

ETUDES DES RELATIONS SOCIALES DANS PLUSIEURS POPULATIONS DU GENRE *MASTOMYS* (RONGEUR, MURIDE) AU SENEGAL: IMPLICATIONS EVOLUTIVES

L. GRANJON, J.-M. DUPLANTIER et J. CASSAING

version 36

Summary

The social structures of populations of the three *Mastomys* species from Senegal were assessed through multiple captures as well as dyadic encounters. It appears that an insular population of *M. erythroleucus* was characterized by a low level of aggressiveness between individuals, compared to that in two continental populations. On the other hand, a commensal population of *M. sp. 3* showed a high level of aggressiveness between males, and a polygamous and familial structure, as compared to two populations of *M. huberti*, its sibling species. These results, when related to the ecological situations in which these populations live, can be interpreted in terms of the evolutionary implications of social parameters on genetic structure.

L'étude des populations dans une optique évolutive prend en compte, en amont, leurs caractéristiques démographiques, biogéographiques et écologiques. En aval, les paramètres biométriques et génétiques permettent de quantifier leur stade de différenciation. A l'interface entre ces deux séries de données, se placent celles concernant les relations individuelles et les structures sociales des populations, conditionnées par l'environnement *sensu lato* et influençant directement la structure génétique de ces populations. Leur étude doit donc permettre une meilleure compréhension des phénomènes de différenciation observés.

Par l'étude de certains paramètres des structures sociales, comme la nature des interactions entre membres d'un groupe, la tolérance entre individus, des notions telles que l'unité de reproduction, la taille efficace d'une population, le degré de fixation des comportements observés, peuvent être appréhendées, ces notions étant prépondérantes dans les phénomènes de propagation ou de fractionnement génétique. Complétées par les données concernant l'écologie et la dynamique des populations considérées, les notions précédemment définies peuvent amener à proposer des scénarios évolutifs de ces populations. C'est ce que nous allons tenter de faire, le modèle choisi étant un Rongeur Muridé du genre *Mastomys*, représenté par trois espèces au Sénégal.

Situation du problème

Jusqu'à récemment, on connaissait seulement deux espèces du genre *Mastomys* au Sénégal (Petter, 1977):

- *M. huberti*, de couleur grise à noire, vivant préférentiellement en extérieur dans les milieux humides, et à caryotype standard $2n = 32$;
- *M. erythroleucus*, à dos brun roux et ventre blanc, commensal ou sauvage, et à caryotype standard $2n = 38$.

Une troisième espèce vient d'être mise en évidence au Sénégal, indiscernable morphologiquement de la première à l'oeil nu, mais caractérisée par un mode de vie exclusivement commensal, au Sénégal tout au moins, et par un caryotype différent. Le



nombre diploïde de cette espèce est de $2n = 32$ comme celui de *M. huberti*, mais le nombre fondamental est de 58 contre 48 seulement chez *M. huberti*, soit un plus grand nombre de chromosomes métacentriques chez cette troisième espèce (tableau 1). Cette dernière n'a pas encore été nommée, elle se rapprocherait de *M. natalensis* ou de *M. coucha*, espèces à large répartition en Afrique.

Tableau 1: Caractéristiques caryologiques, biogéographiques et écologiques des espèces du genre *Mastomys* au Sénégal.

Espèce	Caryotype	Répartition Géographique	Ecologie
<i>M. erythroleucus</i>	$2n = 38$	ensemble du Sénégal	ubiquiste (sauvage et commensal)
<i>M. huberti</i>	$2n = 32$ NF = 48	ensemble du Sénégal	surtout en extérieur (parfois commensal)
<i>M. sp. 3</i>	$2n = 32$ NF = 58	sud-est du Sénégal	exclusivement commensal

L'écologie de ces espèces est d'ores et déjà assez bien connue, au moins pour *M. erythroleucus* et *M. huberti* (Hubert et al., 1973; Hubert et Adam, 1975; Hubert, 1977). La biométrie et la génétique des trois espèces sont actuellement en cours d'étude, ainsi que leur éco-éthologie.

De ce dernier point de vue, deux problèmes particuliers, concernant des populations des trois espèces précédemment décrites se trouvant dans des situations écologiques bien déterminées, vont être abordés ici:

- D'une part, on comparera une population insulaire de *M. erythroleucus* à plusieurs populations continentales de la même espèce. Cette population vit sur une île distante de 3 km du continent et elle en est isolée depuis environ 7000 ans, la rupture totale du flux génique avec les populations continentales pouvant dater de 1000 à 2000 ans. Cette population a développé depuis quelques unes des caractéristiques généralement observées dans les populations insulaires de Rongeurs (Gliwicz, 1980): stabilité démographique à haute densité, gigantisme morphologique et grande longévité des individus, maturité sexuelle retardée, ...
- D'autre part, on pourra caractériser du point de vue social une population de *Mastomys.sp.3*, espèce, commensale donc, par rapport à des populations sauvages et semi-commensales de *M. huberti*, espèce jumelle de cette nouvelle espèce.

Protocoles utilisés

Les paramètres mis en évidence sont de deux types essentiels:

- La composition des associations interindividuelles est estimée grâce à des captures multiples réalisées à l'aide de pièges à trappes où plusieurs individus peuvent entrer successivement pendant une nuit. Sont également prises en compte les captures multiples enregistrées dans des pièges simples où plusieurs animaux peuvent se faire prendre s'ils entrent simultanément dans le piège. Dans ce dernier cas, on peut penser que la capture multiple indique une réelle affinité entre les animaux pris, et non seulement une simple proximité spatiale. Dans le cas de captures avec les pièges "répétitifs", on peut estimer que des animaux s'évitant naturellement ne se capturent pas ensemble, le stimulus olfactif que représente un animal capturé devant être suffisant pour empêcher ou non l'entrée dans

le même piège d'un autre individu (Ralls, 1971; Getz, 1972; Reich et Tamarin, 1980; Cassaing, sous presse). De ce fait, les résultats des deux types, qui n'ont d'ailleurs pas montré de différences notables, seront traités ensemble et permettront d'avoir une idée de la structure sociale des populations concernées, par l'intermédiaire des associations interindividuelles rencontrées.

- Le mode d'interaction entre individus est déduit des résultats de confrontations dyadiques en enceinte neutre. Les animaux venant du terrain et soumis à ces tests le sont dans un délai de moins de cinq jours après leur capture. Ceci permet d'éviter d'éventuels effets liés à un trop long séjour en captivité des individus en question. D'autre part, ces animaux ont dans la mesure du possible été choisis de façon à ce qu'ils aient pu être en contact dans le milieu naturel. Toutes ces précautions visent à rendre les résultats observés le plus proche possible de ce qui peut se passer sur le terrain. Pendant 10 mn, deux individus, mâles en général, sont opposés dans un terrarium, et tous les actes et postures de comportement appartenant aux trois catégories décrites ci-dessous sont notés (cf. Cassaing, 1984):

- + actes et postures d'investigation sociale: Approche, Flairement, Suite, Toilettage mutuel et Contacts corporels
- + actes et postures agressives: Attaque, Poursuite, Combat, Posture offensive
- + actes et postures défensives: Evitement, Fuite, Posture défensive et Soumission.

Les résultats sont exprimés, pour chaque échantillon testé, en:

- pourcentage de chaque catégorie d'actes par rapport au total des actes;
- pourcentage de confrontation montrant le groupe d'actes considéré, par rapport au total des confrontations, ceci afin de donner une idée de la variabilité existant dans l'échantillon.

Ces indices permettent donc de caractériser les populations d'où proviennent les échantillons testés, d'une part grâce aux types d'associations interindividuelles préférentiellement observées, d'autre part par des modes d'interactions comportementales. Ils ne préjugent évidemment pas du comportement d'un individu particulier de ces populations.

Résultats et commentaires

Population insulaire

D'un point de vue comportemental, il apparaît que la population insulaire de *M. erythroleucus* se distingue de ses homologues continentales. En effet, les tests de confrontation montrent une répartition des comportements très différente entre la population insulaire et deux populations continentales (figure 1 et tableau 2): les mâles insulaires effectuent beaucoup moins d'actes et postures de type agression-défense (10,2% pour la somme des deux catégories, réalisées par moins de 25% des individus), les actes d'investigation étant de beaucoup majoritaires, et en particulier les flairements. Halpin et Sullivan (1978) trouvent la même différence entre une population insulaire et une population continentale de *Peromyscus maniculatus*.

Or, ces différences se retrouvent au niveau de la descendance, née et élevée en animalerie, d'individus de la population insulaire et d'une des deux populations continentales. Ceci tendrait donc à prouver que ces comportements sont, pour une part au moins, fixés génétiquement. Ce phénomène pourrait être d'une importance majeure dans les problèmes de différenciation des populations qui nous intéressent, étant donné le rôle crucial des comportements dans ces mécanismes, comme nous le verrons plus loin.

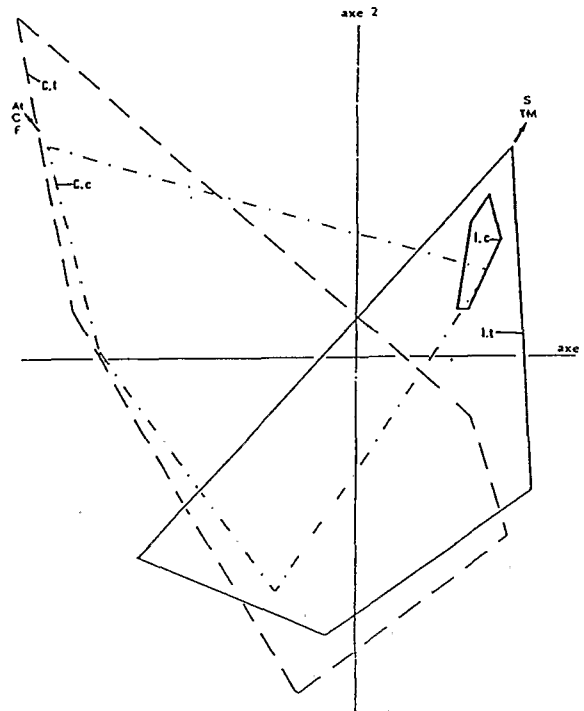


Figure 1: Plan 1 x 2 de l'AFC réalisée à partir des nombres d'actes et postures de comportement notés lors des confrontations dyadiques entre mâles de 4 lots de *Mastomys erythroleucus*:

- C. t = continentaux provenant du terrain
- C.c = F1 de continentaux née en captivité
- I.t = insulaires provenant du terrain
- I.c = F1 d'insulaires née en captivité

(At = Attaque - C = Combat - F = Fuite - S = Suite - TM = Toilettage Mutuel).

Tableau 2: Fréquence d'actes et postures de comportement et taux de confrontation montrant ces actes et postures (entre parenthèses) lors de confrontations dyadiques (entre mâles de différentes populations de *Mastomys erythroleucus*).

	Investigation Sociale	Agression	Défense
Terrain (17)	89,8 % (100 %)	3,8 % (17,6 %)	6,4 % (23,5 %)
Ile Madeleine Captivité (4)	100,0 % (100 %)	0,0 % (0,0 %)	0,0 % (0,0 %)
Terrain (8)	51,5 % (100 %)	22,6 % (62,5 %)	26,0 % (75,0 %)
Niayes Captivité (9)	57,7 % (100 %)	26,4 % (78,0 %)	15,8 % (78,0 %)
Casamance (Terrain)	60,2 %	17,2 %	22,6 %

Ces résultats sont tout à fait cohérents avec ceux des captures multiples enregistrés sur l'île. Sur l'île donc, les associations entre mâles adultes sont assez fréquentes, il ne semble pas y avoir d'évitement entre eux (tableau 3). Le léger déficit en associations entre femelles

adultes n'est pas significatif, mais n'en reflète pas moins une tendance confirmée par le fait que dans trois captures multiples impliquant deux femelles adultes ou plus, des combats violents ont opposé ces femelles, chose qui n'a jamais été observée chez les mâles. De plus, des tests de confrontation dyadique réalisés entre femelles ont montré un pourcentage d'interactions agressives et défensives plus important que chez les mâles (19% vs 10,2%). Ces comportements pourraient être le fait d'une certaine catégorie de femelles, que l'on pourrait qualifier de "dominantes", ou bien être liés à leur état physiologique instantané (période de reproduction, etc.).

Tableau 3: Répartition des associations par sexe chez les *M. erythroleucus* adultes de l'île Madeleine, à partir des résultats des captures doubles et triples.

	mâle-mâle	mâle-femelle	femelle-femelle
Nombre observé	30	55	16
Nombre théorique	25,25	50,5	25,25

Cas des *Mastomys* "noirs" (*M. huberti* + *M. sp. 3*)

Après la mise en évidence de l'existence d'une troisième espèce de *Mastomys* au Sénégal par la caryologie, on s'est aperçu que cette nouvelle espèce était inféodée à la partie sud-est du pays, et y menait un mode de vie exclusivement commensal, contrairement à son espèce jumelle, *M. huberti*, qui est la plupart du temps trouvée en extérieur. On pouvait dès lors s'attendre à trouver des différences d'ordre social et comportemental entre ces espèces.

En effet les confrontations dyadiques entre mâles de cette nouvelle espèce montrent un pourcentage d'actes agressifs et défensifs très élevé, la somme des actes de ces deux catégories représentant un total supérieur à celui des actes d'investigation (tableau 4). Par comparaison, les deux populations de *M. huberti* présentent un taux d'agressivité des mâles bien inférieur, même pour la population semi-commensale. Il est toutefois intéressant de noter que le pourcentage de confrontations où l'on observe des actes et postures offensifs et défensifs est sensiblement le même dans l'échantillon de *Mastomys sp.3* que dans ceux des deux populations de *M. huberti*. Il y aurait donc deux catégories de mâles dans les populations commensales: des mâles très agressifs, et d'autres beaucoup moins, ces derniers apparaissant d'ailleurs très peu actifs lors des confrontations. Il est difficile toutefois de conclure à une structure sociale de type hiérarchisée dans ces populations, les actes de soumission (qui sont un indice de ce genre de relations), étant très peu fréquents.

Tableau 4: Fréquence d'actes et postures de comportement et taux de confrontation montrant ces actes et postures (entre parenthèses) lors de confrontations dyadiques (entre mâles de populations de *M. sp. 3* et *M. huberti*).

	Investigation Sociale	Agression	Défense
<i>Mastomys sp. 3</i> (12)	43,3 % (100 %)	28,1 (58,3 %)	28,6 % (66, 7 %)
<i>M. huberti</i> NIAYES (16)	80,4 % (100 %)	5,9 % (56,3 %)	12,8 % (68, 8 %)
SALOUUM (8)	74,3 % (100 %)	12,2 % (50,0 %)	13,5 % (50,0 %)

Là encore, les résultats des confrontations dyadiques, pour l'espèce commensale, sont tout à fait en accord avec ceux des captures multiples (tableau 5): on observe en effet un déficit d'associations entre mâles adultes, accompagné d'un excès net de captures de femelles adultes ensemble. Ceci traduit en fait l'existence de groupes, probablement familiaux, constitués d'un mâle adulte, de plusieurs femelles adultes et d'un nombre variable de juvéniles et de subadultes. C'est ce qui est apparu lors de captures fleuves où jusqu'à 13 individus ont été pris dans le même piège, en une nuit ! Ces groupes peuvent représenter des unités de reproduction, des dèmes, mais pour l'affirmer, il faudrait avoir une idée des déplacements effectués par les individus de cette espèce dans les villages où on les trouve. Si ces mouvements étaient réduits, on pourrait alors parler de dèmes qui auraient une répartition calquée sur l'habitat humain de cette région, à savoir qu'à une case d'habitation humaine, ou à un petit nombre de cases, correspondrait un dème de *Mastomys*.

Tableau 5: Répartition des associations par sexe chez les *M. sp. 3* adultes du Sénégal Oriental, à partir de l'ensemble des captures multiples.

	mâle-mâle	mâle-femelle	femelle-femelle
Nombre observé	12	36	53
Nombre théorique	25,25	50,5	25,25

Implications évolutives

Grâce à ces deux exemples, on peut donc voir que les résultats obtenus, en complétant les données d'écologie, de dynamique de population et de génétique, permettent d'avancer des hypothèses quant au devenir évolutif des populations (tableau 6). Ainsi, la population insulaire de *M. erythroleucus*, qui reste par ailleurs à un niveau de densité relativement élevé et dont les individus montrent des capacités de déplacements importants, est également caractérisée par une grande tolérance entre ses membres et un faible niveau d'agressivité inter-mâles. L'ensemble de ces résultats donne l'image d'une structure à l'intérieur de laquelle le flux génique peut être intense, ceci permettant alors un maintien de la variabilité génétique dans cette population insulaire qui, si elle ne présentait pas ces aménagements, verrait probablement son taux de polymorphisme chuter plus rapidement. Il semble en effet que les *M. erythroleucus* de l'île Madeleine conservent une bonne partie de la variabilité électrophorétique caractérisant les populations continentales de l'espèce. A l'opposé, les *Mastomys sp.3* commensaux du Sénégal oriental, avec leur structure familiale et polygamique de population, sont plus susceptibles de montrer une structuration génétique importante; des données complémentaires concernant la dynamique de ces populations et les déplacements individuels sont nécessaires pour répondre à cette question. Tous les intermédiaires entre ces deux situations peuvent exister, conditionnés par la structure de l'habitat, la disponibilité des ressources, et les compétences spécifiques (tableau 6). En retour, ces types de structuration des populations sont susceptibles de déterminer leurs stratégies et leur direction d'évolution.

Tableau 6: Résumé des caractéristiques éco-éthologiques des populations de *Mastomys* vivant dans différentes situations et implications évolutives.

	Dynamique de population	Agressivité	Structure sociale	Conséquences évolutives
Ile	- densités fortes - déplacements importants	faible	pas très stricte (tous types d'association)	taille efficace forte flux génique intrapopulation fort → maintien variabilité génétique
Continent <i>M. erythroleucus</i> ou <i>M. huberti</i>	- densités variables - déplacements moyens	moyenne	pas assez de données	taille efficace moyenne possibilité de flux géniques interpopulation
Commensaux (<i>M. sp. 3</i>)	- densités fortes - déplacements (?)	très forte	de type polygamique, et territoriale	taille efficace faible (?) structuration génétique intrapopulation

Références

- Cassaing J., 1984. - Interactions intra et interspécifiques chez les souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*: conséquences sur la compétition entre les deux espèces. Biol. of Behav., 9: 281-293.
- Cassaing J., sous presse. - Les captures multiples chez les Rongeurs: fait du hasard ou phénomène social. Acta Thériol.
- Getz L.L., 1972. - Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. J. Mamm., 53 (2): 310-317.
- Gliwicz J., 1980. Island populations of rodents. Their organization and functioning. Biol. Rev., 51: 109-138.
- Halpin Z.T. et Sullivan T.P., 1978. - Social interactions in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. J. Mamm., 59 (2): 395-401.
- Hubert B., Adam F. et Poulet A., 1973. - Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. Mammalia, 37 (1): 76-87.
- Hubert B. et Adam F., 1975. - Reproduction et croissance en élevage de 4 espèces de Rongeurs sénégalais. Mammalia, 39 (1): 57-73.
- Hubert B., 1977. - Ecologie des populations de Rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanaïenne. La Terre et la Vie, 31: 33-100.
- Petter F., 1977. - Les rats à mamelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: *Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853) et *Mastomys huberti* (Wroughton, 1908). Mammalia, 41 (4): 441-444.
- Ralls K., 1971. - Mammalian scent marking. Science, 171: 443-449.
- Reich L.M. and Tamarin R.H., 1980. Trap use as an indicator of social behavior in mainland and island voles. Acta Theriologica, 25: 295-307.

Laurent GRANJON, Jacques CASSAING
Laboratoire d'éco-éthologie
Institut des Sciences de l'Evolution, U.A. 327
Université Montpellier II - Place Eugène Bataillon
34060 MONTPELLIER Cedex

Jean-Marc DUPLANTIER
Laboratoire de Zoologie - ORSTOM
DAKAR (Sénégal)