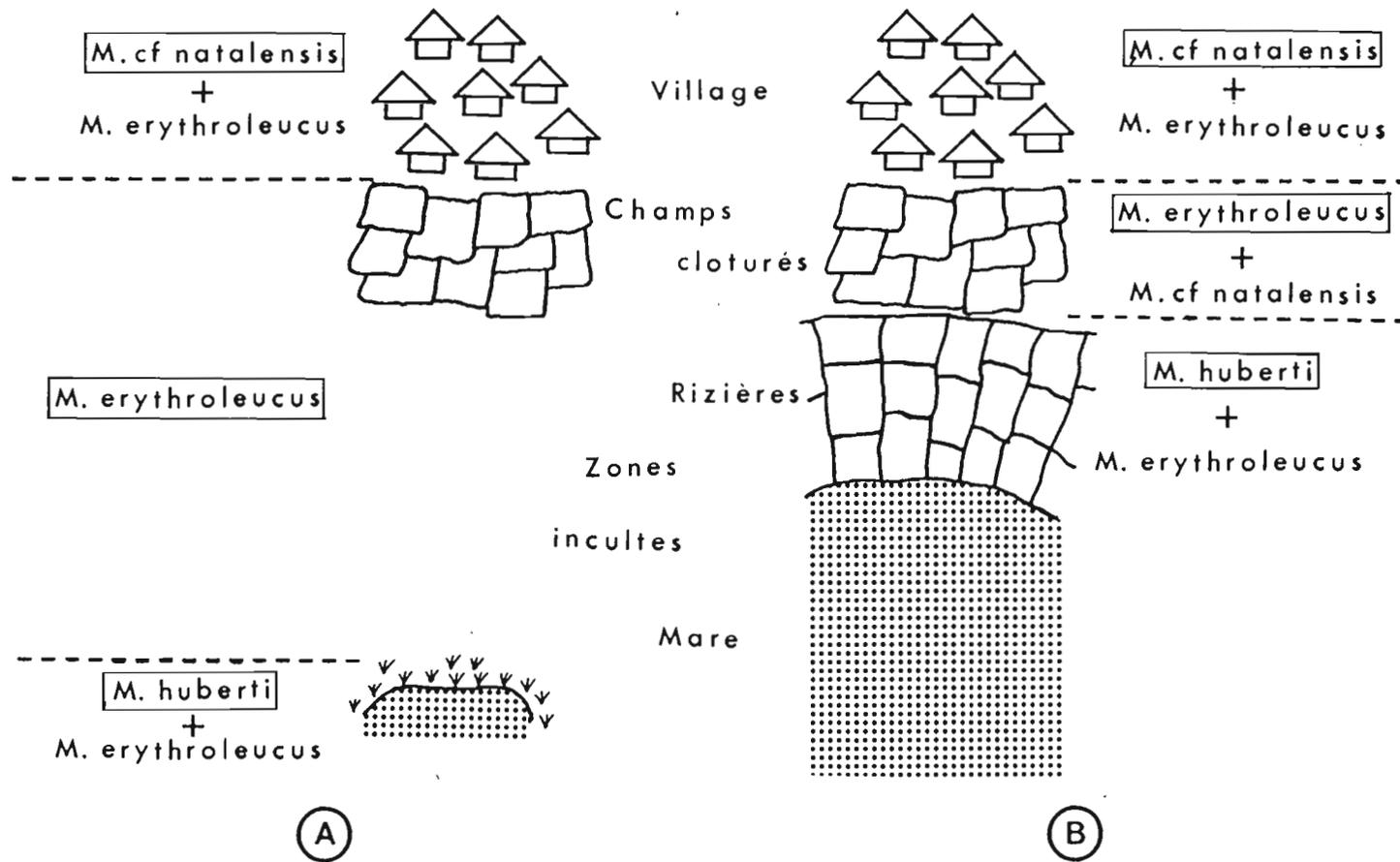


Figure n° 57: Situations de syntopie à 2 espèces dans la localité de Fadiga
 (A) saison sèche (B) fin de saison des pluies

sont en sympatrie on peut noter deux types de sympatrie à deux espèces : M. cf natalensis est le plus abondant dans les villages (cf tableau n° LVIII) mais on trouve également quelques M. erythroleucus. Dans la nature M. erythroleucus est le plus abondant car il occupe tous les milieux mais dans les milieux humides on retrouve comme dans les niayes M. huberti et nous avons là le 2^{ème} cas de sympatrie entre Mastomys dans la région. L'exemple le plus frappant pour illustrer ces faits est celui de la localité de Fadiga, voisine de Kédougou, où les deux situations sont réalisées côte à côte : le village étant situé au bord d'une mare (cf figure n° 57). En saison sèche (figure n°57A), la mare est très réduite et finit même par disparaître à la fin de cette saison, elle est entourée d'une bordure marécageuse où l'on trouve en sympatrie M. huberti et M. erythroleucus. Une vaste zone inculte s'étend alors jusqu'au village : elle est occupée par M. erythroleucus. Dans le village coexistent M. cf natalensis et M. erythroleucus : le 1^{er} nommé étant le plus abondant. En fin de saison des pluies (figure n° 57B), la superficie de la mare s'est considérablement accrue, l'espace entre la mare et les champs cloturés est occupé par des rizières : les zones humides se trouvent alors à une cinquantaine de mètres du village et les M. huberti aussi. Les 2 cas de sympatrie sont alors très proches dans l'espace. De plus c'est à cette saison que se situe le maximum de la reproduction chez les rongeurs (cf chapitre reproduction) et de nombreux jeunes M. cf natalensis quittent le village. On peut alors penser qu'il y a sympatrie temporaire en extérieur entre M. erythroleucus et M. cf natalensis voire même avec M. huberti : ceci est prouvé par l'existence du seul hybride naturel entre M. huberti et M. cf natalensis, capturé justement dans cette localité.

III - Mastomys et commensalisme

Nous venons de signaler dans le paragraphe précédent l'existence de Mastomys dans les villages. Cependant les situations sont très différentes selon les espèces et selon les régions. C'est pourquoi il nous paraît important d'y revenir de façon plus détaillée. Pour cela nous avons dressé une carte du commensalisme au Sénégal (figure n° 58) : nous avons regroupé là les résultats de toutes nos captures dans les petites villes et les villages. Les grandes villes sont colonisées par les genres anthropophiles non

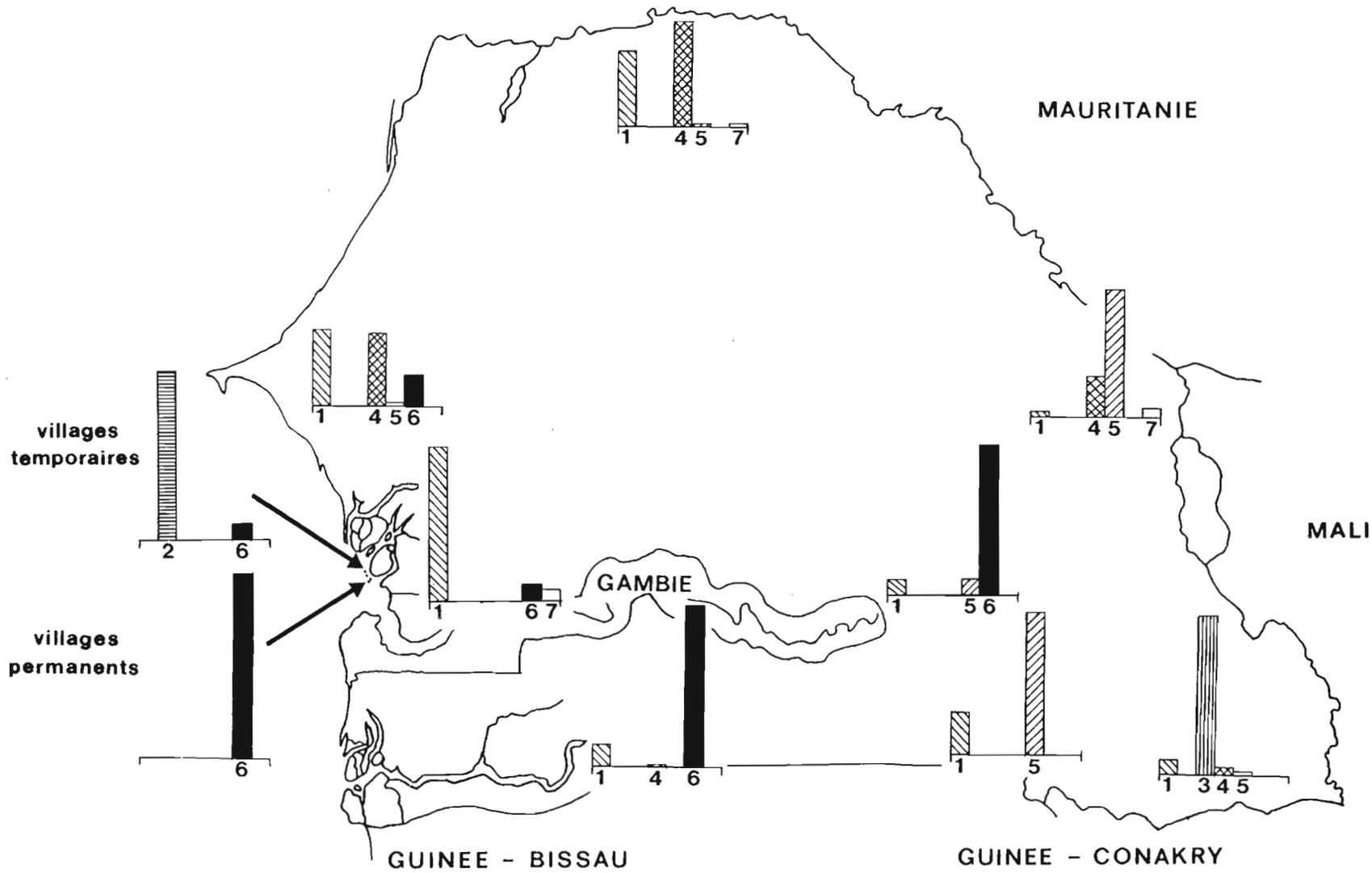


Figure n° 58: Les rongeurs commensaux du Sénégal: proportions des différentes espèces en % du total des captures

1= M. erythroleucus 2= M. huberti 3= M. cf natalensis 4= Arvicanthis niloticus

5= Myomys daltoni 6= Rattus rattus 7= divers (Mus musculus, Taterillus sp., Crocidura sp.)

indigènes, Mus et Rattus et elles n'ont pas été prises en compte dans cette synthèse.

1) M. erythroleucus

A l'exception des îles du Saloum dont il est totalement absent, on peut le trouver partout ailleurs : c'est à dire dans tous les villages continentaux du Sénégal. Il n'est cependant dominant que dans une région limitée située entre le delta du Saloum et la Gambie. Dans les régions de Dakar et de Thiès il est aussi abondant que A. niloticus mais ni l'un, ni l'autre n'atteignent 50% des captures. Dans le reste du pays, il est supplanté par une ou plusieurs espèces et ne représente qu'un faible pourcentage des captures en intérieur. Ainsi dans la basse vallée du fleuve Sénégal, A. niloticus est légèrement plus abondant que lui tandis qu'en Casamance et dans le département de Tambacounda c'est le rat noir (Rattus rattus) qui domine, les pourcentages de capture de M. erythroleucus se situant aux environs de 10%. Près de la frontière malienne et mauritanienne (Bakel-Diboli), au confluent du Sénégal et de la Falémé, ainsi que dans le Parc National du Niokolo-Koba (PNNK) une nouvelle espèce devient prépondérante dans les villages, Myomys daltoni, mais avec toujours une présence de M. erythroleucus. Enfin comme nous l'avons déjà noté dans le tableau n° LVIII, ce dernier ne représente que 8% des captures en intérieur dans le département de Kédougou.

En conclusion, l'importance variable selon les régions de M. erythroleucus dans les villages montre bien qu'il ne s'agit pas d'une espèce véritablement commensale mais plutôt d'un opportuniste (ou généraliste) capable d'occuper tous les milieux. Il est présent partout mais ne semble pas capable de dominer le peuplement commensal dès lors qu'il se trouve en compétition avec A. niloticus, M. daltoni, R. rattus et son congénère M. cf natalensis.

2) M. huberti

Sur le continent, cette espèce est strictement inféodée aux milieux humides et n'a jamais été capturée dans les villages. Elle n'est commensale que dans un cas exceptionnel: celui du

delta du Saloum ou existent des campements occupés seulement une partie de l'année par des pêcheurs qui effectuent des migrations saisonnières entre la presqu'île du Cap-Vert et la Casamance en suivant les bancs de poissons. Nous avons capturé là quelques rats noirs mais surtout des M. huberti alors que les villages permanents sont occupés exclusivement par le rat noir (cf figure n° 58 et Granjon, 1987). Il semble donc d'une part que le rat noir ne puisse pas s'implanter de façon durable et définitive en l'absence d'occupation humaine permanente, d'autre part que M. huberti parvienne dans ces zones à élargir son amplitude d'habitat grâce à la diminution, voire à la disparition de la compétition interspécifique (cf chapitre Mastomys et insularité, et Granjon 1987).

3) M. cf natalensis

Nous avons déjà dit au paragraphe précédent que cette espèce est strictement commensale. Ceci est vrai pour le Sénégal mais ne préjuge pas de ce qu'il en est plus au sud. En effet cette espèce atteint ici l'extrême limite Nord-Ouest de son aire de répartition et peut-être ne peut-elle s'y maintenir qu'au prix d'une réduction ou d'une modification de son habitat. Ainsi Dasymys incomptus, appelé souvent le rat des marais, occupe principalement ce milieu mais aussi les savanes et les plantations de palmiers à huile (Elaeis guineensis) tant en Afrique de l'Ouest (Rosevear 1969) qu'en Afrique de l'Est (Kingdon 1974). C'est aussi le cas en Basse-Casamance (Hubert et al 1973) mais dans la régions des Niayes (cf paragraphe précédent), nouvelle limite nord de sa répartition, il est strictement cantonné aux marécages. Un autre exemple, hors Afrique mais lié au commensalisme, est celui de la souris domestique Mus musculus en France : il n'existe de populations sauvages permanentes qu'en région méditerranéenne, plus au nord l'espèce ne survit en hiver que dans les habitations.

4) Conclusions

Au Sénégal une espèce de Mastomys est strictement commensale (M. cf natalensis), une autre ne l'est jamais en milieu continental (M. huberti) et enfin la dernière (M. erythroleucus peut

vivre dans les villages lorsque les espèces plus anthropophiles lui en laissent la possibilité.

Ailleurs en Afrique, la position des différentes espèces par rapport au commensalisme n'est pas clairement établie. Ainsi Green et al (1980) indiquent qu'en Afrique australe les 2 espèces, M. natalensis et M. coucha ne se différencient pas de ce point de vue. En Sierra Leone (Robbins et al 1983) le nombre diploïde $2N = 32$ est le plus abondant dans les villages tandis que c'est celui à $2N = 38$ qui domine dans la nature. Mais on ne sait à quelle espèce correspond ce $2N = 32$, ni même s'il s'agit d'une seule espèce (cf chapitre caryologie).

Enfin, tous les auteurs s'accordent sur un point : Mastomys disparaît des villages dès que le rat noir les envahit (cf synthèses de Rosevear 1969, Kingdon 1974 et De Graaf 1981). Ceci est confirmé par nos observations en Casamance et dans le Saloum.

IV - Hypothèses expliquant les répartitions observées

1) M. erythroleucus

Dans la nature, cette espèce n'est absente que des zones les plus arides, ce qui est aussi le cas des autres Muridés. Ce fait peut aisément s'expliquer par des besoins en eau supérieurs à ceux de la famille des Gerbillidés, rongeurs typiques des milieux arides, comme l'ont démontré les mesures de bilans hydriques de Maïga (1984) et Sicard (1987).

La présence de M. erythroleucus sur l'île Madeleine et son absence dans les îles du Saloum seront discutées dans le chapitre Mastomys et insularité.

Enfin comme nous venons de le voir au paragraphe précédent il semble que la pénétration de cette espèce dans les villages soit limitée par la compétition avec d'autres espèces.

2) M. huberti

Cette espèce étant strictement limitée aux zones humides, la première hypothèse que l'on peut émettre est qu'elle aurait des besoins en eau supérieurs à M. erythroleucus. Mais les bilans

hydriques réalisés par Maïga (1984) ne montrent pas de différence significative entre ces deux espèces. Les expériences de privation d'eau que nous avons effectuées à Dakar ne sont pas plus démonstratives : il existe une très forte variabilité individuelle sur laquelle se greffe une variabilité saisonnière. De ce fait les résultats sont difficilement interprétables et ne permettent pas de conclure pour le moment à une différence entre espèces.

Par contre les résultats concernant la reproduction (cf chapitre V) nous amènent à formuler une autre hypothèse d'ordre démographique. M. huberti est moins fécond que M. erythroleucus : taille des portées et nombre de portées par femelle, inférieurs à ce dernier. On peut donc supposer qu'après la saison des pluies à partir des zones refuges où ils ont survécu ensemble, M. erythroleucus, de par ses capacités reproductrices, est capable de coloniser plus vite les anciennes zones sèches alors remises en eau et ensuite de s'y maintenir. Les aptitudes colonisatrices de M. erythroleucus ont été aussi observées par Hubert *et al* (1977) dans un autre domaine : "M. erythroleucus semble capable d'occuper un grand éventail de sols, en particulier par l'intermédiaire des jeunes qui ont un comportement de pionniers vis à vis de zones nouvelles".

3) M. cf natalensis

Cette espèce étant strictement commensale sa limite ouest est très bien définie : elle correspond aux limites du Parc National du Niokolo-koba où il n'existe aucun village, mais seulement des campements de gardes qui sont occupés par Myomys daltoni principalement, les seuls Mastomys que nous y avons capturés étant des M. erythroleucus.

La limite nord de répartition n'est pas bien établie. Nous avons indiqué en pointillés sur la figure n° 59 la latitude des villages les plus au nord que nous avons échantillonné. Le long de la route Tambacounda-Kidira, aucun M. cf natalensis n'a jamais été capturé : la limite réelle se situe donc entre cette route et la ligne pointillée définie ci-dessus. Cette limite pourrait s'expliquer par la raréfaction des villages dans cette zone par ailleurs nettement plus sèche que les environs de Kédougou : c'est là que se situe la limite du climat du Fouladou, marquée par l'isohyète 1 000 mm (Leroux 1980). La colonisation de nouveaux villages pourrait donc être

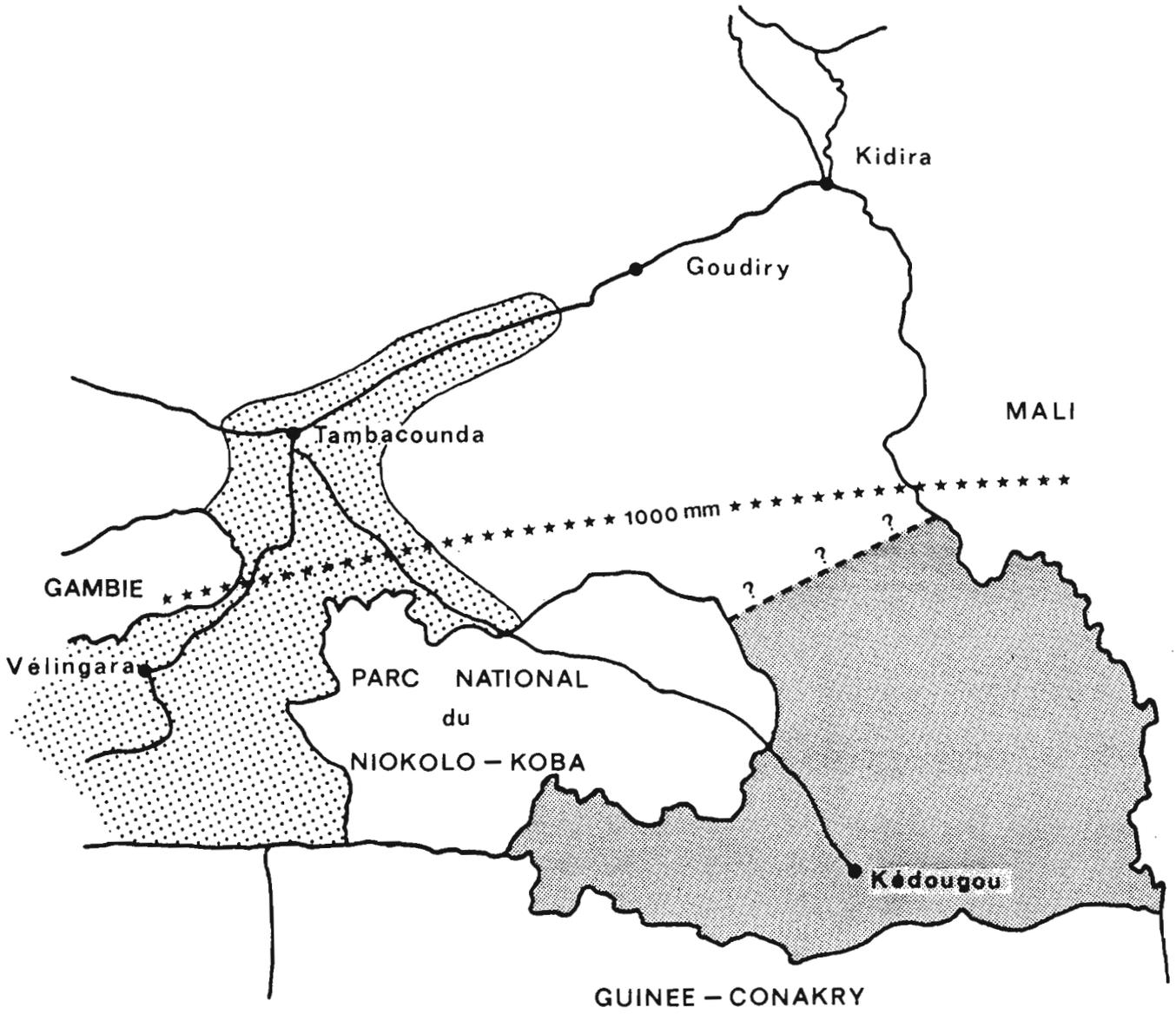


Figure n° 59: Limites d'aires de répartition au Sénégal-Oriental

- ⋯ = *Rattus rattus*
- = *M. cf natalensis*
- *** isohyète 1000 mm

limitée par des conditions extérieures plus arides et par l'augmentation des distances à parcourir : en effet il n'existe ni route, ni transport en masse de denrées entre villages, les rongeurs ne peuvent donc se disperser par transport passif et sont donc réduits à leurs propres capacités de déplacements.

Les limites que nous venons de fixer sont celles qui existent à l'heure actuelle mais qu'en était-il autrefois ? Le rat noir a été introduit dans les ports de la côte par les premiers bateaux européens dès les 15^e et 16^e siècles. A partir de là il s'est répandu dans tous les villages de Casamance et son extension maxima s'arrête aujourd'hui à une vingtaine de kms avant la ville de Goudiry vers l'est tandis qu'il est bloqué dans sa progression au sud-est, par le Parc National du Niokolo-koba, zone sans villages (cf figure n° 59).

Si la limite nord de répartition de M. cf natalensis est climatique, il aurait très bien pu occuper la Casamance avant l'arrivée du rat noir. Ceci pourrait expliquer l'hypothèse d'introggression entre M. huberti de Basse-Casamance et M. cf natalensis évoquée dans le chapitre Electrophorèse : il resterait aujourd'hui encore dans le génome de ces M. huberti, des traces d'une hybridation ancienne avec M. cf natalensis, à une époque où les espèces étaient sympatriques en Basse-Casamance.

La répartition actuelle de M. cf natalensis pourrait donc être en régression, par suite de la compétition avec le rat noir.

MASTOMYS ET INSULARITE

I - Caractéristiques des Mastomys insulaires :

Nous avons résumé dans le tableau n° LX les principales caractéristiques des Mastomys insulaires. On remarquera tout d'abord que les situations insulaires dans lesquelles vivent les deux espèces sont très différentes (cf Introduction : présentation des zones d'études). Ceci a évidemment une influence sur les paramètres individuels et populationnels exposés ci-après.

Au point de vue chromosomique il n'y a aucune différence notable entre individus insulaires et continentaux tant chez M. erythroleucus que chez M. huberti. Il en est de même pour les loci que nous avons analysé par électrophorèse des protéines. On note cependant une très nette baisse du polymorphisme enzymatique dans les deux situations insulaires.

En ce qui concerne la biométrie, les cas des deux espèces sont différents. Sur l'île Madeleine, les M. erythroleucus présentent une augmentation de taille pour tous les paramètres corporels et crâniens mesurés. Par contre les M. huberti des îles du Saloum ont pour la plupart des mesures plus petits que leurs homologues continentaux. Nous développerons le problème de l'évolution de la taille sur les îles dans le paragraphe suivant. Tant pour les longueurs corporelles et crâniennes que par le biais des AFD crâniennes et mandibulaires il apparaît une moindre variabilité chez les M. erythroleucus de l'île Madeleine, comparés à ceux des populations continentales. La situation est la même pour M. huberti sur l'île la plus isolée du Saloum : Terema. Il est difficile de se prononcer pour les autres îles.

Les M. erythroleucus insulaires sont moins féconds que leurs congénères continentaux : pris individuellement aucun des paramètres reproductifs mesurés en élevage n'est significativement différent mais tous vont dans le sens d'une moindre fertilité sur l'île : pourcentage de couples reproducteurs, taille des portées et survie au sevrage inférieurs, intervalle entre portées plus long, (donc nombre de portées par femelle

plus petit). Les données sur le quadrat de capture (Granjon 1987) montrent que le pourcentage de juvéniles ne dépasse jamais 25% de la population totale alors qu'il peut atteindre 50% sur le continent. De même le pourcentage de femelles gestantes varie de 0 à 32% sur l'île contre 0 à 86% sur le continent. Cependant la période de reproduction semble plus longue sur l'île, du moins en cette période de sécheresse ou nous avons effectué notre étude. Comparés aux M. huberti continentaux, ceux des îles du Saloum semblent eux aussi légèrement moins féconds.

La croissance serait un peu plus longue pour les M. erythroleucus de l'île Madeleine et la maturité sexuelle pourrait être un peu plus tardive. Pour les M. huberti des îles du Saloum il n'y a pas de différence nette en ces domaines par rapport aux individus continentaux.

Sur l'île Madeleine la longévité des M. erythroleucus est très supérieure à ce qu'elle est sur le quadrat continental de Bandia comme le montrent les taux de survie calculés par Granjon (1987). Par contre dans les îles du Saloum nous avons observé des cas d'usure dentaire très avancée chez des individus considérés comme sub-adultes ou jeunes adultes d'après leur morphologie externe : ceci pourrait être dû à une nourriture carencée ou bien trop riche en sel et aboutirait à une réduction de la durée de vie chez ces M. huberti.

Pour ce qui est des densités de population, les maxima sont du même ordre chez les M. erythroleucus insulaires et continentaux, mais les fluctuations sont beaucoup moins importantes sur l'île Madeleine : entre 1983 et 1986, ces densités ont varié d'un facteur 50 sur le quadrat continental de Bandia et seulement d'un facteur 6 sur l'île (Granjon 1987). Dans la région du Saloum nous n'avons pas procédé à des piégeages réguliers, il n'est donc pas possible de connaître les variations de densité des M. huberti tant continentaux qu'insulaires. Cependant les rendements de piégeage indiquent que les densités maxima sur les îles sont très élevées et nettement supérieures à celles existant simultanément dans la zone continentale voisine.

Enfin les domaines vitaux des M. erythroleucus insulaires sont plus grands que ceux des individus continentaux. Nous n'avons pas de données pour les M. huberti. Les tests en laboratoire ont montré que chez M. erythroleucus, les mâles insulaires sont beaucoup moins agressifs entre eux que ne le sont les continentaux, tandis que chez M. huberti il n'y a

pas de différence entre mâles des îles du Saloum et du continent.

Au vu de ces résultats il apparaît clairement que M. erythroleucus sur l'île Madeleine présente presque toutes les caractéristiques des populations de rongeurs insulaires ou confinées, telles que les a synthétisées Gliwicz (1980). Par contre pour les îles du Saloum, de nombreuses " zones d'ombre " subsistent encore dans nos données et il est difficile de situer ces populations de M. huberti par rapport aux théories sur l'insularité sauf en ce qui concerne la taille, pour laquelle nous avons montré qu'il s'agissait d'un des rares cas de nanisme insulaire (cf chapitre biométrie). De plus il faudra sans doute à l'avenir étudier ces îles cas par cas et non globalement car les ressources alimentaires, les pressions de compétition et de prédation, ainsi que le degré d'isolement ne sont pas les mêmes partout.

Granjon (1987) ayant longuement discuté de la position des M. erythroleucus de l'île Madeleine vis-à-vis du syndrome d'insularité (Blondel 1986) et du concept des stratégies adaptatives (Barbault 1984) il ne nous paraît pas utile d'y revenir en détail. Par contre nous souhaiterions développer ci-après deux points particuliers :

- l'origine des peuplements insulaires de Mastomys
- le problème de la modification de taille chez les rongeurs insulaires.

II - Origine des peuplements insulaires de Mastomys

1) Le cas de l'île Madeleine

Cette île a été isolée du continent il y a environ 8000 ans par une montée du niveau de la mer. Le peuplement actuel en petits rongeurs peut donc être le résidu d'un peuplement originel plus varié mais il peut y avoir eu aussi des apports postérieurs par les populations humaines qui ont vécu sur cette île entre 8000 ans et 1000 ans BP. Nous allons voir que dans ces deux cas une espèce est privilégiée.

Sur le continent cinq espèces constituent l'essentiel des peuplements de petits rongeurs d'après les travaux de Hubert (1977)

dans la localité de Bandia : M. erythroleucus, Arvicanthis niloticus, Tatera gambiana, Taterillus pygargus et Taterillus gracilis, le 1^{er} nommé étant le plus répandu et le plus abondant. Nous avons vu que M. huberti pouvait être très abondant dans la région des Niayes, près de Dakar. Mais cette espèce est étroitement inféodée aux milieux humides alors que l'île Madeleine est constituée de falaises rocheuses et d'un plateau central caillouteux et sec. De plus M. erythroleucus semble un meilleur colonisateur que lui (cf chapitre répartition biogéographique et écologique): le maintien, voire même la présence de M. huberti sur l'île Madeleine paraît donc peu probable. Sur les cinq espèces les plus abondantes, M. erythroleucus est de loin la plus prolifique, viennent ensuite A. niloticus et encore plus en retrait les trois Gerbillidés (Hubert et Adam 1975). De par ses capacités de reproduction M. erythroleucus a donc la possibilité de supplanter les autres en saturant très rapidement le milieu. Néanmoins, A. niloticus est parfois sur le continent aussi abondant que M. erythroleucus. Ce sont alors des pressions de prédation différentes sur les deux espèces qui peuvent expliquer la situation actuelle. Nous avons montré (cf chapitre "Rythmes d'activité") que A. niloticus est autant diurne que nocturne tandis que M. erythroleucus est uniquement nocturne. Sur l'île Madeleine il n'y a pas de prédateurs nocturnes (petits carnivores et rapaces), par contre la prédation diurne peut être très forte. Elle est le fait du milan noir (Milvus migrans) et du corbeau-pie (Corvus albus) dont les effectifs sont abondants sur cette île. Ainsi lors du relevé des pièges le matin, nous avons du souvent protéger les rongeurs que nous relacions contre leurs attaques. Ce type de prédation est donc très préjudiciable pour une espèce semi-diurne comme A. niloticus et sans effet en temps normal (hors piégeage) sur un nocturne comme les Mastomys.

Si l'on considère maintenant les apports de rongeurs dus à l'homme, ce sont aussi A. niloticus et M. erythroleucus qui sont favorisés : dans la région de Dakar, ce sont les deux espèces les plus anthropophiles alors que les Gerbillidés ne le sont pratiquement pas (cf "Répartition biogéographique et écologique").

Finalement la présence actuelle de M. erythroleucus sur l'île Madeleine semble tout à fait logique tant par ses probabilités d'extinction faibles (régime alimentaire diversifié, fertilité élevée) que par ses

capacités d'immigration (anthropophilie).

2) Le cas des îles du Saloum

L'espèce insulaire est ici M. huberti et non M. erythroleucus comme dans le cas précédent. Nous avons représenté sur la figure n° 60 les résultats de nos piégeages dans cette région. On voit que sur le continent, tant en intérieur qu'en extérieur, M. erythroleucus est de loin l'espèce la plus abondante (73% et 82% des captures), mais elle disparaît complètement dans la zone intermédiaire (ou amphibie) et dans les îles. De même Tatera gambiana, espèce la plus abondante en extérieur dans la zone amphibie (77%), n'existe plus sur les îles. Nous avons déjà expliqué les variations d'abondance de Rattus rattus par la permanence ou non des implantations humaines (cf "Répartition biogéographique et écologique"). Enfin M. huberti, très faiblement représenté sur le continent, atteint près du quart des captures dans la zone amphibie et demeure le seul dans les îles, à l'exception du cas particulier que constituent les villages temporaires.

Au vu de la prédominance de M. erythroleucus dans les zones continentales voisines et de ses capacités de colonisation, évoquées au paragraphe précédent, son remplacement par M. huberti sur les îles est a priori surprenant.

Contrairement à l'île Madeleine, les îles du Saloum ne sont pas une partie du continent isolée secondairement à la faveur d'une élévation du niveau de la mer, mais des bancs de sable formés au gré des courants, colonisés par des espèces végétales pionnières, puis dans le cas des plus grandes îles, par une végétation plus diversifiée. Le peuplement actuel en petits rongeurs est donc plutôt le résultat de la colonisation d'un milieu nouveau par des immigrants que le fruit d'une sélection sur place au sein d'un groupe d'espèces plus important à l'origine.

Si cette colonisation s'est faite avec l'homme, c'est ici aussi M. erythroleucus qui a dû être favorisé, or il n'est pas là : c'est donc que pour une raison à déterminer, il n'a pas pu se maintenir. On peut aussi supposer que les rongeurs n'ont pas bénéficié de transport passif par l'homme et qu'ils sont arrivés sur les îles par leurs propres moyens : ceci est parfaitement vraisemblable dans le cas des îles aux Boeufs et de

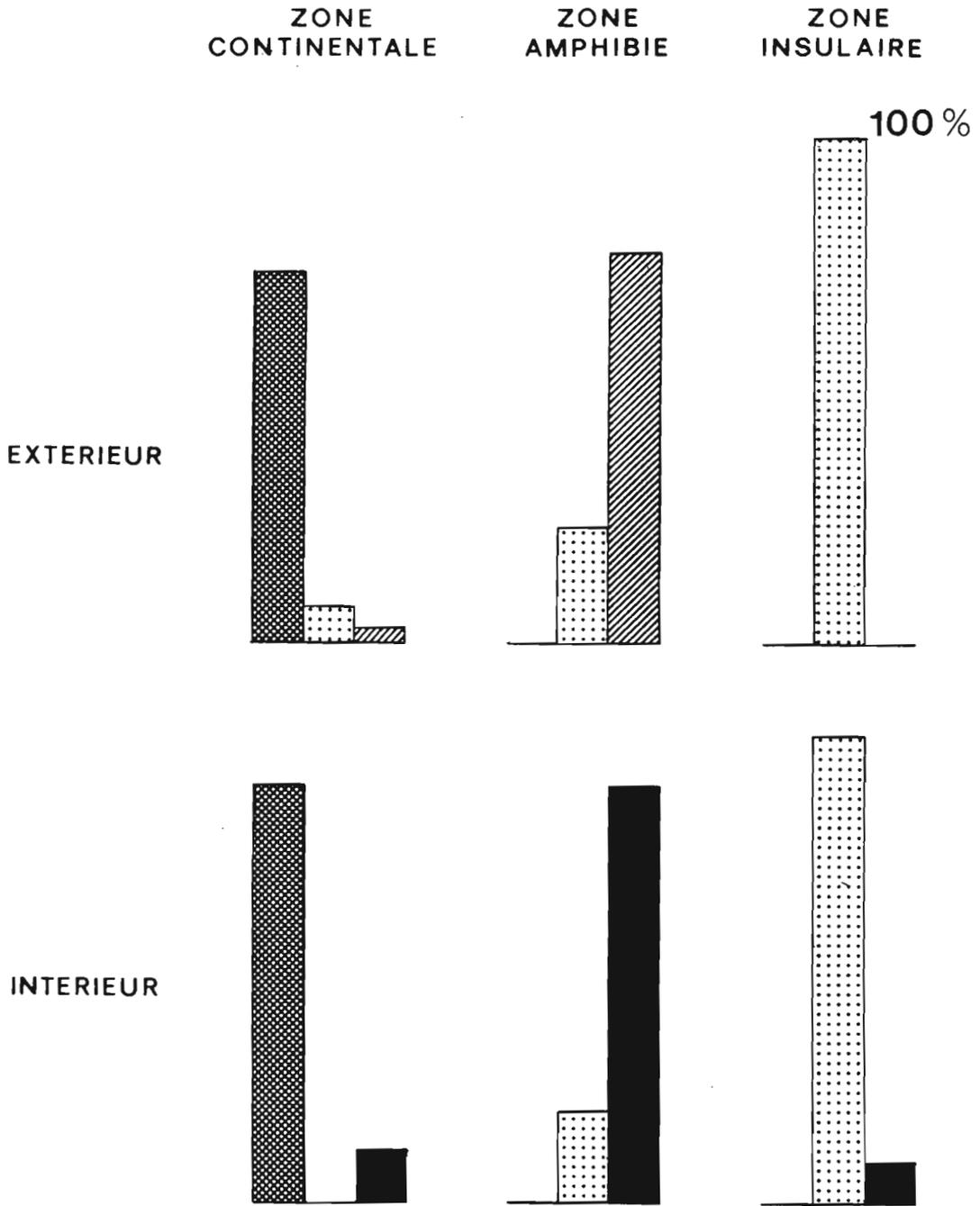


Figure n° 60: Résultats des piégeages dans la région du Saloum

M. erythroleucus
 Tatera gambiana
 M. huberti
 Rattus rattus

Terema. Dans ce cas, nous ne savons pas quelle espèce possède les meilleures capacités natatoires, du moins entre les deux Mastomys et A. niloticus. En effet, Hickman et Machiné (1986) ont comparé les performances en ce domaine de plusieurs espèces d'Afrique du Sud et apportent quelques éléments de réponse. Ainsi, Mastomys natalensis s'avère l'un des meilleurs nageurs tandis que les Gerbillidés sont les plus mauvais. Ces derniers auraient non seulement un type de nage moins efficace, mais aussi un pelage plus absorbant que celui des Muridés : ils s'alourdiraient donc de façon plus importante et se fatigueraient plus vite. Ceci pourrait expliquer l'absence de T. gambiana sur les îles alors qu'il est le plus abondant dans la zone intermédiaire. Il reste cependant à démontrer que M. huberti serait plus apte à la nage que M. erythroleucus et A. niloticus. Si cela se vérifiait, on se trouverait dans un cas analogue à celui connu en Amérique du Nord pour les genres Microtus et Peromyscus. De nombreux auteurs (cf synthèse in Lomolino 1986) ont noté la présence de Microtus sur de petites îles dont les biotopes semblent plus favorables à Peromyscus. Or Carter et Merritt (1981) ont montré que Microtus pennsylvanicus avait des capacités natatoires nettement supérieures à celles de Peromyscus leucopus. De même, Lomolino (1986) démontre que M. pennsylvanicus est un meilleur immigrant hivernal que P. leucopus : il peut parcourir de plus grandes distances sur la glace pour coloniser de petites îles situées au milieu du fleuve Saint-Laurent.

Néanmoins le transport par l'homme a du jouer un rôle pour les grandes îles où existent des villages temporaires et surtout pour la zone amphibie dont M. erythroleucus semble aussi totalement absent. Dans ces situations, on ne peut invoquer pour M. erythroleucus l'impossibilité d'être parvenu sur ces îles, mais plutôt son incapacité à s'y maintenir : on en revient à la première hypothèse que nous avons émise. Cela veut dire que ces îles sont des milieux défavorables pour toutes les espèces de petits rongeurs sauf M. huberti, ou du moins qu'il y survit mieux que les autres. Le facteur limitant le plus plausible nous paraît être la salinité. En effet le delta du Saloum est constitué de sols sursalés, ce qui a bien sûr un impact sur les végétaux que consomment les petits rongeurs. Le fait que les M. huberti insulaires soient nains montre bien qu'il doit exister un facteur limitant et surtout que cette espèce se trouve là non pas parce qu'elle y a mieux réussi que les autres, mais plutôt parcequ'elle est la

seule à pouvoir y survivre. Notre hypothèse est donc que M. huberti supporterait mieux que les autres un taux de salinité élevé dans son alimentation.

III - Les modifications de taille chez les rongeurs insulaires

Nous avons brièvement rappelé dans le tableau n° LXI, les augmentations ou diminutions de taille pour différentes mensurations notées chez les Mastomys insulaires (les résultats détaillés sont indiqués au chapitre IV). Nous avons déjà fait remarquer que nous étions en présence d'un cas classique de gigantisme insulaire, M. erythroleucus sur l'île Madeleine, et d'un cas plus exceptionnel de nanisme pour les M. huberti des îles du Saloum. La tendance générale au gigantisme chez les petits mammifères et au nanisme chez les grands a d'abord été noté par Foster (1964) et formalisée plus tard par Van Valen (1973) sous le nom de "island rule". Lomolino (1985) vient de réactualiser cela à partir de données plus récentes et plus abondantes : il apparaît que M. erythroleucus est l'espèce qui présente le gigantisme insulaire, sans doute le plus important connu à ce jour, la diminution de taille observée chez M. huberti étant aussi parmi les plus fortes notées chez les petits mammifères.

Chez M. erythroleucus le gigantisme est plus fort chez les mâles que chez les femelles. Ceci aboutit à un dimorphisme sexuel très net alors qu'il est faible ou inexistant dans les populations continentales de la même espèce. A l'inverse chez M. huberti le nanisme insulaire est accompagné d'une disparition des dimorphismes sexuels existant sur le continent.

Ces modifications de taille sont au moins en partie héréditaires comme l'indiquent clairement les résultats obtenus en élevage (cf chapitre VI et tableau n° LXII).

Les différences entre individus insulaires et continentaux sont plus importantes lorsque l'on compare des adultes sauvages que des adultes nés et élevés en animalerie, dans le cas de M. erythroleucus et les résultats sont contradictoires selon les sexes chez M. huberti (cf tableau n° LXII). Pour la première espèce il est donc évident que des facteurs environnementaux viennent renforcer les facteurs héréditaires. Tout d'abord une alimentation plus abondante et plus variée sur l'île peut aboutir à un

	<u>M.erythroleucus</u> Île Madeleine	<u>M. huberti</u> Îles du Saloum
Poids	+++	-
Longueur T+C	++	-
" Pp	+	-
Rapport Pp/T+C	-	=
Mandibule	++	-
Rangée Dentaire Inf ^{re}	+	-(m) et =(f)
Rapport RDI/Mandib.	-	+

Tableau n°LXI: Modifications de taille chez les Mastomys insulaires par rapport aux individus continentaux.

	Adultes sauvages d'âge inconnu	En élevage agés de 6 mois
<u>M. erythroleucus</u> ♂ (Île Madeleine) ♀	+41 % +56 %	+35 % +23 %
<u>M. huberti</u> ♂ (Îles du Saloum) ♀	-19 % -26 %	-26 % -12 %

Tableau n°LXII: Variations de poids des individus insulaires par rapport aux continentaux d'après les pesées d'animaux adultes de terrain d'une part et d'après celles d'animaux agés de 6 mois nés en animalerie d'autre part.

poids moyen supérieur à âge égal. Nous avons montré par ailleurs (cf chapitre VI) que la croissance pondérale se poursuivait durant toute la vie de l'animal. Les résultats du tableau N° LXII peuvent donc aussi s'expliquer par une longévité supérieure des individus insulaires, ce que nous avons aussi démontré par l'analyse des taux de survie sur les quadrats de piégeage (cf Granjon 1987). Cette longévité insulaire résulte sans doute d'une meilleure disponibilité des ressources alimentaires mais aussi d'une absence quasi totale de prédation.

En ce qui concerne les proportions corporelles, Foster (1964) pour le genre Peromyscus a montré une réduction de la taille relative de la queue par rapport au corps, chez les individus insulaires, chose que nous n'avons pas notée pour M. erythroleucus. De même Thaler (1973) pour les mammifères fossiles des îles méditerranéennes observe une réduction relative de la taille des membres : ceci se vérifie par contre sur l'île Madeleine. Ces auteurs attribuent ces diminutions relatives à un mode de vie plus terrestre chez les individus insulaires. Cette explication n'est pas évidente pour M. erythroleucus qui est déjà franchement terrestre sur le continent.

Orsini et Cheylan (1983) pour quatre espèces de rongeurs en Corse et Granjon (1987) pour diverses populations insulaires méditerranéennes de Rattus rattus ont noté une augmentation relative de la taille des rangées dentaires par rapport au crâne. Chez M. erythroleucus il y a bien augmentation de la taille des rangées dentaires mais cet accroissement est inférieur à celui observé pour la longueur du crâne ou de la mandibule. Orsini et Cheylan (1983) n'observent pas de différences pour la taille corporelle entre individus continentaux et insulaires et suggèrent que l'augmentation de taille des rangées dentaires est liée à un élargissement de la niche alimentaire et ne pourrait être qu'un premier pas vers le gigantisme insulaire.

Si de nombreux auteurs se sont attachés à expliquer les causes du gigantisme des petits rongeurs insulaires (cf Angerbjorn 1986 pour la synthèse la plus récente), il semble que seuls Heaney (1978) et Lawlor (1982) aient tenté de le faire aussi pour les cas de nanisme. Ces deux auteurs font intervenir alors la limitation des ressources alimentaires.

Ainsi Heaney (1978) attribue à une diminution des ressources exploitables la faible taille de Callosciurus prevosti sur les petites îles.

Lawlor (1982) considère que les rongeurs à régime alimentaire spécialisé sur le continent diminuent de taille sur les îles, tandis que les généralistes augmentent la leur. Ainsi les premiers ne pourraient s'adapter à un appauvrissement des ressources alimentaires, tandis que les seconds non limités en ce domaine, voient leur taille augmenter en l'absence de compétiteurs et de prédateurs, cette augmentation leur permettant de plus d'accéder à une gamme plus étendue d'aliments. Ceci est contesté par Cheylan (1986) qui estime que cet avantage est réel pour un prédateur mais moins évident pour une espèce phycophage comme le rat noir qu'il a étudié.

Dans les îles du Saloum nous pensons que le nanisme des M. huberti est lui aussi lié au problème des ressources alimentaires. Nous avons vu dans le paragraphe précédent qu'une meilleure résistance à un taux de salinité élevé dans l'alimentation pouvait expliquer la présence, a priori surprenante, de cette espèce sur ces îles. La même hypothèse peut être invoquée pour expliquer le nanisme de ces rongeurs. Norman et Baudinette (1969) ont montré sur des Rattus rattus provenant d'une île au large de la Tasmanie qu'un régime salé provoquait une nette réduction du poids. Melton (1982) a lui aussi invoqué la salinité parmi les facteurs responsables des variations de taille sur les îles mais dans un sens complètement opposé : il ne considère pas la salinité du point de vue alimentaire mais uniquement sur un plan climatique. "Small islands frequently exposed to gales and salt spray could conceivably be quite desiccating environments, and so an analog of Bergman's rule may apply". Dans ce cas il y aurait donc augmentation de taille, mais l'oubli du facteur alimentaire nous paraît enlever toute crédibilité à cette opinion.

Néanmoins si la salinité n'était pas en cause, nous savons que la diversité végétale sur ces îles est réduite et des carences alimentaires pourraient être à l'origine du nanisme observé. On retrouverait là l'hypothèse de Lawlor (1982) sur les espèces à régime spécialisé sur le continent. Nous ne connaissons pas le régime alimentaire de M. huberti sur le continent mais nous savons que sa répartition est limitée, comparée à celle de M. erythroleucus : il ne serait donc pas étonnant que son régime alimentaire soit moins diversifié et qu'il ait donc plus de difficultés qu'un généraliste à trouver sa subsistance sur les îles.

Heaney (1978) et Lomolino (1985) ont proposé des modèles explicatifs tant du gigantisme que du nanisme pour l'ensemble des

mammifères . Dans les deux cas il s'agit d'une balance entre les disponibilités alimentaires d'une part et les pressions de compétition-prédation pour Heaney, compétition-selection des immigrants pour Lomolino, d'autre part. Le modèle de Heaney a le défaut de tenir compte de la superficie de l'île, ce qui est inutile, puisque redondant avec les pressions de compétition et prédation, et la limitation des ressources alimentaires, déjà contenues dans le modèle. Celui de Lomolino suppose que la limitation des ressources n'existe pas pour les espèces de petite taille, ce qui n'est pas toujours vrai comme l'ont montré Heaney (1978), Lawlor (1982) et nous-mêmes pour les M. huberti du Saloum. De plus Lomolino ne fait pas intervenir la prédation dans son graphique explicatif, car il doute de son influence : "There is, however, little evidence available to support the implicit assumption that small mammals avoid predation by being small, and increase in size in response to predatory release". Sur ce point précis nous sommes d'accord avec lui. Les variations de taille observées entre populations insulaires et continentales d'une même espèce de petit rongeur sont au maximum de l'ordre de 15% pour la taille et 50% pour le poids, elles peuvent difficilement se justifier par des tentatives d'évitement de la prédation : un Mastomys de 50g et un autre de 75g ont les mêmes prédateurs potentiels et n'ont toujours qu'une solution pour leur échapper : se cacher. Mais cela ne signifie pas pour autant que la prédation ne joue aucun rôle. Nous avons déjà montré (cf paragraphe précédente) que l'absence de prédation sur l'île Madeleine entraînait une augmentation de la durée de vie des Mastomys et donc du poids moyen des adultes insulaires par rapport aux continentaux. De plus les prédateurs en régulant les populations-proies ont une influence sur le niveau de la compétition interspécifique et intraspécifique qui elles aussi ont une action sur la taille individuelle. Enfin l'absence de prédateurs peut faciliter l'accès à la nourriture en permettant des déplacements plus longs et plus fréquents.

En conclusion les modifications de taille entre île et continent chez les petits rongeurs sont la résultante de plusieurs facteurs.

Le premier à considérer nous paraît être le degré d'isolement de l'île. Il faut qu'il y ait une réduction très forte, voire une coupure totale du flux génique pour que la population insulaire ait la possibilité d'évoluer indépendamment de la population continentale. Cet isolement va aussi conditionner le nombre d'espèces qui vont parvenir sur

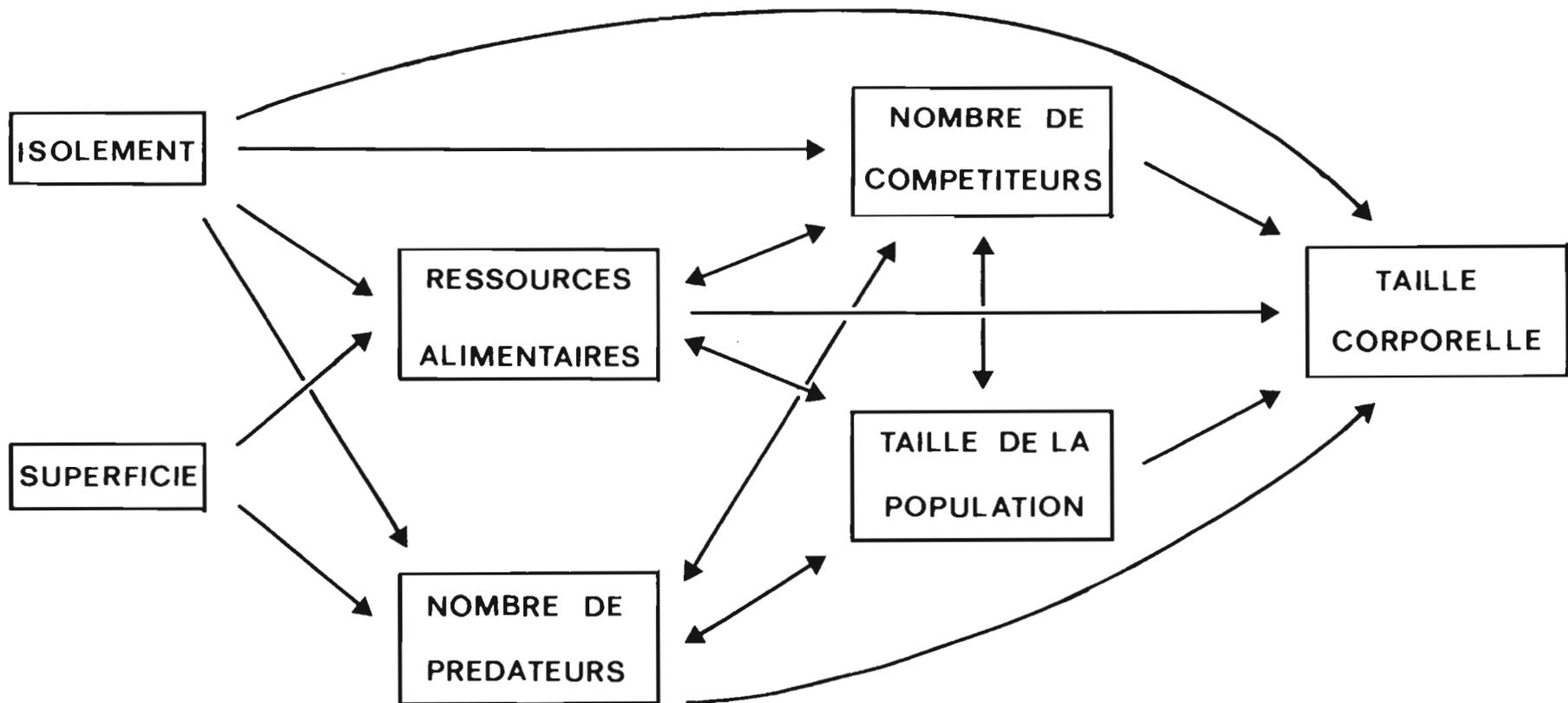


Figure n° 61: Facteurs influençant la taille des petits rongeurs insulaires

l'île : d'une part le nombre d'espèces de végétaux, c'est à dire la diversité des ressources alimentaires, d'autre part le nombre d'espèces animales c'est à dire les compétiteurs et les prédateurs.

De nombreux auteurs ont montré qu'il existait une très forte corrélation négative entre superficie de l'île et augmentation de taille. En fait ce facteur n'intervient pas directement, mais par l'intermédiaire de l'abondance et la diversité des ressources alimentaires, ainsi qu'en conditionnant le nombre et la diversité des prédateurs.

Les ressources alimentaires interviennent de trois façons différentes : le nombre de compétiteurs sera fonction de leur diversité, leur abondance va réguler la taille des populations de consommateurs, enfin leur qualité peut jouer un rôle direct sur la physiologie (et donc la taille) individuelle, tout comme la diversité et l'abondance.

La compétition interspécifique, de par son intensité peut ou non permettre un élargissement de niche alimentaire et donc secondairement une éventuelle augmentation de taille.

La compétition intraspécifique, d'ordre alimentaire ou sexuel, si elle est forte peut avoir le même effet sur la taille.

Enfin la prédation intervient à deux niveaux : celui de la taille des populations proies (intensité des compétitions inter et intraspécifique) et directement sur la taille individuelle (longévité, accès à la nourriture).

Nous avons résumé l'action de ces différents facteurs sur la taille individuelle des petits rongeurs insulaires ainsi que leurs interactions dans la figure n° 61.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM J.G., 1961.- Flore et végétation de l'île de la Madeleine (Dakar). Bull. IFAN t.XXII, ser.A, n°3: 708-715.
- ALLARD M.W., GUNN S.J. et GREENBAUM L.F., 1987.- Mensural discrimination of chromosomally characterized Peromyscus oreas and P. maniculatus. J. Mamm. 68: 402-406.
- ANGERBJORN A., 1985.- The evolution of body size in mammals on islands: some comments. Am. Nat. 125: 304-309.
- AUFFRAY J.C., 1988.- Le commensalisme chez la souris domestique: origine, écologie et rôle dans l'évolution chromosomique de l'espèce. Thèse de Doctorat, USTL Montpellier, 177pp.
- BAKER C.M., et MEESTER J., 1977.- Postnatal physical and behavioural development of Praomys (Mastomys) natalensis (A. Smith, 1834). Z. f. Säugetierkunde 42: 295-306.
- BARBAULT R., 1984.- Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens des populations? Acta Oecologica-Oecologia Génér. 5: 243-259.
- BAVERSTOCK P.R. et ADAMS M., 1987.- Comparative rates of molecular, chromosomal and morphological evolution in some Australian vertebrates, in "Rates of Evolution", Campbell & Day Eds.
- BERRY R.J., 1968.- The ecology of an island population of house mouse. J. Anim. Ecol. 37: 445-470.
- BEST T.L., SULLIVAN R.M., COOK J.A et YATES T.L., 1986 - Chromosomal, genic and morphologic variation in the agile kangaroo rat, Dipodomys agilis (Rodentia, Heteromyidae). Syst. Zool 35(3): 311-324.
- BLONDEL J., 1986.- Biogéographie évolutive. Ed. Masson, Paris, 221pp.
- BLONDEL J., 1987.- Vers une approche intégrée de la biologie des populations de mésanges. Actes Coll. Nat. CNRS Biologie des populations, Lyon 1986: 25-33
- BONHOMME F. CATALAN J. GAUTUN J.C., PETTER F. et THALER L., 1982 - Caractérisation biochimique de souris africaines référables au sous-genre Nannomys, Peters 1876. Mamalia 46(1): 110-113.
- BONHOMME F., CATALAN J., BRITTON-DAVIDIAN J., CHAPMAN V.M., NEVO E. et THALER L., 1984 - Biochemical diversity and evolution in the genus Mus. Biochemical Genetics 22(3-4): 275-303.
- BRAMBELL F.W.R. et DAVIS D.H.S., 1941.- Reproduction of the multimammate mouse Mastomys erythroleucus of Sierra Leone. Proc. Zool. Soc. Lond ser. B, 111: 1-11.

- BRITTON-DAVIDIAN J., 1985.- Différenciation génique et chromosomique chez les souris Mus musculus domesticus et Mus spretus; relation avec la distribution spatiale des populations. Thèse d'Etat, USTL Montpellier, 168pp.
- BROOKS P.M., 1982.- Aspects of the reproduction, growth and development of the four-striped field mouse, Rhabdomys pumilio (Sparrman, 1784). Mammalia 46: 53-63.
- CAPANNA E., CIVITELLI M.V. et CERASO A., 1982.- Karyotypes of Somalian rodent populations: 3. Mastomys huberti (Wroughton, 1908) (Mammalia, Rodentia). Monit. Zool. Ital. XVI (5): 141-152.
- CARTER JL et MERRITT JF., 1981.- Evaluation of swimming ability as a mean of island invasion by small mammals in coastal Virginia. Ann. Carn. Mus. Nat. Hist. 50: 31-46.
- CASE T.J., 1978.- A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. Ecology 59: 1-18.
- CHAPMAN B.M., CHAPMAN R.F. et ROBERTSON L.A.D., 1959.- The growth and breeding of the multimammate rat (Rattus mastomys natalensis) in Tanganyika territory. Proc. Zool. Soc. Lond. 133: 1-9.
- CHEESEMAN C.L., 1977.- Activity patterns of rodents in Ruwenzori National Park, Uganda. E. Afr. Wildlife J. 15: 281-287.
- CHEYLAN G., 1982.- Les adaptations écologiques et morphologiques de Rattus rattus à divers environnements insulaires méditerranéens: étude d'un cas d'évolution rapide. DEA Sciences de l'Evolution, USTL Montpellier, 66pp.
- CHEYLAN G., 1986.- Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution de populations méditerranéennes de Rattus rattus (L.); Discussion des modèles de spéciation. Thèse d'Etat, USTL Montpellier, 94pp.
- CHIDUMAYO E.N., 1980.- Ecology of rodents at an old quarry in Zambia. S. Afr. J. Zool. 15: 44-49.
- CHIDUMAYO E.N., 1984.- Observations on populations of multimammate mice at Livingstone, Zambia. Mammalia 48: 363-376.
- COETZEE C.G., 1965.- The breeding season of the multimammate mouse Praomys (Mastomys) natalensis (A. Smith) in the Transvaal Highveld. Zool. Afr. 1: 29-39.
- COETZEE C.G., 1980.- Distribution and ecology of Mastomys natalensis in South-West Africa/Namibia. S. Afr. Cancer Bull. 24: 239-250.
- CORTI M., LOY A., AZZAROLI M.L. et CAPANNA E., 1985.- Multivariate analysis of osteometric traits in Italian moles (genus Talpa). Z. Säugetierkunde. 50: 12-17.

- CREIGHTON G.K. et STRAUSS R.E., 1986.- Comparative patterns of growth and development in Cricetine rodents and the evolution of ontogeny. Evolution 40: 94-106.
- CROSS R.M., 1977.- Population studies on Praomys tulbergi (Thomas) and other rats of forest regions of Sierra Leone. Rev. Zool. Bot. Afr. 91: 345-367.
- CROWLEY M. et BOVET J., 1980.- Social synchronisation of circadian rythms in deer mice (Peromyscus maniculatus). Behav. Ecol. Soc. 7: 99-105.
- DARVICHE D. et ORSINI P., 1982.- Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: Mus spretus et Mus musculus domesticus. Mammalia 46: 207-217.
- DAVIS D.H.S., 1962.- Distribution patterns of Southern African Muridae with notes on some of their fossil antecedents. Ann. Cape Prov. Mus. II: 56-76.
- DAVIS D.H.S., 1963.- Wild rodents as laboratory animals and their contribution to medical research in South Africa. S. Afr. J. Med. Sci. 28: 53-69.
- DE GRAAF G., 1981.- The rodents of Southern Africa. Butterworth & Co Ltd, 267pp.
- DELANY M.J., 1964.- A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. Proc. Zool. Soc. Lond. 142: 347-370.
- DELANY M.J., 1975.- The rodents of Uganda. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 165pp.
- DELANY M.J. et HAPPOLD D.C.D., 1978.- Ecology of African Mammals, Longman Ed, 434pp.
- DELANY M.J. et MONRO R.H., 1985.- Growth and development of wild and captive Nile rats, Arvicanthis niloticus (Rodentia, Muridae). Afr. J. Ecol. 23: 121-131.
- DESCAMPS C., 1982.- Notes sur l'archéologie et l'histoire des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN n°92: 49-66.
- DESCAMPS C. et BARBEY C., 1968.- L'île aux serpents. Notes africaines 120: 97-109.
- DEWSBURY D.A., BAUMGARDNER D.J., EVANS R.L. et WEBSTER D.G., 1980.- Sexual dimorphism for body mass in 13 taxa of muroid rodents under laboratory conditions. J. Mamm. 61: 146-149.
- DIETERLEN F., 1967.- Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen. Z. f. Säugetierkunde 32: 1-44.
- DUPLANTIER J.M., 1982.- Les Rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon: peuplements, utilisation de l'espace et des ressources alimentaires, rôle dans la dispersion et la germination des graines. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Montpellier, 129 pp.

- ELLERMAN J.R., 1941.- The families and genera of living rodents. Brit. Mus. Nat. Hist.
- FESTINGS M.F.W., 1972.- Mouse strains identification. Nature 238: 351-352.
- FIELD A.C., 1975.- Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. E. Afr. Wildl. J. 13: 221-235.
- FOSTER J.B., 1964.- Evolution of mammals on islands. Nature 202: 234-235.
- FOUCART T., 1982.- Analyse factorielle: programmation sur micro-ordinateurs. Ed. Masson, Paris, 234pp.
- GAUTUN J.C., 1972.- Etude de la reproduction de quelques rongeurs de Côte-d'Ivoire en captivité. Rapport ORSTOM, 23pp.
- GAUTUN J.C. et SICARD B. 1985.- Records de fertilité de Mastomys huberti au Burkina Faso (ex Haute-Volta). Mammalia 49: 579-580.
- GLIWICZ J., 1980.- Island populations of rodents: their organization and functioning. Biol. Rev. 55: 109-138.
- GLIWICZ J., 1985.- Rodent community of dry African savanna: population study. Mammalia 49: 509-516.
- GOORMANS G. et CHRISTIAENSEN A.R., 1960.- Contribution à l'étude des rongeurs nuisibles aux cultures rurales dans le nord Kivu. Bull. Agric. du Congo 52: 95-106.
- GORDON D.H., 1978.- Distribution of sibling species of the Praomys (Mastomys) natalensis group in Rhodesia (Mammalia, Rodentia). J. Zool. 186: 397-401.
- GRAF J.D., 1982.- Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). Rev. Suisse Zool. 89: 749-787.
- GRANJON L., 1987.- Evolution allopatrique chez les Muridés: mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez Mastomys et Rattus. Thèse de Doctorat, USTL Montpellier, 163pp.
- GREEN C.A., GORDON D.H. et LYONS N.F., 1978.- Biological species in Praomys (Mastomys) natalensis (Smith), a rodent carrier of Lassa virus and bubonic plague in Africa. Ann. J. Trop. Med. Hyg. 27: 627-629.
- GREEN C.A., KEOGH H., GORDON D.H., PINTO M. et HARTWIG E.K., 1980.- The distribution, identification and naming of the Mastomys natalensis species complex in southern Africa (Rodentia, Muridae). J. Zool. (Lond.) 192: 17-23.
- GREENBAUM L.F., BAKER R.J. et RAMSEY P.R., 1978.- Chromosomal evolution and the mode of speciation in three species of Peromyscus. Evolution 32: 646-654.
- GRUBB P., 1978.- Patterns of speciation in african mammals. Bull. Carnegie Mus., n°6: 152-167

- GUNN S.J. et GREENBAUM L.F., 1986.- Systematic implications of karyotypic and morphologic variation in mainland Peromyscus from the Pacific Northwest. J. Mamm. 67: 294-304.
- HAFNER D.J., HAFNER J.C. et HAFNER M.S., 1979.- Systematic status of Kangaroo mice, genus Microdipodops: morphometric, chromosomal and protein analyses. J. Mamm. 60: 1-10.
- HAFNER J.C., HAFNER D.J., PATTON J.L. et SMITH M.F., 1983.- Contact zones and the genetics of differentiation in the pocket-gopher Thomomys bottae (Rodentia, Geomyidae). Syst. Zool., 32(1): 1-20
- HALLETT J.M., 1977.- Cytological and cytogenetical studies on the multimammate mouse Praomys (Mastomys) natalensis. M. Sci. Thesis, Univ of Witwatersrand, South Africa.
- HALLETT J.M., 1979.- Chromosome polymorphism in Praomys (Mastomys) natalensis in Southern Africa: diploid studies. South Afr. J. of Science 75: 413-415.
- HANNEY P., 1965.- The Muridae of Malawi (Africa, Nyasaland). J. Zool. 146: 577-633.
- HAPPOLD D.C.D., 1966.- The mammals of Jebel Marra, Sudan. J. Zool., Lond. 149: 126-136.
- HATT R.T., 1940.- Mammals collected by the Rockefeller-Murphy expedition to Tanganyika territory and the Eastern Belgian Congo. Amer. Museum Novitates n°1070: 1-8.
- HEANEY L.R., 1978.- Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (Callosciurus prevosti) of Southeast Asia. Evolution 32: 29-44.
- HICKMAN G.C. et MACHINE C., 1986.- Swimming behaviour in six species of African rodents (Cricetidae, Muridae). Acta Theriol. 31: 449-466.
- HIRATA D.N. et NASS R.D., 1974.- Growth and sexual maturation of laboratory-reared wild Rattus norvegicus, R. rattus and R. exulans in Hawaii. J. Mamm. 55: 472-474.
- HOLBROOK S.J., 1982.- Ecological inferences from mandibular morphology of Peromyscus maniculatus. J. Mamm. 63: 399-408.
- HUBBARD C.A., 1973.- Observations on the life histories and behaviour of some small rodents from Tanzania. Zool. Afr. 7: 419-449.
- HUBERT B., 1977.- Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. La Terre et la Vie 31: 33-100.
- HUBERT B., 1982.- Ecologie des populations de deux rongeurs sahélo-soudaniens à Bandia (Sénégal), Thèse d'Etat, Univ. Paris-Sud, 448pp.

- HUBERT B. et ADAM F., 1975. Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. Mammalia 39: 597-613.
- HUBERT B. et ADAM F., 1985.- Outbreaks of Mastomys erythroleucus et Taterillus gracilis in the Sahelo-Sudanian zone in Senegal. Acta Zool. Fennica 173: 113-117.
- HUBERT B., ADAM F. et POULET A., 1973.- Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. Mammalia 37: 78-87.
- HUBERT B., GILLON D. et ADAM F., 1981.- Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia, Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal). Mammalia 45: 1-30.
- HUBERT B., LEPRUN J.C. et POULET A., 1977.- Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs du Sénégal. Mammalia 41: 35-59.
- HUBERT B., MEYLAN A., PETTER F., POULET A. et TRANIER M., 1983.- Different species in genus "Mastomys" from Western, Central and Southern Africa (Rodentia, Muridae). Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sc. Zool. 237: 143-148.
- ISKANDAR D.T., 1984.- Evolution génétique de la superfamille des Muroïdés révélée par électrophorèse classique et électrophorèse séquentielle. Thèse de 3^{ème} cycle, USTL Montpellier, 90pp.
- ISKANDAR D., DUPLANTIER J.M., BONHOMME F., PETTER F. et THALER L., 1987.- Mise en évidence de deux espèces jumelles sympatriques du genre Hylomyscus dans le Nord-Est du Gabon. Mammalia, à paraître.
- JACQUART T., 1986.- Etude de la variabilité des gènes nucléaires et mitochondriaux chez l'espèce Mus spretus (Lataste, 1883) sur l'ensemble de son aire de répartition, Thèse de 3^{ème} cycle USTL Montpellier, 122pp.
- JOHNSTON H.L. et OLIFF W.D., 1954.- The oestrous cycle of female Rattus (Mastomys) natalensis (Smith) as observed in laboratory. Proc. Zool. Soc. London 124: 605-613.
- JOTTERAND M., 1972.- Le polymorphisme chromosomique des Mus (Leggada) africains: cytogénétique, zoogéographie, évolution. Rev. Suisse Zool. 79: 287-359.
- KAMINSKI M. et PETTER F., 1984.- Variabilité électrophorétique des protéines et enzymes sanguins comparée chez quelques Muridés africains: Arvicanthis niloticus, Mastomys erythroleucus et Mastomys huberti. Bull. Soc. Zoo. Fr. 110: 399-409.
- KAMINSKI M., SYKIOTIS M., DUPLANTIER J.M. et POULET A., 1987.- Electrophoretic variability of blood proteins among populations of two genera of African rodents: Arvicanthis and Mastomys from Senegal. Genetic polymorphism and geographic differences. Bioch. Syst. and Ecol. 15: 149-165.

- KILPATRICK W.C., 1981.- Genetic structure of insular populations. in "Mammalian Population genetics". Smith M.H. et Joule J. Eds, Georgia Press, Athens.
- KINGDON J. 1974.- East African Mammals; Vol. IIB : Hares and rodents. London, Academic Press.
- KRAL B., 1970.- Non-robertsonian variability of karyotype in rats of the subgenus Mastomys. Zool. Listy 20: 39-49.
- LAWLOR T.E., 1982.- The evolution of body size in mammals: Evidence from insular populations in Mexico. Am. Nat. 119: 54-72.
- LEROUX M., 1980.- Climat in "Atlas du Sénégal", Ed. Jeune Afrique: 12-17.
- LIDICKER W.Z. Jr, 1973.- Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics. Ecol. Monog. 43: 271-302.
- LO M. et MAYNART G., 1977.- Excursion au Parc national des îles de la Madeleine (Île aux Serpents): compte-rendu botanique. Bull. AASNS n°57: 3-12.
- LODEWIJCKX E., VERHAGEN R. et VERHEYEN W.N., 1984.- Activity patterns of wild wood mice, Apodemus sylvaticus (L.) from the belgian northern campine. Annls. Soc. r. Belg. 114: 291-301.
- LOMOLINO M.V., 1985.- Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. Am. Nat. 125: 310-316.
- LOMOLINO M.V., 1986.- Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction and interactive effects. Biol. J. of Lin. Soc. 28: 1-21.
- LYONS N.F., GREEN C.R., GORDON D.H et WALTERS C.R., 1977.- G-banding chromosome analysis of Praomys natalensis (Smith) (Rodentia, Muridae) from Rhodesia: I- 36 chromosomes populations. Heredity 38: 197-200.
- LYONS N.F., GORDON D.H. et GREEN C.A., 1980.- G-banding chromosome analysis of species A of the Mastomys natalensis complex (Smith, 1834) (Rodentia, Muridae). Genetica 54: 209-212.
- MAC ARTHUR R.H. et WILSON E.O., 1963.- An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 17: 373-387.
- MAC ARTHUR R.H. et WILSON E.O., 1967.- The theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press, 203pp.
- MAIGA M.S., 1984.- Etude des bilans hydrique et énergétique de quelques rongeurs africains en captivité. Mammalia 48: 3-41.
- MATTHEY R., 1954.- Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridés. Caryologia VI: 1-44.

- MATTHEY R., 1955.- Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae: problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. Rev. Suisse Zool. 62: 163-206.
- MATTHEY R., 1958.- Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). Acta Tropica 15: 97-117.
- MATTHEY R., 1965.- Etudes de cytogénétique sur des Muridae africains appartenant aux genres Arvicanthis, Praomys, Acomys et Mastomys (Rodentia). Mammalia 29: 228-249.
- MATTHEY R., 1966a.- Cytogénétique et taxonomie des rats appartenant au sous-genre Mastomys Thomas (Rodentia, Muridae). Mammalia 30: 105-119.
- MATTHEY R., 1966b.- Une inversion péracentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsonien dans une population de Mastomys (Rodentia, Muridae). Chromosoma (Berl.) 18: 188-200.
- MATTHEY R., 1970.- L'éventail robertsonien chez les Mus (Leggada) africains du groupe minutoïdes-musculoïdes. Rev. Suisse Zool. 77: 625-629.
- MAYR E., 1974.- Populations, espèces et évolution. Ed. Hermann, Paris, 496pp.
- MEESTER J., 1960.- Early post-natal development of multimammate mice Rattus (Mastomys) natalensis (A. Smith). Annals Trans. Mus. 24: 35-52.
- MEESTER J. et HALLETT A.F., 1970.- Notes on early post-natal development in certain southern African Muridae and Cricetinae. J. Mamm. 51: 703-711.
- MELTON R.H., 1982.- Body size and island Peromyscus: A pattern and a hypothesis. Evol. Theory 6: 113-126.
- MICHEL P. et SALL M., 1980.- Modelé et sols in "Atlas du Sénégal", Ed. Jeune Afrique: 4-7.
- MISONNE X., 1969 - African and Indo-australian muridae: evolutionary trends. - Mus. Roy. Afr. Cent. Tervuren, n° 172: 219 p.
- MONY L., CHARPENTIER J., DAUZAT M. et CHANELET J. 1978.- Méthode d'analyse et de mesure des comportements. Application à l'activité globale nocturne du Rat. C.R. Séances Soc. Biol. 172: 437-444.
- NATALINI J.J., 1978.- Circannual activity rythm of the mongolian gerbil Meriones unguiculatus. Trans. Ill. State Acad. Sci. 71: 39-50.
- NAVAJAS Y NAVARRO M., 1986.- Facteurs sélectifs et stochastiques de la différenciation de populations insulaires de Mus musculus domesticus: analyse à divers niveaux d'intégration (génome, individu, population). Thèse de doctorat, USTL Montpellier, 91pp.
- N'DIAYE P., 1980.- Végétation et faune in "Atlas du Sénégal", Ed Jeune Afrique: 18-19.

- NEAL B.R., 1970.- The habitat distribution and activity of a rodent population in Western Uganda with particular reference to the effect of burning. Rev. Zool. Bot. Afr. LXXXI, 1-2: 30-49.
- NEAL B.R., 1977.- Reproduction of the multimammate rat Praomys (Mastomys) natalensis (Smith), in Uganda. Z. f. Säugetierkunde 42: 221-231.
- NEVO E., GUTTMAN R., HABER M. et EREZ E., 1982.- Activity patterns of evolving mole rats. J. Mamm. 63: 453-463.
- NEVO E., BEILES A. et BEN-SHLOMO R., 1984.- The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates, in "Evolutionary dynamics of genetic diversity". G.S. Moni Ed., Lecture notes in biomathematics 53: 13-213.
- NEVO E., TCHERNOV E. et BEILES A., (à paraitre) - Morphometrics of speciating mole rats: adaptative differenciation in ecological speciation.
- NORMAN F.L. et BAUDINETTE R.V., 1969.- Water economy and salt balance of an insular population of Rattus rattus L. J. Mamm. 50: 487-493.
- OLIFF W.D., 1953.- The mortality, fecundity and intrinsic rate of natural increase of the multimammate mouse Rattus (Mastomys) natalensis (Smith) in the laboratory. J. Anim. Ecol. 22: 217-226.
- ORSINI P., 1982.- Facteurs régissant la répartition des souris en Europe: intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. Thèse de 3^{ème} cycle, USTL Montpellier, 134pp.
- ORSINI P. et CHEYLAN G., 1983.- Les rongeurs de Corse: modifications de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire. Coll. Int. Vert. Terr. Dulc. Iles Méd., Evisa, Oct.83.
- PASTEUR N., WORMS J., THOHARI M. et ISKANDAR D., 1982.- Genetic differentiation in Indonesian and French rats of the subgenus Rattus. Bioch. Syst. Ecol. 10: 191-196.
- PASTEUR N., PASTEUR G., BONHOMME F., CATALAN J. et BRITTON-DAVIDIAN J., 1987.- Manuel d'électrophorèse appliquée à la génétique des populations. Ed. Techniques et Documentations, Paris.
- PATTON J.L., YANG S.Y. et MYERS P., 1975.- Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (Rattus rattus) of the Galapagos archipelago, Ecuador. Syst. Zool. 24: 296-310.
- PATTON J.L., BAKER R.J. et AVISE J.C., 1981.- Phenetic and cladistic analysis of biochemical evolution in Peromyscine rodents, in "Mammalian population genetics". Smith et Joule Eds, Univ. Georgia Press, Athens.
- PERRIN M.R., 1981.- Notes on the activity patterns of 12 species of southern African rodents and a new design of activity monitor. S. Afr. J. Zool. 16: 248-258.

- PETTER F., 1957.- Remarques sur la systématique des Rattus africains et description d'une forme nouvelle de l'Aïr. Mammalia 11: 125-132.
- PETTER F., 1974.- Facteurs de répartition des rongeurs sahariens et périsahariens, in "Recherches écologiques relatives au développement des zones arides (déserts méditerranéens) à précipitations hivernales." Pub. Spéc. n°39, Dept. des Pub. Scient. Orga. de Rech. Agro. Israël, pp 91-97.
- PETTER F., 1977.- Les rats à mamelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: Mastomys erythroleucus (Temminck, 1853) et Mastomys huberti (Wroughton, 1908). Mammalia 41: 441-444.
- PETTER F., CHIPPAUX A. et MONMIGNAUT C., 1964.- Observations sur la biologie, la reproduction et la croissance de Lemniscomys striatus (Rongeur, Muridé). Mammalia 28: 620-627.
- PIRLOT P.L., 1957.- Croissance et maturité sexuelle chez Mastomys coucha Smith. Mammalia 21: 385-395.
- POULET A., 1972. Caractéristiques spatiales de Taterillus pygargus dans le Sahel sénégalais. Mammalia 36: 579-606.
- POULET A., 1972.- Recherches écologiques sur une savanne sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal: Mammifères. La Terre et la Vie 26: 440-472.
- POULET A.R., 1982.- Pullulation de Rongeurs dans le Sahel: mécanismes et déterminisme du cycle d'abondance de Taterillus pygargus et d'Arvicanthis niloticus (Rongeurs, Gerbillidés et Muridés) dans le Sahel du Sénégal de 1975 à 1977. Thèse d'Etat, Univ. Paris VI, 367 pp.
- RAHM U., 1970.- Notes sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale du Congo. Rev. Suisse Zool. 77: 635-646.
- REICHSTEIN H., 1967.- Populationsstudien an steppenbeohnenden Nagetieren Ostafrikas. Z. f. Säugetierkunde 32: 309-313.
- REQUIRAND C., POULIQUEN O., GRANJON L. et CROSET H., 1988.- Description et utilisation d'un système automatisé de compteurs de passages pour micro-mammifères. Mammalia, sous presse.
- RIKART E.A., 1977.- Reproduction, growth and development in two species of cloud forest Peromyscus from southern Mexico. Occas. papers of Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 67: 1-22.
- ROBBINS C.B., KREBS J.W. et JOHNSON K.M., 1983.- Mastomys (Rodentia, Muridae) species distinguished by hemoglobin pattern differences. Am J. Trop. Med. Hyg. 32: 624-630.
- ROBBINS L.W., SMITH M.H., WOOTEN M.C. et SELANDER R.K., 1985.- Biochemical polymorphism and its relationship to chromosomal and morphological variation in Peromyscus leucopus and Peromyscus gossypinus. J. Mamm. 66: 498-510.

- ROBERTS A., 1926.- Some new south african mammals and some change in nomenclature. Ann. Trans. Mus. 11: 245-263.
- ROSEVEAR D.R., 1969.- Rodents of West Africa. British Museum (Natural History), London.
- SAINT-GIRONS M.C. et PETTER F., 1965.- Les Rongeurs du Maroc. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, série Zoologie n°31.
- SCHNELL G.D., BEST T.L. et KENNEDY M.L., 1978.- Interspecific morphologic variation in Kangaroo rats (Dipodomys): degree of concordance with genic variation. Syst. Zool. 27: 34-48.
- SEABRIGHT G., 1971.- A rapid banding technique for human chromosomes. Lancet, ii: 971-972.
- SHEPPE W.A.C., 1973.- Note on Zambia rodents and shrews. The Puku 7: 167-190.
- SICARD B., 1987.- Mécanismes écologiques et physiologiques de régulation des variations régulières et irrégulières de l'abondance des Rongeurs du Sahel (Burkina-Faso). Thèse d'Etat, USTL Montpellier.
- SMITH A., 1834.- African Zoology: Mammalia. South African Quarterly Journal 2: 156-157.
- SMITH M.F., 1981.- Relationships between genetic variability and niche dimensions among coexisting species of Peromyscus. J. Mamm. 62: 273-285.
- SMITHERS R.H.N., 1971.- The mammals of Botswana. Mem. Nat. Mus. Rhod. 4: 1-340.
- SMITHERS R.H.N. et WILSON V.J., 1979.- Check-list and atlas of the mammals of Zimbabwe. Trustees of Nat. Mus. and Monuments.
- SONDAAR P.Y., 1977.- Insularity and its effects on mammal evolution, in "Patterns in Vertebrate evolution", Hecht, Goody & Hecht Eds.: 671-707.
- STANGL F.B. et BAKER R.J., 1984.- Evolutionary relationships in Peromyscus: congruence in chromosomal, genic and classical data sets. J. Mamm. 65: 643-654.
- SUMNER A.T., 1972.- A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Exp. Cell Res. 75: 304-305.
- TAMARIN R.H., 1977.- Reproduction in the island beach vole, Microtus breweri, and the mainland meadow, Microtus pennsylvanicus, in Southeastern Massachusetts. J. Mamm. 58: 536-548.
- TAYLOR K.D., 1968.- An outbreak of rats in agricultural areas of Kenya in 1962. E. Afr. Agric. For. J. 34: 66-77.

- TAYLOR K.D. et GREEN M.G., 1976.- The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool. (Lond.) 180: 367-389.
- TCHERNOV E., 1968.- Succession of rodent faunas during the upper Pleistocene of Israël. Ed. Paul Parey, Berlin, 152pp.
- THALER L., 1973.- Nanisme et gigantisme insulaire. La Recherche 4(37): 741-750.
- THALER L., BONHOMME F. et BRITTON-DAVIDIAN J., 1981.- Processes of speciation and semi-speciation in the house mouse. Symp. Zool. Soc. Lond., n°47: 27-41
- THOMAS O., 1915.- List of mammals (exclusive of Ungulata) collected on the Upper Congo by Dr. Christy for the Congo Museum, Tervuren. Ann. Mag. Nat. Hist. 8: 465-481.
- THORPE R.S., CORTI M. et CAPANNA E., 1982.- Morphometric divergence of robertsonian populations species of Mus: a multivariate analysis of size and shape. Experientia 38: 920-922.
- TRANIER M., 1974a.- Parenté des Mastomys du Maroc et du Sénégal (Rongeurs, Muridés). Mammalia 38: 558-560.
- TRANIER M., 1974b.- Polymorphisme chromosomique multiple chez des Taterillus du Niger (Rongeurs, Gerbillidés). C.R. Acad. Sci. Paris, t278, série D: 3347-3350
- TROUESSART E.L., 1881.- Catalogue des mammifères vivants et fossiles. Bull. soc. Etud. scient. Angers: 177-209.
- VAN DER STRAETEN E., 1979.- Biometrical relationship between Praomys, Myomys, Mastomys and Myomyscus (= Praomys complex) (Mammalia, Muridae). Afr. Small Mam. Newsl. 3: 27-30.
- VAN ROMPAEY J., VERHEYEN W. et SELENS M., 1984.- Genetic differences between three species of pigmy mice in Rwanda (Africa). Rev. Zool. Afr. 98: 886-894.
- VAN VALEN L., 1973.- Patterns and the balance of nature. Evol. Theor. 1: 31-49.
- VEENSTRA A.J.F., 1959.- The behaviour of the multimammate mouse, Rattus (Mastomys) natalensis. Anim. behav. 3: 195-206.
- VERHEYEN W, MICHIELS M. et VAN ROMPAEY J., 1986.- Genetic differences between Lophuromys flavopunctatus Thomas 1888 and Lophuromys woosmani Thomas 1906 in Rwanda (Rodentia, Muridae). Cimbebasia ser.A, 8: 141-145.

- VIEGAS-PEQUIGNOT E., DUTRILLAUX B., PROD'HOMME M. et PETTER F., 1983.- Chromosomal phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. Cytogenet. Cell Genet. 35: 269-278.
- VIEGAS-PEQUIGNOT E., PETIT D., BERNAZZOU T., PROD'HOMME M., LOMBARD M., HOFFSCHIR F., DESCAILLEAUX J., et DUTRILLAUX B., 1986.- Phylogénie chromosomique chez les Sciuridae, Gerbillidae et Muridae et étude d'espèces appartenant à d'autres familles de rongeurs- Mammalia 50(n° spécial): 164-202.
- WAYNE R.K. et O'BRIEN S.J., 1986.- Empirical demonstration that structural genes and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains. J. Mamm. 86: 441-449.
- WHITE M.J.D., 1968.- Models of speciation. Science 159: 1065-1070.
- WILSON V.J., 1975.- Mammals of the Wankie National Park, Rhoderia- Mem. Nat. Mus. Rhod 5: 1-147.
- ZIMMERMAN E.G., KILPATRICK C.W. et HART B.J., 1978.- The genetics of speciation in the rodent genus Peromyscus- Evolution 32(3): 565-579.

ANNEE : 1988

AUTEUR : Duplantier Jean-marc

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC
(MONTPELLIER II)

RESUME :

Des populations du genre Mastomys, ont été étudiées au Sénégal sous les aspects suivants: caryologie, électrophorèse, biométrie, reproduction, croissance et rythmes d'activité.

Nous avons tout d'abord établi l'existence de 3 espèces sympatriques au lieu des deux précédemment reconnues. Leurs relations phylogénétiques sont discutées.

La structure populationnelle de chacune des espèces est déterminée par l'observation de la variabilité intraspécifique pour les différents paramètres cités ci-dessus. Le cas des populations insulaires a été plus particulièrement développé.

Enfin à partir des critères systématiques mis en évidence, nous avons pu déterminer la répartition biogéographique et écologique des différentes espèces.

MOTS-CLES :

Mastomys
Sénégal
Génétique
Evolution
Reproduction
Systématique
Répartition
Insularité