

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 Diplôme de DOCTORAT
Spécialité : BIOLOGIE DES POPULATIONS ET DES ECOSYSTEMES

**EVOLUTION ALLOPATRIQUE CHEZ LES MURIDES :
MECANISMES ECO-ETHOLOGIQUES LIES AU SYNDROME
D'INSULARITE CHEZ *MASTOMYS* ET *RATTUS***

par

Laurent GRANJON

Soutenu le 13 Novembre 1987 devant le Jury composé de :

MM.	L.	THALER	Président
	J.	BLONDEL	
	R.	CAMPAN	
	H.	CROSET	
	F.	PETTER	

REMERCIEMENTS

Je tiens à adresser ici mes remerciements à :

Mr le Professeur L. Thaler, pour m'avoir accueilli dans son Institut et avoir accepté de présider le jury de cette thèse,

Mrs J. Blondel, R. Campan et F. Petter pour avoir bien voulu juger ce travail.

Mr H. Croset, qui a orienté mes recherches par ses conseils, tout en me laissant toujours une grande liberté dans mes choix.

J'exprime toute ma reconnaissance à Gilles "Rattus" Cheylan et Jean Marc "Mastomys" Duplantier. Leur aide sur le terrain, leurs conseils et les nombreuses discussions que nous avons pu avoir ensemble m'ont beaucoup appris et j'espère avoir encore longtemps le plaisir de travailler avec eux.

La chaude ambiance de l'équipe d'éco-éthologie a souvent été le théâtre de débats passionnants et passionnés, dont je remercie ici les participants, et en particulier O. Pouliquen, J. Cassaing, J.C. Auffray et M. Navajas.

La partie sénégalaise de ce travail n'aurait pas pu se faire sans l'appui de l'ORSTOM, dont je remercie vivement les responsables du département E et de l'UR 5, respectivement Mrs Forestier et Cochereau. Je suis très reconnaissant à Mr Dalmayrac, chef de centre à Dakar, pour son aide bienveillante, ainsi qu'aux techniciens du laboratoire de zoologie, Mrs K. Bâ, H. Bouganaly, G. N'Diaye, M. Sall et O. Diallo. Je remercie également Mr A. Dupuy, pour les autorisations de travail dans les Parcs Nationaux du Sénégal, ainsi que C. Sagna et D. Thioune, conservateurs des Parcs du delta du Saloum et de l'Île de la Madeleine, et l'ensemble des gardes de ces deux Parcs.

De même en France, l'aide obtenue auprès du Parc National de Port-Cros et du Parc Régional de Corse m'a été très utile et j'adresse mes remerciements à leurs directeurs, Mrs Manche et Leennardt.

Je remercie également C. Requirand et G. Pistre, pour leur assistance technique précieuse en diverses occasions.

M. Roux et J.D. Lebreton m'ont donné de précieux conseils pour l'analyse statistique des données et je les en remercie vivement.

A l'ensemble de ceux qui ont participé de près ou de loin à l'une quelconque des phases de ce travail, je dis un grand merci, et en particulier à Evelyne pour le sprint final.

Enfin, je dédie ce travail à mes parents, pour leur aide et leur soutien, en toutes circonstances.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
I - LES ESPECES ETUDIEES - IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE	6
II - PRESENTATION DES SITES D'ETUDES	8
A - SENEGAL	8
1- Les îles du Saloum	8
2- Les îles autour de la presqu'île du Cap Vert	14
3- Les sites continentaux	21
B - REGION MEDITERRANEEENNE	23
1- Les îles d'Hyeres - Le littoral varois	23
2- Les îles Lavezzi - Corse et Sardaigne - Italie	26
III - MATERIEL ET METHODES	29
A - LE PIEGEAGE	29
1- Les pièges	29
2- Le piégeage en ligne	29
3- Le piégeage sur quadrat	30
4- La capture multiple	32
B - LE TRAITEMENT DES DONNEES DE CAPTURE-RECAPTURE	34
1- Démographie	34
2- Survie	34
3- Déplacement-Domaine vitaux	36
4- Distance interindividuelle	37
C - TESTS COMPORTEMENTAUX	38
1- Les confrontations dyadiques	38
2- Tests de choix alimentaires	39
3- Radio-tracking	41
4- Les nichoirs artificiels	42
D - BIOMETRIE	42
IV - LA REPARTITION DES RONGEURS DANS LES ILES DU SENEGAL	45
A - INTRODUCTION ET CAS DES ILES AUTOUR DE DAKAR	45
B - REGION DES ILES DU SALOUM	45
1- Répartition des Rongeurs dans le gradient Est-Ouest	46
2- Répartition de <u>M. huberti</u> dans les îles	49
C - DISCUSSION	51
V - LE SYNDROME D'INSULARITE	54
A - ASPECT DEMOGRAPHIQUE	55
1- <u>Mastomys erythroleucus</u>	55
a. Maturité sexuelle	55
b. Dynamique de population	59
c. Cycle de reproduction	63
c. Survie-Piégeabilité	64
2- <u>Rattus rattus</u>	68
a. Maturité sexuelle	68
b. Dynamique de population	68
c. Cycle de reproduction-Survie	70
3- Discussion	70

B - ASPECT ECOLOGIQUE	74
1- Introduction-Quelques rappels	74
2- Tests de choix alimentaires chez <u>Mastomys</u>	75
a. Comparaison entre populations	75
b. Comparaison entre sexes	75
3- Utilisation verticale de l'espace par <u>R.rattus</u>	76
C - ASPECT BIOMETRIQUE	79
1- <u>Mastomys</u>	79
2- <u>Rattus rattus</u>	80
a. Approche "macrogéographique"	80
b. Approche "microgéographique"	83
c. Approche "nanogéographique"	88
3- Discussion	89
VI - STRUCTURE SPATIALE ET RELATIONS INTERINDIVIDUELLES	96
A - STRUCTURE SPATIALE	97
1- <u>Mastomys erythroleucus</u>	97
a. Répartition en fonction de la physiologie végétale	97
b. Déplacements instantanés	98
c. Domaines vitaux	101
d. Déplacements "intersessions"	106
e. Distances interindividuelles	110
2- <u>Rattus rattus</u>	112
3- Discussion	113
B - RELATIONS INTERINDIVIDUELLES	116
1- <u>Mastomys</u>	116
a. Confrontations dyadiques	116
b. Captures multiples	124
2- <u>Rattus rattus</u>	129
a. Confrontations dyadiques	129
b. Expérience d'introduction et de suivi par radio-tracking d'individus étrangers dans une population insulaire	131
3- Discussion	135
VII - DISCUSSION GENERALE	138
A - RESUME DES SITUATIONS	138
1- Cas de <u>M. huberti</u>	138
2- Cas de <u>M. erythroleucus</u>	139
3- Cas de <u>R. rattus</u>	140
B - SYNDROME D'INSULARITE ET SELECTION r-K	141
C - VERS UNE DYNAMIQUE EXPLICATIVE	143
D - LES CONSEQUENCES GENETIQUES	148
BIBLIOGRAPHIE	152
ANNEXES	

INTRODUCTION

C'est au cours de son voyage autour du monde, et en particulier grâce à ses observations dans les îles Galapagos, que Charles Darwin élaborait sa théorie de l'évolution des espèces par la sélection naturelle, publiée en 1859 dans "De l'origine des espèces". La constatation que chaque île de l'archipel des Galapagos abritait une forme particulière de tortue, de pinson ou de moqueur l'amènèrent à considérer chacune de ces formes comme une "espèce naissante", ayant toutes une ascendance commune mais divergeant progressivement les unes des autres sous l'effet de contraintes environnementales différentes, et par le jeu de la sélection naturelle. L'idée d'évolution allopatrique était donc implicite à ces observations, et elle fut largement reprise ensuite par les fondateurs du néodarwinisme, parmi lesquels E. Mayr qui devint le "champion" de la spéciation allopatrique (ou géographique), au point d'en faire le mécanisme unique de formation de nouvelles espèces (Mayr 1942, 1970, 1982). Dans ce scénario évolutif, l'isolement d'une population de l'espèce d'origine prélude à une "révolution génétique" dont le résultat est l'acquisition par les membres de la population isolée de caractéristiques leur assurant l'isolement reproductif lors de la remise en contact ultérieure avec la population d'origine. Bien que d'autres modèles de spéciation aient été ensuite proposés (Thoday et Boam 1959, White 1968), la spéciation allopatrique reste le processus le plus fréquent de création de nouvelles espèces. La primauté de ce mécanisme dans le cas de l'évolution de populations insulaires vraies est encore plus évidente. En effet, une barrière aquatique peut représenter, selon son extension, un obstacle difficile, voire impossible à franchir pour un grand nombre d'espèces. L'existence de nombreuses espèces endémiques insulaires montre à l'évidence l'efficacité de cet isolement.

La première phase du mécanisme d'évolution allopatrique, c'est-à-dire la phase d'isolement en tant que tel, peut être réalisée de deux façons principales: dans le premier cas, une population peut être plus ou moins brutalement coupée du reste de l'aire de répartition de l'espèce; dans le second cas de figure, elle peut se développer à partir d'un petit nombre d'individus fondateurs. Bien que la variabilité de départ dans la population insulaire soit probablement différente selon le processus de sa formation, il ne paraît pas évident que la nature de ce processus initial (isolement d'une sous-population ou colonisation à partir d'un

petit nombre) ait des conséquences importantes sur l'évolution à long terme de la population insulaire, si évolution il y a. Plus intéressante est la prise en compte de l'intensité du flux génique unissant ces populations insulaires aux sources proches de colonisation.

Les populations insulaires des trois espèces de Rongeurs Muridés considérées dans ce travail ont des origines qui relèvent des deux processus décrits. Les populations de rats noirs Rattus rattus des îles de Méditerranée occidentale représentent un cas typique de colonisation après isolement des îles. L'homme a joué un rôle important dans ces apports, en ce qui concerne les îles soumises au trafic maritime, les autres ayant pu être colonisées ensuite, dans la limite des capacités de dispersion autonome de cette espèce. Au Sénégal, Mastomys huberti possède plusieurs populations insulaires dont la mise en place a pu se faire de façon mixte, du fait de la géographie assez changeante des îles sableuses littorales où elles sont actuellement établies. En revanche, la population de Mastomys erythroleucus étudiée dans ce travail correspond probablement au résultat de l'évolution sur place d'un isolat séparé depuis plusieurs milliers d'années de la population-mère.

Quelle qu'en soit l'origine, une population insulaire doit ensuite se maintenir sur la surface et dans les conditions environnementales où elle se trouve isolée, ce qui représente la seconde phase de son évolution. Les déterminants de ces mécanismes régissant le nombre et l'identité des espèces capables de se maintenir en situation insulaire ont donné lieu à de multiples travaux, dans le sillage de ceux de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967). Les caractéristiques principales des communautés insulaires constituent une partie d'un "syndrome d'insularité" plus vaste (Blondel 1986) et correspondent essentiellement à une diminution du nombre des espèces présentes, une prime à la petite taille et une diminution de la fonction prédatrice dans les îles. Cet appauvrissement spécifique et cette "sélection d'espèces" dans les îles sont à l'origine d'un grand nombre de travaux à l'échelle biogéographique (voir le récent "Island biogeography of mammals", 1986).

Cette étape, permettant donc de déterminer et d'expliquer la composition des communautés insulaires, a été menée en région Ouest-méditerranéenne par Cheylan (1984a et b) qui a montré ainsi l'extraordinaire réussite de R. rattus dans ces îles. Elle sera exposée ici en ce qui concerne les îles du Sénégal, afin d'en préciser les peuplements en Rongeurs

ainsi que les facteurs expliquant les présences (ou absences) observées.

Une fois le maintien des nouvelles populations insulaires assuré, la phase d'évolution sur place peut commencer (ces deux phénomènes sont en fait simultanés), dans les conditions environnementales (=extrinsèques aux populations) définies. Cette troisième phase, considérée d'un point de vue éco-démographique par Mac Arthur et Wilson (1967: chap.7: "evolutionary changes following colonization"), se traduit par l'acquisition d'un ensemble de traits définissables à l'échelle des populations cette fois, et qui constituent les autres caractéristiques du syndrome d'insularité (Blondel 1986). Ainsi, au niveau démographique, on assiste généralement au passage d'une sélection "r" à une sélection "K", liée originellement à l'augmentation de densité caractéristique des populations insulaires (Mac Arthur et Wilson 1967). Parallèlement, un élargissement de la niche écologique se manifeste (Mac Arthur et Wilson 1967, Blondel 1986), en particulier au niveau de l'habitat et de la nourriture. La réduction des capacités de dispersion est la troisième conséquence importante de l'isolement des populations (Mac Arthur et Wilson 1967, Gliwicz 1980, Blondel 1986). L'ensemble de ces traits modelés par les caractéristiques environnementales spécifiques aux îles, peut en fait être étudié dans le cadre conceptuel des stratégies adaptatives telles qu'elles ont été redéfinies récemment (Barbault 1984, Blondel 1986), en tant que l'"étude fonctionnelle et évolutive des systèmes population-environnement".

C'est dans ce sens que le syndrome d'insularité sera analysé dans les populations de Rattus et de Mastomys considérées ici, dans ses aspects démographique (changement de "stratégie démographique"), écologique (élargissement de niche) et biométrique (réponse phénotypique) en liaison à un changement des pressions sélectives externes par rapport à celles régnant en situation continentale.

Mais parallèlement à cette influence des conditions environnementales extrinsèques aux populations insulaires (biotiques ou abiotiques), se développent également de nouvelles pressions, internes aux populations cette fois, et qui sont liées directement au développement de ce syndrome d'insularité: l'évolution des traits démographiques et écologiques dans les populations insulaires conduit en effet à une nouvelle organisation des relations entre individus (cf Gliwicz 1980) à travers une structuration spatiale et sociale différente. La prise en

considération des interactions interindividuelles et de la structure sociale des populations dans l'étude de leur régulation et de leur évolution est récente (Christian 1970, Wilson et al 1975, Lidicker 1976, Tamarin 1984), mais elle s'est révélée jouer un rôle-clé dans ces processus de différenciation. En particulier, l'influence de la densité de population sur la nature des relations interindividuelles a été assez bien documentée, ainsi que les conséquences en retour de ces comportements sur les traits démographiques et écologiques des populations (voir réf. in King 1973). L'étude de cette évolution éco-éthologique dans le cadre environnemental simplifié des îles peut permettre d'établir plus aisément des relations causales entre la présence ou l'absence d'un ou plusieurs facteurs du milieu sensu lato et les comportements observés, ces hypothèses pouvant être testées sur une gamme de situations insulaires plus ou moins complexes. Finalement, les conséquences génétiques de cette nouvelle structuration des populations peuvent être estimées, et vérifiées par l'intermédiaire de l'analyse (électrophorèse des protéines, caryologie...).

La structure spatiale comparée des populations insulaires et continentales de R. rattus, de M. huberti et surtout de M. erythroleucus seront ainsi étudiées par l'intermédiaire de l'analyse de la distribution et des déplacements des animaux d'après les piégeages. L'évaluation des relations interindividuelles sera effectuée à partir d'indices de distances entre catégories d'individus ainsi que de la distribution et la nature des associations réalisées lors de captures multiples. Des tests de confrontations en captivité complèteront cette approche de terrain.

La méthode développée tout au long de ce travail sera essentiellement comparative, à deux niveaux: comparaisons de populations insulaires et continentales d'une même espèce d'une part, et comparaisons de situations insulaires ou continentales entre différentes espèces, d'autre part. La localisation géographique des populations étudiées (en région méditerranéenne pour R. rattus et en région tropicale pour M. erythroleucus et M. huberti), permettra de séparer la part liée aux différences géoclimatiques de celle liée aux situations écologiques dans les phénomènes observés. Une gamme d'îles assez large, en particulier en ce qui concerne R. rattus, a été prise en compte, afin de définir précisément les déterminants du "phénomène insulaire", dont un modèle de mise en place et de fonctionnement chez les Rongeurs Muridés sera proposé.

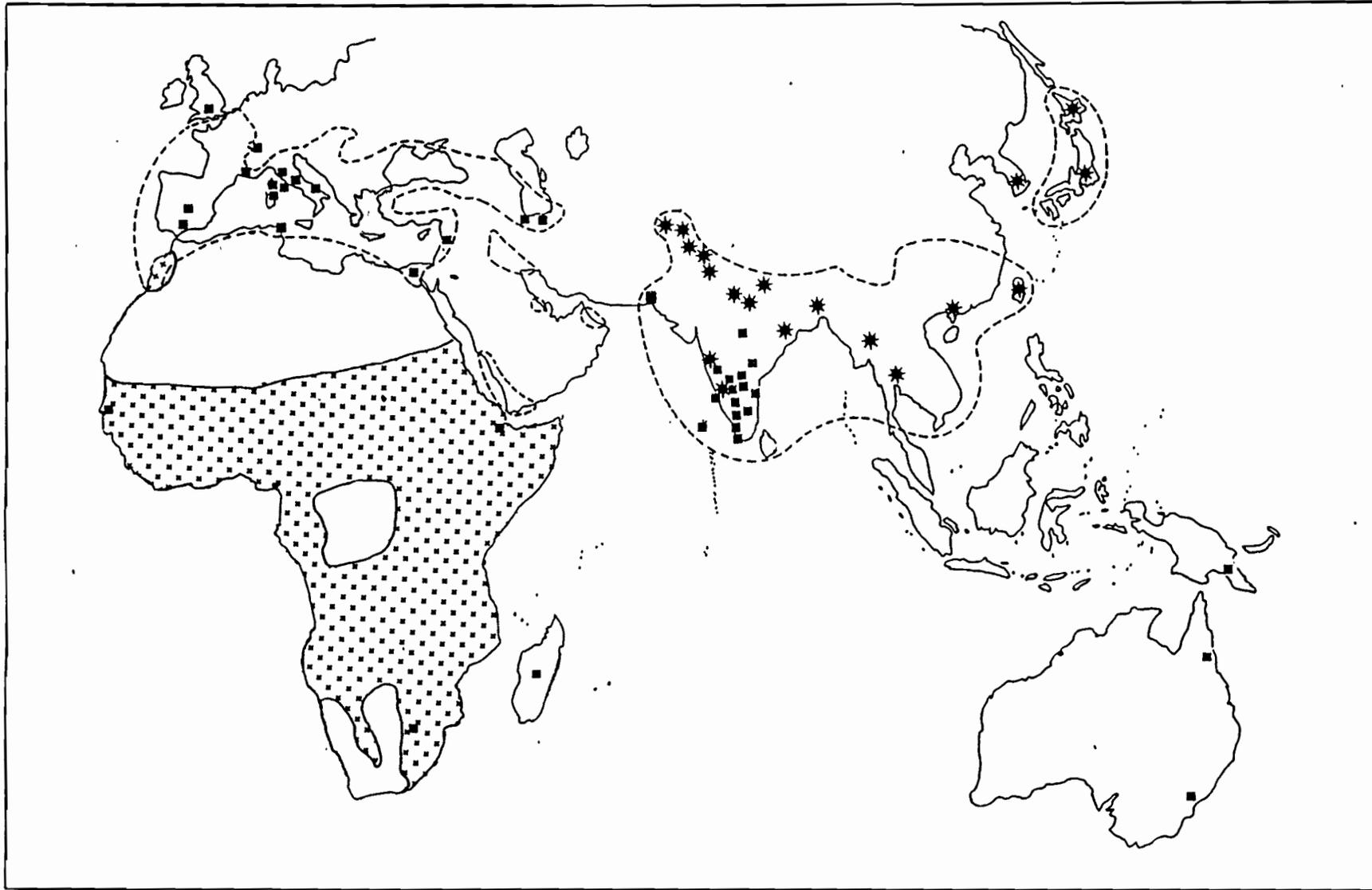


Fig.1: Répartition actuelle dans l'Ancien Monde de:

--- *R. rattus* (■ : populations à $2N=38$, * : populations à $2N=42$, d'après Cheylan 1986, modifié)

■ : genre *Mastomys* (*M. natalensis* + *M. erythroleucus* + *M. huberti*, cf Duplantier 1987).

I - LES ESPECES ETUDIEES - IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE

Les espèces étudiées dans ce travail sont des Rongeurs de la famille des Muridés, groupe originaire du Sud-Est asiatique (-14 MA env.) et qui a connu ensuite une importante radiation en Afrique (Misonne 1969).

Rattus rattus (Linnée 1758), le rat noir, est un représentant de la lignée asiatique. Célèbre dans le monde entier, R. rattus est un animal de 100 à 200g à longue queue, de couleur dorsale gris-brun à noir, et de couleur ventrale variable (blanc, gris ou noir). Son extraordinaire adaptabilité aux environnements les plus divers, conjuguée à sa capacité à vivre en commensal de l'homme lui ont fait (et lui font encore) peu à peu coloniser le monde entier. Son arrivée dans un grand nombre d'îles est relativement bien connue (Atkinson 1985), et il y a souvent provoqué la disparition d'espèces indigènes. Présent en région ouest-méditerranéenne depuis au moins 2000 ans (Vigne et Alcover 1985), il s'y maintient en extérieur à longueur d'années, bénéficiant de la clémence relative du climat.

Le genre Mastomys (les rats à mamelles multiples) constitue une des lignées de la radiation africaine des Muridés. Anciennement inclut dans le genre Rattus, puis dans le genre Praomys, ce groupe s'est révélé en fait constituer un genre bien distinct, comme cela a été confirmé à plusieurs reprises (Petter 1957, Matthey 1958, Van der Straeten 1979). Ses représentants, au faciès murin typique, pèsent habituellement entre 40 et 80g, et ont une queue plus courte que le corps. Parmi les trois espèces présentes au Sénégal (Duplantier 1987), deux ont des populations insulaires: Mastomys erythroleucus (Temminck, 1853) et Mastomys huberti (Wroughton, 1908). Ces deux espèces ont été décrites par Petter (1957, puis 1977): M. erythroleucus est caractérisé par un pelage dorsal brun-roux et un pelage ventral blanc-crème, alors que M. huberti se distingue par un pelage dorsal gris à gris-brun et un pelage ventral gris clair.

La répartition actuelle de ces trois espèces dans l'ancien Monde est représentée sur la Fig. 1, celle des 2 espèces de Mastomys étudiées au Sénégal sur la Fig. 2.

Ensemble
du Sénégal

M. erythroleucus



M. huberti



M. natalensis

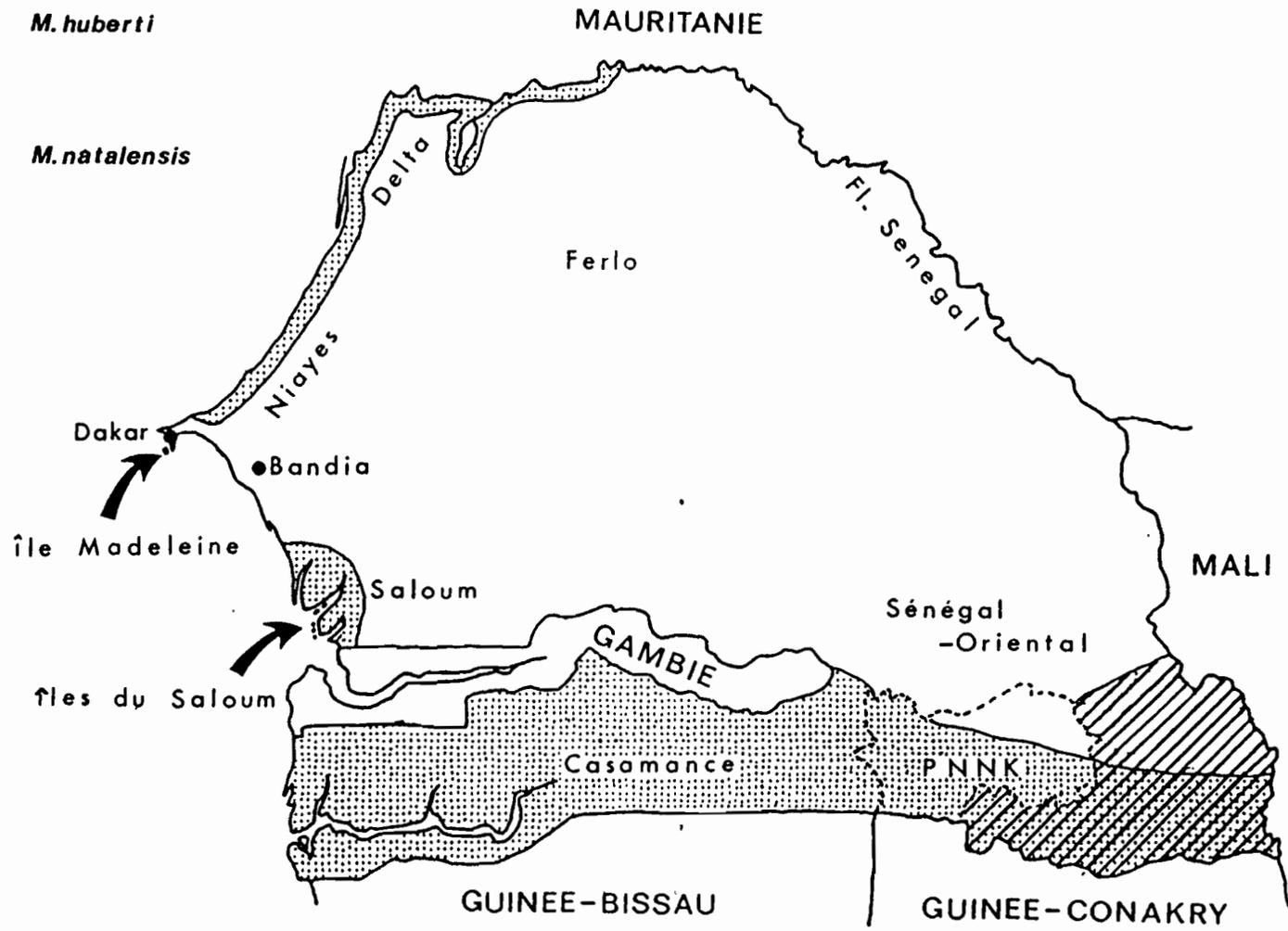


Fig.2: Répartition des trois espèces du genre Mastomys au Sénégal

II - PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

A - SENEGAL

Situé à l'extrémité Ouest du continent africain, le Sénégal s'étend entre 12°30' et 17° de latitude Nord, et entre 11°5' et 17°30' de longitude Ouest. Contigu à la Mauritanie au Nord, au Mali à l'Est, à la Guinée-Conakry et à la Guinée-Bissau au Sud, le Sénégal entoure la Gambie, petit pays marquant la limite entre climats sahélo-soudanien au Nord et soudano-guinéen au Sud (Fig.2, et voir Duplantier 1987).

Le relief du pays est très peu marqué, et la côte atlantique généralement sableuse. Les seules parties rocheuses de cette côte se situent au niveau de la presqu'île du Cap-Vert, sur laquelle est bâtie Dakar, la capitale. Quelques îles entourent cette péninsule, et sont également rocheuses. Les autres îles du Sénégal sont sableuses et généralement localisées au débouché des grands fleuves, Casamance, Saloum et Sénégal, du Sud au Nord. Le complexe le plus remarquable est celui des îles du Saloum, bénéficiant qui plus est du statut de Parc National depuis 1976.

Les 2 ensembles insulaires étudiés dans ce travail sont donc d'une part les îles sableuses du delta du Saloum, et d'autre part les îles rocheuses de la presqu'île du Cap-Vert, et principalement l'une d'entre elles, l'île de la Madeleine. Les sites continentaux de comparaison, choisis pas très loin de la côte, sont ceux de Bandia, des Niayes et de la région continentale du Saloum (cf Fig.2).

1- Les îles du Saloum

Située entre 13°35 et 14° de latitude Nord, et entre 16°30 et 16°50 de longitude Ouest, la région du delta du Saloum, qui est de formation récente, subit encore actuellement dans sa partie littorale des remaniements constants sous l'influence des courants marins. Mise en place après la grande transgression Nouakchottienne (5500 BP), cette région a peu à peu émergé par suite des dépôts de vases suivant le retrait progressif de la mer, et par édification de cordons sableux sous l'influence d'une dérive littorale Nord-Sud (Marius 1977,

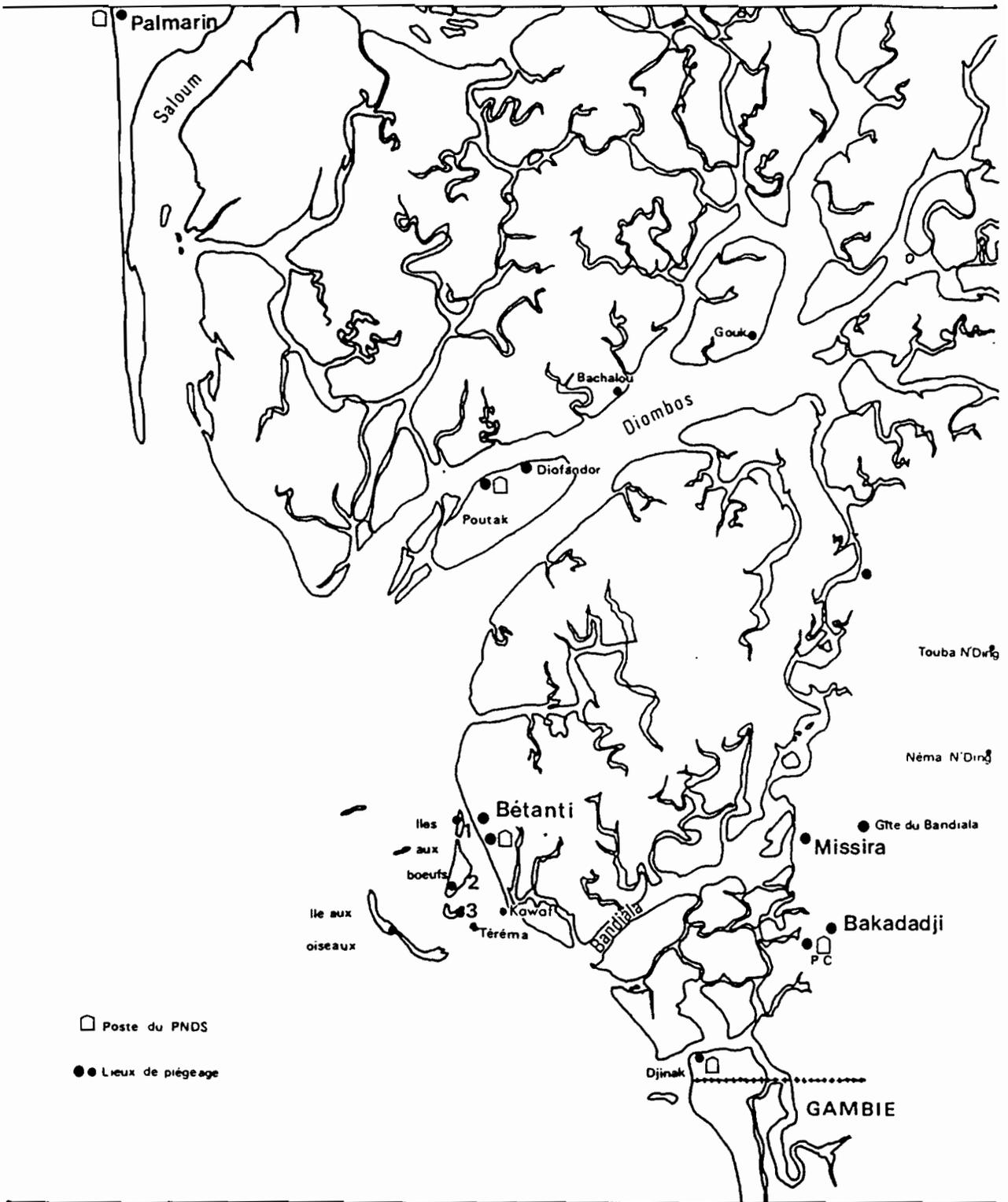


Fig.3: Région du Saloum et points de piégeage
(PNDS = Parc National du Delta du Saloum)

1985; Diop 1980). La région fut alors recolonisée par la population humaine, comme le prouve la présence de nombreux amas coquilliers et céramiques datant des deux derniers millénaires (Thilmans et Descamps 1982). Actuellement, deux ethnies composent l'essentiel de la population des "îles du Saloum": les Sérères Niominkas et les Socés, dont l'activité principale est la pêche, parallèlement à une agriculture de subsistance. Les Niominkas pratiquent ainsi la pêche en haute mer, en particulier pendant la saison sèche où les courants marins favorisent les concentrations de poissons dans cette région. A cette époque (Janvier à Juin), certains villages sont occupés de façon temporaire (par ex. Diófandor, Bachalou) par des familles de pêcheurs venant du Nord (région des Niayes, S^t Louis) ou du Sud (Gambie, Casamance).

Ni delta, ni véritablement estuaire, la région du Saloum n'est aujourd'hui qu'une ria dont les chenaux (ou bolons) sont exclusivement parcourus par des eaux sursalées (Marius 1985). Le Diombos et le Bandiala sont les deux bolons principaux, le fleuve Saloum lui-même étant soumis au régime des marées jusqu'à Kaolack, 80 km en amont de son "embouchure" (cf Fig.3).

Climat

Intermédiaire entre les climats soudanien et soudano-sahélien avec une influence canarienne littorale marquée, le climat de la région du delta du Saloum est caractérisé par l'alternance entre:

- une saison sèche, fraîche de Novembre à Mars, chaude de Mars à Juin, où les vents dominants sont les alizés maritimes frais (de direction Nord à Nord-Ouest) et les alizés continentaux secs (de direction Est à Nord-Est: Harmattan).

- une saison chaude et humide, saison des pluies, de Juillet à Octobre, où dominent les vents de mousson (de direction Ouest et Sud-Ouest). Il y a alors 40 à 60 jours de pluie, avec un maximum des précipitations au mois d'Août.

La zone considérée est comprise entre les isohyètes 1000 mm au Sud (Djinak) et 800 mm au Nord de Foundiougne. Il faut noter toutefois l'extrême irrégularité de la pluviométrie ces dernières années, ainsi que son déficit presque généralisé depuis le début des années 1970 (Marius 1985). La température annuelle moyenne est d'environ 25°3 (période 1958-1976).

Les grands ensembles géographiques

Trois "compartiments" peuvent être définis dans cette région du Saloum (Fig.4). Ce sont, d'Est en Ouest:

- Un ensemble continental sensu stricto, à l'est de la ligne Djinak-Missira-Toubakouta. Des zones de forêt plus ou moins dégradée et de savane boisée y alternent avec des zones culturales. La faune de grands mammifères présente dans cet ensemble (et, pour partie, dans le suivant) a été décrite par Dupuy et Verschuren (1982b).

- Un ensemble "amphibie" de grandes îles séparées les unes des autres par un réseau de bolons de tailles diverses, et séparées du continent sensu stricto par de longs chenaux Nord-Sud restant en eau à marée basse. La présence quasi constante de la mangrove et des formations associées caractérise cet ensemble, qui peut être subdivisé en quatre parties, du Nord au Sud (cf Fig.4):

- * Au Nord du fleuve Saloum, se trouve une région de mangrove très dégradée, sillonnée de marigots parallèles, de direction Nord-Sud et en eau pendant la saison des pluies.

- * Entre le Saloum et le Diombos, le groupe des îles du Gandoul (ou îles du Saloum), relativement plus peuplé que les autres.

- * Entre le Diombos et le Bandiala, le groupe des îles de Bétanti, où la mangrove est particulièrement intacte.

- * Au Sud du Bandiala, le groupe des îles du Fathala, s'étendant jusqu'à la frontière Gambienne.

- Un ensemble d'îles et d'îlots plus isolés, pour la plupart au large de Bétanti, mais également pour partie sur le Diombos. Ces dernières peuvent être incorporées à ce troisième ensemble, du fait de leur isolement relativement important. La plupart ont été décrites par Dupuy et Vershuren (1982a). Une de leurs caractéristiques importantes est le manque d'eau douce permanente. Les huit îles et îlots principaux sont (cf fig.3):

- *Poutak et Gouk, sur le Diombos, grandes îles ceinturées de mangrove et possédant de larges surfaces de sols salés recouvert de végétation (cf infra) herbacée à arbustive, avec quelques baobabs.

- *Le groupe des îles aux boeufs, constitué de trois îles plus ou moins parallèles à la côte et dont la plus septentrionale n'est séparée que par quelques dizaines de mètres de celle-ci. A marée basse, seuls d'étroits chenaux

séparent le village de Bétanti de l'île n°1, ainsi que les îles entre elles et le bétail peut alors s'y rendre facilement. Les rives de ces îles sont sablonneuses vers l'Ouest, recouvertes de mangrove vers l'Est. L'intérieur des îles n°2 et 3 est couvert d'un tapis de hautes herbes, avec une strate arborée relativement développée dans l'île n°2, la plus grande.

*L'île aux Oiseaux, la plus isolée de toutes, possède une large bande de mangrove sur sa rive Sud-Est, et de longues plages récentes et en constante modification du fait des courants marins, sur le reste de sa surface. La végétation y est exclusivement composée d'halophytes. D'importantes colonies d'oiseaux (Laridés et Ardéidés en particulier) y nichent régulièrement.

*L'îlot de Terema, à l'Est de l'île aux Oiseaux, est recouvert de végétation hebacée et buissonnante, avec quelques baobabs. Il abrite également de nombreux oiseaux nicheurs.

*L'îlot de Kawat, à peine séparé de la côte, et qui ne supporte que quelques fragments de mangrove.

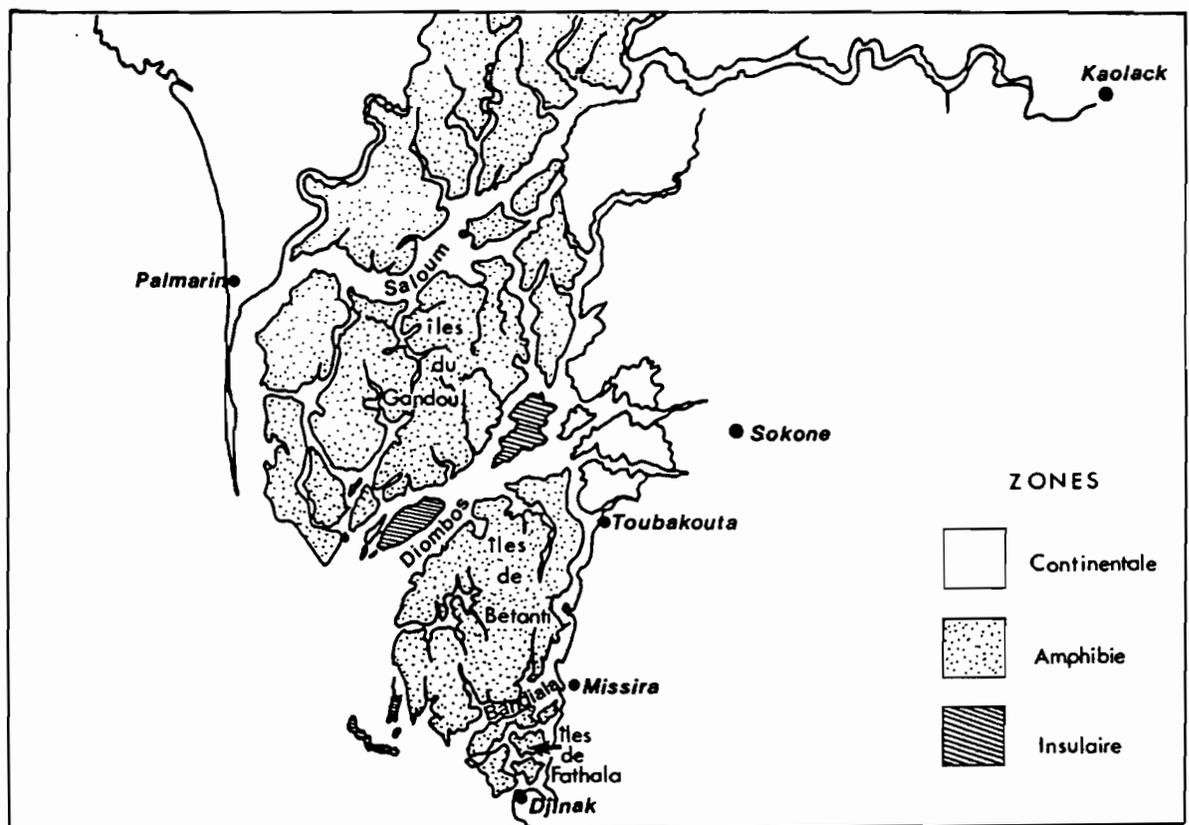


Fig.4: Délimitation des 3 zones (ou ensembles) définies dans la région du Saloum

La zonation botanique dans les îles

La classification des îles du Saloum de Diop (1980) en trois grands taxons géomorphologiques caractérisés chacun par une communauté végétale précise recoupe largement la description de Marius (1977): on peut ainsi reconnaître trois grandes formations végétales se retrouvant dans toutes les îles (zone amphibie + zone insulaire).

+ La mangrove à palétuviers

Cette formation végétale, caractéristique des estuaires et deltas de région tropicale soumise à l'influence des marées, se développe sur les vasières ourlant les chenaux, dans la zone intertidale. La couleur et l'odeur de ces dépôts vaseux sont liées à la présence de soufre et de matière organique. Cette vase molle et visqueuse est un mélange d'éléments fins (vases sableuses) et de débris d'organismes calcaires ou siliceux. Elle renferme en faible profondeur des mollusques ainsi que les racines et radicules des palétuviers. Ces derniers appartiennent à deux familles, Rhizophoracées et Verbénacées, et se répartissent ainsi:

- Rhizophora racemosa, à grandes racines échasses, en bordure des bolons.
- R. mangle, moins élevé mais à peuplement plus étendus, en arrière de R. racemosa.
- Avicennia africana, à racines aériennes, à la limite supérieure des vasières, en compagnie des Combrétacées Laguncularia racemosa et Conocarpus erectus.

+ Les tannes

Ces formations, en arrière des bandes de mangrove, se divisent en deux grands sous-ensembles, en fonction du degré d'inondation qu'ils subissent à marée haute:

- Le tanne nu, qui sépare la vasière à mangrove et le tanne herbacé, est affecté par les marées de mortes eaux (tanne inondable) ou de vives eaux (tanne vif). C'est une étendue de sol sursalé presque dépourvue de végétation.

- Le tanne herbacé, isolé de l'influence des marées, et qui est séparé du tanne nu par une petite pente généralement colonisée par A. africana ou Tamarix senegalensis. La végétation s'y différencie en deux strates principales:

* une strate herbacée à graminées (Sporobolus robustus, Andropogon gayanus, Pennisetum pedicellatum, Eragrostis tremula) et plantes halophiles comme Phloxerus vermicularis (Amaranthacée) et Sesuvium portulacastrum (Ficoidacée), ainsi que quelques plantes post-culturelles après riziculture en saison des pluies.

* une strate arbustive avec Tamarix senegalensis (Tamaricacée) au Nord, et Phoenix reclinata (Palmacée), ainsi que quelques Acacia sp. (Mimosacées).

+ La végétation des cordons sableux

Au Nord (Gandoul), comme au Sud (Bétanti), ces cordons sableux littoraux atteignent un grand développement et sont les sites d'implantation des plus gros villages, où se pratiquent la cueillette, l'élevage, la culture de l'arachide et même certaines cultures maraîchères. La végétation y est assez diversifiée, avec quatre strates (herbacée, buissonneuse, arbustive et arborée) bien différenciées. Les espèces sus-citées se retrouvent dans ces zones, en compagnie d'Ipomaea pescaprae (Convolvulacée) et Cyperus maritimus (Cyperacée). Les baobabs (Adansonia digitata) colonisent les amas coquilliers, et se dressent de façon disséminée dans le paysage.

2- Les îles autour de la presqu'île du Cap Vert

Quatre petites îles entourent la presqu'île du Cap Vert: Yoff et Ngor au Nord, Gorée au Sud-Est et les îles de la Madeleine au Sud-Ouest (Fig.5). Ces îles, comme certaines parties de la presqu'île, sont le résultat de l'activité volcanique qui a régné à la fin du tertiaire (Oligo-Miocène: -35,5 à -5,3 M A, Crevola 1982). Elles sont d'ailleurs reliées au continent par des hauts-fonds aujourd'hui immergés (6m de profondeur seulement entre l'île Madeleine et la côte).

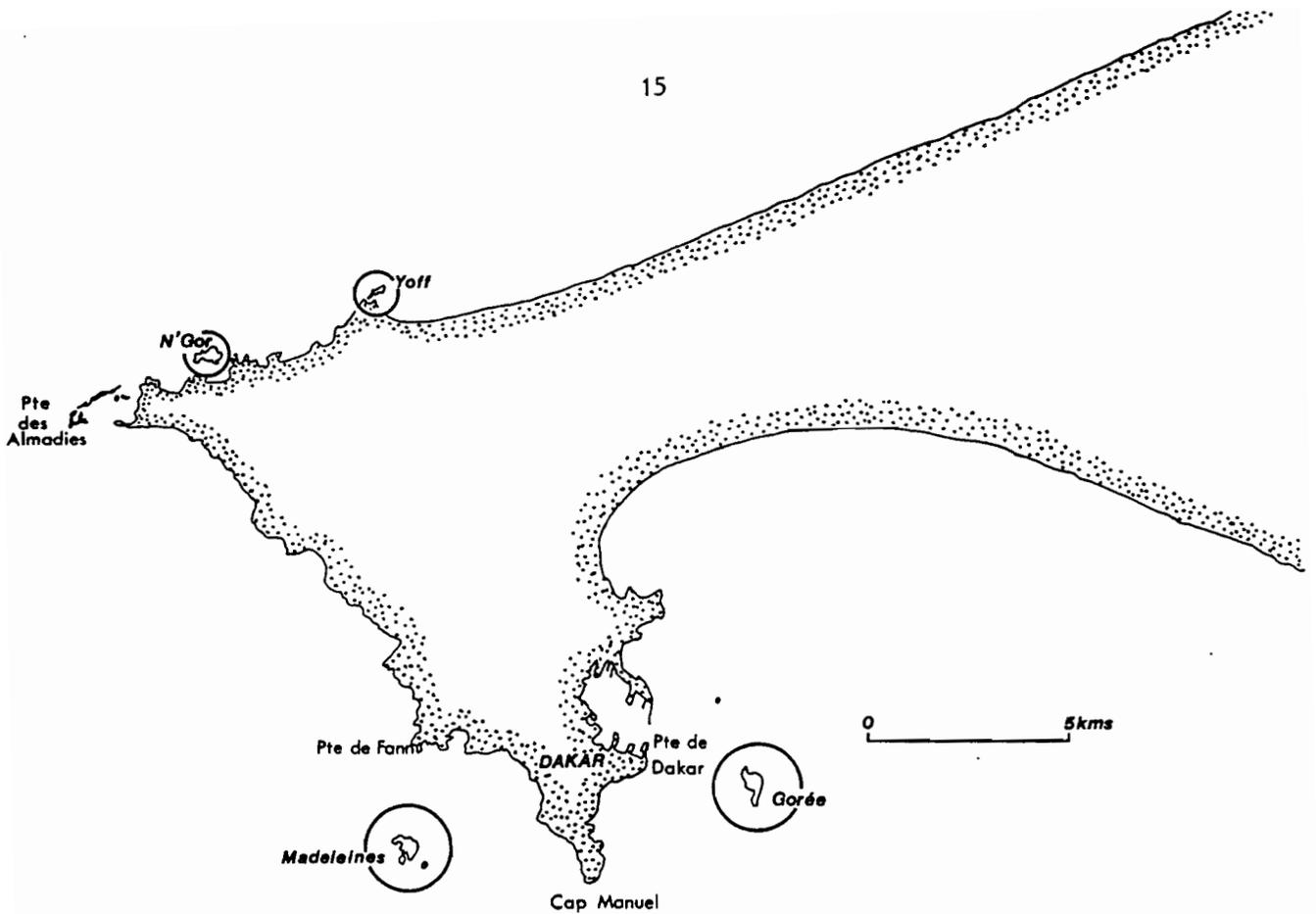


Fig.5: Presqu'île du Cap Vert et îles étudiées.

L'ensemble de ces îles est soumis à un climat de type sahélo-soudanien avec alternance entre une courte saison des pluies (ou hivernage, de Juillet à Octobre) et une longue saison sèche (Octobre à Juin, Fig.6). Du fait de l'influence océanique, l'humidité nocturne est souvent très importante sur ces îles.

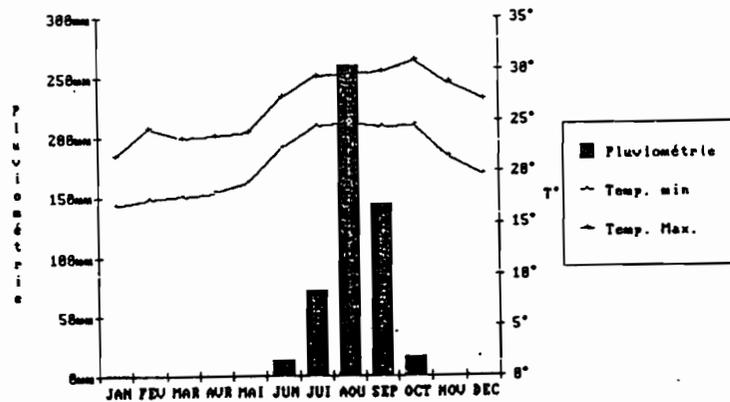


Fig.6: Précipitations et variations mensuelles de température sur la presqu'île du Cap Vert en 1985 (données de l'aéroport de Dakar-Yoff).

Malgré leur origine commune, ces 4 îles présentent un certain nombre de caractéristiques propres qu'il convient de considérer maintenant.

Île de Yoff

C'est la plus petite (S = 2ha) et la plus proche (D = 200m) parmi les 4 îles considérées. De plus, les fonds qui la séparent de la côte sont peu profonds (1 à 2m). Aucune végétation arbustive ou arborée ne se développe sur cette île, seule une pelouse de petites plantes herbacées recouvre la majeure partie de sa surface, autour de gros blocs basaltiques. Yof est inhabitée, mais représente un site rituel important pour les Lebous (ethnie de pêcheurs habitant les villages de la côte). Cette tradition doit remonter assez loin dans le passé, comme le suggère la présence de minuscules poteries, à rôle culturel plutôt qu'utilitaire, datant de la période protohistorique (entre 1000 et 2000 ans BP, Descamps 1982).

Île de Ngor

Plus grande (S = 12ha) et plus distante de la côte (D = 300m) que Yoff, Ngor est aujourd'hui en partie habitée, et en partie occupée par un terrain militaire. Elle offre de ce fait un visage très anthropisé, avec peu de végétation naturelle mais de nombreux jardins entourés de murets.

Île de Gorée

Volcanique également, mais d'âge un peu plus ancien que les îles de la Madeleine (13,5 MA vs 5,3 MA, Crevola 1982), l'île de Gorée en a à peu près la même surface (17 ha). Séparée depuis probablement plusieurs milliers d'années du continent, elle montre des traces d'occupation néolithique (Delcourt 1984). Occupée successivement par les Portugais (qui la découvrent en 1444), les hollandais (à partir de 1617), les français (dès 1677), les anglais (en 1758), puis à nouveau par les français, elle a toujours subi une pression humaine très forte du fait de sa situation privilégiée. L'île est aujourd'hui habitée sur la presque totalité de sa surface, à l'exception du "castel", fort militaire construit sur le promontoire volcanique de la partie Sud. Plusieurs liaisons quotidiennes assurent

le transport des habitants et touristes de Dakar à Gorée (soit 2,5 km).

Les îles de la Madeleine

Situées à 2 km du point continental le plus proche, les îles de la Madeleine sont constituées d'une île principale -Île de la Madeleine ou île aux Serpents-, d'une superficie d'une quinzaine d'hectares et d'une altitude maximale de 35 m , et d'un groupe d'îlots -Îlots Lougne- dont la surface totale ne dépasse pas 1 ha. Ces îlots sont distants de 250 m environ de l'île de la Madeleine (Fig.7).

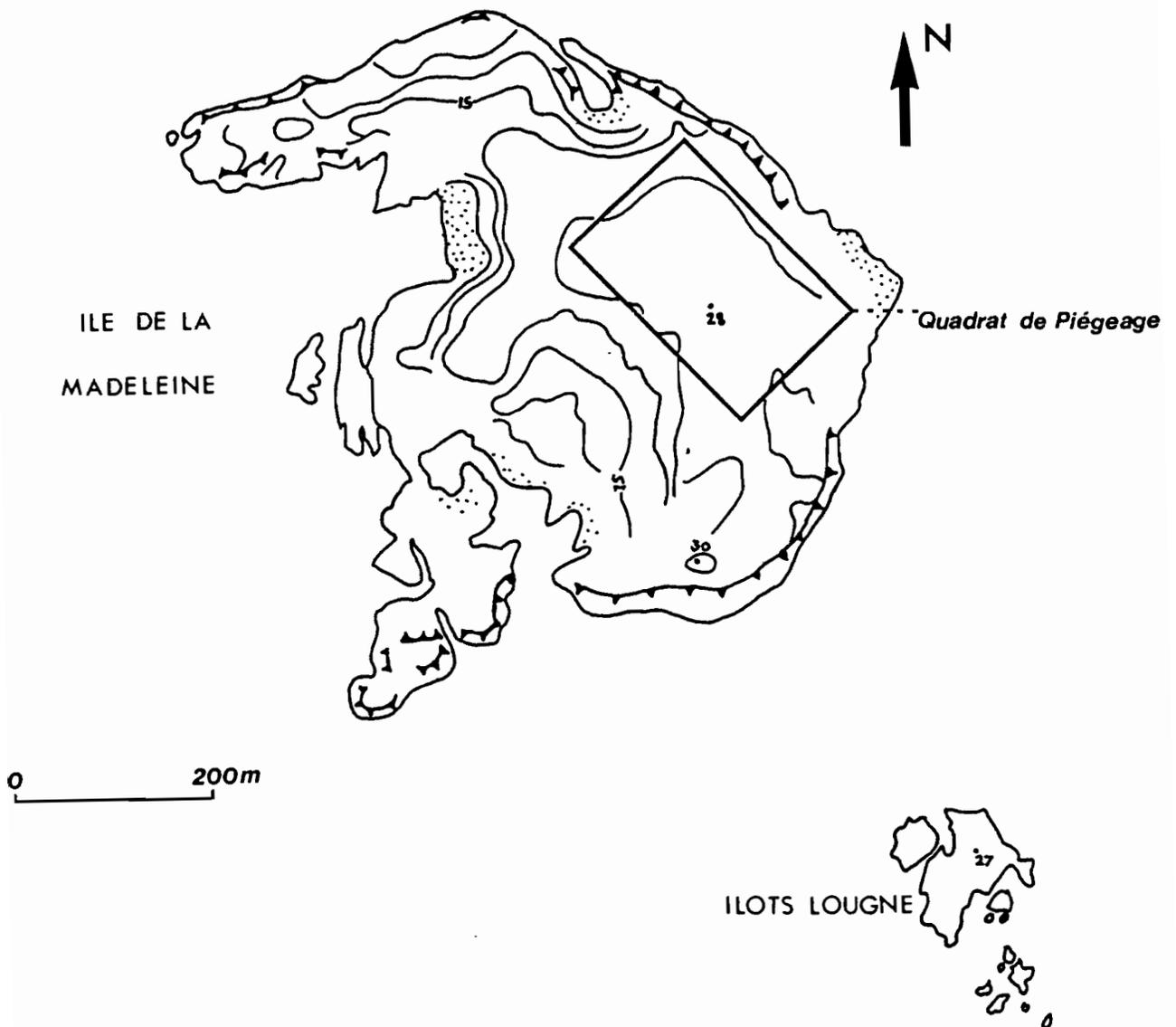


Fig.7: Îles de la Madeleine (d'après Descamps et Barbey 1968)

- courbes de niveaux espacées de 5 m.

-  : falaises

· Historique

Les variations du niveau marin au quaternaire indiquent qu'entre 28000 et 8000 ans BP, les hauts-fonds séparant l'île de la côte du Cap-Vert étaient exondés. On peut penser que les Hommes (mais également les Rongeurs) pouvaient alors s'y rendre à pied, mais l'absence de vestiges paleolithiques ne permet pas de parler d'un établissement humain permanent. En revanche, les nombreux restes néolithiques indiquent qu'une activité humaine assez régulière s'est développée sur l'île autour de 3000 ans BP, de la part de pêcheurs établis à la pointe Sud de Dakar (Descamps 1982). Cette activité a pu se poursuivre, de façon plus ou moins épisodique, jusque vers 1000 ans BP, comme en témoignent de nombreux tessons de céramique ainsi que des amas coquilliers. Par la suite, les îles de la Madeleine seront abordées lors des premières navigations portugaises sur la côte occidentale d'Afrique au milieu du 15^{ème} siècle (Descamps 1982, Delcourt 1984). Plusieurs essais de culture, d'élevage et d'habitation humaine s'y succèderont alors sans réel succès jusqu'au siècle dernier. Finalement, en Janvier 1976, les îles de la Madeleine sont déclarées Parc National, la superficie totale protégée représentant une cinquantaine d'hectares, soit la surface des îles plus une zone marine de 50m autour de leurs côtes. Ces îles continuent aujourd'hui de jouir d'une mauvaise réputation parmi les habitants du Cap Vert, soupçonnées qu'elles sont d'abriter de mauvais génies, apparaissant parfois sous la forme de serpents (Descamps et Barbey 1968)...

Végétation

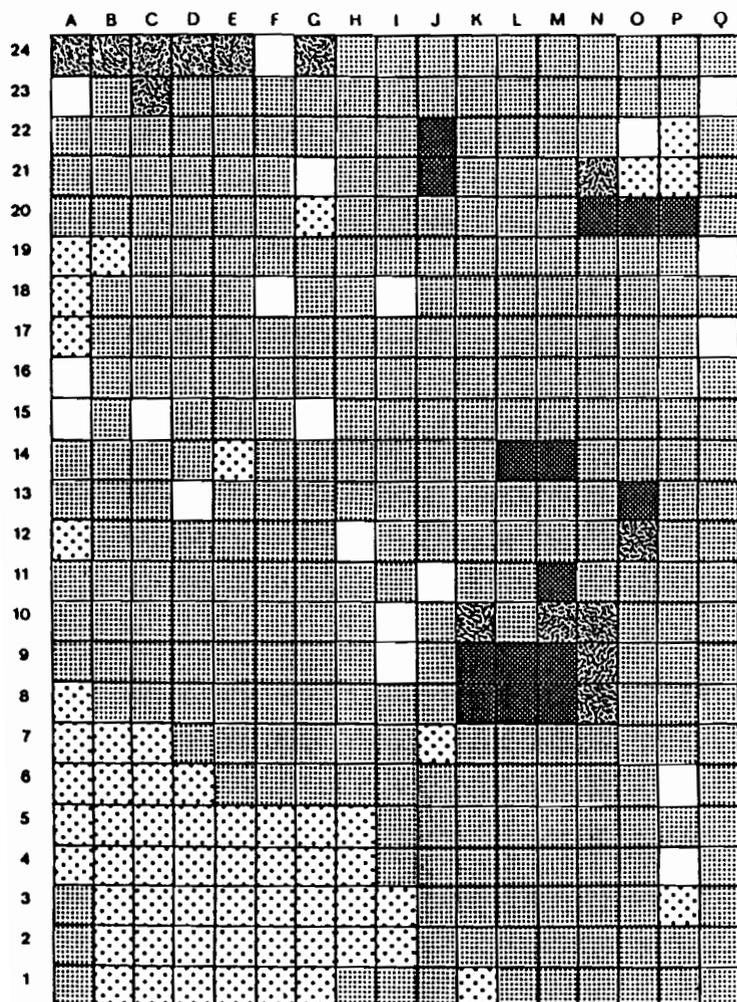
De par sa composition spécifique, la flore de l'île de la Madeleine présente quelques particularités intéressantes (Adam 1961, Lo et Maynard 1982):

- appauvrissement net en espèces: 110 espèces ont été recensées (Lo et Maynard 1982), parmi lesquelles un certain nombre sont assez rares. Par ailleurs, sur à peu près 100 espèces communes sur le Cap Vert, une cinquantaine seulement sont retrouvées sur l'île, quelques absences étant particulièrement étonnantes (Combrétacées, Mimosacées...).

- présence de plantes d'origine soudano-guinéenne, éclosant à la saison des pluies.

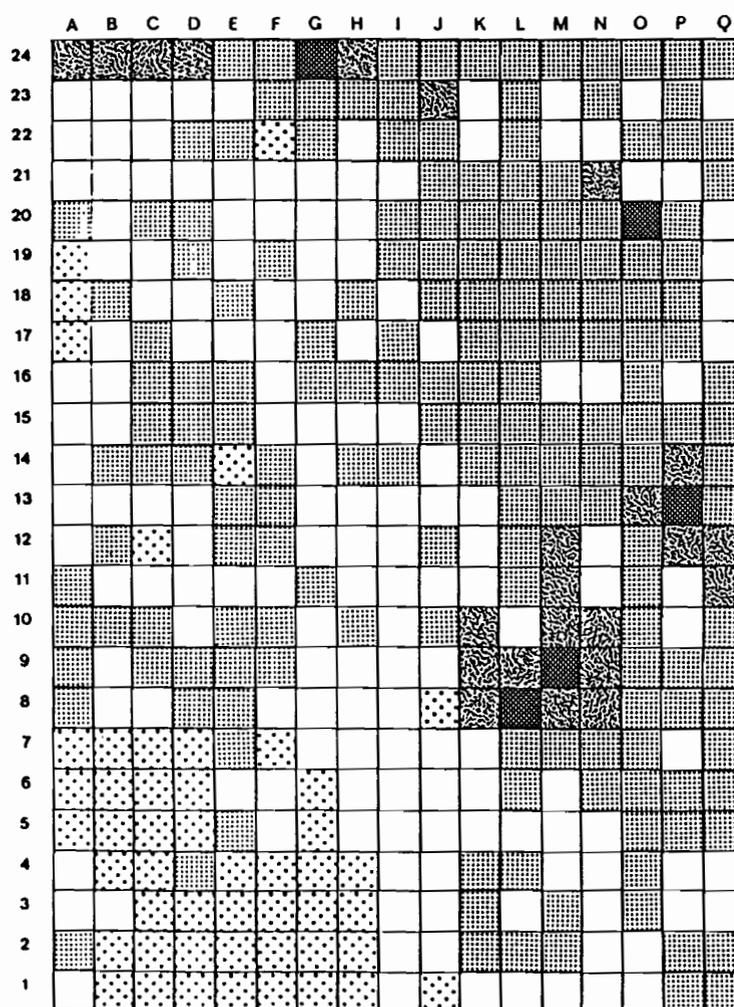
NOVEMBRE

10m



JUIN

10m



Zones de végétation



Recouvrement fort



Arbustif dominant



Buissonneux dominant



Herbacé dominant



Recouvrement faible

Fig.8: Cartes de la physionomie végétale (cf texte) sur le quadrat de l'île de la Madeleine en fin de saison des pluies (Novembre 1985) et en fin de saison sèche (Juin 1986).

- développement de plantes d'origine américaine, très bien acclimatées sur l'île (Jatropha curcas, Opuntia tuna).

Quelques espèces apparaissent très dominantes, en particulier sur le plateau de l'île, lieu du suivi de la population de Rongeurs. Ainsi, Andropogon gayanus (Poacée), Boscia senegalensis (Capparidacée), J. curcas (Euphorbiacée) et, de façon plus localisée, Cissus quadrangularis (Vitacée) et Euphorbia balsamifera (Euphorbiacée) constituent-ils l'association prédominante du site. La physionomie de la végétation, au niveau du quadrat de piégeage, est essentiellement de type herbacé-buissonneux, avec quelques arbustes. Deux relevés de physionomie végétale ont été effectués sur la surface couverte par le quadrat, l'un en fin de saison des pluies (Novembre 85), l'autre en fin de saison sèche (Juin 86). Ils ont permis de dresser les cartes de recouvrement des différentes strates prises en considération (herbacée, buissonneuse et arbustive). A partir de ces répartitions par strate, une carte de physionomie globale a pu être dressée à chaque période, avec 5 grandes subdivisions basées sur l'abondance relative des différentes strates:

1- Zone à recouvrement faible: moins de 25% de recouvrement de chacune des strates.

2- Zone "herbacé dominant": + de 25% d'herbes, - de 25% de buissons et d'arbustes.

3- Zone "buissonneux dominant": + de 25% de buissons, - de 25% d'herbes et d'arbustes.

4- Zone "arbustif dominant": + de 25% d'arbustes, - de 25% de buissons, - de 75% d'herbes.

5- Zone à recouvrement fort: + de 25% de chacune des strates.

D'après ces 2 cartes (Fig.8), il apparaît nettement l'augmentation de la surface à recouvrement faible de Novembre à Juin par suite de la disparition des plantes annuelles, ainsi que la diminution du recouvrement des plantes buissonneuses (J. curcas, B. senegalensis) qui se réduisent en fin de saison sèche à des tiges nues et desséchées.

On peut noter enfin que, du fait entre autres de l'exposition aux vents souvent assez forts, le développement des rares essences ligneuses se trouve très modifié, ce qui explique la présence de sujets nains et très morphosés de baobabs (Adansonia digitata) et de tamariniers (Tamarindus indica).

La faune

La zoocénose insulaire se caractérise par une grande pauvreté spécifique. Parmi les insectes, termites et fourmis sont très nombreuses et entrent d'ailleurs dans le régime alimentaire des Mastomys, ainsi que des coléoptères, hémiptères et orthoptères.

La faune de Vertébrés est elle aussi relativement pauvre, avec 4 espèces recensées de Reptiles (Joger 1982), auxquelles on doit ajouter quelques tortues terrestres introduites. Les Oiseaux représentent le centre d'intérêt majeur du site dans le cadre de la protection des espèces, principalement du fait de la nidification sur l'île du phaéton éthéré (Phaeton aetherus). Une importante colonie de grands cormorans (Phalacrocorax carbo) se reproduit également sur les îles de la Madeleine, ainsi que quelques autres espèces.

En ce qui concerne les mammifères, une colonie de Roussettes (Rousettus aegyptiacus) occupe régulièrement une grande cavité dans les îlots Lougne. Les mammifères terrestres ne sont représentés que par une espèce, celle qui nous intéresse ici: Mastomys erythroleucus, qui se trouve donc sur cette île en absence complète de compétiteurs directs. La pression de prédation sur ce rongeur est également faible par rapport à ce qu'elle est sur le continent. En effet, seule la couleuvre siffiante (Psammophis phillipsi) et, dans une moindre mesure, le corbeau-pie (Corvus albus) et le milan noir (Milvus migrans) peuvent constituer des prédateurs potentiels pour les Mastomys.

3- Les sites continentaux

Les sites continentaux choisis comme points de comparaison sont principalement:

- celui de la "forêt" de Bandia (cf Fig.2), dont une description détaillée se trouve dans Hubert (1977), et qui a constitué le lieu de suivi sur quadrat d'une population de M. erythroleucus: le quadrat "campement", échantillonné régulièrement entre 1972 et 1981 par l'équipe de B. Hubert, a été repris en 1984. La végétation de cette zone est à dominante arbustive (Acacia sp., Combretacées...), l'ensemble formant une forêt claire où la circulation est très aisée. Une quinzaine d'espèces de rongeurs peuvent être rencontrées dans cette zone, en plus de M. erythroleucus, les plus répandus étant des Gerbillidés (Tatera gambiana et guineae, Taterillus gracilis et pygargus) et d'autres Muridés

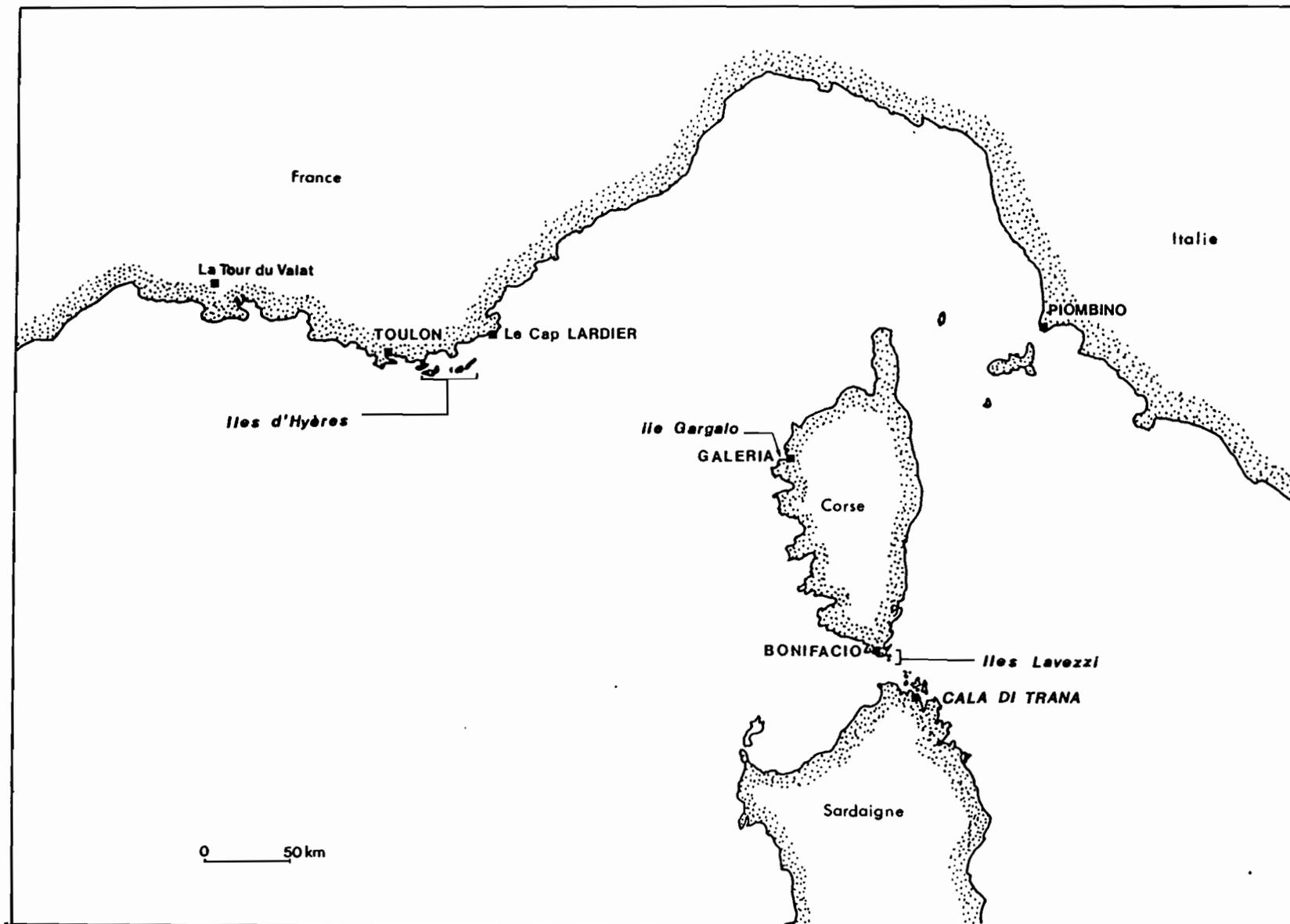


Fig.9: Sites d'étude de *Rattus rattus* en région ouest-méditerranéenne.

(Arvicanthis niloticus, Myomys daltoni...). De plus, une dizaine d'espèces de carnivores fréquentent plus ou moins régulièrement cette région, en plus des rapaces et reptiles, représentant autant de prédateurs potentiels des Rongeurs.

- celui des Niayes, région maraîchère au Nord de Dakar (cf Fig.2), caractérisée par une succession de bas-fonds humides (ou "Niayes") cultivés, où de nombreuses espèces de Rongeurs sont localisées (Duplantier 1987). Les compétiteurs et les prédateurs potentiels de M. erythroleucus sont à peu de différences près les mêmes qu'à Bandia (avec M. huberti, en plus). Des piégeages réguliers dans cette région ont fourni la plus grande part des individus autopsiés ou utilisés lors des tests de comportement.

B - REGION MEDITERRANEENNE

L'ensemble des sites étudiés ici se trouve entre 41° (Nord Sardaigne) et 43°30' (Camargue, France) de latitude Nord, et entre 4°30' (Camargue) et 10°30' (Toscane, Italie) de longitude Est (Fig.9). Le climat méditerranéen caractérise donc l'ensemble de cette zone, avec une hauteur annuelle des précipitations d'environ 500 à 800 mm (à l'exception des îles de Marseille, plus arides), et une température annuelle moyenne comprise entre 13 et 16°C.

Deux grands sous-ensembles géographiques peuvent être distingués, correspondant aux deux groupes d'îles où s'est déroulé l'essentiel de ce travail, ainsi qu'aux localités continentales prises comme points de comparaison.

1- Les îles d'Hyères - Le littoral varois

Les îles d'Hyères comprennent 4 îles principales: Porquerolles, Le Levant, Port-Cros et Bagaud, plus un certain nombre d'îlots de 0,5 à 15 ha (voir Cheylan 1984a et Fig.10).

Cet ensemble représente un morceau du Massif des Maures, formé à l'ère Primaire (schistes siluriens). A ce moment, un vaste continent regroupait Maures, Pyrénées Orientales, Baléares et ce qui devait devenir Sardaigne et Corse. Par la suite, au milieu de l'ère Tertiaire, deux ensembles se sont séparés, l'un à l'origine de l'ensemble Corso-Sarde, l'autre correspondant au bloc

Pyrénées-Maures, uni jusqu'à la formation de la vallée du Rhône (-25 à -12 M A). Les sommets correspondant aux îles d'Hyères étaient alors régulièrement isolés par la mer. Lors des glaciations quaternaires, les régressions marines correspondantes mettent en rapport les îles d'Hyères avec les Maures, la dernière liaison terrestre Port-Cros-Maures remontant à -15000 ans (Moutte 1980).

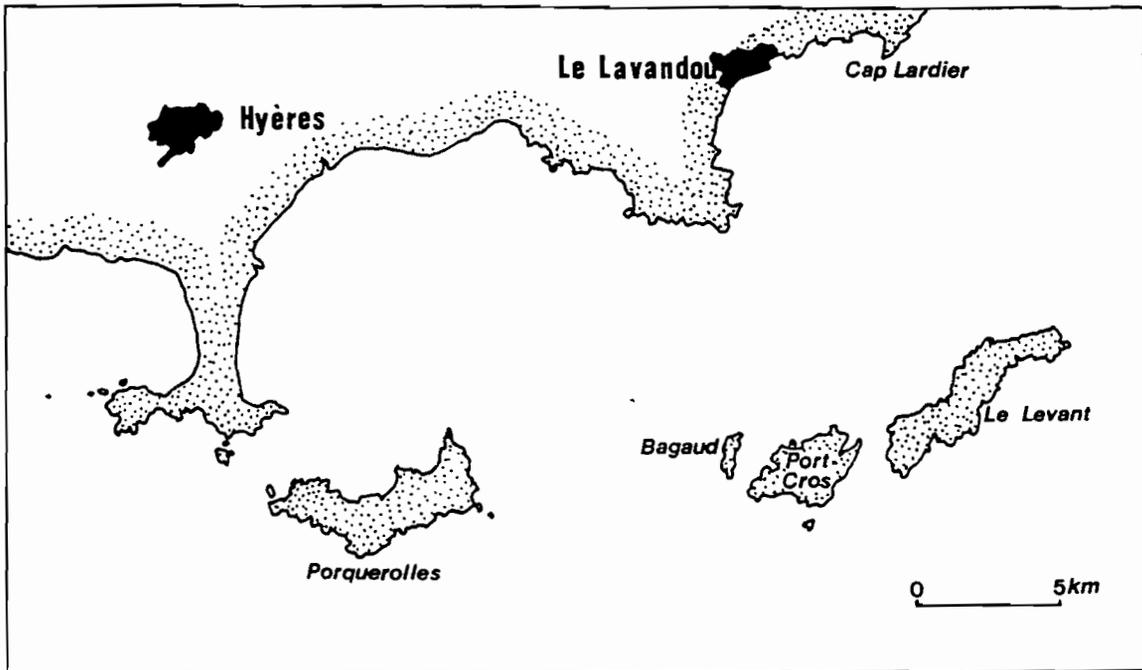


Fig.10: Carte des îles d'Hyères et du littoral varois

A Porquerolles comme à Port-Cros, des traces d'occupation humaine très ancienne, remontant au néolithique ont été mises à jour. Durant l'époque historique, les îles d'Hyères étaient déjà connues des Grecs et des Romains et représentaient des étapes d'un commerce antique important entre Marseille et l'Italie ou la Grèce. Par la suite, moines et cultivateurs y vécurent, jusqu'au passage des Sarrazins en 888, qui inaugurent une époque de pillage et d'occupation par les pirates, barbaresques et autres. A partir de 1531 et de François 1^{er}, et jusqu'après 1634 avec Richelieu, de nombreux forts sont bâtis sur les îles, qui représentent alors une place avancée idéale pour la défense de

la côte varoise. Par la suite, les îles d'Hyères et en particulier Porquerolles et Port-Cros sont régulièrement cultivées et l'élevage y est pratiqué. Port-Cros fut ensuite progressivement abandonnée, de sorte que le maquis y reprit ses droits. Une trentaine d'habitants permanents y vivent actuellement, et l'ensemble de l'île, ainsi que Bagaud, a été classée Parc National en 1963. L'empreinte humaine est beaucoup plus sensible à Porquerolles, qui abrite un village de plusieurs centaines d'habitants. L'île du Levant est quant à elle en grande partie occupée par un camp militaire, et garde une couverture de maquis très dense.

Les principales caractéristiques géographiques des 4 îles principales sont portées dans le tableau 1 (d'après Cheylan 1984a).

Tab.1: Caractéristiques géographiques des îles d'Hyères

Île	Surface(ha)	Distance au continent ou à l'île la plus proche	Altitude (m)
Porquerolles	1250	2300	142
Le Levant	1010	9150	140
Port-Cros	640	8200 (1000 Le L.)	196
Bagaud	45	8000 (200 P-C)	59

La végétation de ces îles, en particulier Porquerolles et Port-Cros a donné lieu à de nombreuses descriptions, dont celles de Molinier (1963) et de Archiloque et al (1977). Le peuplement herpétologique a été écrit par M. Cheylan (1983), le peuplement mammalien par G. Cheylan (1984).^a

Un quadrat de piégeage a été installé à Port-Cros en 1984 (Cheylan et Granjon 1984, Cheylan 1986). Par ailleurs l'île de Bagaud a été piégée plusieurs fois depuis 1985. Ces deux îles fourniront l'essentiel des résultats concernant la démographie, l'éco-éthologie et la biométrie du Rat noir dans les îles d'Hyères. Quelques spécimens des îles de Porquerolles et du Levant ont été intégrés également à l'analyse biométrique.

Les sites continentaux choisis comme points de référence sont au nombre de trois:

* La Tour du Valat, en Camargue, où un quadrat de piégeage a été installé en 1984, ainsi que des "nichoirs à rats" dans les arbres (Granjon 1984).

* Le Cap Lardier, près de la ville de La Croix Valmer (Var), qui représente le point continental le plus proche des îles d'Hyères à avoir été échantillonné au cours de cette étude. Propriété du conservatoire du littoral gérée par le Parc National de Port-Cros, cette zone littorale rocheuse (alt. max. 174m) couverte de maquis et parcourue de vallons plus humides a été visitée en Mai 1987. Les Rats noirs capturés ont participé à des tests comportementaux, ainsi qu'à l'analyse biométrique.

* Les environs de Toulon (Solliès et Sanary), qui ont fourni quelques individus ayant participé à l'analyse biométrique.

2- Les îles Lavezzi - Corse et Sardaigne - Italie

Cette seconde zone géographique est centrée sur l'archipel des îles Lavezzi, situé entre la Corse et la Sardaigne (Fig.11). Une description récente de l'archipel a été faite par Thibault et al (1987). Rappelons simplement qu'il est formé de 6 îles principales, possédant presque toutes des îlots satellites, l'ensemble de l'archipel couvrant une superficie de 185 ha environ. Le substrat est de nature granitique, et 3 îles (Cavallo, Lavezzi et Piana) possèdent des points d'eau et/ou des zones humides, en eau au moins une partie de l'année. La faiblesse des fonds marins au niveau du détroit de Bonifacio autorise à penser que l'archipel était rattaché à la Corse il y a environ 7000 ans, lorsque le niveau marin était plus bas. Les traces d'occupation humaine les plus anciennes datent d'environ 3500 ans BP. Les romains ont ensuite occupé activement les îles, en exploitant le granite. Au XII^{ème} siècle, l'archipel des îles Lavezzi et les îles de la Maddalena, actuellement sardes, sont érigées en colonie gènoise autonome, et représentent un lieu de pâturage pour les troupeaux. Aux XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles, cultures céréalières et pâturage sont les deux activités principales sur l'archipel, et en particulier sur l'île Lavezzi. Le XX^{ème} siècle verra une diminution nette de l'occupation des îles par l'homme, jusqu'au développement récent du tourisme. L'archipel est érigé en réserve naturelle en 1982, à l'exception de Cavallo où un plan de construction de résidences se poursuit de nos jours.

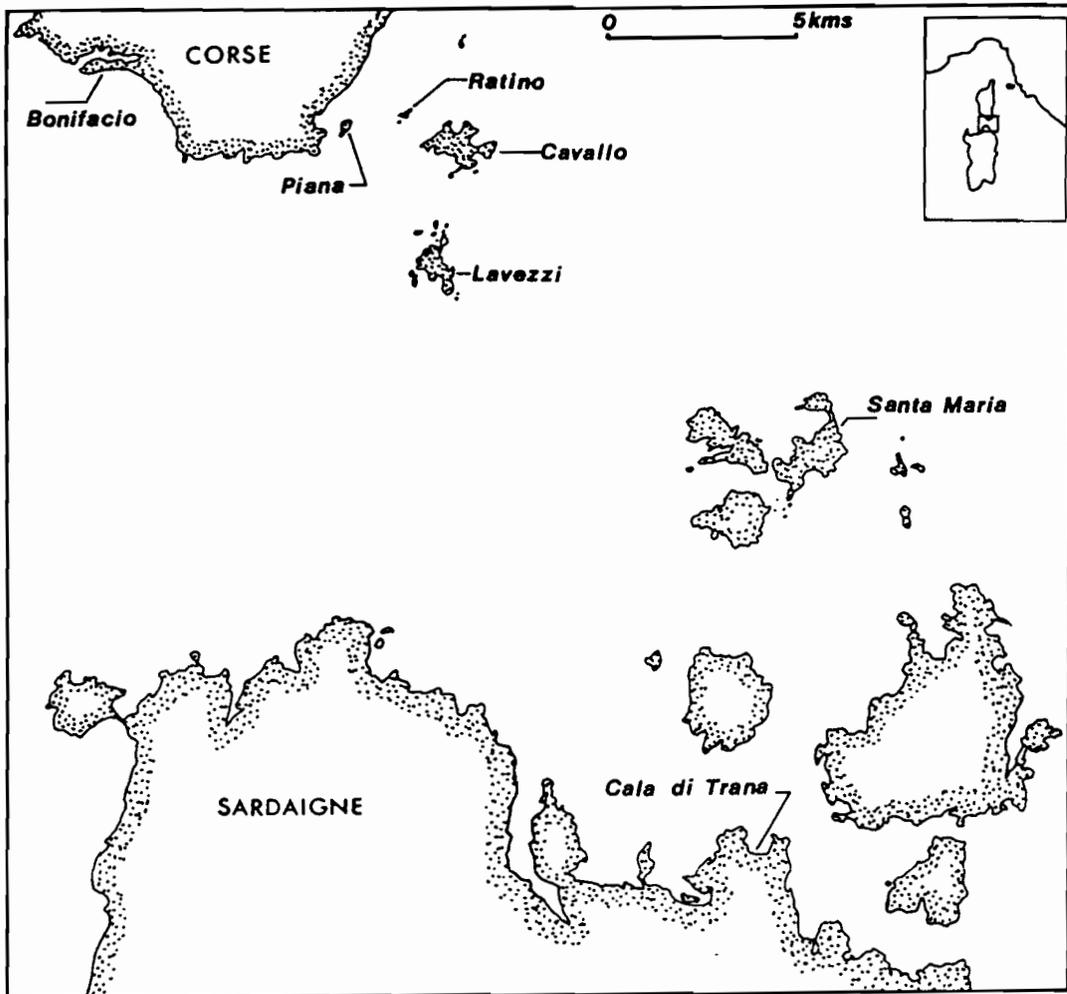


Fig.11: Carte des Bouches de Bonifacio

Les caractéristiques géographiques des 4 îles de l'archipel considérées dans ce travail, ainsi que de l'île sarde de Santa Maria d'où provient un échantillon traité en biométrie, sont portées dans le tableau (d'après Cheylan 1986).

Tab.2: Caractéristiques géographiques de quelques îles des bouches de Bonifacio

Ile	Surface (ha)	Distance à l'île + proche(m)	Altitude (m)
SANTA MARIA	186	4000 (La Mad.)	49
CAVALLO	115	2350 (Corse)	32
LAVEZZI	66	1250 (Cavallo)	40
PIANA	6,4	300 (Corse)	9
RATINO	2,9	670 (Cavallo)	15

La physionomie végétale est très variable d'une île à l'autre: Alors que Lavezzi est dominée par une strate herbacée halophile ou graminéenne, Cavallo est caractérisée par un maquis arbustif à lentisque (Pistacia lentiscus), en régression du fait des aménagements divers subis par l'île. Piana possède un boisement dense de genévriers de Phénicie (Juniperus phoenicea), associés au lentisque, et entouré par une couronne d'herbacées plus ou moins halophiles. Ratino, plus rocheuse, est couverte d'un maquis bas de lentisque assez dense. Le Rat noir est le mammifère le plus répandu dans l'archipel, où il n'a à craindre aucun prédateur si ce n'est la belette signalée occasionnellement à Cavallo, et éventuellement la couleuvre verte et jaune, présente à Cavallo et à Lavezzi (Thibault et al 1987).

Les environs de Bonifacio représentent logiquement le site principal de comparaison avec les données recueillies dans l'archipel des îles Lavezzi (démographie, comportement, biométrie). Les milieux échantillonnés dans cette zone (essentiellement en Décembre 1986 et Avril 1987) comprennent des vallons relativement ombragés et humides, à végétation assez diversifiée, et des pelouses entourées de murets ou de fûtaies de chênes verts (Quercus ilex) avec cistes (Cistus sp), lentisques, genévriers de Phénicie etc... Ces résultats pourront être comparés avec ceux d'un autre site "macroinsulaire", celui du vallon d'Elbo (réserve de Scandola, Nord-Ouest de la Corse), suivi en 1984-85 (Granjon 1984, Cheylan 1986, Granjon et Cheylan 1987). Pour l'analyse biométrique, des échantillons de Santa Maria (île sarde), du Nord de la Sardaigne (Cala di Trana) ainsi que de Piombino (Toscane-Italie) ont été également traités (cf Fig.9). La Toscane représente en effet la région continentale la plus proche actuellement de la Corse (80 km environ), avec laquelle elle aurait pu être en relation au quaternaire ancien (Günz ou Mindel), soit bien après le dernier contact entre Corse et littoral provençal.

III - MATERIEL ET METHODES

A- LE PIEGEAGE

1- Les pièges

Plusieurs types de pièges ont été utilisés au cours de cette étude. Au Sénégal, des pièges rigides à une entrée de type Firobind (pièges grillagés à socle en bois de 25x8x8cm) ou Manufrance (pièges à barreaux métalliques de 26x9x10cm), ainsi que des pièges pliants de type Sherman ou d'un modèle nouveau (Chauvancy et Duplantier 1986), ont été employés pour la capture simple. Pour les captures multiples, des pièges de type Manufrance grand modèle (38x13x13cm) ont été modifiés par adjonction d'une trappe d'entrée basculante. En France, des essais comparatifs entre différents modèles ont révélés dans un premier temps la grande efficacité des pièges Manufrance à une entrée, ainsi que des pièges pliants de type Tomahawk (Cheylan et Granjon 1985) pour la capture de R. rattus. Ces pièges étant devenus difficiles à se procurer, nous avons utilisé finalement des pièges Firobind petit et grand (42x10x10cm) modèles, ces derniers, à double entrée, s'étant révélés très performants. Ces mêmes pièges, après installation d'une trappe à l'une de leurs extrémité, ont été testés à plusieurs reprises sur le terrain en vue d'obtenir des captures multiples, sans donner de bons résultats, probablement du fait de l'étroitesse de la trappe d'entrée. De la même façon, quelques grandes ratières, testées en 1984, n'avaient capturé aucun individu.

2- Le piégeage en ligne

La méthode de piégeage en ligne, consiste à disposer un certain nombre de pièges selon une ligne, avec un espacement inter-pièges déterminé en fonction de l'amplitude de déplacement moyen des espèces piégées. Cette méthode peut permettre de déterminer des densités de population, par l'intermédiaire de coefficients de lignes dépendant des déplacements des différentes catégories d'animaux (cf Spitz 1969, 1972). Ces coefficients n'ayant

pas pu être calculés systématiquement, les "abondances" des espèces piégées selon ce protocole peuvent être approchées par le rapport du nombre de captures sur le nombre de pièges (ou de nuit/pièges). Le piégeage en ligne a été employé régulièrement, tant pour prospecter certaines régions que pour prélever des animaux en vue de tests comportementaux et d'analyses biométriques ou génétiques. L'espacement entre les pièges a été fixé à environ 10m pour les Mastomys, 20m pour le Rat noir.

3- Le piégeage sur quadrat

Le protocole de piégeage sur quadrat le plus régulièrement employé (Brant 1962, Spitz 1963) consiste à quadriller une surface donnée de pièges disposés selon une maille carrée préalablement définie, afin de déterminer un ensemble de paramètres démographiques concernant la population étudiée, ainsi que les caractéristiques d'occupation et d'utilisation de l'espace par ses membres. A la surface couverte par le quadrat, il convient d'ajouter, au moment du calcul des densités de population, une bande périphérique correspondant à la "zone d'attraction" d'individus venant de l'extérieur du quadrat. Cette surface doit tenir compte de la mobilité des animaux et est estimée généralement à l'équivalent d'une Distance de Recapture Successive (DRS, cf infra) de chaque côté du quadrat (Brant, 1962).

La maille de piégeage a été fixée à 10m pour M. erythroleucus, sur les deux quadrats suivis au Sénégal entre 1984 et 1986, l'un sur l'île de la Madeleine, l'autre à Bandia. Cette maille est la même que celle choisie par Hubert à Bandia entre 1972 et 1981 (Hubert 1977, 1982; Hubert et al 1981), ce qui rend ces deux séries de résultats comparables. Le quadrat de l'île Madeleine comporte 408 pièges (24x17), sur une surface de 3,7 ha. A Bandia, 441 pièges (21x21) sont disposés sur 4 ha. Neuf sessions de piégeage à Bandia et 10 sur l'île de la Madeleine ont été réalisées depuis le début de 1984. Chaque session comporte 5 nuits successives de capture, les pièges étant appâtés dans l'après-midi à la pâte d'arachide et relevés le matin. Le calendrier de ce programme de capture-recapture a été le suivant:

BANDIA	MADELEINE
1- 9 au 13 Janvier 1984	1 au 6 Mai 1984
2- 15 au 20 Avril 1984	8 au 13 Octobre 1984
3- 12 au 17 Août 1984	7 au 11 Janvier 1985
4- 18 au 23 Novembre 1984	16 au 20 Avril 1985
5- 18 au 23 Février 1985	2 au 6 Juillet 1985
6- 16 au 21 Décembre 1985	15 au 19 Octobre 1985
7- 14 au 19 Avril 1986	7 au 11 Janvier 1986
8- 30 Juin au 5 Juillet 1986	8 au 12 Avril 1986
9- 27 Octobre au 1 Novembre 1986	7 au 12 Juillet 1986
10	30 Septembre au 4 Octobre 1986

Une fois capturés, les animaux sont pesés, sexés et marqués par amputation de phalanges aux pieds postérieurs et entailles aux oreilles selon un code bien défini.

Le protocole de piégeage sur quadrat de R. rattus a été détaillé par ailleurs (Cheylan et Granjon 1985). Les différences principales par rapport à ce qui vient d'être décrit pour le genre Mastomys au Sénégal résident dans la maille de piégeage, qui a été fixée à 25m, et l'appât, ici constitué de morceaux d'oranges ou d'une pâte à base de farine, d'huile, de sardines et d'eau. Plusieurs quadrats ont été échantillonnés une ou plusieurs fois depuis 1984 en région méditerranéenne: Tour du Valat (3 ha, Réserve de Camargue), vallon d'Elbo (3,8 ha, Réserve de Scandola, Corse du Nord), Port-Cros (5 ha, Iles d'Hyères), Grand Congloué (2 ha, Iles de Marseille), îles Lavezzi et Piana (4,4 et 6,4 ha, Réserve des îles Lavezzi). La plupart de ces sites sont décrits en détail dans Cheylan (1986). Le quadrat de Port-Cros, le plus régulièrement suivi, a été visité à 8 reprises: Mars, Avril, Juin, Juillet et Décembre 1984, Juin et Septembre 1986 et Mars 1987. Diverses méthodes de marquage ont été testées sur le Rat noir, et c'est finalement la pose de bagues à l'oreille qui s'est révélée la méthode la moins traumatisante pour les animaux (Cheylan et Granjon 1985).

Certains des biais inhérents à la méthode de piégeage sur quadrat (cf Duplantier et al 1984) ont difficilement pu être évités, mais ont été réduits autant que possible (amputation de 2 phalanges par patte postérieure au plus, pas d'amputation aux pattes antérieures, mise en place de quadrats assez grands). D'autre part seuls les résultats obtenus avec des protocoles semblables ont été comparés.

4- La capture multiple

Les captures multiples ont été réalisées dans le but de révéler les associations interindividuelles et ainsi d'estimer la nature des relations sociales existant à l'intérieur des populations considérées. Les pièges à captures multiples précédemment décrits, mais également les pièges à capture simple, ont permis d'obtenir un grand nombre de données concernant ces associations, dans le genre Mastomys en particulier. L'interprétation de ces résultats en termes de liens ou de structures sociales a donné lieu à diverses critiques, les unes mettant sur le compte de la seule densité de population l'obtention de captures multiples (voir réf. in Cassaing 1986), les autres insistant sur l'existence de biais méthodologiques invalidant les conclusions tirées des résultats (Bergstrom 1986, Bergstrom et Sauer 1986). La plupart de ces critiques concernaient des captures multiples réalisées avec des pièges à capture simple, généralement de type Sherman. Ces pièges se déclenchant au moment du passage de l'animal sur une "palette", il paraît concevable qu'ils puissent ne pas se fermer si le poids de l'animal entrant est trop faible et le mécanisme de fermeture pas assez sensible. L'emploi de pièges dont la fermeture est déclenchée par le contact avec l'appât (pièges Firobind et Manufrance à capture simple) permet d'avancer avec plus de certitude qu'une capture multiple implique bien l'entrée simultanée des individus piégés, et donc leur probable cheminement commun avant cette capture. Ce raisonnement doit être quelque peu tempéré en période de très forte densité de population, où il paraît effectivement possible que deux (ou plus) individus entrent simultanément dans le même piège sans avoir eu précédemment un parcours commun témoignant d'un certain lien social. L'emploi de pièges à capture multiple, à trappe d'entrée basculante, pose un autre problème: dans ce cas, les individus capturés ensemble ont pu l'être à des moments différents de la nuit, ce qui n'indique pas forcément un lien social entre eux. Toutefois, les possibilités de contact olfactif, auditif et visuel à travers les barreaux (grands pièges Manufrance modifiés) laissent à penser que les animaux capturés ensemble montrent plutôt une attraction les uns vis-à-vis des autres (Getz 1972, Getz et al 1981, Reich et Tamarin 1984a et b, Cassaing 1986).

Dans ce protocole, une nuit de préappâtage, trappe ouverte, est nécessaire afin que les Rongeurs s'habituent au chemin d'entrée. Ensuite, les pièges sont mis en service plusieurs nuits consécutives. Plusieurs centaines de

captures multiples ont ainsi été enregistrées au Sénégal. Les plus nombreuses concernent les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et les M. natalensis du Sénégal Oriental, mais les autres populations de M. erythroleucus et M. huberti ont livré également quelques résultats. En revanche, ce protocole s'est révélé infructueux pour R. rattus.

Traitement des résultats de captures multiples

Le traitement des données de captures multiples a été effectué selon la méthode décrite par Slade (1976), qui permet de tester 3 types d'hypothèses dans le cas où l'ensemble des résultats (captures simples et multiples) est disponible, et dans tous les cas le caractère aléatoire ou non de la répartition des captures doubles en fonction des catégories d'individus considérées.

Soient i = Nombre de catégories

N_i = Nombre d'individus dans la $i^{\text{ème}}$ catégorie

C_i = Nombre de captures simples d'individus de la $i^{\text{ème}}$ catégorie

C_{ij} = Nombre de captures multiples d'1 individus de la $i^{\text{ème}}$ catégorie avec 1 individu de la $j^{\text{ème}}$ catégorie

→ Hypothèse 1: "les catégories sont également capturables",

est testée par un χ^2 avec comme effectifs observés dans chaque catégorie $T_i = C_i + 2C_{ii} + \sum C_{ij}$ et comme effectifs théoriques $(N_i / \sum N_i) T_{i.}$

→ Hypothèse 2: "les différentes catégories ont la même probabilité d'être impliquées dans une capture simple ou multiple",

est testée par un χ^2 sur un tableau de contingence $2 \times i$ avec sur les lignes les nombres de captures simples (C_i) et multiples ($2C_{ii} + \sum C_{ij}$) de chaque catégorie d'individus (colonnes).

→ Hypothèse 3: "la répartition des associations entre individus des différentes catégories est aléatoire",

est testée par un χ^2 sur un tableau de contingence $i \times i$ où les lignes et colonnes représentent les différentes catégories. Les valeurs de C_{ii} sont portées sur la diagonale principale du tableau, et les $C_{ij}/2$ sont portées dans les autres cases. Les valeurs théoriques sont donc calculées uniquement à partir des résultats des captures multiples, ce qui évite le biais lié à une éventuelle réfutation des hypothèses 1 ou 2.

B - LE TRAITEMENT DES DONNEES DE CAPTURE-RECAPTURE

1- Démographie

Les résultats des sessions de capture-recapture sur quadrat permettent dans un premier temps de déterminer quelques indices tels que le sex-ratio (Nb de mâles/Nb de femelles), le taux de femelles gestantes, le pourcentage de juvéniles, la répartition en classes de poids des individus.

La taille P des populations échantillonnées est ensuite estimée par l'indice de Lincoln, où $P = C \times R / m$, avec:

* C = Nombre d'animaux différents piégés et marqués lors de la capture.

* R = Nombre d'animaux différents piégés lors de la recapture.

* m = Nombre d'animaux recapturés marqués.

Cet estimateur est utilisable si un ensemble d'hypothèses est vérifié, ce qui est la plupart du temps utopique (cf Duplantier et al 1984). Il demeure néanmoins un des indices les plus fiables et les plus régulièrement employés pour évaluer l'effectif d'une population vivant sur une surface donnée. La densité de population peut ensuite être calculée, en tenant compte de la correction à apporter à la surface piégée (cf §III A 3).

2- Survie

Le taux de survie peut être estimé dans une population donnée à partir des résultats de capture-recapture. Ce paramètre est régulièrement comparé entre populations insulaires et continentales, les individus des premières étant généralement caractérisés par une meilleure survie que ceux des secondes, ceci traduisant une meilleure espérance de vie individuelle (Blondel 1979, 1986; Gliwicz 1980).

Le programme SURGE (SURvival Generalized Estimation) mis au point par J. Clobert et J.D. Lebreton a été utilisé pour déterminer les taux de survie et de recapture dans les populations de M. erythroleucus suivies sur quadrat entre 1984 et 1986. Les fondements théoriques sont décrits dans Clobert et al (1985), Clobert et Lebreton (1985) et Clobert et al (1987). A partir des résultats du programme de capture-recapture (nombre de sessions de recapture- nombre d'individus marqués à chaque session- matrice des effectifs d'individus repris à chaque session parmi les individus marqués à chacune des sessions précédentes-

matrice des effectifs d'individus jamais repris après une session donnée parmi les individus marqués à chaque session précédente), SURGE permet l'estimation des taux de survie (s) et de piégeabilité (p), avec plusieurs choix de calcul possibles (modèles), dont les suivants ont été utilisés:

- survie et/ou piégeabilité constantes (s,p) ou dépendantes du temps (s_t, p_t). Ce dernier modèle est équivalent à la partie "survie" du modèle classique de Jolly et Seber.

- Choix d'une égalité entre les taux de survie et/ou de recapture correspondant aux mêmes périodes du programme de capture-recapture (dans le cas d'un programme pluri-annuel).

- possibilité de transformation logistique des paramètres ($\text{Logit}x = \text{Log}[x/(1-x)]$) pour maintenir les estimateurs s et p entre 0 et 1. Ces estimateurs, obtenus itérativement par la méthode du maximum de vraisemblance, sont asymptotiquement sans biais.

Le nombre de paramètres à estimer par le modèle est donc fonction du choix initial concernant la dépendance ou non de la survie et/ou de la piégeabilité de facteurs tels que le temps. Les différences entre les modèles successivement choisis peuvent être testées à chaque étape (χ^2 , ddl = nombre de paramètres à estimer du modèle 1 - nombre de paramètres à estimer du modèle 2), de façon à préciser le modèle qui décrit le mieux la structure des résultats, c'est-à-dire celui qui montre la déviation (Dev) la plus faible.

La durée moyenne de trois mois séparant les sessions de piégeage ne correspondant pas à un échantillonnage de cohortes successives (contrairement aux recensements annuels chez les oiseaux), l'analyse de la survie et de la piégeabilité n'a pas pu être réalisée en fonction de l'âge des individus. Les résultats concernent donc les populations dans leur ensemble (ou par catégorie de sexe), pendant la durée de leur suivi.

La différence entre deux jeux de données traités par le même modèle (par exemple mâles M et femelles F d'une même localité) peut être testée globalement par la différence $\text{Dev}(M+F) - \text{Dev}(M) - \text{Dev}(F)$ qui suit un χ^2 à n ddl (n=nombre de paramètres à estimer du modèle choisi). Par ailleurs, les différences entre survies (s et s') et piégeabilités (p et p') ponctuelles (à une période donnée) peuvent être également testées par le calcul de

$$(s-s')/\sqrt{\text{var}(s)+\text{var}(s')}$$

ou de $(\text{logit}[s]-\text{logit}[s'])/\sqrt{\text{var logit}[s]+\text{var logit}[s']}$ (idem avec p et p')

qui suivent une loi normale $N(0,1)$.

3- Déplacements-Domaines vitaux

Un ensemble d'indices de déplacement peut être déduit de la localisation des captures et recaptures sur le quadrat. Ce sont:

* La DRS (Distance de Recaptures Successives) = moyenne des distances linéaires entre points de capture successifs d'un animal dans une même session (Brant 1962, Spitz 1963).

* La DMR (Distance Maximale de Recapture) = distance entre les deux points de capture les plus éloignés d'un animal au cours d'une session (Spitz 1963), correspondant au "range length" des anglo-saxons.

* Le DV (Domaine Vital) = surface renfermant tous les points de capture d'un animal, soit pour une session donnée (DV instantané), soit en cumulant des points de sessions successives (DV cumulé). La méthode des surfaces inclusives, consistant à relier les points de capture les plus extrêmes, augmentés d'une demi-distance inter-pièges (Blair 1940, in Thohari 1983) a été retenue. Les individus possédant soit plus de deux, soit plus de trois captures par session ont été pris en compte.

* Le DSA (Déplacement Saisonnier de l'Activité, Cassaing et Croset 1985) = distance entre les centres de gravité des points de capture de deux sessions successives (Fig.12).

A partir de là, un indice de sédentarité (IS, Cassaing et Croset 1985) peut être calculé, représentant le rapport du DSA sur la demi-somme des DMR des deux sessions successives considérées (cf Fig.12). Cet indice indique si, d'une période à la suivante, les individus sont restés sédentaires ($IS < 1$) ou s'ils ont changé de zone d'activité ($IS > 1$).

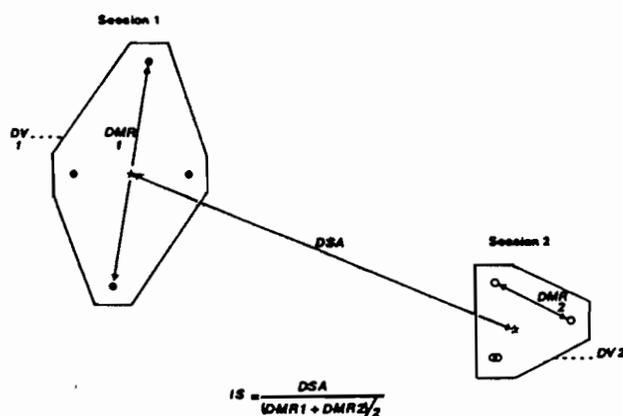


Fig.12: Principe de calcul du DSA (Déplacement Saisonnier d'Activité) et de l'IS (Indice de Sédentarité).

4- Distance interindividuelle

Cette mesure représente la distance séparant, lors d'une session donnée, un individu d'une catégorie précise (par ex. mâle adulte), avec son plus proche voisin d'une autre catégorie (par ex. femelle adulte) ou de la même. La localisation des individus sur la grille de piégeage est matérialisée par le centre de gravité de leurs points de capture. Les individus situés près des limites du quadrat et de ce fait susceptibles d'être plus proches d'un individu extérieur à la grille de piégeage (et donc non piégé) que d'un individu capturé ne sont pas pris en compte dans ces calculs. Plus précisément, si la distance séparant un individu de son plus proche voisin est supérieure à celle le séparant du bord le plus proche du quadrat augmentée d'une demi-distance inter-jalon (soit 5m), il n'est pas compté. On peut ainsi, en se limitant à la catégorie des adultes, déterminer les valeurs moyennes des distances entre les mâles adultes entre eux, les femelles adultes entre elles, les mâles et les femelles, et entre les femelles et les mâles, ces deux dernières mesures n'étant généralement pas égales du fait du sex-ratio différent de 1.

Les variations de ces distances interindividuelles peuvent être liées à un ensemble de facteurs comme la densité de population, le nombre d'individus de chaque catégorie, ou la saison. A ce titre, ces distances représentent un indicateur de réaction des individus à des paramètres liés directement ou indirectement à leur environnement social. La comparaison de la variation de cet "indicateur" entre populations insulaires et continentales doit donc permettre de compléter les résultats des tests comportementaux et des captures multiples, en précisant le type de répartition observé entre les individus.

Ces distances interindividuelles représentent en effet un estimateur de la structure spatiale des populations. Comparées à des valeurs théoriques calculées sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire des individus, elles indiquent si la distribution des individus est effectivement de type aléatoire, ou bien si elle est plutôt de type "agrégative" ou "dispersée". La méthode employée ici est celle de Clark et Evans (1954), reprise récemment par Danielson et Gaines (1987). Elle consiste à calculer une distance interindividuelle théorique moyenne r_E tenant compte de la densité (d , exprimée en nombre d'individus par m^2) des N individus pris comme "centres de mesure": $r_E = 1/2\sqrt{d}$. Le rapport R de la distance interindividuelle moyenne observée (r_A) sur cette distance théorique mesure donc le degré d'agrégation ($R < 1$) ou de dispersion ($R > 1$) des individus, et

peut être testé par le terme $c=(r_A - r_E)/E.t. r_E$, qui suit une loi Normale ($E.t.[r_E]=0,26136/\sqrt{Nd}$). La différence entre plusieurs populations peut être testée par une analyse de variance dont les calculs sont détaillés dans Clark et Evans (1954).

C - TESTS COMPORTEMENTAUX

1- Les confrontations dyadiques

La nature des relations entre individus est estimée au cours de rencontres dyadiques de 10 mn au cours desquelles 2 individus, mâles en général, sont mis en présence dans une enceinte neutre. La rencontre se déroule dans deux cages (60 x 40 x 40 cm pour les Mastomys, 70 x 50 x 50 cm pour les Rattus) où les animaux sont dans un premier temps isolés pendant 5 à 10 mn pour leur permettre de se tranquilliser et de s'habituer à leur nouvel environnement. Les deux terrariums sont ensuite mis en communication et, à partir du moment où l'un des deux individus pénètre dans la cage de l'autre, tous les actes et postures de comportement social, c'est-à-dire démonstratifs d'une interaction entre les deux individus, sont notés. Ils appartiennent à trois catégories (cf Cassaing 1984):

- | | |
|-------------------------|---------------------------------------|
| -A = Approche | |
| -Fl = Flairement | |
| -S = Suite | Comportements d'investigation sociale |
| -Cr = Contact corporel | |
| -TM = Toilettage Mutuel | |
| ----- | |
| -At = Attaque | |
| -P = Poursuite | |
| -C = Combat | Comportements agressifs |
| -O = Posture offensive | |
| ----- | |
| -E = Evitement | |
| -F = Fuite | |
| -D = Posture défensive | Comportements défensifs |
| -So = Soumission | |

L'appartenance du comportement d'approche à la catégorie "Investigation sociale" est discutable en ce sens qu'une approche peut aussi bien être suivie d'un toilettage mutuel que d'une attaque. Cet acte pourra de ce fait être distingué dans l'analyse des résultats.

Les animaux provenant du terrain utilisés pour ces tests ont été piégés 5 jours au maximum avant leur participation à une confrontation (et une seule), afin d'éviter d'éventuels effets liés à un trop long séjour en captivité (Bisazza 1978). D'autre part, ces animaux ont été choisis dans la mesure du possible de façon à ce qu'ils aient pu être en contact dans le milieu naturel. Toutes ces précautions visent à rendre les résultats observés les plus proches possibles de ce qui peut se passer sur le terrain. Des tests ont également été réalisés entre individus nés en animalerie de parents provenant des populations étudiées (Mastomys), afin d'avoir une idée de l'héritabilité de ces comportements.

Les résultats ont été exprimés, pour chaque échantillon (= groupe d'individus provenant de la même population) en:

- pourcentage de chaque acte ou catégorie d'actes par rapport au total des actes dans l'ensemble de l'échantillon.
- pourcentage de confrontation montrant un acte ou un groupe d'actes considéré par rapport au nombre total des confrontations d'un échantillon, ceci afin d'estimer la variabilité existant dans cet échantillon.

Le but de ces expériences n'est bien entendu pas de discuter des comportements individuels mais plutôt de caractériser globalement les populations étudiées à partir des résultats obtenus entre un certain nombre de leurs membres adultes, censés constituer un échantillon représentatif de ces populations à un moment donné de leur histoire.

2- Tests de choix alimentaires

Les tests de choix alimentaires ont été menés afin de tester l'hypothèse, souvent avancée, d'un élargissement de la niche écologique des populations insulaires par rapport à leurs conspécifiques continentales (voir réf. in Blondel 1979 et 1986). Alors que l'amplitude d'habitat a été assez souvent comparée entre populations insulaires et continentales chez les Rongeurs (Grant 1971, Crowell et Pimm 1976, Orsini 1982, Granjon et Cheylan 1987), la dimension alimentaire de la niche écologique est rarement considérée directement. Le problème qui se pose quant à la mise en évidence d'un élargissement de niche,

quelle que soit la dimension concernée, est de savoir si il s'agit bien d'une "adaptation évolutive qui permet de ratisser plus large, ou s'il s'agit d'une réponse écologique à une distribution différente des ressources" (Blondel 1986). Dans le cas de la niche alimentaire, la solution à ce dilemme serait de réaliser des inventaires complets des ressources présentes sur les stations étudiées, et de déterminer parallèlement le régime alimentaire précis des individus des populations comparées, ce qui représente un effort très important.

Une autre façon d'approcher la question est de tester l'amplitude de choix d'individus provenant des populations étudiées, face à une gamme d'aliments nouveaux pour eux et différant par un caractère donné. Dans le protocole expérimenté ici, 4 céréales ont été mises à la disposition de couples de Mastomys insulaires (M. erythroleucus) et continentaux (M. erythroleucus et M. huberti) dans un premier temps, puis de mâles et de femelles séparés de M. erythroleucus continentaux et insulaires dans un second temps (Fig.13). Les céréales proposées étaient les suivantes, par ordre de taille décroissante: maïs, sorgho, mil et blé pilé.

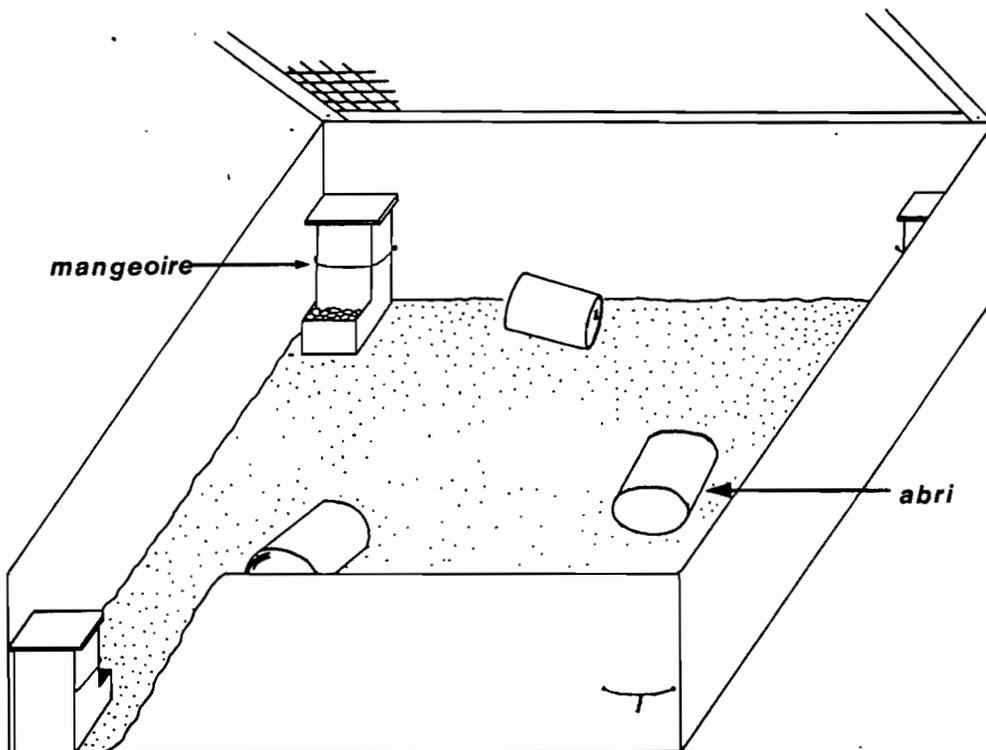


Fig.13: Dispositif expérimental des tests de choix alimentaires.

Les quantités de ces 4 céréales consommées chaque jour étaient déterminées par pesées successives des quantités restantes. L'indice de Shannon a été utilisé pour calculer la diversité globale des graines choisies par chaque groupe d'individus:

$D = -\sum p_i \log_2 p_i$, où p_i représente le pourcentage de chaque céréale consommé en fonction du total en fin d'expérience.

3- Radio-tracking

Cette technique, détaillée précisément par Zimmermann et al (1976), est généralement utilisée, chez les Rongeurs tout au moins, pour déterminer la répartition spatio-temporelle des activités de façon précise (Genest-Villard 1978, Duplantier 1982, par exemple), en particulier pour les espèces nocturnes et donc difficiles à observer directement.

Dans le cas présent, le suivi d'individus R. rattus par radio-tracking a servi à répondre à une question bien précise: quel est le devenir d'individus étrangers après leur introduction dans une population établie? La population de l'île de Piana (archipel des Lavezzi) a été choisie pour plusieurs raisons:

- présence d'une population stable et assez dense de R. rattus, déjà échantillonnée en 1983 et 1985 par G. Cheylan.

- taille de l'île (6,4 ha) compatible avec un suivi des individus sur l'ensemble de la surface, avec une bonne probabilité de recapture en fin d'expérience.

- distance à la côte corse (300 m) assez faible pour permettre des allers-retours réguliers afin de régler les problèmes techniques (recharge des récepteurs, équipement de nouveaux individus à introduire...).

8 R. rattus ont ainsi été équipés de micro-émetteurs SM1, de marque AV M, alimentés par une pile (RW44) de 1,5V. L'ensemble, une fois enrobé dans de la paraffine et recouvert d'une fine couche de résine dentaire, pèse environ 6 grammes, soit 3 à 8% du poids des individus équipés. Les émetteurs étaient placés au cou des animaux grâce à un collier faisant office d'antenne. Les récepteurs employés étaient de type YAESU (FET 290 R; 143,5 à 148,5 MHz), reliés à des antennes directives à 4 éléments de marque Tonna (144 MHz). Sur chaque antenne, une boussole fixée permettait de noter à chaque pointage la direction exacte dans laquelle l'individu capté l'était avec le maximum d'intensité. Deux types de localisation ont été effectués:

- à intervalles de temps réguliers, les deux expérimentateurs notaient chacun à partir d'un point précis les directions dans lesquelles tous les animaux suivis émettaient, afin de reconstruire ultérieurement leurs positions sur une carte de l'île.

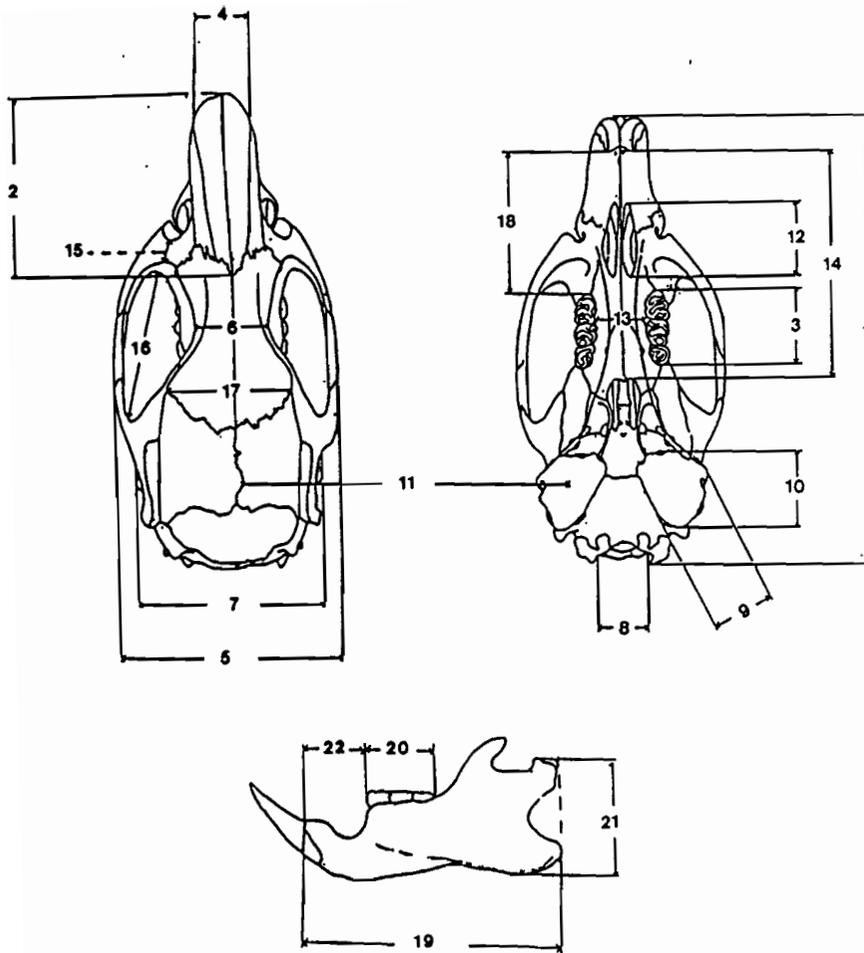
- de façon plus aléatoire, les individus équipés étaient localisés précisément par des approches guidées dans un premier temps par l'augmentation de l'intensité du signal sonore, puis par la déviation de l'aiguille du vumètre de contrôle d'intensité, ceci indiquant une grande proximité de l'animal suivi (moins de 10m).

4- Les nichoirs artificiels

25 nichoirs en bois cubiques (25x25x27cm) à couvercle amovible ont été installés sur les arbres de deux des quadrats mis en place: La Tour du Valat (Camargue) et Elbo (Corse). 13 de ces nichoirs ont été placés 0,5m de hauteur, et 12 entre 2m et 2,5m, afin de mettre en évidence d'éventuelles différences dans la répartition verticale de l'activité du rat noir entre le continent et la Corse et pour tester l'hypothèse suivante: le rat noir a-t-il sur le continent des moeurs plus arboricoles que dans les îles, du fait (entre autres choses) de la compétition potentielle au sol avec le surmulot (R. norvegicus) et le campagnol amphibie (Arvicola sapidus), tous deux absents dans les îles. Installés en 1984, les nichoirs de Camargue ont depuis lors été contrôlés 7 fois, ceux de Corse 2 fois seulement.

D - BIOMETRIE

Les crânes de 230 rats noirs provenant d'une quinzaine de localités différentes ont été préparés, ainsi que les os longs de 121 d'entre eux. 28 mesures par individus ont été prises (18 sur le crâne, 4 sur la mandibule gauche et 6 sur les os longs) à l'aide d'un Measuroscope Nikon, au 1/10^{ème} de mm. La liste de l'ensemble des mesures prises, ainsi que la disposition exacte de celles concernant le crâne et la mandibule sont portées sur la Fig.14. Les longueurs des os longs ont été exprimées sous forme de rapport de ces mesures sur la longueur Tête+Corps des animaux. Les moyennes de ces rapports ont permis de calculer un indice de longueur relative moyenne (IL) pour chaque population,



R. rattus

Mastomys

Nomenclature des variables

- | | |
|--|---|
| 1.....longueur du crâne..... | ① |
| 2.....longueur du nasal..... | ⑨ |
| 3.....longueur de la rangée dentaire supérieure..... | ⑤ |
| 4.....largeur du nasal (max)..... | ⑩ |
| 5.....largeur bizygomatique..... | ⑬ |
| 6.....largeur interorbitale (min)..... | ⑪ |
| 7.....largeur bisquamosale..... | ⑫ |
| 8.....largeur du foramen occipital..... | ⑦ |
| 9.....largeur de la bulle tympanique..... | ⑥ |
| 10.....longueur de la bulle tympanique..... | ⑥ |
| 11.....hauteur postérieure du crâne..... | ⑩ |
| 12.....longueur du foramen palatin antérieur..... | ④ |
| 13.....largeur du palatin (entre M1 et M2)..... | ⑧ |
| 14.....longueur Avant du prémaxillaire-Arrière du palatin..... | ③ |
| 15.....largeur de l'arcade zygomatique (os maxillaire)..... | ⑭ |
| 16.....longueur de l'orbite..... | ⑮ |
| 17.....largeur du crâne (suture frontal-pariétaux)..... | ② |
| 18.....longueur du diastème supérieur..... | ② |
| 19.....longueur de la mandibule..... | |
| 20.....longueur de la rangée dentaire inférieure..... | |
| 21.....hauteur de la mandibule..... | |
| 22.....longueur du diastème inférieur..... | |
-
- | | |
|--------------------------------------|--|
| 23.....longueur de l'omoplate..... | |
| 24.....longueur de l'humérus..... | |
| 25.....longueur de l'ulna..... | |
| 26.....longueur du radius..... | |
| 27.....longueur du péroné..... | |
| 28.....longueur du tibia-fibula..... | |

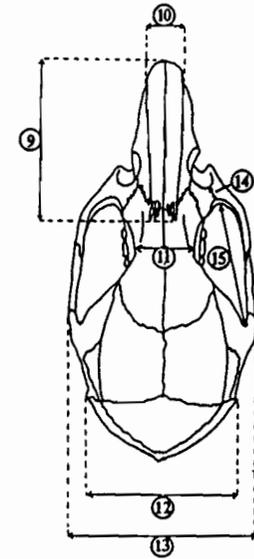
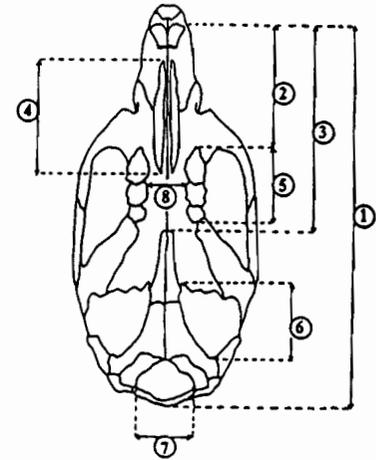


Fig.14: Description des variables biométriques mesurées chez Rattus rattus et Mastomys

représentant le barycentre de ces moyennes:

$$IL = \frac{\frac{1 \times L(\text{os long})n^{\circ 1}}{L(T+C)} + \frac{2 \times L(\text{os long})n^{\circ 2}}{L(T+C)} + \dots + \frac{6 \times L(\text{os long})n^{\circ 6}}{L(T+C)}}{1 + 2 + \dots + 6}$$

L'ensemble des résultats concernant les mesures crâniennes et mandibulaires a ensuite été analysé par l'intermédiaire des analyses multivariées du logiciel BIOMEKO. Rappelons brièvement que l'Analyse en Composantes Principales (ACP) permet, à partir d'un tableau de N individus X P variables quantitatives, d'obtenir un jeu de P fonctions linéaires non corrélées de ces variables (facteurs). L'Analyse Factorielle Discriminante (AFD) maximise la séparation des N groupes préalablement définis dans un échantillon d'individus, selon N-1 fonctions linéaires des variables originelles (fonctions discriminantes).

Les matrices de distance euclidiennes établies à partir soit des mensurations brutes, soit des coordonnées des individus (distances entre individus) ou des centres de gravités des groupes (distances entre échantillons) sur les premiers axes factoriels des analyses multivariées ont été traitées par l'algorithme de classifications hiérarchique ascendante (agrégation par la distance moyenne, Roux 1985).

IV - LA REPARTITION DES RONGEURS DANS LES ILES DU SENEGAL

A - INTRODUCTION ET CAS DES ILES AUTOUR DE DAKAR

La répartition des mammifères, et en particulier de R. rattus dans les îles de Méditerranée occidentale a été commentée en détail par Cheylan (1984a et b, 1986). La première phase du travail concernant les populations insulaires de Rongeurs au Sénégal consistait logiquement à établir la distribution des communautés de mammifères dans ces îles.

Les piégeages dans les quatre îles autour de la presqu'île du Cap Vert ont donné les résultats suivants:

- Gorée: 35 pièges posés dans les maisons et en extérieur en Mars 1986: aucune capture, malgré la présence probable de rats noirs (Rattus rattus) et de souris domestiques (Mus musculus domesticus), d'après les descriptions des habitants.

- Ngor: 25 pièges posés en Mars 1986, dans les jardins, les maisons et le camp militaire: 10 musaraignes (Crocidura sp.) capturées, de grande taille.

- Yoff: 61 pièges posés en Juillet 1985, sur toute la longueur de l'île: aucune capture.

- Îles de la Madeleine: *îlots Lougne: 10 pièges posés en Janvier 1986: aucune capture.

*île de la Madeleine: M. erythroleucus.

Cette répartition semble liée au degré d'anthropisation de ces îles: Gorée, entièrement habitée par l'homme, ne doit supporter que des espèces commensales. Ngor, moins densément peuplée, représente un habitat très favorable aux musaraignes, du fait de la présence de nombreux murets entourant les propriétés. L'île de la Madeleine, non habitée, est donc la seule de ces îles à abriter une population de Rongeurs vivant en extérieur. Yoff et les îlots Lougne ont une surface probablement trop faible pour que s'y maintiennent à longueur d'année des populations de micro-mammifères.

B - REGION DES ILES DU SALOUM

Les piégeages dans la région du Saloum ont eu lieu à quatre périodes en 1985-1986. Ainsi, 18 sites ont été échantillonnés au total, une ou plusieurs fois

en Juillet et Décembre 1985 ainsi qu'en Mars-Avril et Août 1986. 1770 nuits/pièges ont permis la capture de 356 micro-mammifères (355 Rongeurs et un Insectivore), de quelques crabes, insectes et autres lézards. Les Rongeurs piégés appartiennent à 9 espèces de 3 familles différentes (Muridés: Mastomys erythroleucus, Mastomys huberti, Arvicanthis niloticus, Myomys daltoni, Rattus rattus et Mus musculus domesticus; Gerbillidés: Tatera gambiana et Taterillus gracilis; Sciuridés: Heliosciurus gambianus). Les résultats concernant les Rongeurs peuvent être décrits à deux échelles, d'une part en fonction de la subdivision en trois zones (continentale, amphibie, insulaire) faite au chapitre IIA1 et d'autre part en se focalisant sur la zone des îles.

1- Répartition des Rongeurs dans le gradient Est-Ouest

Le tableau 3 met en évidence de façon nette la caractéristique principale du peuplement de Rongeurs de la région du Saloum: son appauvrissement en nombre d'espèces d'Est en Ouest, c'est-à-dire en passant de la zone continentale à la zone des îles via la zone amphibie. Alors que 7 espèces ont été capturées en extérieur dans les sites continentaux, ce chiffre passe à deux dans la zone intermédiaire, pour finalement tomber à une espèce dans les îles. Le nombre d'espèces commensales suit à peu près le même schéma: 5 espèces sur le continent, 2 dans les deux autres ensembles définis. Quelques espèces peuvent ne pas avoir été prises lors de ces échantillonnages, soit du fait de leur rareté, soit parce que le protocole de piégeage n'était pas adapté à leur capture. Parmi les Rongeurs susceptibles de se trouver dans cette région du Sénégal, d'après Hubert et al. (1973), c'est probablement le cas de Xerus erythropus, Sciuridé très commun dans tout le Sénégal, trop grand pour être capturé par les pièges utilisés ici, de Graphiurus murinus, Gliridé difficile à capturer, ainsi que de Lemniscomys barbarus, Mus mattheyi, Mus musculoïdes et Steatomys caurinus, Muridés de petite taille toujours très peu représentés dans les piégeages. La présence éventuelle de ces espèces ne doit pas changer la tendance observée de diminution de la richesse spécifique d'Est en Ouest, la probabilité de présence de ces taxons dans la zone continentale étant plus importante que dans les deux autres zones, du double fait de la plus grande diversité des milieux végétaux dans cette zone et du relativement plus faible effort de piégeage qui y a été consenti par rapport à la surface représentée.

Tab.4: Caractéristiques géographiques des îles du Saloum et répartition de Mastomys huberti dans ces îles.

ILE	SURFACE (ha)	Distance minimum (m)		M. hub
		à l'île la + proche	au continent	
GOUK	1570		500	+
POUTAK	1550		700	+
ILE AUX OISEAUX	150	1350 (IB 3)	3350	0
ILE AUX BOEUFs 2	135	200 (IB 3)	800	+
ILE AUX BOEUFs 1	23	200 (IB 2)	230	0
ILE AUX BOEUFs 3	21	200 (IB 2)	2000	+
TEREMA	0,8	750 (IB 3)	1200	+
KAWAT	0,2		50	0

Tab.3: Résultats (en nombre d'invidus par 100 nuits/pièges) des piégeages de Rongeurs dans la région du Saloum.

		ZONE CONTINENTALE	ZONE AMPHIBIE	ZONE INSULAIRE
EXTERIEUR				
Nb n/p.		343	275	528
Espèces (Rdt)	M. erythroleucus (6,4)		T. gambiana (8,7)	M. huberti (22,7)
	A. niloticus (0,9)		M. huberti (2,5)	
	T. gracilis (0,6)			
	M. huberti (0,6)		11,2	
	M. daltoni (0,3)			
	T. gambiana (0,3)			
	H. gambianus (0,3)			
		9,4		
INTERIEUR				
Nb n/p.		312	172	140
Espèces (Rdt)	M. erythroleucus (17,6)		R.rattus (31,4)	M.huberti (25,0)
	R. rattus (2,2)		M. huberti (7,0)	R. rattus (2,1)
	M. musculus (1,0)			
	M. daltoni (0,3)		38,4	27,1
	T. gracilis (0,3)			
		21,7		

L'examen de l'identité des espèces capturées dans ces trois zones amène à une constatation surprenante: Mastomys erythroleucus, qui est de loin l'espèce la plus abondante en zone continentale, que ce soit en extérieur ou en intérieur, disparaît totalement dans les deux autres "compartiments".

Dans la zone amphibie, c'est Tatera gambiana (Gerbillidé) qui domine en extérieur, alors que cette espèce est rare dans la zone continentale. L'espèce commensale principale est Rattus rattus, très abondant dans certains villages (Bétanti, Djinak), comme il peut l'être en Casamance où il remonte très loin à l'intérieur du pays. M. huberti est présent dans ces grandes îles, mais à des densités faibles et de façon irrégulière au cours de l'année: relativement abondant en fin de saison des pluies, il semble disparaître presque totalement le reste de l'année, tant en extérieur où T. gambiana se maintient, qu'en intérieur où le rat noir reste très abondant.

Enfin, dans les îles plus isolées, M. huberti devient la principale espèce représentée, seule capturée en extérieur où elle présente tout au long de l'année des densités apparemment assez élevées. Dans les villages, M. huberti domine également très largement alors que R. rattus ne semble présent que de façon épisodique, en relation évidente avec les mouvements de population humaine. Ainsi, il n'a été capturé, à de faibles effectifs, qu'en pleine saison sèche, à Diofandor (île de Poutak) pendant la période d'occupation du village par les pêcheurs Niominkas. En revanche, il convient de noter que c'est la seule région du Sénégal où M. huberti est trouvé dans les habitations.

Les densités de population de ces Rongeurs, dont les rendements de piégeage permettent d'avoir une idée, augmentent en même temps que diminue le nombre d'espèces capturées, en particulier en ce qui concerne les résultats d'extérieur: de moins de 1 Rongeur/10 n.p en zone continentale, on arrive à plus de 2,2 dans les îles, en passant par environ 1,1/10 n.p en zone amphibie (cf Tab.3).

La situation n'apparaît pas aussi tranchée au premier abord en milieu commensal où c'est aussi en zone continentale que l'on enregistre les plus faibles densités de Rongeurs. Dans les petites îles, le rendement est quelque peu sous-estimé du fait de la prise en compte du piégeage au village de Diofandor en Juillet 1985, période à laquelle le village était inoccupé. Si ce résultat est enlevé de l'ensemble, le rendement de piégeage en milieu commensal insulaire dépasse 0,60 ind/n.p. La tendance à l'augmentation de densité de la

zone continentale à la zone insulaire est alors également réalisée, les chiffres atteints en intérieur étant par ailleurs, pour une zone donnée, toujours supérieurs à ceux atteints en extérieur.

2- Répartition de M. huberti dans les îles

Comme on l'a vu au § précédent, Mastomys huberti est la seule espèce qui réussisse à se maintenir dans les îles les plus isolées du Saloum. Les caractéristiques géographiques des 8 îles décrites au Chap.II.A1 sont portées dans le Tableau 4; ce sont:

- La surface: de 0,2 (Kawat) à 1570 ha (Gouk).
- La distance au continent, ou plus précisément ici, à la zone amphibie: de 50 (Kawat) à 3350m (île aux Oiseaux).
- La distance à l'île supportant une population stable de M. huberti la plus proche.

Cinq de ces 8 îles et îlots se sont révélés abriter une population de M. huberti (cf Tab.4). Dans tous les cas, des juvéniles et/ou des femelles gestantes ont été capturés, preuves d'une reproduction sur place. L'absence de l'espèce dans l'île aux Oiseaux, l'île aux Boeufs n°1, et l'îlot de Kawat peut être liée à des facteurs divers:

* Cas de l'île aux Oiseaux: l'éloignement de l'île à la source de colonisation la plus proche (île aux Boeufs n°3: 1350m), mais surtout l'absence de végétation non exclusivement halophile expliquent sans doute l'impossibilité de maintien d'une population pérenne de M. huberti.

* Cas de l'île aux Boeufs n°1: Là encore, c'est probablement le facteur "disponibilités alimentaires" qui est limitant. En effet, la surface et la distance à une source de colonisation autorisent tout à fait la présence de l'espèce sur cette île. En revanche, et comme le montre la Fig.15, la grande majorité de la surface de l'île est couverte de mangrove et seule une mince bande de végétation herbacée se développe sur la rive Ouest. On peut penser que cette île peut servir d'étape à la colonisation de l'île aux Boeufs n°2, n'étant séparée du village de Bétanti que par un chenal de quelques mètres à marée basse.

* Cas de l'îlot de Kawat: la surface très faible, conjuguée à l'absence de végétation herbacée sont les facteurs limitants du maintien d'une population stable de M. huberti sur cet îlot.

Il ressort donc globalement que, plus que les caractéristiques géographiques de ces îles, ce sont les paramètres écologiques qui déterminent la présence ou l'absence de *M. huberti*. Ce dernier a probablement eu l'occasion de prendre pied sur toutes les îles (à l'exception peut-être de l'île aux Oiseaux), mais il n'a pu se maintenir que là où les disponibilités alimentaires le permettent, quantitativement et qualitativement.

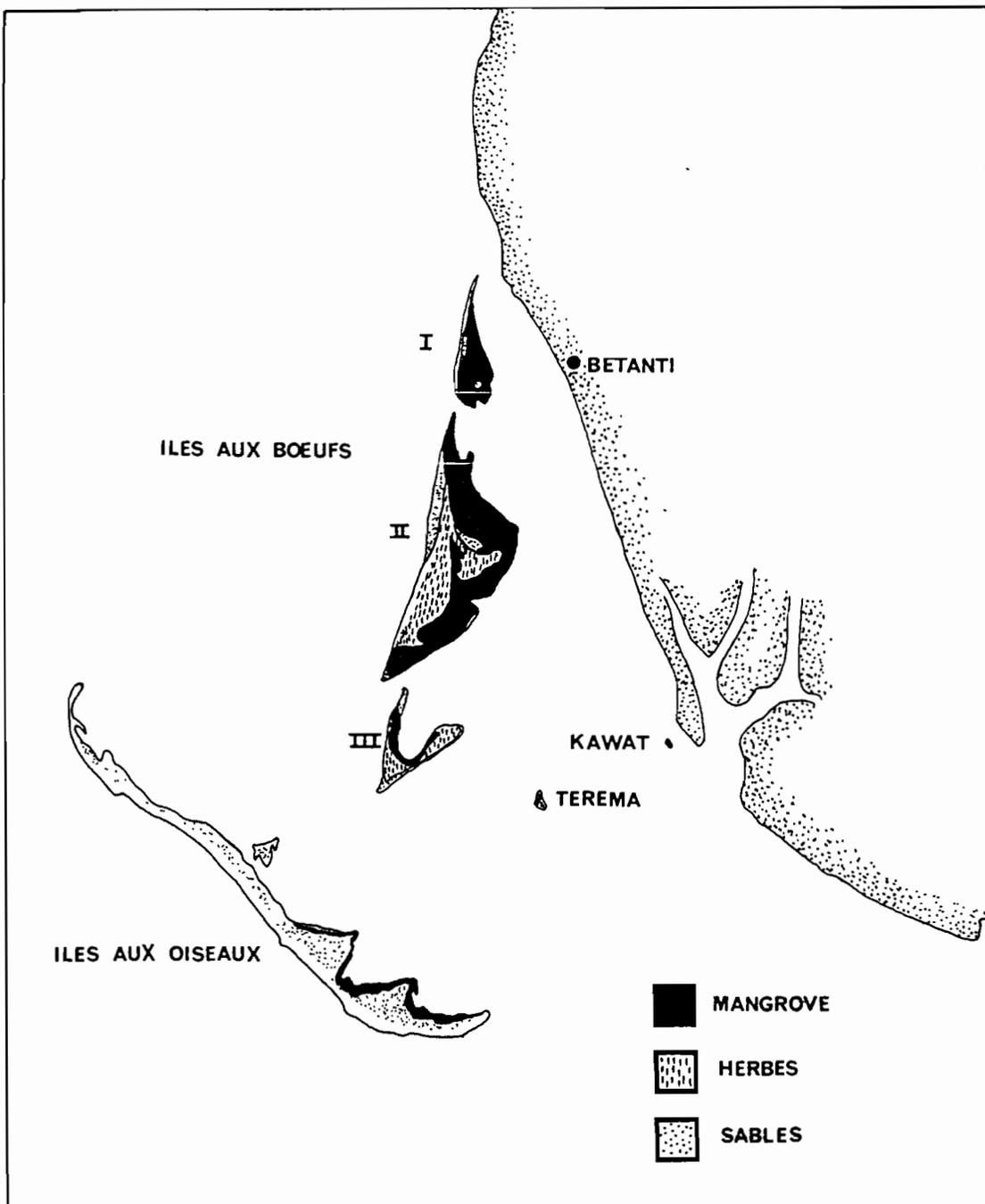


Fig.15: Physionomie des îles du Saloum

C - DISCUSSION

Le modèle d'équilibre dynamique à la base de la théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur et Wilson 1963, 1967) prédit que le nombre d'espèces présentes sur une île de surface donnée résulte d'une balance entre immigration et extinction, cette richesse spécifique (S) augmentant théoriquement avec la surface considérée (A) selon l'équation $S=cA^z$ (Preston 1962). Les limites de z pour des communautés insulaires à l'équilibre ont été fixées à 0,20 et 0,35 (Mac Arthur et Wilson 1967). Depuis, de nombreux exemples sont venus corroborer ce modèle, tant chez les oiseaux (voir réf in Blondel 1979, 1986), que chez les lézards (Case 1975, Wilcox 1978) ou les mammifères (Dueser et Brown 1980, Lomolino 1982 et 1984, Heaney 1984, Cheylan 1984, Crowell 1986). Les cas où l'équilibre n'était pas réalisé ont pu être expliqués, dans le cadre du modèle, soit par un déficit de colonisation et/ou un excès d'extinction (Brown 1971, Morgan et Woods 1986), soit par un état de sursaturation de communautés insulaires récemment formées (Diamond 1972, Wilcox 1978, Newmark 1986). Quelques aménagements récents apportés au modèle initial de Mac Arthur et Wilson (Brown et Kodric-Brown 1977, Wright 1985) ont renforcé encore son pouvoir prédictif.

La répartition des Rongeurs dans la région du Saloum suit tout à fait les grandes lignes du modèle théorique. L'appauvrissement en nombre d'espèces est important lorsqu'on passe de la zone continentale sensu stricto aux deux autres compartiments (zone amphibie et zone insulaire). Parmi les 7 espèces capturées en extérieur sur le continent (4 Muridés, 2 Gerbillidés, 1 Sciuridé), seules deux sont retrouvées dans les grandes îles intermédiaires: 1 Muridé (Mastomys huberti) et 1 Gerbillidé (Tatera gambiana). Cette réduction très forte de la diversité spécifique n'est probablement pas seulement liée à l'isolement puisque le bolon Nord-Sud qui sépare les zones continentale et amphibie ne mesure à certains endroits que quelques mètres de large. De même, la surface de cet ensemble de grandes îles permettrait le maintien de plus de 2 espèces en extérieur, si la diversité des milieux était plus importante. En effet, la mangrove et ses formations associées constitue l'immense majorité du paysage de ces deux ensembles, et représente un milieu relativement pauvre en ressources, ce qui constitue probablement un facteur limitant primordial de l'établissement d'une communauté de Rongeurs plus riche. Cette importance de

la quantité et de la qualité des disponibilités alimentaires dans l'établissement et le maintien de populations insulaires a été mis en évidence par Sheppe (1965): l'addition de nourriture dans des îlots permettait la subsistance de populations artificiellement introduites de Peromyscus leucopus en réduisant la dispersion des individus à la nage. De même, Dueser et Brown (1980) notent une corrélation positive entre le nombre d'espèces et le nombre d'associations végétales présentes sur un archipel de 9 îles de la côte Est des Etats-Unis.

En considérant maintenant les 8 îles du Saloum les plus isolées décrites précédemment (§IIA1 et Tab.4), la relation entre le nombre d'espèces (S) et la surface (A) est la suivante:

$$S = 1,185 A^{0,18} \quad (\text{Fig.16})$$

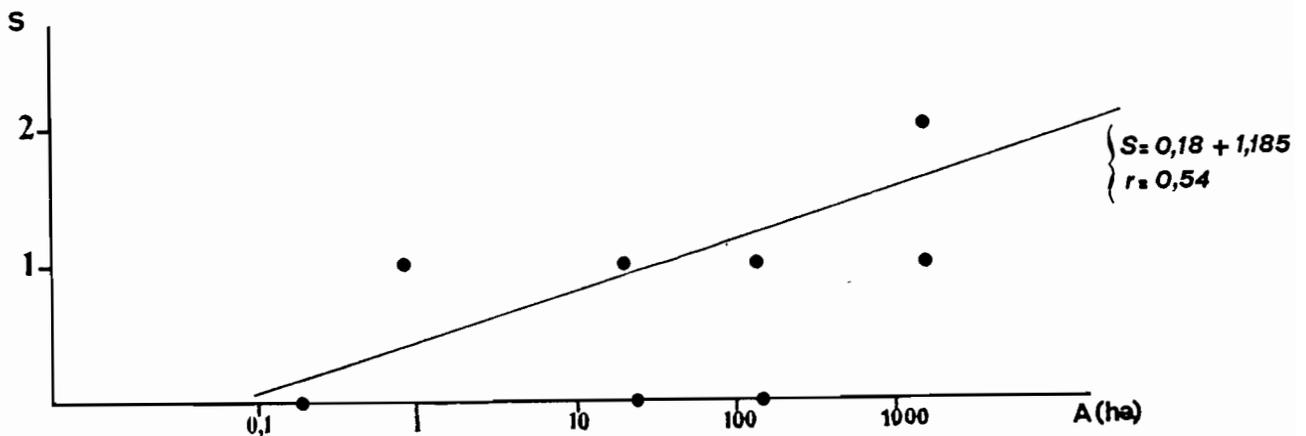


Fig.16: Relation entre richesse spécifique (S) et surface (A) dans les îles du Saloum.

Le paramètre z , qui mesure en quelque sorte le taux d'enrichissement en espèces accompagnant l'augmentation de surface, est donc ici de 0,18. Cette valeur faible indique que les îles étudiées ici sont rapidement saturées en espèces, mais s'enrichissent lentement quand la surface continue d'augmenter. En d'autres termes, il y a un déficit d'espèces dans les îles les plus grandes. Pour cette raison le coefficient de corrélation entre S et A est faible ($r=0,54$; $p=0,10$). Là encore, le facteur "diversité des ressources" se conjugue aux facteurs "surface" et "isolement" pour expliquer en particulier l'absence d'espèce de Rongeur sur l'île aux Oiseaux et l'île aux boeufs n°1.

L'augmentation des densités des espèces présentes dans les îles par

rapport aux populations continentales correspond au phénomène de compensation de densité souvent rencontré dans les peuplements insulaires (Mac Arthur et al 1972), bien qu'un certain nombre d'exceptions à cette règle aient été rapportées (Beer et al 1954, Webb 1965, Sheppe 1965). M. huberti atteint ainsi des densités très importantes dans certaines des îles, qui n'ont toutefois pas pu être corrélées avec l'isolement ou la surface (Adler et al 1986).

Enfin, il convient de noter que l'espèce la plus abondante sur le continent (M. erythroleucus) n'est pas celle qui a colonisé les îles adjacentes, comme c'est le plus souvent le cas (Beer et al 1954, Fall et al 1968, Redfield 1976). Toutefois, dans certains cas, une espèce très abondante sur le continent peut être absente ou rare dans les îles proches. C'est le cas de Clethrionomys glareolus dans des îles lacustres de Finlande (Hanski et Kuitunen 1986) ou de Peromyscus leucopus dans les îles de la "Virginia barrier", sur la côte Est des Etats-Unis (Dueser et al 1979). Dans le premier cas, les faibles capacités de dispersion et de colonisation de C. glareolus ont été invoquées pour expliquer son absence de certaines îles. Dans le cas de P. leucopus, par ailleurs présent dans un grand nombre d'îles américaines (Sheppe 1965, Fall et al 1968, Adler et Wilson 1985, Adler et al 1986), aucun argument précis n'a été avancé pour expliquer son absence de ce groupe d'îles particulier (Dueser et al 1979, Dueser et Brown 1980).

Dans le cas des îles du Saloum, l'absence de M. erythroleucus paraît difficilement explicable par une incapacité à la dispersion et à la colonisation de la part de cette espèce, dont la répartition très étendue au Sénégal ainsi que le caractère de généraliste écologique a été mis en évidence (Duplantier 1987). Il faut plutôt voir dans cette absence une impossibilité de maintien des colonisateurs ayant eu l'occasion d'arriver dans ces îles. Le manque d'eau douce libre, ainsi que la présence sur ces îles de végétaux à fortes teneurs en sel, pourraient constituer des facteurs explicatifs: en effet, et contrairement à ce que leurs répartitions écologiques respectives le laisseraient supposer, il semble que les besoins en eau de M. erythroleucus soient généralement supérieurs à ceux de M. huberti (Maïga 1984, Sicard 1987, Duplantier données non publiées). La compétition avec M. huberti dans ces conditions environnementales difficiles pourrait alors avoir une issue défavorable à M. erythroleucus, qui laisserait alors la place à M. huberti, ce dernier s'accommodant mieux de ces conditions locales.

V - LE SYNDROME D'INSULARITE

L'évolution sur place des populations insulaires peut être envisagée de divers points de vue. Nous allons en envisager ici les aspects éco-démographiques, à travers l'étude:

- des profils démographiques de certaines des populations insulaires considérées, et en particulier de la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine. En effet, celle-ci a donné lieu à un suivi régulier par capture-recapture sur quadrat de Mai 1984 à Octobre 1986, permettant de préciser ses variations de densité ainsi que les caractéristiques démographiques associées. Les mêmes données ont été recueillies pendant la même période sur le quadrat continental de Bandia. Par ailleurs, certains paramètres de la biologie de la reproduction ont été comparés entre des échantillons d'individus de cette population insulaire et de populations continentales (Niayes). Les résultats concernant R. rattus dans ce domaine ont été en grande partie exposés par Cheylan (1986) et seront seulement rappelés ici, à titre de comparaison avec M. erythroleucus.

- de quelques aspects de la niche écologique des espèces considérées. Certains ont déjà été abordés par ailleurs, comme l'amplitude d'habitat et le régime alimentaire chez Rattus rattus (Cheylan 1982, Granjon et Cheylan 1987), mais ce domaine est vaste. Deux facettes de la niche écologique des populations étudiées sont envisagées ici: l'amplitude de choix alimentaire comparée entre des échantillons continentaux et insulaires de Mastomys (M. erythroleucus en particulier), par l'intermédiaire de tests en captivité; l'utilisation verticale de l'espace dans une population continentale de R. rattus, par le biais des résultats d'occupation de nichoirs artificiels placés à différentes hauteurs dans les arbres de la futaie de la Tour du Valat (Camargue).

- de la différenciation biométrique des populations insulaires de R. rattus (et dans une moindre mesure de Mastomys), à travers l'analyse d'un grand nombre d'échantillons provenant d'îles et d'ilots divers, ainsi que d'échantillons continentaux. Les modalités d'apparition de ce qu'il est convenu d'appeler le "gigantisme insulaire" seront discutées, ainsi que la nature des facteurs conduisant à la différenciation biométrique entre populations, selon leur degré d'isolement "efficace".

A - ASPECT DEMOGRAPHIQUE

1- *Mastomys erythroleucus*

a. Maturité sexuelle

Préliminaire essentiel à l'interprétation des données recueillies sur le terrain, la détermination de l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle et des caractéristiques corporelles qui y sont associées (Poids, Longueur Tête + Corps) est également riche d'enseignements sur les stratégies démographiques des populations considérées. Cette détermination est possible grâce à l'examen simultané:

- de la condition reproductive d'animaux provenant du terrain, sur lesquels peuvent être prises parallèlement quelques mesures corporelles classiques.

- des courbes de croissance d'individus provenant des mêmes populations et nés en captivité, permettant de relier les mesures corporelles des individus autopsiés à un âge précis.

Un échantillon de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine (36 ♂ + 57 ♀) et un échantillon des Niayes (23 ♂ + 42 ♀), constitué d'individus morts lors du piégeage ou sacrifiés immédiatement après, a été autopsié, et les renseignements suivants ont été notés, en plus des mesures corporelles:

- chez les femelles, ouverture ou non de la vulve, présence ou non de mamelles apparentes, présence ou non de cicatrices placentaires et/ou d'embryons.

- chez les mâles, position des testicules (scrotale ou abdominale), diamètre des testicules et aspect de la vésicule séminale.

Du double fait de la plus grande fiabilité des critères de maturité sexuelle chez les femelles que chez les mâles, et de la plus grande taille de l'échantillon des femelles, c'est sur ces dernières que l'analyse a été effectuée. La longueur tête + corps (L[T+C]) a été retenue dans un premier temps comme mesure de référence, car elle est généralement considérée comme moins sujette à variations que ne l'est le poids, plus sensible aux conditions écologiques

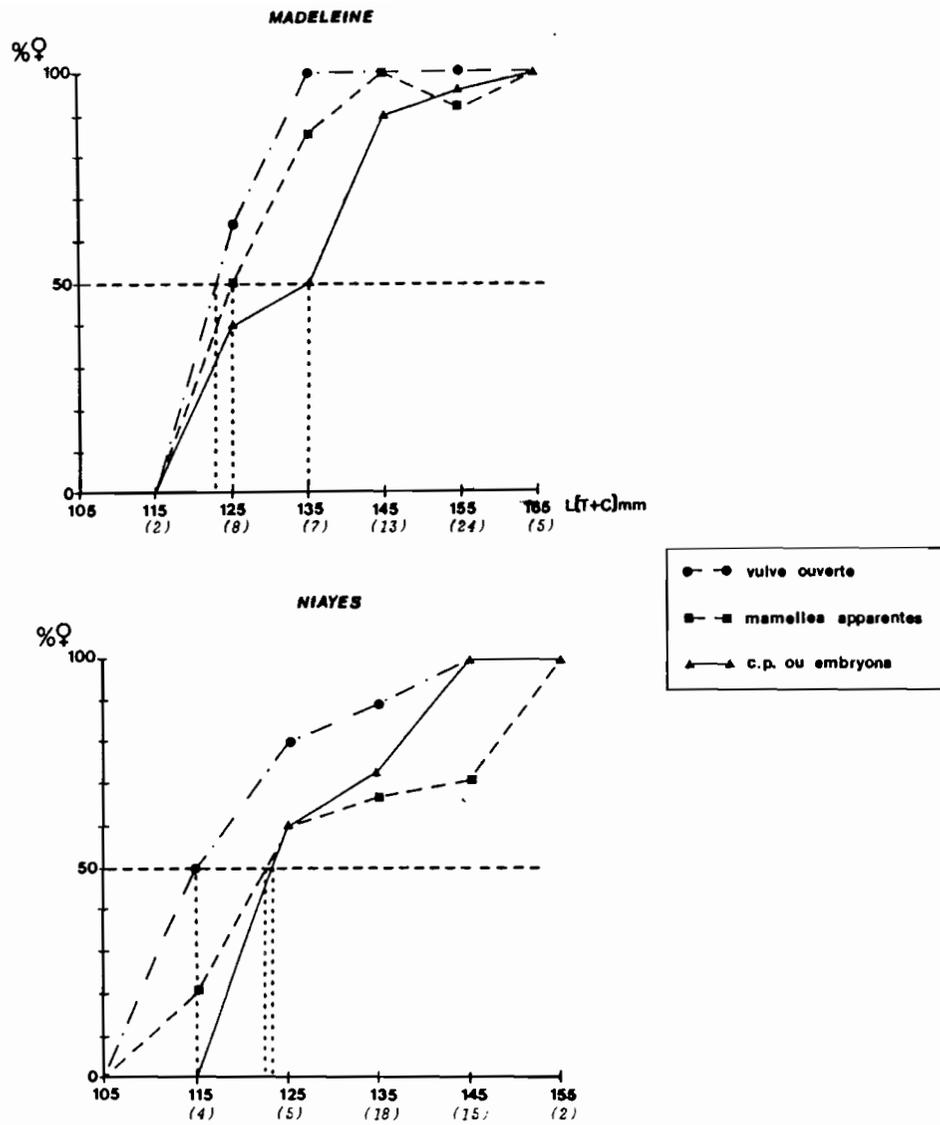


Fig.17: Taille corporelle (L[T+C]) à l'acquisition de la maturité sexuelle dans des échantillons de femelles de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine et des Niayes (effectifs entre parenthèses).

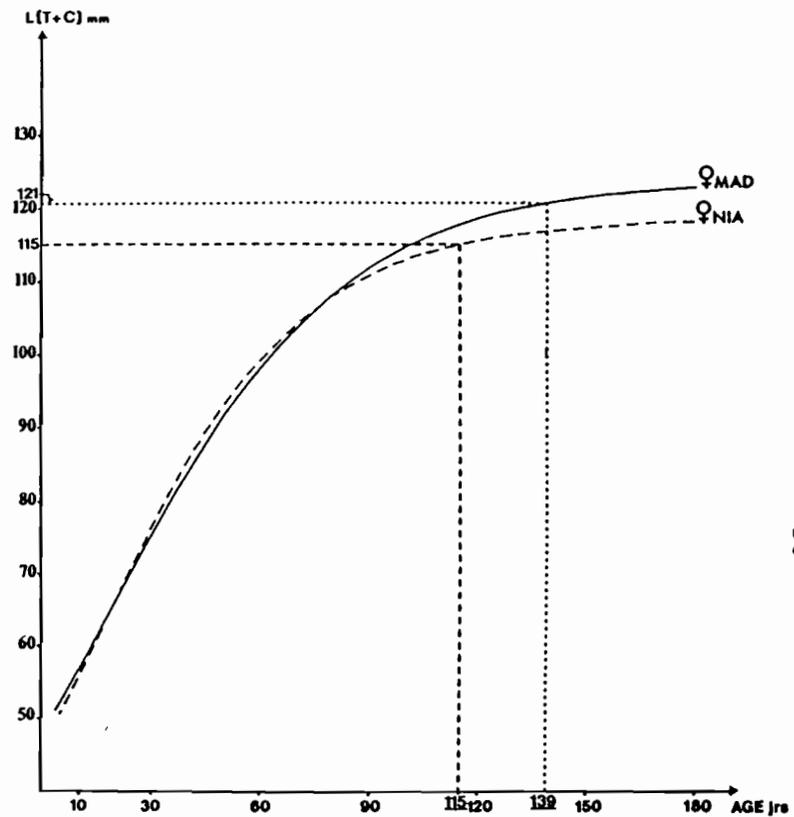


Fig.18: Courbes de croissance en animalerie de femelles de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine (N=358) et des Niayes (N=136).

"proximales" dans lesquelles évoluent les animaux.

Ainsi, il apparaît que les femelles continentales acquièrent la maturité sexuelle à une taille inférieure à celle de leurs homologues insulaires (Fig.17): 115mm contre 121,5mm pour le critère "vulve ouverte" par exemple, différence non significative, du fait des effectifs réduits dans les classes de tailles définies. Toutefois, les courbes de croissance en animalerie de femelles descendant de couples de ces deux populations (Fig.18), indiquent que ces longueurs corporelles correspondent respectivement à des âges de 115 jours pour les femelles des Niayes, et de 139 jours pour les femelles de l'île de la Madeleine. Ces dernières sont donc en moyenne sexuellement matures plus de trois semaines après les femelles continentales.

Pour des raisons de facilité, c'est le poids qui est généralement pris sur le terrain, lors des sessions de capture-recapture. Les poids correspondant aux longueurs corporelles trouvées plus haut peuvent être déduit soit des régressions $Poids = f(\text{Longueur Tête} + \text{Corps})$ calculées avec les données de croissance en animalerie, soit des mêmes régressions dressées à partir des mensurations des animaux provenant du terrain. Les équations de ces droites sont portées dans le tableau 5, ainsi que les coefficients de corrélation correspondants. La comparaison statistique des pentes et ordonnées à l'origine de ces droites montre que:

- Pour chaque localité, la droite représentant les données de terrain est très significativement différente de la droite représentant les données de captivité (test F, $p < 0,001$).

- Pour chaque situation (terrain ou captivité), la droite "insulaire" est très différente de la droite "continentale" ($p < 0,001$).

Tab.5: Equations et coefficients de corrélation des droites de régression $Pds = f(LTC)$ chez les M.erythroleucus f de l'île de la Madeleine et des Niayes d'après les données de terrain ou de captivité.

Madeleine terrain:	$Pds = 1,379 LTC - 127,875$	$r=0,882^{***}$ (N=55)
Madeleine captivité:	$Pds = 0,658 LTC - 38,757$	$r=0,948^{***}$ (N=358)
Niayes terrain:	$Pds = 0,903 LTC - 70,955$	$r=0,801^{***}$ (N=42)
Niayes animalerie:	$Pds = 0,491 LTC - 24,339$	$r=0,951^{***}$ (N=136)

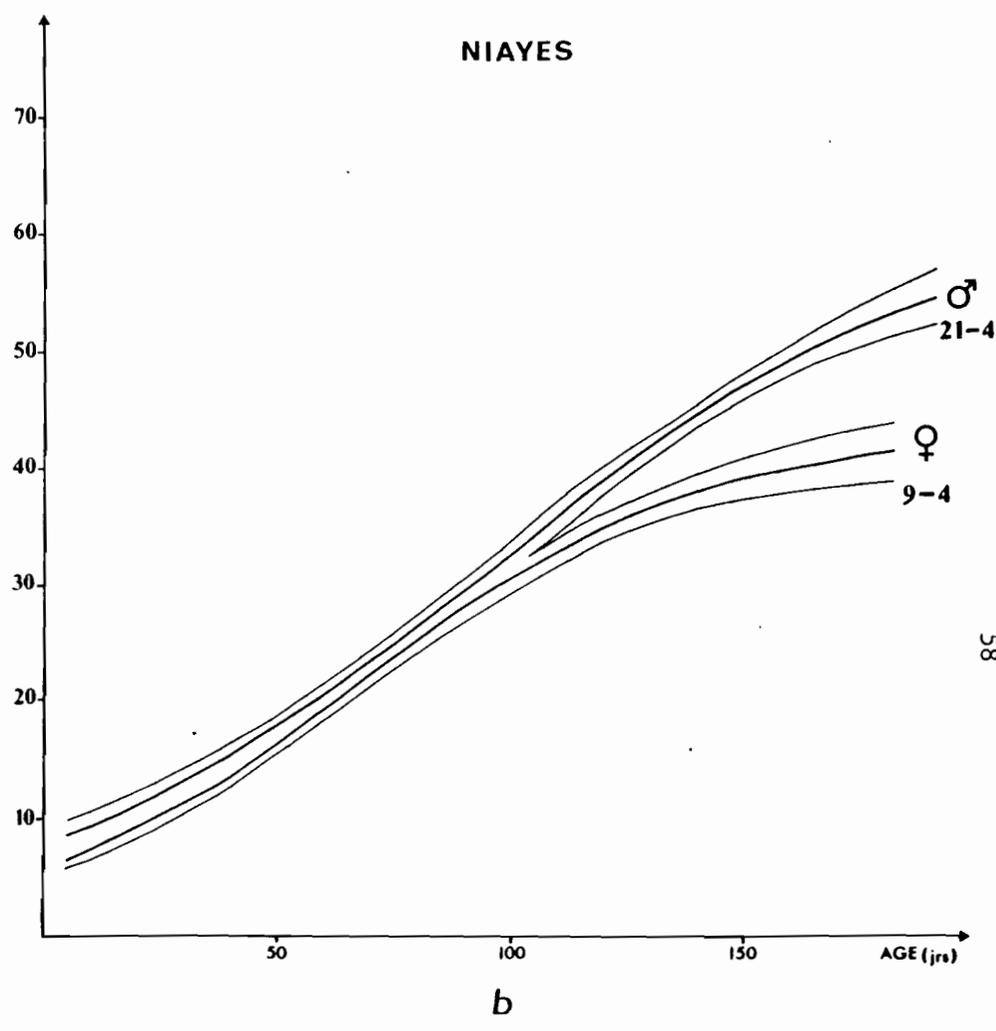
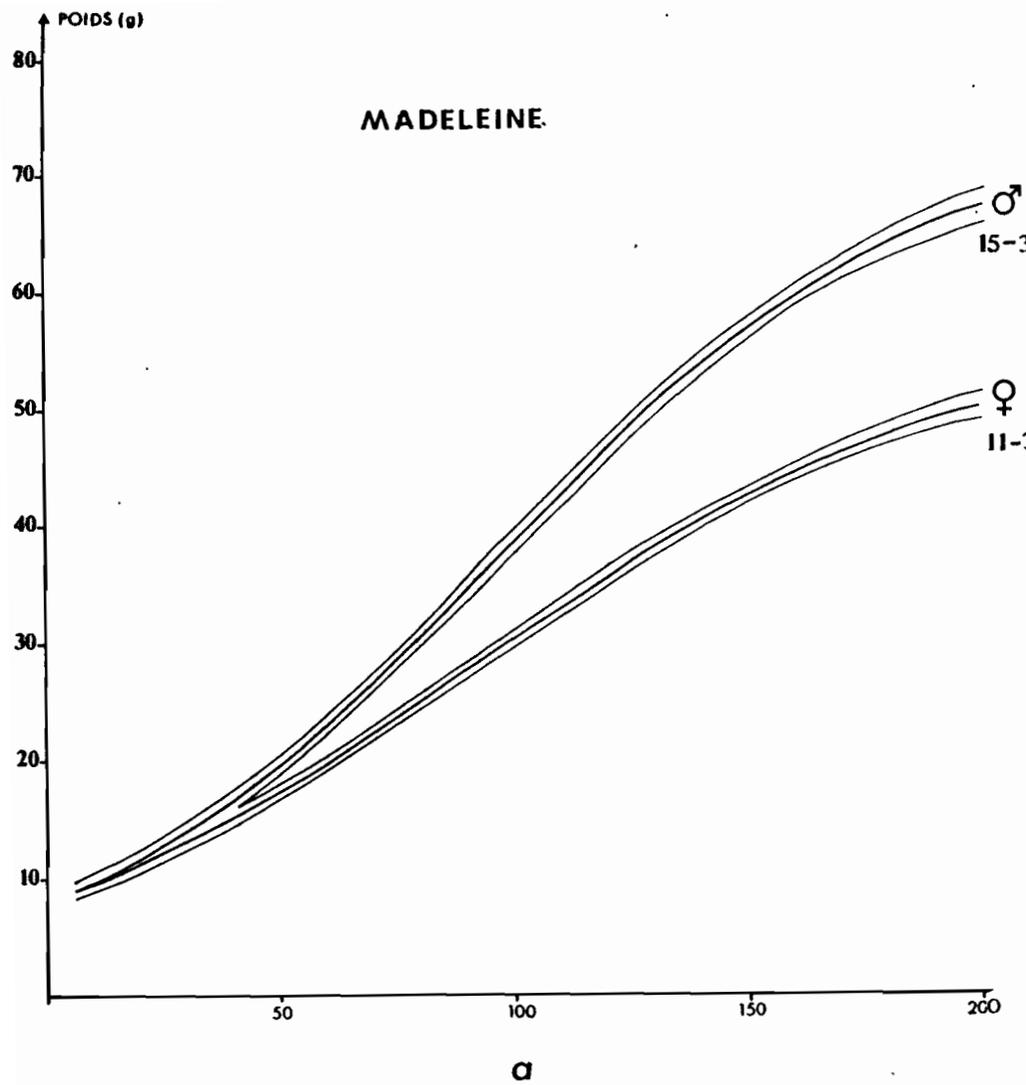


Fig.19: Courbes de croissance en animalerie de mâles et de femelles de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine (a) et des Niayes (b) [ajustement au modèle logistique, et intervalles de confiance à 5%].
 15-3: Nombre d'individus mesurés - Nombre de portées différentes

Ces différences prouvent l'influence des conditions de l'environnement sur la croissance des individus. Toutefois, les poids correspondant aux mensurations corporelles trouvées plus haut sont pratiquement les mêmes, qu'ils soient tirés de l'équation "terrain" ou de l'équation "captivité", pour une population donnée: à une longueur corporelle de 115 mm, correspond un poids de 32,9 (équation "terrain") ou de 32,1g (équation "captivité") chez les femelles des Niayes, alors qu'à 121,5 mm, correspond un poids de 39,6 (équation "terrain") ou de 41,2g (équation "captivité") chez les femelles de l'île de la Madeleine.

Pour le traitement des données de capture-recapture, 40 grammes a été la limite choisie entre juvéniles et adultes sur l'île de la Madeleine. A Bandia, la même limite a été fixée à 25 grammes, soit un peu moins que le résultat trouvé à partir de la population des Niayes, d'une part pour se rapprocher des normes choisies par Hubert et al (1981: 25 g pour les femelles, 30 g pour les mâles), et d'autre part parce que ce chiffre est apparu plus proche de la réalité de terrain, la plupart des individus capturés, en saison sèche en particulier, étant très légers malgré leur évident statut d'adultes.

Les mêmes valeurs ont été prises pour les mâles et les femelles, ce qui est justifié dans la population des Niayes où un dimorphisme sexuel sur le caractère "poids" n'apparaît qu'assez tard, vers le 110^{ème} jour (Fig.19a), soit à peu près au moment de la maturité sexuelle. En revanche, sur l'île de la Madeleine, un dimorphisme pondéral entre mâles et femelles survient très tôt, avant le 50^{ème} jour (Fig.19b). Le poids de 40 g correspond alors à un âge de 105 jours chez les mâles, ce qui signifierait que ces derniers acquièrent la maturité sexuelle environ 1 mois avant les femelles. L'hypothèse alternative consisterait à donner aux mâles le même âge à la maturité sexuelle qu'aux femelles, soit 139 jours, ce qui correspondrait à des individus de plus de 50 g en moyenne. Or, sur le terrain, les mâles de cette catégorie de poids paraissent en grande majorité actifs. Le poids de 40 g pour les deux sexes a donc finalement été retenu comme limite entre juvéniles et adultes sur l'île Madeleine et on admettra donc corrélativement que les mâles sont sexuellement matures plus tôt que les femelles sur l'île, mais à peu près au même âge que les mâles et les femelles du continent, qui eux sont matures en même temps.

b. Dynamique de population

Les effectifs capturés et les effectifs estimés par l'indice de Lincoln à

chacune des sessions de piégeage sur les deux quadrats sont portés dans les tableaux 6 et 7:

Tab.6: Tailles et densités de la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine.

Période	Nb Animaux Capturés	Population estimée (Lincoln Index)	Surface piégée (ha)	Densité (A ^x /ha)
Mai 84	48	55	5,57	10,0
Octobre 84	54	72	6,99	10,3
Janvier 85	82	88	5,57	15,8
Avril 85	111	124	5,20	23,8
Juillet 85	59	65	5,96	10,9
Octobre 85	121	152	6,26	24,3
Janvier 86	316	333	5,59	59,6
Avril 86	271	291	5,54	52,5
Juillet 86	197	203	5,29	38,4
Octobre 86	108	126	5,90	21,4

Tab.7: Tailles et densités de la population de M. erythroleucus de Bandia. Les chiffres entre parenthèses concernent le peuplement total de Rongeurs capturés (Mastomys + Taterillus + Arvicanthis).

Période	Nb Animaux capturés	Population estimée (Lincoln Index)	Surface piégée (ha)	Densité (A ^x /ha)
Janvier 84	1 (3)	1 (3)	4,00	0,2 (0,7)
Avril 84	0 (0)	0 (0)	4,00	0 (0)
Août 84	0 (1)	0 (1)	4,00	0 (0,2)
Novembre 84	1 (1)	1 (1)	4,00	0,2 (0,2)
Février 85	1 (12)	1 (15)	4,00 (8,12)	0,2 (1,8)
Décembre 85	83 (102)	150 (172)	5,48	27,4 (31,4)
Avril 86	181 (202)	240 (269)	4,84	49,6 (55,6)
Juillet 86	66 (108)	88 (137)	4,68	18,8 (29,3)
Octobre 86	28 (32)	47 (51)	4,90	9,6 (10,4)

La comparaison des cycles de densité de ces deux populations, représentées sur la Fig.20, fait apparaître deux différences importantes entre situations insulaire et continentale:

- La population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine s'est maintenue à un niveau de densité moyen (environ 10 ind/ha) en 1984, période pendant laquelle la densité à Bandia était pratiquement nulle.

- Corrélativement, les variations de densité ont une amplitude beaucoup plus forte sur le continent que sur l'île: en 3 ans, la population insulaire a varié au maximum d'un facteur 6 (10 à 60 ind/ha) alors que pendant le même temps, celle de Bandia passait de près de 0 à 50 individus/ha. De la même façon, Hubert (1977) avait enregistré une diminution d'un facteur 50 de la population de Bandia d'Août 1972 à Janvier 1973, et entre Août 1976 et Octobre 1979, la densité de cette même population avait varié de 0,9 à 22,9 ind/ha (soit d'un facteur 25, Hubert et al 1981).

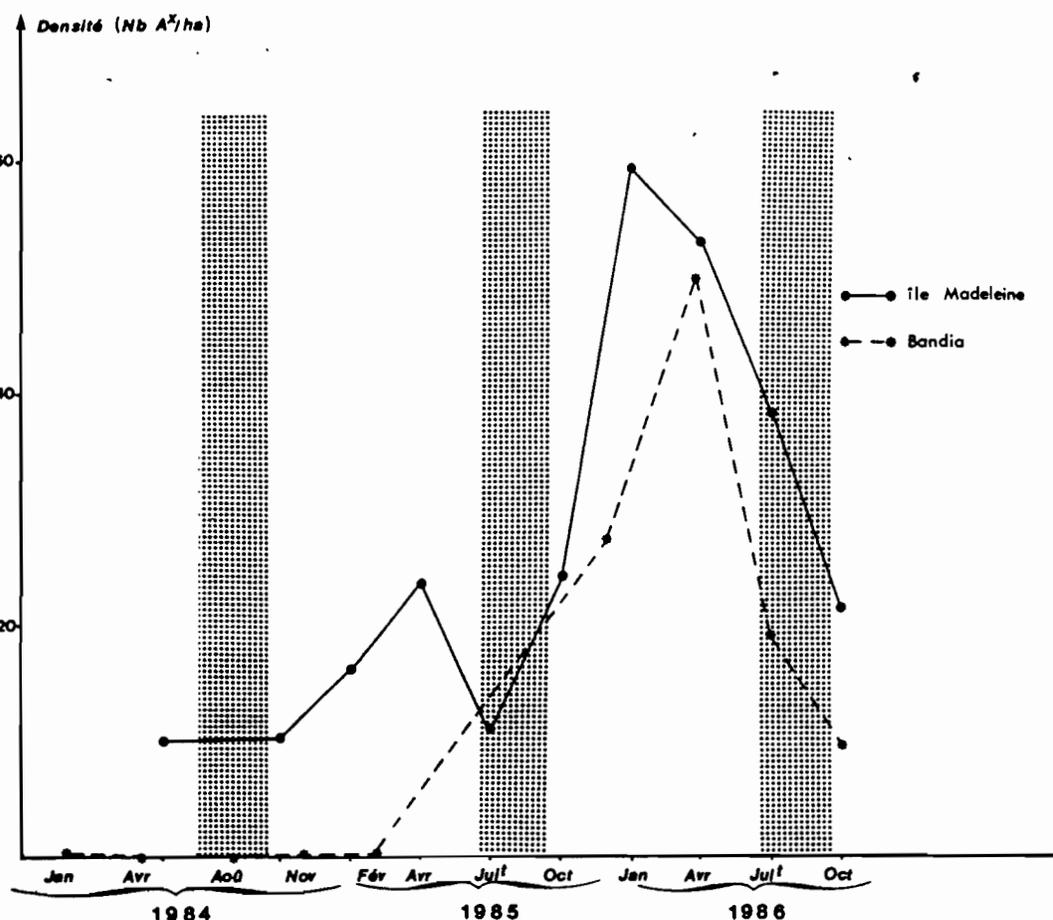


Fig.20: Variations de densité des populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia en 1984-86 (saison des pluies en grisé).

Le schéma de variation observé dans la population insulaire est conforme avec ce que l'on sait du cycle de reproduction de cette espèce en zone sahélo-soudanienne: le pic de reproduction se tient après la saison des pluies, ce qui amène aux plus fortes densités en début d'année, puis la reproduction s'arrêtant peu à peu, on assiste à une diminution de la taille de la population jusqu'à l'hivernage suivant. C'est bien ce qui se passe sur l'île de la Madeleine où les deux pics de densité se situent en Avril 1985 et Janvier 1986. Le pic de densité en 1986 à Bandia est décalé vers Avril, ceci étant probablement lié au fait que le niveau initial était très bas, à tel point qu'il semble que la saison des pluies 1984 n'ait eu aucun effet sur la densité de population dans ce site (contrairement au genre Taterillus), alors qu'elle s'est traduit par un doublement de la population insulaire.

Le sex-ratio varie très différemment entre les deux sites, comme le montre la Fig.21: toujours supérieur à 1 et relativement stable sur l'île, il change beaucoup plus brutalement sur le continent.

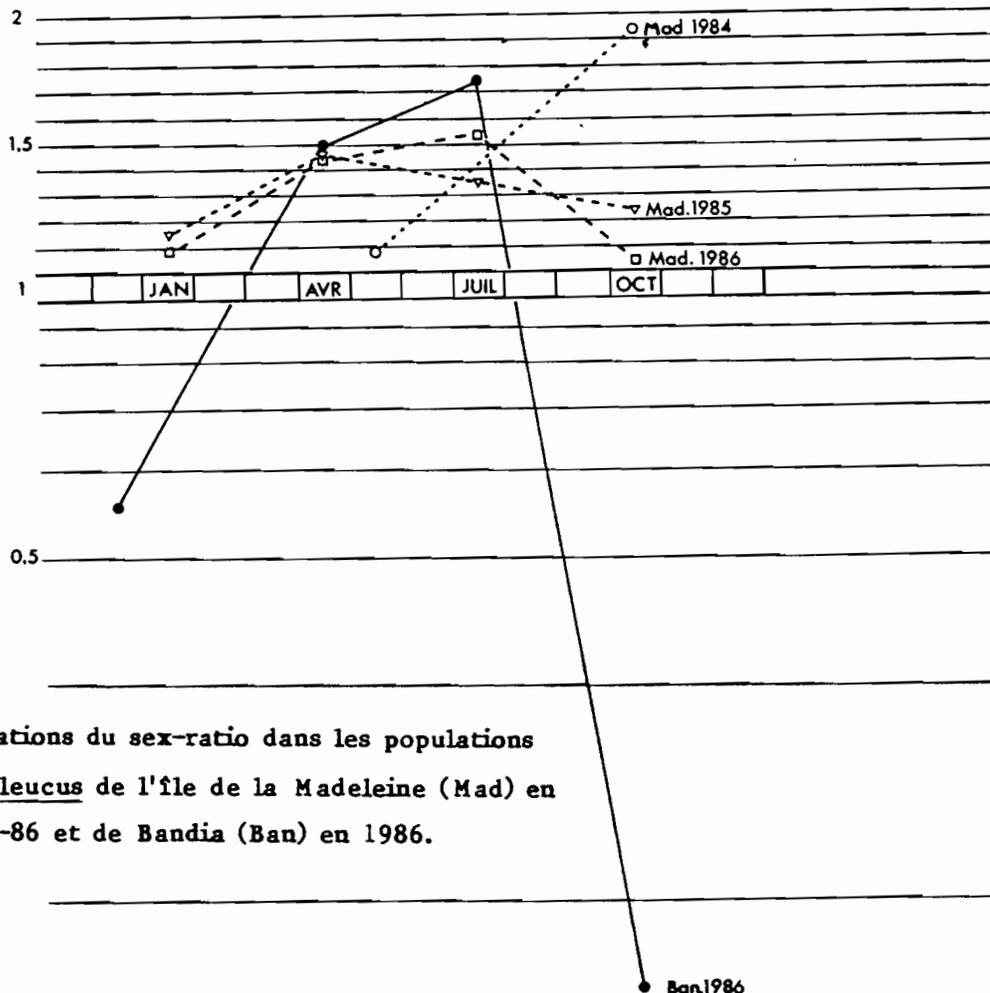


Fig.21: Variations du sex-ratio dans les populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine (Mad) en 1984-86 et de Bandia (Ban) en 1986.

c. Cycle de reproduction

La Fig.22 montre l'évolution du pourcentage de juvéniles (% effectif total) et du taux de femelles gestantes (% femelles adultes) sur l'île de la Madeleine entre 1984 et 1986 et à Bandia depuis Décembre 1985 et jusqu'en Octobre 1986. Tout au long de la période d'étude, le pourcentage de juvéniles sur l'île n'a jamais dépassé 25% (23,1% en Octobre 1985) mais n'a jamais été nul. A l'inverse, les juvéniles vont jusqu'à représenter 50% de l'ensemble de la population de Bandia en Avril 1986, mais on n'en trouve plus aucun en Octobre 1986. Le chiffre trouvé en Juillet 1986 (22,7%) paraît surestimé, étant donné qu'aucune femelle n'était trouvée gestante 3 mois plus tôt. Il est probablement le fait de jeunes adultes, immigrants récents, ayant eu une croissance pondérale très ralentie pendant la 2^{nde} partie de la saison sèche (Hubert et al 1981), et se retrouvant classés comme juvéniles d'après les critères de poids employés.

La variation du pourcentage de femelles gestantes amène aux mêmes remarques que l'évolution des taux de juvéniles: ce pourcentage évolue dans des limites beaucoup plus étroites sur l'île de la Madeleine (de 0 à 32,1%) qu'à Bandia (0 à 86,4%). De plus, on trouve plus régulièrement des femelles gestantes sur l'île (3 sessions/4 par an en 1985-86) que sur le continent (2 sessions/4 en 1986). En 1971-72 à Bandia, le pourcentage de femelles "actives" dépassait également 60% entre Septembre et Novembre, pour s'annuler entre Avril et Juillet (Hubert 1977). Entre 1976 et 1979, le même phénomène a été observé, avec des pourcentages de femelles gestantes supérieurs à 60% toutes les années et pouvant atteindre plus de 90% (Hubert et al 1981).

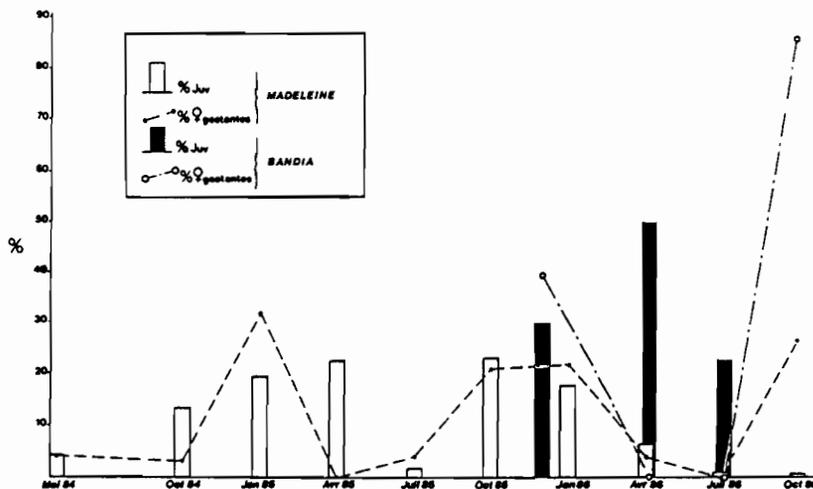


Fig.22: Variations des taux de juvéniles et de femelles gestantes dans les populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia en 1984-86.

d. Survie-Piégeabilité

L'estimation des taux de survie et de piégeabilité pour chacune des deux populations échantillonnées sur quadrat a été effectuée dans un premier temps de façon globale, sans distinguer les mâles des femelles. Les 4 combinaisons de survie (constante [s], ou dépendante du temps [s_t]) et de piégeabilité (constante [p], ou dépendante du temps [p_t]) ont été testées, et dans les deux populations le modèle (s_t, p_t) est apparu le mieux ajusté à la structure des données. Toutefois, comme le montre les Fig.23a et b, la différence entre ce modèle et les autres (s_t, p ; s, p_t ; s, p) n'est pas significative dans le cas de la population continentale, alors qu'elle l'est généralement dans la population insulaire.

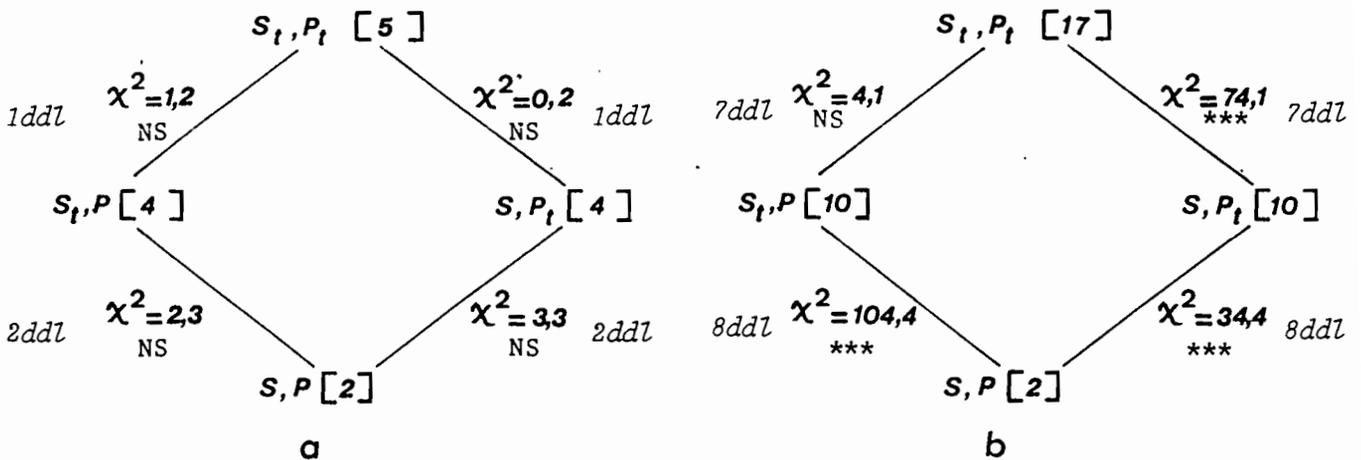


Fig.23: Comparaison des ajustements des données de capture-recapture de Bandia (a) et de l'île de la Madeleine (b) aux modèles de calcul des taux de survie et de recapture (SURGE).

Par conséquent, la survie et la piégeabilité peuvent être considérées comme constantes à Bandia sur les 4 périodes prises en compte (Déc.85, Avr., Juil. et Oct.86), alors que ces deux paramètres apparaissent variables au cours des 10 sessions de capture sur l'île entre 1984 et 1986.

Les variations de la survie et de la piégeabilité pour les deux populations

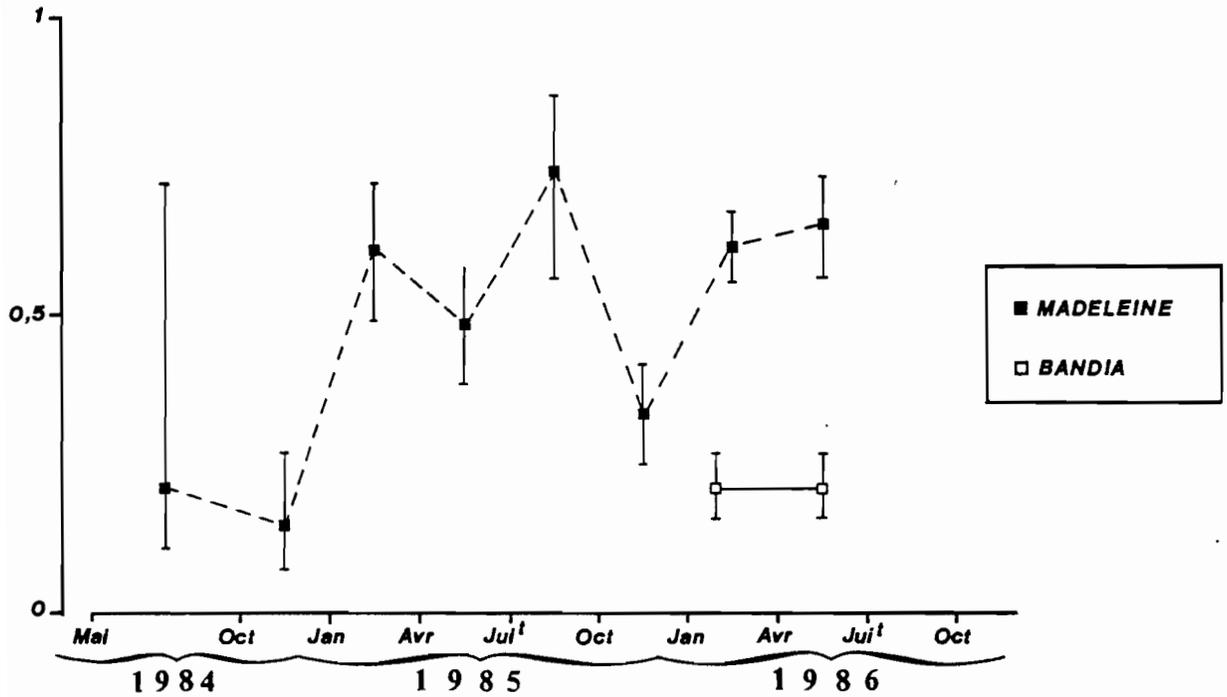


Fig.24: Variations du taux de survie dans les populations de M. erythroleucis de l'île de la Madeleine (modèle s_t, p_t) et de Bandia (modèle s,p).

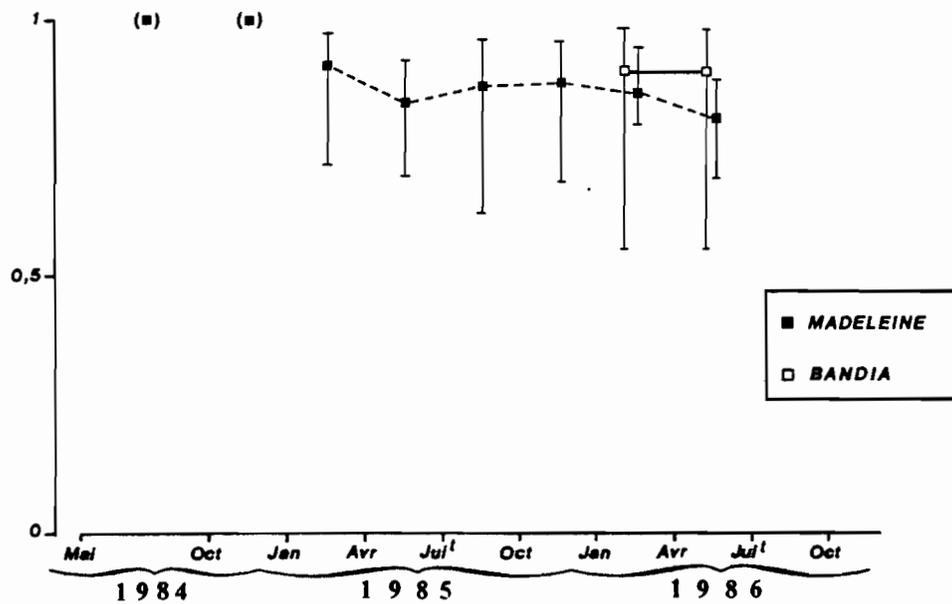


Fig.25: Variations du taux de recapture dans les populations de M. erythroleucis de l'île de la Madeleine (modèle s_t, p_t) et de Bandia (modèle s,p).

sont portées sur les Fig.24 et 25. Deux remarques préliminaires peuvent être faites:

- Les valeurs de s et p entre les deux dernières sessions ne sont pas appréciables, seul le produit sp ayant dans ce cas précis une signification.

- L'estimation de la survie et de la piégeabilité n'étant basée que sur les résultats de 4 sessions à Bandia, les paramètres de cette station sont moins précis que ceux concernant l'île de la Madeleine, les tests statistiques associés ayant moins de puissance.

On peut toutefois conclure que la survie dans la population insulaire est nettement supérieure à celle enregistrée à Bandia ($p < 0,001$ dans les deux cas où la comparaison est possible, en 1986): la survie dépasse à peine 0,2 à Bandia alors qu'elle est régulièrement supérieure à 0,5 sur l'île où les valeurs les plus faibles sont logiquement enregistrées entre Janvier et Octobre, moment principal de renouvellement de la population. La très faible survie entre Mai et Octobre 1984 est liée à l'intervalle de temps plus important entre ces deux dates (5 mois vs 3 mois le reste du temps). La piégeabilité peut être par ailleurs considérée comme non différente dans les deux populations. Ce dernier paramètre est moins variable que la survie sur l'île de la Madeleine, comme le prouve également la comparaison des modèles (s_t, p) et (s_t, p_t) , cf Fig.23a).

Au vu du schéma de variation de la survie dans la population insulaire, un autre modèle a été testé, qui tentait de reproduire la périodicité induite par le caractère saisonnier du piégeage:

- piégeabilité constante
- Mai 84 à Octobre 84: s_1
- Oct 84 à Jan 85 et Oct 85 à Jan 86: s_2
- Jan 85 à Avr 85 et Jan 86 à Avr 86: s_3
- Avr 85 à Jui^t85 et Avr 86 à Jui^t86: s_4
- Jui^t85 à Oct 85 et Jui^t86 à Oct 86: s_5

La déviance associée à ce modèle s'est révélée supérieure à celle du modèle s_t, p ($p < 0,05$), ce qui infirme l'hypothèse d'une stricte périodicité annuelle dans la variation de la survie dans cette population, sur la période considérée.

Ensuite, la survie et la piégeabilité ont été comparées entre mâles et femelles insulaires, les effectifs des deux sexes dans la population continentale

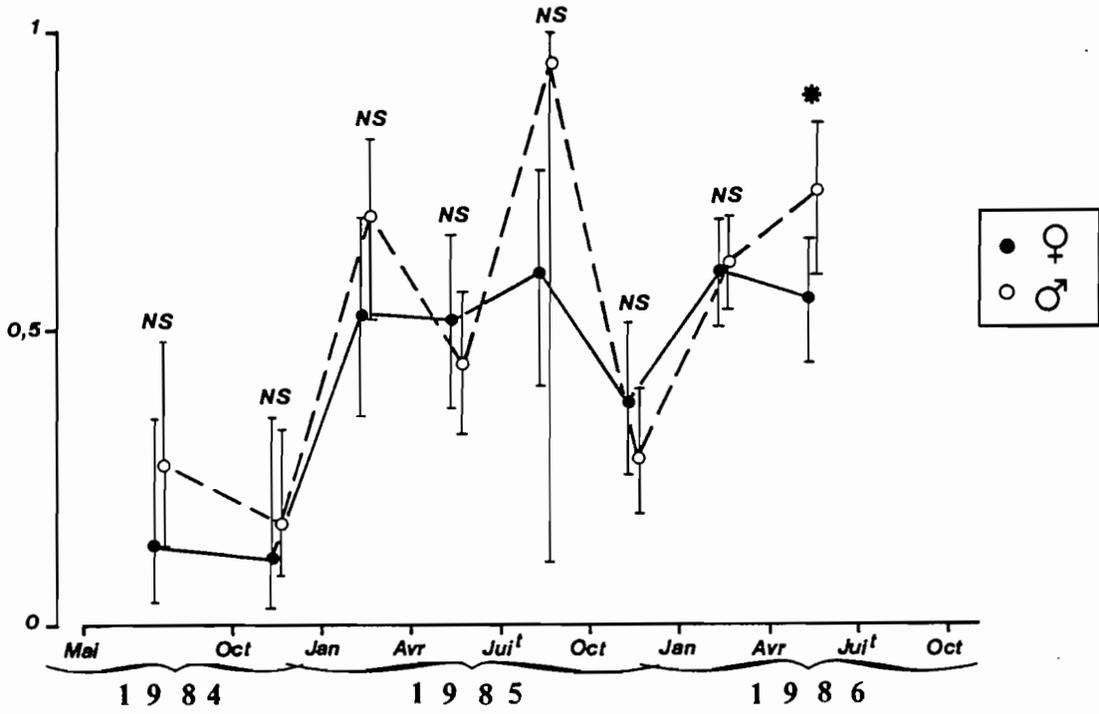


Fig.26: Variations du taux de survie chez les mâles et les femelles de la populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine

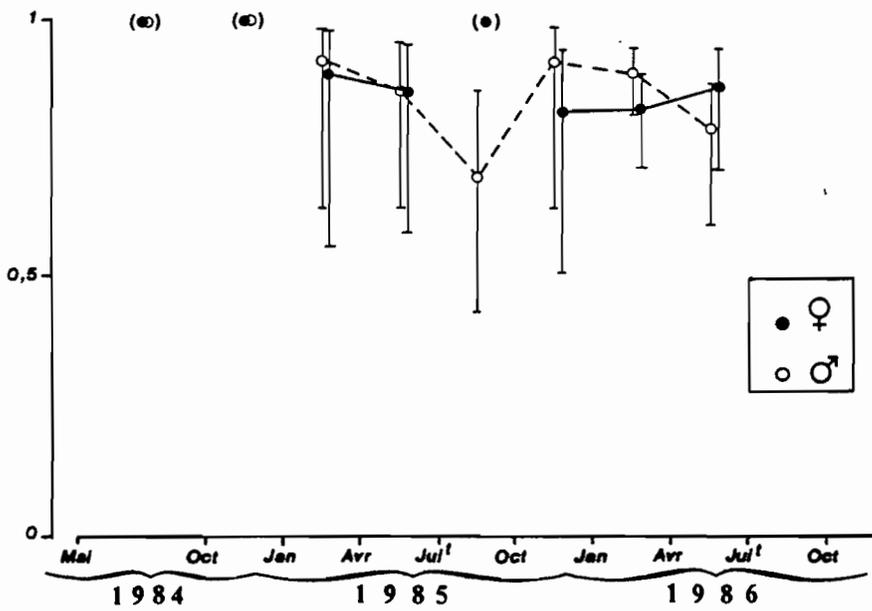


Fig.27: Variations du taux de recapture chez les mâles et les femelles de la populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine (modèle s_t, p_t ; cas d'échantillons trop faibles entre parenthèses).

étant trop réduits pour une telle analyse. Les résultats sont représentés sur les Fig.26 et 27. Pour chacun des deux sexes, le modèle (s_t, p_t) s'est révélé le plus proche de la réalité, mais le test global de comparaison des schémas de survie/piégeabilité a mis en évidence une différence significative ($p < 0,01$) entre mâles et femelles. Cette différence globale est essentiellement liée à des différences de survie entre sexes, la piégeabilité n'étant jamais significativement différente entre mâles et femelles, malgré une plus grande variabilité de ce paramètre chez les mâles. En revanche, la survie des mâles apparaît généralement supérieure à celle des femelles (6 cas sur 8), cette différence étant significative entre Avril et Juillet 86 ($p < 0,05$). La diminution du taux de survie au moment de la saison de reproduction (Octobre à Janvier) atteint de la même façon les deux sexes.

2- *Rattus rattus*

a. Maturité sexuelle

Les résultats de Cheylan (1986) montrent que les *R. rattus* des petites îles atteignent la maturité sexuelle à une taille supérieure à celle de individus du continent ou des grandes îles (Corse, Sardaigne). Comme par ailleurs il ne semble pas y avoir de différences importantes de la vitesse de croissance entre localités, au moins pendant les premiers mois, cela correspondrait bien à un retard dans l'acquisition de la maturité sexuelle chez les rats insulaires.

b. Dynamique de population

Les variations d'abondance du rat noir dans les îles méditerranéennes, d'après les résultats de piégeage en ligne et sur quadrat jusqu'en 1985 ont été exposés en détail par Cheylan (1986) et Cheylan et Granjon (1985). Nous nous contenterons de les résumer dans les tableaux 8 et 9, en y ajoutant d'une part les données recueillies en Camargue en 1984-85, et d'autre part quelques résultats plus récents (1986-87), obtenus à Port-Cros, Bagaud, dans les îles Lavezzi et au Cap Lardier.

Tab.8: Variations d'abondance de R. rattus sur quadrat de piégeage et îlots dératés.

Localité	Nb sessions#	Surface (ha)	densités (Ind./ha)
Tour du Valat (B du R)2		(continent)	0,4-1,0
Elbo (Corse)	6	868000	2,7-13,5
Port-Cros (Var)	10	640	0,0-33,0
Lavezzi (Corse)	1	66	19,6
Piana (Corse)	1	6,4	22,0
Pt Langoustier (Var)	1	2,5	10
Longue(Var)	1	2,0	5
Gd Congloué (B du R) 1		1,9	54
Ratonière (Var)	1	0,5	10
Lavezzi E (Corse)	1	0,4	8
Lavezzi C (Corse)	1	0,4	14
Lavezzi D (Corse)	1	0,2	23

Tab.9: Variations d'abondance de R. rattus sur lignes de pièges en région méditerranéenne.

Localité	Nb périodes	Surface (ha)	Abondance(Ind/n.p)
Cap Lardier (Var)	1	(continent)	0,03-0,1
Bonifacio (Corse)	2	868000	0-0,22
Port-Cros (Var)	9	640	0-0,22
Cavallo (Corse)	2	115	0,05-0,25
Lavezzi (Corse)	4	66	0,12-0,56
Bagaud (Var)	2	45	0,22-0,26
Gargalo (Corse)	4	23	0,03-0,16
Piana (Corse)	4	6,4	0,19-0,35
Ratino (Corse)	2	2,9	0,49-0,67
Lavezzi A (Corse)	2	1,7	0,19-0,37
Lavezzi B (Corse)	2	1,5	0,18-0,32

L'ensemble de ces résultats permet de dégager quelques tendances, à considérer avec prudence du fait du relativement faible effort d'échantillonnage sur le continent par rapport à ce qu'il est dans les îles. Il apparaît toutefois que les abondances de rat noir dans les sites continentaux, à priori favorables (strate arborée importante, zones assez humides) restent en deçà de ce qu'elles sont dans les sites insulaires. Dans ces derniers, les populations de R. rattus semblent subir d'importantes variations d'effectifs dans les îles grandes (entre 100 et 1000000 d'ha) à moyennes (entre 10 et 100 ha), alors qu'elles paraissent plus stables dans les petites îles (entre 1 et 10 ha).

c. Cycle de reproduction-Survie

Les variations du cycle reproducteur de R. rattus ont été exposées par Cheylan (1986) à partir d'autopsies de femelles prélevées à différentes périodes de l'année. Le résultat principal est que la reproduction paraît moins étalée dans les petites îles provençales et corses par rapport aux grandes îles (Corse-Sardaigne), les données continentales étant là encore trop rares pour être discutées. En ce qui concerne la survie, l'ensemble des données disponibles (in Cheylan 1986), va dans le sens d'une meilleure survie individuelle dans les populations de R. rattus des petites îles par rapport à celle des individus des grandes îles ou du continent.

3- Discussion

Le phénomène de compensation de densité des faunes insulaires décrit par Mac Arthur et al (1972) est généralement considéré dans le sens d'une augmentation de densité des populations présentes sur une île où le nombre d'espèces représentées est en revanche réduit par rapport au continent. Ces auteurs indiquaient en fait que les changements de densité des faunes insulaires pouvaient se faire dans les deux directions selon les caractéristiques de l'île (présence ou non d'habitats favorables), et selon les caractéristiques des espèces considérées (plus ou moins grande plasticité). Toutefois, dans la majorité des cas, les densités des populations présentes sur les îles sont supérieures à

celles enregistrées sur le continent, ceci étant favorisé par un ensemble de facteurs dont le relâchement des pressions de prédation/compétition, l'augmentation de la quantité des ressources disponibles par espèce, la plus grande stabilité éco-climatique, la sélection d'espèces généralistes de petite taille dans les îles...(Mac Arthur et al 1972, Blondel 1982 et 1986). Chez les Rongeurs, la tendance générale est effectivement à l'augmentation de densité dans les populations insulaires (réf in Gliwicz 1980, mais voir aussi Redfield 1976, Crowell 1983, Cheylan et Granjon 1985, Adler et al 1986, Navajas y Navarro 1986). Cette augmentation de densité s'accompagne souvent d'une plus grande stabilité numérique, observée en particulier chez les campagnols où la grande majorité des populations ne montrant pas les variations cycliques de densité caractéristiques de ce groupe sont insulaires (Tamarin 1984). Un certain nombre d'exception doivent être notées, liées à un environnement défavorable à l'espèce (in Gliwicz 1980) ou à une mauvaise régulation de la population (Adler et Tamarin 1984).

Dans le cas des Mastomys des îles du Sénégal, on assiste dans les deux espèces à une nette augmentation de densité dans les populations insulaires. Chez M. erythroleucus, cette situation a été particulièrement spectaculaire en 1984-1985, où la population de l'île de la Madeleine s'est maintenue à un niveau de densité relativement élevé (entre 10 et 25 individus/ha) alors que dans le même temps, la population continentale de Bandia était à un niveau de densité très bas (0-1 ind/ha). Ce phénomène n'était d'ailleurs pas localisé à cette région du Sénégal à ce moment là, puisque les densités de Rongeurs sur l'ensemble du pays depuis 1983 étaient très faibles en extérieur (Duplantier, comm. pers). La bonne saison des pluies de 1985 a conduit à une augmentation nette des effectifs de M. erythroleucus, le niveau de la population continentale rejoignant alors celui de la population insulaire. Ainsi, entre 1984 et 1986, la densité à Bandia a varié de 0 à 50 ind/ha, alors qu'il a fluctué seulement entre 10 et 60 ind/ha sur l'île. Ces très grandes amplitudes de variation avaient déjà été enregistrées à Bandia chez M. erythroleucus (Hubert 1977 et 1982, Hubert et al 1981), pouvant conduire ponctuellement à des pics très élevés de densité (160 ind/ha en 1976, Hubert 1982).

En ce qui concerne les populations de M. huberti des îles du Saloum, les rendements de piégeage indiquent là encore une nette augmentation de densité par rapport aux populations continentales (cf Tab.3). Les quelques îles où plusieurs piégeages ont été effectués à plusieurs mois d'intervalle (Ile aux

Boeufs n°3, Poutak) ont également montré une assez grande stabilité des effectifs, mais un suivi plus régulier s'impose afin de vérifier si, en particulier dans les plus petites îles (Terema, 0,8ha par exemple), des fluctuations accidentelles n'ont pas lieu, du fait de la taille probablement assez réduite de ces populations.

Dans le cas de R. rattus, il apparaît que les plus fortes densités sont enregistrées dans les îles de surface assez réduite, inférieure à quelques centaines d'hectares. En effet, dans les grandes îles (Corse, mais également Port-Cros, 640 ha), les densités dépassent rarement 15 ind/ha, et leurs fluctuations peuvent être très importantes (Cheylan et Granjon 1985, Granjon et Cheylan 1987). A l'inverse, dans les îles de Marseille ou les îles corso-sardes, 20 rats noirs par hectare représentent une densité régulièrement observée, et ces chiffres semblent relativement stables (Tab.8 et 9).

Cette stabilité à haute densité, qui réduit en retour les risques d'extinction de ces populations (en particulier dans les très petites îles), peut être mise en relation avec un certain nombre de paramètres démographiques des populations insulaires, concernant en particulier la reproduction et la survie. Ainsi, la maturité sexuelle est très généralement atteinte plus tard chez les individus insulaires que sur le continent (Berry 1968, Lidicker 1973, Tamarin 1977a, Takada 1985) à quelques exceptions près (Sullivan 1977, Adler et Tamarin 1984). Par ailleurs, le raccourcissement de la période de reproduction (Lidicker 1973, Takada 1985), et/ou la réduction du pourcentage d'individus participant à la reproduction (Bujalska 1970, Tamarin 1977a, Takada 1985) sont souvent observés dans les populations insulaires de rongeurs, de même que la réduction de la taille des portées (Tamarin 1977a, Navajas y Navarro 1986).

Or, les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine montrent effectivement un certain nombre de ces caractéristiques démographiques: la maturité sexuelle est atteinte en moyenne 3 semaines plus tard chez les femelles insulaires que chez les femelles continentales, la différence semblant moins nette chez les mâles. En revanche, la période de reproduction sur l'île apparaît relativement plus longue que sur le continent (Fig.22), ceci étant compensé par le fait que le pourcentage des femelles gestantes est régulièrement faible sur l'île, alors qu'il peut être très fort de façon plus temporaire sur le continent, ce qui occasionne alors un recrutement en juvéniles important. La conséquence de ces différences de schémas reproductifs sur la structure d'âge des populations est particulièrement évidente au moment du pic de densité, correspondant au

moment de renouvellement principal de ces populations. En Avril 1986 par exemple, les juvéniles représentent ainsi moins de 7% de la population de l'île de la Madeleine, contre 50% à Bandia. Par ailleurs, une légère différence dans la fertilité des femelles des deux origines en animalerie a été notée, puisque le nombre de petits par portée s'établit à 7,5 pour 145 portées de couples continentaux et 6,9 pour 16 portées de couples insulaires (test t NS, Duplantier 1987). Dans certains cas, une forte mortalité juvénile avant le sevrage peut constituer un facteur de régulation important des effectifs dans les populations insulaires (Gliwicz 1980). Ce phénomène a également été mis en évidence en animalerie dans un échantillon de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine (Duplantier 1987).

Les données concernant les populations méditerranéennes de R. rattus, exposées par Cheylan (1986), indiquent également un retard dans la maturité sexuelle des individus insulaires. La saison de reproduction paraît, à l'inverse de ce qui se passe chez M. erythroleucus, raccourcie dans les îles par rapport au continent et dans ce cas, une réduction de la taille des portées a également été mise en évidence (Cheylan 1986, Navajas y Navarro et Cheylan 1986).

Les résultats concernant la survie sont fragmentaires pour R. rattus et permettent seulement de noter une tendance à une plus grande longévité des rats des petites îles par rapport à ceux des grandes îles et du continent (in Cheylan 1986). En ce qui concerne M. erythroleucus, il est apparu que la survie des individus insulaires était nettement supérieure à celle des individus continentaux, en 1986 tout au moins. Hubert et al (1981) indiquent également des taux de survie faibles pour M. erythroleucus à Bandia (espérance de vie entre 9 et 14 semaines). Cette survie différentielle est également une des causes des différences entre les structures d'âge des populations insulaires et continentales.

B - ASPECT ECOLOGIQUE

1- Introduction - Quelques rappels

L'analyse de la répartition du rat noir par l'intermédiaire de l'examen des pelotes de réjection de la chouette effraie a conduit Libois (1984) à mettre en évidence l'élargissement de la gamme des biotopes occupés par R. rattus en Corse par rapport à celle qu'il occupe sur le continent (Pyrénées-Orientales). La distribution du rat noir dans les îles méditerranéennes est encore plus révélatrice de cette amplitude d'habitat (Cheylan 1982), la présence de cette espèce dans les îles les plus diverses s'accompagnant alors de variations importantes dans le régime alimentaire des populations insulaires (Cheylan 1982, Cheylan et Granjon 1985). Ces observations expriment en fait la souplesse adaptative du rat noir, tant dans son choix de l'habitat que dans son régime alimentaire. En effet, à l'échelle de la station, et lorsque une gamme de milieux assez variée lui est offerte, le rat noir se rencontre préférentiellement dans les zones les plus fermées, à couvert arboré important (Granjon et Cheylan 1987). Ce dernier biotope semble donc effectivement constituer son habitat préférentiel (Saint-Girons 1973).

Dans le but de tester si ce préférendum écologique "arboré" correspond à la même répartition verticale des activités sur le continent et en Corse, en relation éventuelle avec des différences dans la richesse et la diversité des communautés animales (compétiteurs, prédateurs) et végétales (disponibilités en ressources), nous avons comparé la fréquence d'occupation et d'utilisation de nichoirs artificiels placés à des hauteurs différentes dans les arbres (§VB3).

Auparavant, l'amplitude de choix alimentaire face à une gamme de graines différant essentiellement par la taille sera estimée dans des échantillons de Mastomys de diverses origines. Plus qu'une idée réelle de ce qui se passe dans la nature, ces tests donnent un indice de la stéréotypie de ce comportement particulier de la part d'animaux (provenant du terrain) placés devant des aliments nouveaux pour eux.

2- Tests de choix alimentaires chez Mastomys

a. Comparaison entre populations

Les quatre types de graines choisies pour tester l'amplitude de choix alimentaires (maïs, sorgho, mil et blé pilé) ont été proposés à trois couples de:

-M. erythroleucus de l'île de la Madeleine

-M. erythroleucus des Niayes

-M. huberti des Niayes

Les résultats de la consommation globale des 4 céréales pendant une période de 7 jours sont portés dans le tableau 10.

Tab.10: Poids(g), pourcentages et indice de diversité (S) de graines consommées par trois échantillons de Mastomys pendant 7 jours.

	M. ery. Madeleine		M. ery.Niayes		M. hub. Niayes	
	Poids	%	Poids	%	Poids	%
Maïs	31	11,2	2	1,0	8	4,2
Sorgho	29	10,5	8	4,1	6	3,2
Mil	132	47,7	176	89,1	157	83,1
Blé pilé	85	30,7	11,5	5,8	18	9,5
TOTAL	277	100	197,5	100	189	100
S	1,73		0,64		0,90	

Les individus insulaires montrent donc une plus ample gamme de choix que les individus continentaux des deux espèces, et en particulier une consommation relativement importante de "grosses graines" (maïs et sorgho) qui sont pratiquement délaissées par les deux autres échantillons. Par ailleurs, la quantité totale consommée est nettement plus importante chez les animaux de l'île, ce qui correspond à la différence de poids corporel moyen entre eux et les individus continentaux.

b. Comparaison entre sexes

Le même test réalisé en séparant les mâles des femelles dans deux échantillons de M. erythroleucus, l'un de l'île de la Madeleine et l'autre de la

région des Niayes, a donné les résultats portés dans le Tab.11.

Tab.11: Pourcentages de graines de différents types consommées par des M. erythroleucus mâles et femelles insulaires et continentaux.

	M. Niayes	F. Niayes	M. Madeleine	F. Madeleine
Maïs	0	7,8	22,5	27,3
Sorgho	2,1	9,6	10,2	17,5
Mil	59,8	55,7	1,6	11,9
Blé pilé	38,1	27,0	65,8	43,4
S	1,09	1,59	1,31	1,84

Les résultats montrent un «dimorphisme» comportemental constant dans l'amplitude de choix alimentaire: les femelles consomment dans les deux échantillons testés une gamme de graines plus diverses que les mâles, les individus insulaires conservant globalement une amplitude de choix supérieure. De plus, la répartition des choix est totalement différente dans cet échantillon insulaire par rapport au premier testé (mâles et femelles ensemble), alors que l'ordre de choix des individus continentaux reste dans ses grandes lignes le même. Ceci semble donc indiquer une plus grande variabilité du comportement de choix chez les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, mais cette variabilité n'apparaît pas nettement liée à un partage des ressources entre mâles et femelles.

3- Utilisation verticale de l'espace par R. rattus

Deux types de renseignements ont été pris en compte lors des contrôles des nichoirs:

- traces de présence récente d'individus (crottes; restes de nourriture comme coquilles d'escargot, graines...; nid de feuilles.)
- présence d'individus.

Les résultats des différents contrôles effectués de 1984 à 1987 en Camargue sont portés dans le Tab.12. L'ensemble représente 60 observations (46 traces + 14 présences) dont les 3/4 ont été enregistrées dans les nichoirs situés en hauteur (2m à 2,5m). En particulier, toutes les observations d'individus dans les nichoirs ont eu lieu dans les nichoirs "hauts". Dans les nichoirs à 50 cm du sol, il n'a jamais été trouvé d'individu et seulement un nid parmi les traces de

présence, les restes d'aliments et les crottes représentant donc les principaux indices à cette hauteur. En revanche, les boîtes placées à 2m de haut ont montré un grand nombre d'indices de présence de rats noirs, parmi lesquels un certain nombre de nids bien structurés indiquant un séjour régulier d'individus, et même des possibilités de reproduction puisqu'en Mai 1987, une femelle allaitante et deux jeunes (d'environ 15 jours) ont été trouvés dans un de ces nichoirs "hauts".

Les résultats de l'occupation des nichoirs en Corse sont très fragmentaires du fait du faible nombre de contrôles (2). Aucun individu n'a été trouvé dans un nichoir, et les quelques indices de passage notés se répartissaient équitablement entre les deux altitudes d'installation.

Tab.12: Répartition des traces et des présences de R. rattus en fonction de la hauteur des nichoirs installés en Camargue.

	Traces	Présences	Total
0,5m	15	0	15
2,5m	31	14	45
Total	46	14	60

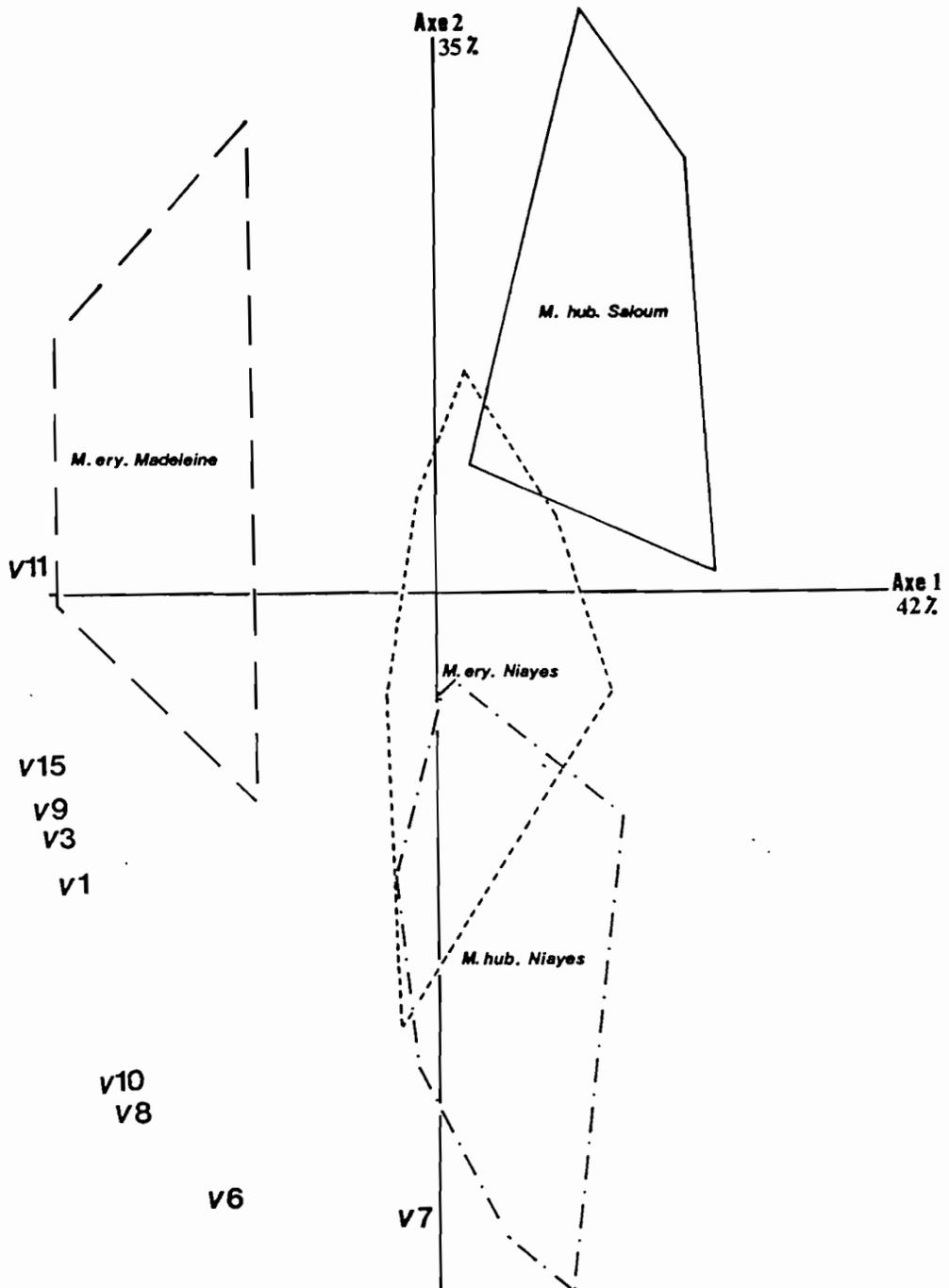


Fig.28: Plan 1 x 2 de l'analyse factorielle discriminante réalisée à partir des mesures de 15 variables crâniennes (cf Fig.14) dans 4 échantillons (N=15) de Mastomys (M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et des Niayes, M. huberti des îles aux boeufs [Saloum] et des Niayes).

C - ASPECT BIOMETRIQUE

1- Mastomys

Les mesures crâniennes d'un échantillon insulaire (N=15) et un échantillon continental (N=15) de Mastomys erythroleucus et de M. huberti ont été prises et les résultats ont donné lieu à une Analyse Factorielle Discriminante dont le plan 1x2 (77% d'explication de la variance totale) est représenté sur la Fig.28. La discrimination est totale entre d'une part les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et ceux de la région des Niayes, et d'autre part entre les M. huberti de l'île aux Boeufs (Île du Saloum) et ceux des Niayes. En revanche, les échantillons continentaux (et sympatriques) des deux espèces montrent un recouvrement relativement important (cf Duplantier 1987). Ce résultat étonnant montre bien l'efficacité de l'isolement insulaire dans la différenciation biométrique des populations conspécifiques. Il est à noter que cette différenciation ne se fait pas du tout dans le même sens dans les deux espèces: chez M. erythroleucus, la population de l'île de la Madeleine est caractérisée par l'agrandissement d'un certain nombre de mensurations crâniennes, corrélées à l'axe 1 (V11=largeur interorbitale, V15=longueur de l'orbite, V9=longueur du nasal...), alors que chez M. huberti la population insulaire se différencie par la réduction de certaines mensurations, corrélées à l'axe 2 (V7=largeur du foramen occipital, V6=longueur de la bulle tympanique...). Dans cette espèce, la population de l'îlot de Terema, la plus petite et la plus isolée parmi les îles du Saloum supportant des populations de M. huberti, apparaît être également la plus nettement différenciée (Duplantier 1987).

Les mesures corporelles (poids et longueur Tête+Corps en particulier) prises par ailleurs (Duplantier 1987) confirment tout à fait cette tendance au gigantisme de la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine par rapport aux populations continentales de l'espèce, de même que la tendance au "nanisme" des M. huberti des îles du Saloum par rapport à leurs conspécifiques continentaux.

2- *Rattus rattus*

L'analyse biométrique a été réalisée à plusieurs niveaux de perception géographique, les différentes approches permettant de mettre en évidence diverses particularités dans les échantillons considérés. Aucun dimorphisme sexuel n'est apparu sur les variables mesurées.

a. Approche "macrogéographique"

Dans un premier temps, l'ensemble des 218 individus de 13 localités continentales et insulaires a été pris en compte. Ces individus se répartissent comme suit (cf Fig.9, 10 et 11).

- + Continent:
 - Toulon (France): N=20
 - Piombino (Italie): N=19
- + Grandes îles:
 - Cala di Trana (Sardaigne: 2.408.900 ha): N=9
 - Bonifacio (Corse: 868.000 ha): N=20
 - Galéria (Corse: 868.000 ha): N=20
- + Îles d'Hyères:
 - Port-Cros (640 ha): N=20
 - (Var) Bagnon (45 ha): N=19
- + Îles et îlots corso-sardes:
 - Gargalo (23 ha): N=16
 - Piana (6,4 ha): N=20
 - Ratino (2,9 ha): N=19
 - Cavallo (115 ha): N=8
 - Lavezzi (66 ha): N=20
 - Santa Maria (186 ha): N=8

L'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur cet ensemble met en évidence un très net allongement du nuage de points selon l'axe 1 (51% de la variance totale), l'axe 2 n'expliquant que 8% de la variation (Fig.29). L'axe 1 apparaît ainsi être un axe de taille globale, les variables les mieux corrélées avec lui étant V1 (longueur crâne), V2 (longueur nasal), V5 (largeur crâne), V14 (distance Avant prémaxillaire-Arrière palatin), et V19 (longueur mandibule). Logiquement, ces 5 variables sont celles qui présentent entre elles les coefficients de corrélation les plus élevés de la matrice de corrélation inter-variables ($r > 0,78$). L'axe 2 représente des variables plus "fonctionnelles",

comme V3 (longueur rangée dentaire supérieure), V8 (largeur foramen occipital) et V20 (longueur rangée dentaire inférieure), mais sa contribution à l'explication globale est trop faible pour être discutée.

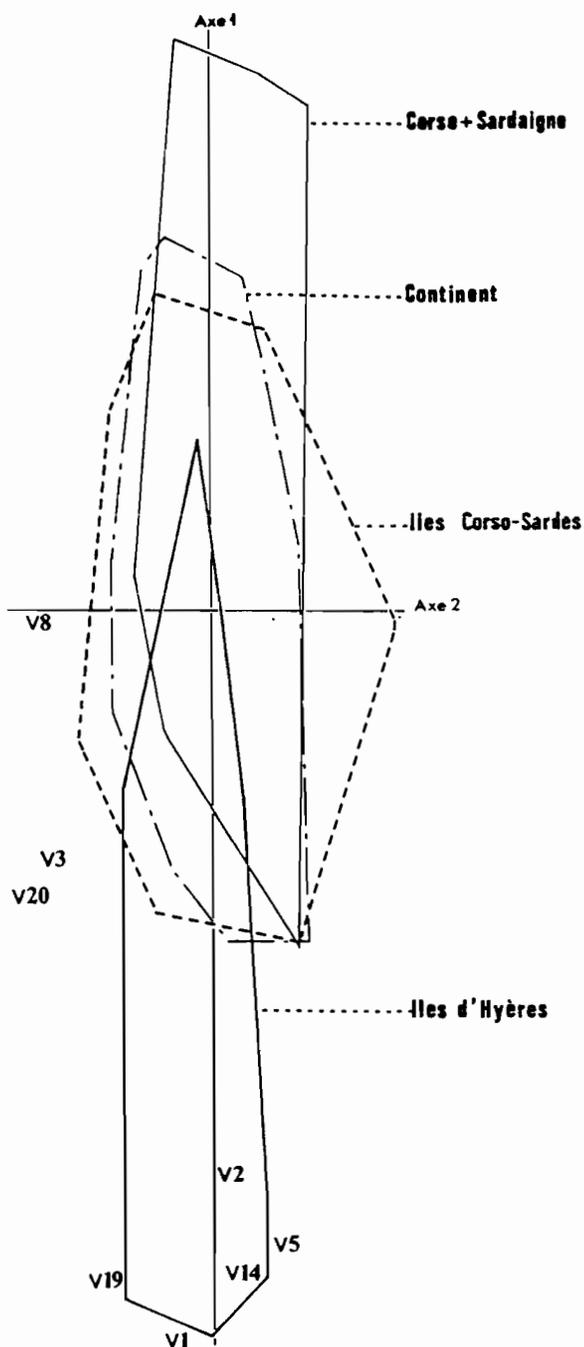


Fig.29: Plan 1 x 2 de l'analyse en composantes principales réalisée à partir des mesures de 22 variables crâniennes et mandibulaires (cf Fig.14) de 218 *R. rattus* de diverses origines (et position des variables montrant les corrélations les plus fortes avec les facteurs).

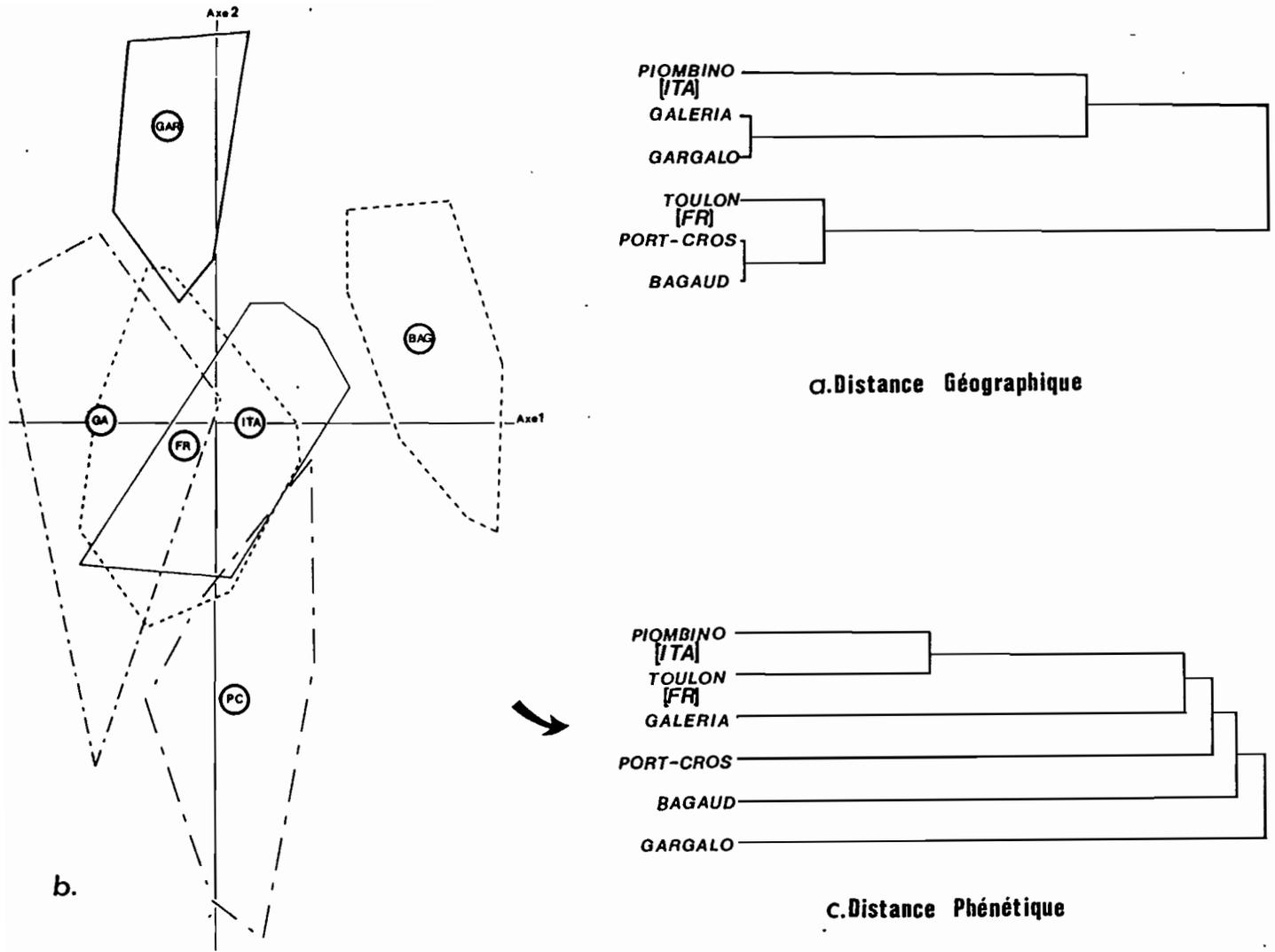


Fig.30: Plan 1 x 2 (49% de la variance totale) de l'analyse factorielle discriminante (b) réalisée à partir des mesures de 22 variables crâniennes et mandibulaires (cf Fig.14) sur des échantillons de *R. rattus* de 6 origines (a) et dendrogramme de la distance euclidienne entre les centres de gravité des groupes (c).

Schématiquement , l'axe 1 oppose les individus des grandes îles (Corse et Sardaigne), globalement petits, à ceux des îles d'Hyères (Port-Cros et Bagaud), globalement grands. Entre ces deux ensembles, les individus continentaux et ceux des îles et îlots corso-sardes s'intercalent. Si l'on raisonne en termes de comparaison entre les îles et leur(s) source(s) probable(s) de colonisation, il apparaît donc que les îles corso-sardes sont caractérisées par des individus plus grands que ceux de Corse et de Sardaigne, de même que les îles d'Hyères par rapport aux échantillons continentaux (français plus précisément).

Dans un second temps, une sélection de quelques uns des échantillons a permis de mettre en évidence, à la même échelle de perception géographique, l'influence de l'isolement insulaire sur la différenciation des population de R. rattus. Six localités ont été retenues, représentant 2 ensembles "continent-île-îlot" assez distincts, comme le montre le dendrogramme représentant les distances géographiques (à vol d'oiseau) entre ces localités (Fig.30a).

Or, il se trouve que les caractéristiques biométriques propres à chacune des populations insulaires permettent de les séparer complètement par analyse factorielle discriminante (Fig.30b), alors que les deux échantillons continentaux, pourtant les plus distants géographiquement, ne sont pas très bien différenciés l'un de l'autre par l'analyse. Le dendrogramme des distances euclidiennes calculées à partir des coordonnées des centres de gravité de ces 6 échantillons sur les 4 premiers axes factoriels (90% de la variance), montre effectivement que les individus continentaux de France et d'Italie sont les plus proches phénétiquement, les populations insulaires semblant par ailleurs d'autant plus différenciées que la surface de l'île qui les abrite est faible (Fig.30c).

b. Approche "microgéographique"

Cette analyse a été réalisée à l'échelle des Bouches de Bonifacio, étroit détroit de 13 km de large entre Corse et Sardaigne au niveau duquel se trouvent un ensemble d'îles et d'îlots corses (archipel des îles Lavezzi) et sardes. Cinq de ces îles (Ratino, Piana, Lavezzi, Cavallo et Santa Maria, cf Fig.11) ainsi qu'un site corse (Bonifacio) et un site sarde (Cala di Trana) ont été choisis pour mesurer le degré et les modalités de différenciation des populations de rats noirs de ces îles, compte tenu de leurs caractéristiques de surface et

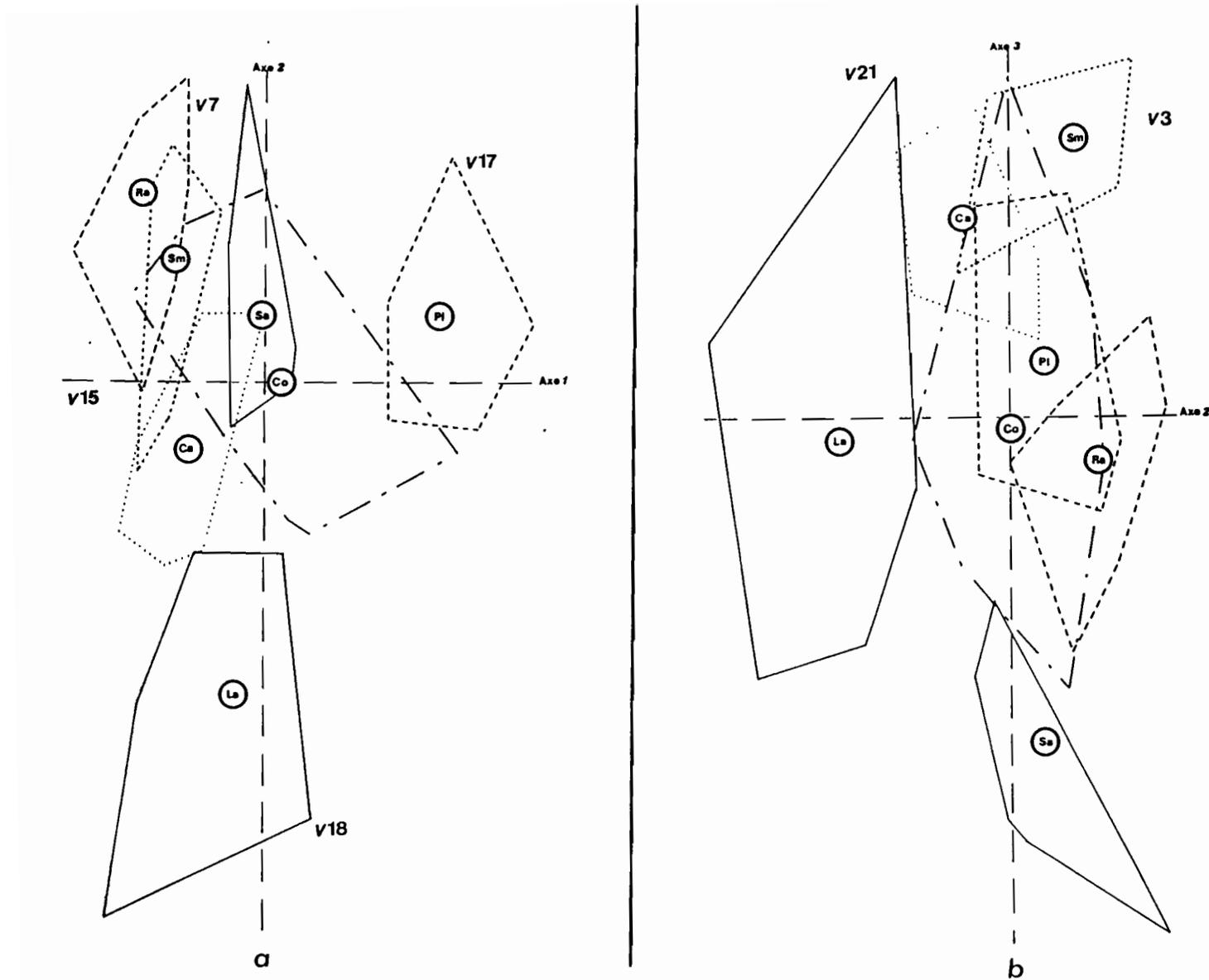


Fig.31: Plan 1 x 2 (a) et 2 x 3 (b) [68% de la variance totale] de l'analyse factorielle discriminante réalisée à partir des mesures de 22 variables crâniennes et mandibulaires (cf Fig.14) sur des échantillons de R. rattus de 5 files des Bouches de Bonifacio (Ratino, Piana, Cavallo, Lavezzi et Santa Maria), d'un site Corse (Bonifacio) et d'un site Sarde (Cala di Trana).

d'isolement (éloignement à la terre la plus proche, fréquence des relations avec les grandes îles et le continent).

L'AFD permet de séparer assez bien la presque totalité des sites choisis (Fig.3): Piana et Lavezzi s'isolent sur le plan 1x2, l'échantillon sarde sur le plan 2x3; Ratino et Santa Maria peuvent être également discriminés en considérant les trois premiers plans factoriels. Cavallo présente toujours un chevauchement important avec l'échantillon corse (Bonifacio), ce dernier conservant sur tous les plans factoriels considérés une position centrale. Ceci en fait probablement un ensemble représentatif de l'origine de la colonisation de l'archipel, puisque non différencié et présentant en même temps une relativement grande variabilité.

La prise en considération de l'identité des variables expliquant la discrimination observée, conjointement aux résultats des analyses de variance à un facteur réalisées pour chaque variable sur l'ensemble de l'échantillon (Tab.13) amène à mettre en évidence certaines caractéristiques propres à chacune des populations isolées sur les plans d'AFD. Comme le montre la Fig.32, 4 variables parmi les 22 mesurées permettent de différencier 5 des populations de l'ensemble des autres (V18 importante à Lavezzi, V17 importante à Piana, V3 importante à Santa Maria, V21 faible à Ratino, très faible à Cala di Trana).

Se superposant à ce schéma de différenciation selon des caractères particuliers, la ressemblance globale entre les 7 échantillons choisis dans cette analyse fait ressortir des rapprochements phénétiques qui apparaissent encore une fois assez indépendants de la distance géographique séparant ces populations: le dendrogramme des distances entre ces populations d'après les coordonnées de leurs centres de gravité sur les 5 premiers facteurs de l'AFD (94% de la variation) montre que d'une part les échantillons corse et sarde (les plus distants géographiquement), et d'autre part les populations de Ratino et de Cavallo (les deux îles les plus proches parmi celles considérées) présentent les distances phénétiques les plus faibles (Fig.33). Dans le premier cas, les échanges réguliers entre Corse et Sardaigne, par l'intermédiaire du trafic maritime peuvent expliquer la faible différenciation des populations de rats noirs de ces deux origines. Dans le second cas, la largeur du bras de mer entre Cavallo et Ratino (moins de 500 m.) permet de penser que Ratino a pu être peuplée à partir de Cavallo, et que des passages d'individus sont encore possibles entre ces deux îles, d'où leur ressemblance relative.

Variable	F
V1	9,5***
V2	13,3***
V3	14,3***
V4	10,0***
V5	7,6***
V6	3,9**
V7	14,2***
V8	8,0***
V9	3,6**
V10	12,1***
V11	7,2***
V12	8,8***
V13	1,6NS
V14	6,7***
V15	15,3***
V16	10,1***
V17	17,9***
V18	19,3***
V19	9,7***
V20	5,1***
V21	15,8***
V22	8,4***

Tab.13 a: ANOVA sur les 22 variables, pour les 7 populations des Bouches-de-Bonifacio.

-NS=Non Significatif

-*: $p < 0,05$

-**: $p < 0,01$

-***: $p < 0,001$

V18	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		**	**	NS	*	NS	***
Pi			***	NS	***	**	***
Ra				**	NS	NS	***
Ca					NS	NS	**
SM						NS	***
Sa							***
Nb#	4	5	5	2	3	2	6

V17	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		***	NS	***	***	NS	***
Pi			***	***	***	**	***
Ra				**	**	NS	***
Ca					NS	*	NS
SM						*	NS
Sa							**
Nb#	4	6	5	5	4	3	4

V21	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		**	***	NS	NS	***	NS
Pi			***	NS	*	***	**
Ra				***	***	*	***
Ca					NS	***	NS
SM						***	NS
Sa							***
Nb#	3	5	6	4	3	6	3

V15	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		***	***	**	NS	NS	NS
Pi			***	***	***	**	***
Ra				NS	NS	***	NS
Ca					NS	**	NS
SM						*	NS
Sa							NS
Nb#	3	6	3	3	2	4	1

V3	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		NS	NS	*	***	*	*
Pi			NS	*	***	***	***
Ra				NS	***	***	***
Ca					*	**	***
SM						***	***
Sa							NS
Nb#	4	4	3	5	6	6	5

V7	Bo	Pi	Ra	Ca	SM	Sa	La
Bo		***	***	NS	*	**	NS
Pi			***	NS	***	***	***
Ra				***	NS	NS	**
Ca					**	**	NS
SM						NS	NS
Sa							*
Nb#	4	5	4	3	3	4	3

Tab. 13b: Comparaisons de moyennes (test t) entre les 7 populations des Bouches-de-Bonifacio, pour les variables biométriques les plus discriminantes (Nb#: Nombre de populations différant significativement de la population considérée).

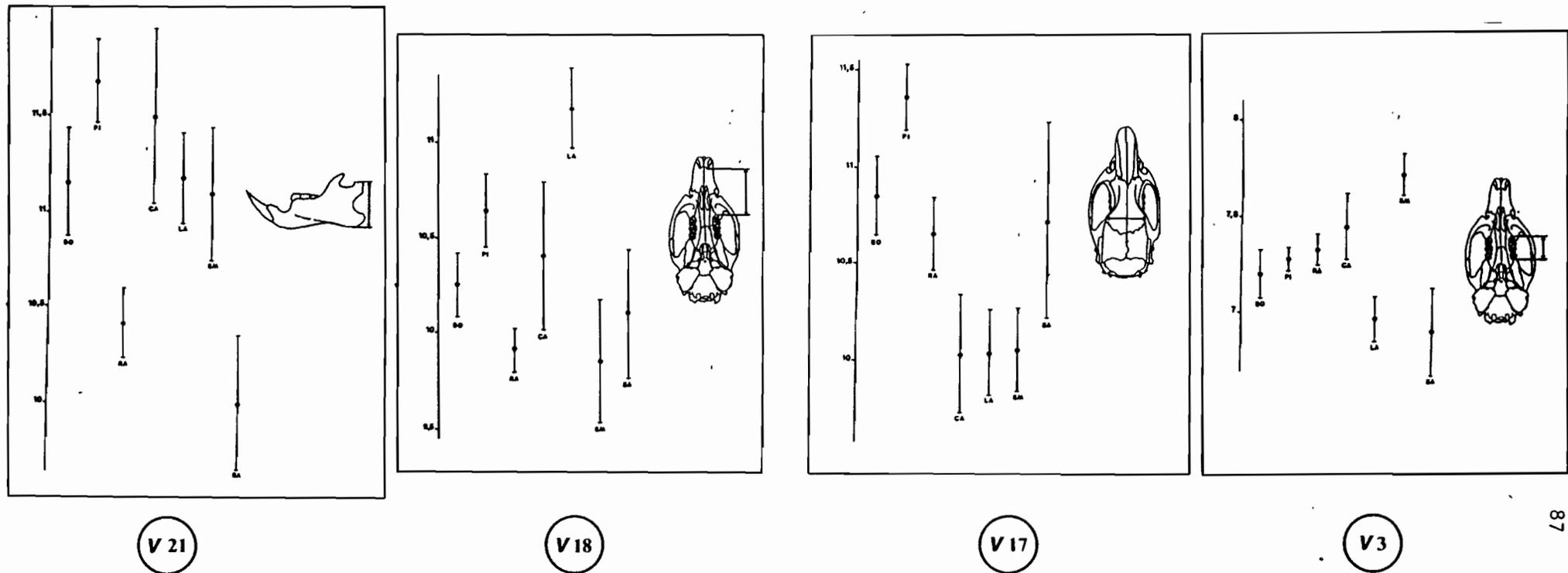


Fig.32: Description des variables crâniennes et mandibulaires les plus discriminantes entre les différentes populations insulaires de *R. rattus* des Bouches de Bonifacio: moyennes et intervalles de confiance à 5%.

(Bo=Bonifacio; Pi=Piana; Ra=Ratino; Ca=Cavallo; La=Lavezzi,
SM=Santa Maria; Sa=Cala di Trana, Sardaigne)

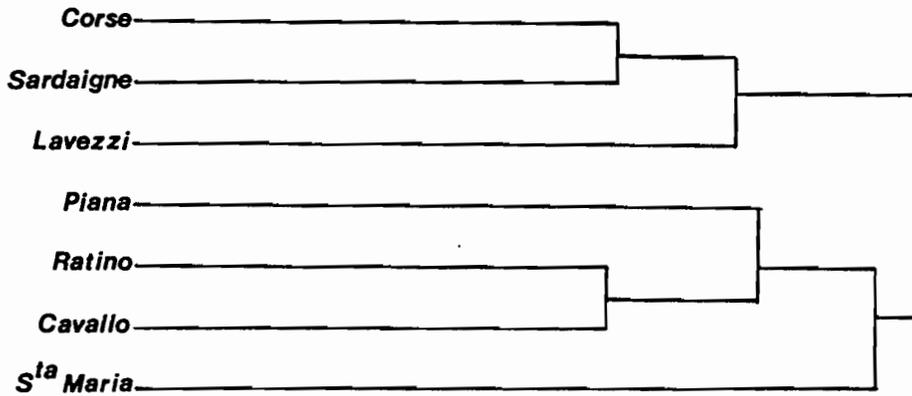


Fig.33: Dendrogramme des distances euclidiennes entre populations de R. rattus des Bouches de Bonifacio.

c. Approche "nanogéographique"

A l'échelle d'une île (Lavezzi) et de ses îlots satellites distants de moins de 300 m, une ACP sur 23 individus (cf Fig.34a) met en évidence une certaine différenciation des micro-populations par rapport à la population de l'île principale. En particulier, les îlots A et B, d'une surface "habitable" de plus de 1 ha (Thibault et al 1987) peuvent abriter des populations reproductrices de rats noirs. Or, les échantillons de ces deux îlots sont assez bien distingués de celui de l'île principale (Fig.34b) par l'analyse biométrique. La proximité de ces deux îlots (environ 10 m d'eau les séparent) explique toutefois la non-différenciation de leurs individus, cette barrière étant insuffisante pour empêcher des passages réguliers de rats noirs de l'un à l'autre.

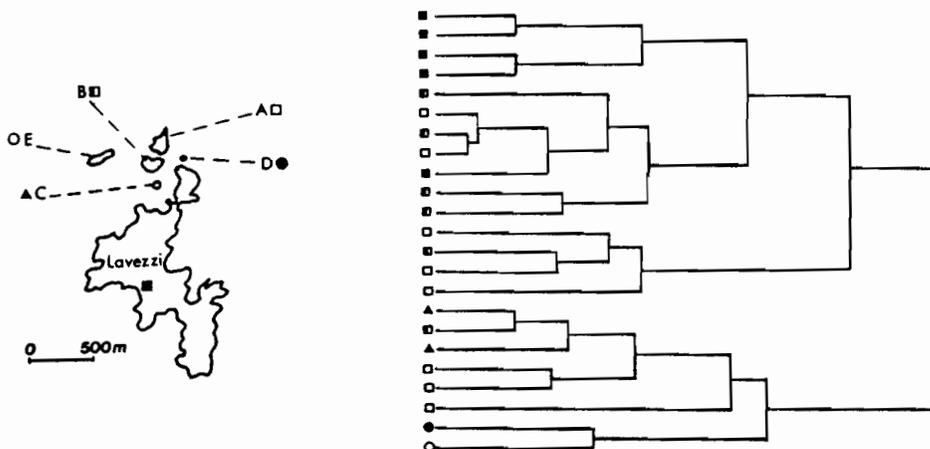


Fig.34: Dendrogramme des distances euclidiennes (b) entre 23 individus de l'île Lavezzi et de ses îlots satellites (a).

3- Discussion

La tendance générale à l'augmentation de taille de R. rattus dans les îles méditerranéennes cache en fait une réalité plus complexe: les mensurations corporelles (Cheylan 1986) comme l'ensemble des variables crâniennes et mandibulaires considérées ici indiquent à l'évidence que les individus des grandes îles méditerranéennes ne sont pas plus grands que leurs homologues continentaux (de France et d'Italie), mais qu'au contraire, ils tendent à être plus petits (cf Fig.29). Le seul échantillon continental constitué d'individus aussi petits provient de Grèce (Cheylan 1986). Une hypothèse quelque peu aventureuse consisterait à avancer que le fond du peuplement corso-sarde de R. rattus aurait une origine grecque, et daterait de l'époque de la colonisation de ces îles par les Grecs au VI^{ème} siècle av. J.C. Une fois cette population installée, elle ne se serait alors plus différenciée du point de vue morphologique, ce qui supposerait que les probables individus immigrants d'Italie ou de France ne s'y soient pas intégrés de façon significative. Des traces plus anciennes de rats noirs ont été trouvées en Sardaigne, datant du Néolithique (environ 6000BP, Sanges et Alcover 1980), mais le gisement en question, apparemment remanié, ne permet pas une grande sécurité au niveau de la datation...

Il est toutefois plus probable que ces grandes îles aient subi des apports très réguliers de rats noirs de provenances diverses, du fait des relations qu'elles ont depuis très longtemps avec les régions continentales environnantes, Toscane, Golfe de Gènes et Côte d'Azur en particulier. La présence sur l'ensemble de l'île d'un morphotype relativement constant (Cheylan 1986) indique alors que des pressions de sélection directionnelles fortes doivent jouer sur les colonisateurs, quelque soit leur origine.

Le gigantisme morphologique caractéristique des populations insulaires de Rongeurs (Foster 1964), n'apparaît finalement que dans les îles de surface plus faible. On peut ainsi fixer ce seuil de surface à environ 1500 ha (Cheylan 1986). En deçà de cette surface, il convient de distinguer 2 sous-échantillons dans l'ensemble des petites îles considérées ici, du fait de la différence de taille des individus des populations potentiellement colonisatrices de ces îles et îlots. Il apparaît alors (cf Fig.29) que les individus des îles provençales par rapport à ceux de Provence continentale et les individus des îles corso-sardes par rapport à ceux de Corse et Sardaigne montrent nettement le gigantisme morphologique

précité.

De la même façon, les individus de la population insulaire de M. erythroleucus manifestent cet accroissement de taille, tant en ce qui concerne les caractères corporels (cf Duplantier 1987) que les dimensions crâniométriques, avec toutefois dans ce cas précis un dimorphisme sexuel notable (cf Fig.19b). Par opposition, les M. huberti des îles du Saloum montrent une nette tendance à une diminution de taille par rapport à leurs homologues continentaux (Fig.28 et voir Duplantier 1987).

Les principales hypothèses explicatives de la tendance au gigantisme chez les Rongeurs insulaires ont été revues récemment par Angerbjörn (1986). Elles peuvent se regrouper en plusieurs catégories (Tab.14):

Tab.14: Facteurs et hypothèses explicatifs du gigantisme insulaire chez les Rongeurs.

Facteur causal	Hypothèse explicative	Auteur
*Appauvrissement des communautés animales		
-en prédateurs-----	relâchement des pressions sélectionnant la petite taille.	Foster (1964) Thaler (1973) Sondaar (1977)
-en compétiteurs-----	idem	Mac Nab (1971)
*Augmentation des densités et donc de la compétition intraspécifique.-----	sélection pour une maturité plus tardive. sélection des gros individus pour l'accès à la nourriture.	Melton (1982) Case (1978)
*Répartition # des ressources —>élargissement de la niche alimentaire	sélection de l'augmentation de taille des espèces généralistes.	Lawlor (1982)
*Colonisation non anthropique	avantage physiologique pour la colonisation (meilleur rendement locomoteur).	Heaney (1978) Lomolino (1982)

Un certain nombre de ces facteurs invoqués pour expliquer l'augmentation de taille des Rongeurs insulaires sont liés, et le déterminisme de ce gigantisme insulaire apparaît donc complexe. Les relations interspécifiques jouent probablement un rôle important, tant direct (prédation, compétition) qu'indirect (disponibilité des ressources, allocation différentielle de l'énergie...), de même que les relations intraspécifiques, par l'intermédiaire des structures spatiales et sociales.

Ainsi, dans le cas de Rattus rattus, l'absence de gigantisme insulaire dans les grandes îles méditerranéennes pourrait s'expliquer essentiellement par le maintien dans ces îles d'une communauté de prédateurs et de compétiteurs assez riches pour constituer une pression de sélection forte contre l'augmentation de taille. Ainsi, il reste généralement plus de 8 espèces prédatrices du rat noir dans ces îles, dont 2 de Carnivores au moins (Cheylan 1986). Même si ce chiffre est inférieur à ce qu'il est sur le continent, la compensation de densité pouvant affecter les espèces prédatrices peut conduire à une pression de prédation sur le rat noir semblable à celle sévissant sur le continent. De plus, certains prédateurs dans les îles doivent souvent changer leur régime alimentaire en fonction de la différence dans la répartition des espèces-proies: par exemple, la belette, qui se nourrit essentiellement de Microtus sur le continent (Delattre 1984), doit se reporter sur les Muridés en Corse (Dubray et al 1987). La compétition interspécifique semble une pression sélective moins efficace, de la part des autres Muridés tout au moins (Granjon et Cheylan 1987), et contrairement au cas d'autres espèces comme Apodemus sylvaticus pour lequel cette compétition paraît primordiale dans l'évolution morphologique des individus des populations insulaires (Angerbjörn 1986).

Par ailleurs, l'hypothèse de sélection des gros immigrants basée sur l'avantage physiologique des gros individus dans le cas d'une colonisation non anthropique (Lomolino 1982) ne s'applique pas au cas du rat noir dans les grandes îles méditerranéennes, qui ont toutes été colonisées par l'intermédiaire de l'homme (Vigne et Alcover 1985).

Dans le cas des îles de surface plus faible (- de 1500 ha), la pression de prédation est moindre: moins de 5 espèces de prédateurs, dont aucune de Carnivores. Le nombre d'espèces prédatrices s'annule même au dessous de 10 ha (Cheylan 1986). Dans les îles de moins de quelques centaines d'hectares, les fortes densités de population généralement rencontrées amènent à penser que la

compétition intraspécifique peut alors devenir un facteur important dans le développement du gigantisme insulaire, par l'intermédiaire de la sélection sexuelle par exemple. Parallèlement, la sélection naturelle pourrait favoriser l'augmentation de taille chez cette espèce très généraliste (cf Lawlor 1982), par l'intermédiaire de l'avantage conféré aux gros individus ayant un meilleur rendement énergétique dans les activités locomotrices. De plus, l'activité des rats noirs n'étant pratiquement plus arboricoles dans ces petites îles, un autre facteur pouvant sélectionner la petite taille disparaît.

Dans le cas des M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, les mêmes raisons peuvent être invoquées pour expliquer le gigantisme morphologique observé que dans le cas des R. rattus des petites îles méditerranéennes. Le seul prédateur de cette espèce sur l'île est la couleuvre sifflante (Psammophis phillipsi) et aucun compétiteur n'est présent. Par ailleurs, les densités de population régulièrement élevées suggèrent que des phénomènes liés à la compétition intraspécifique peuvent (ou ont pu) également jouer. Toutefois, les ressources alimentaires ne paraissent pas constituer un facteur limitant et pourraient même expliquer en partie l'accroissement de taille et le dimorphisme sexuel observés chez les M. erythroleucus: en effet, une expérience récente de supplémentation alimentaire dans une population insulaire de rongeurs a conduit à une augmentation du poids corporel des individus, avec corrélativement apparition d'un dimorphisme sexuel, les mâles devenant plus gros que les femelles (Briggs 1986).

En revanche, le "nanisme" relatif des M. huberti des îles du Saloum doit être lié à des problèmes de disponibilités en ressources correctement assimilables par les individus de ces populations. En effet, les facteurs liés à l'appauvrissement de la communauté d'espèces dans ces îles sont respectés, mais l'absence d'eau douce libre d'une part, la pauvreté en espèces végétales non halophiles d'autre part représentent probablement des contraintes importantes pour les individus. Norman et Baudinette (1969) ont ainsi montré que des populations de R. rattus survivaient dans des îles au large de l'Australie, avec pour principale nourriture des végétaux à relativement forte teneur en sel. La conséquence de ce régime alimentaire extrême était une mauvaise condition des individus, accompagnée de malformations rénales et d'un poids corporel faible. La présence de ces symptômes pourrait être testée sur les M. huberti des îles du Saloum afin de vérifier cette hypothèse explicative.

Les résultats montrent finalement que la tendance au gigantisme

insulaire est assez bien vérifiée dans deux des modèles choisis, mais que des contraintes environnementales parfois extrêmes peuvent contrarier cette évolution. Lorsqu'elle existe, la sélection pour l'augmentation de taille (ou la non-sélection pour la réduction de la taille) peut rendre très rapide l'évolution de ce caractère après l'isolement de la population, d'autant plus que l'héritabilité de ce caractère est assez forte (Falconer 1974). Atchley *et al* (1982) ont montré sur des lignées de rats de laboratoire sélectionnés pour l'augmentation ou la diminution de taille pendant 23 générations, que la plus grande divergence morphologique était observée dans les lignées subissant la sélection pour le gain de taille et que parmi elles, les mâles montraient le plus de changement. C'est exactement le phénomène observé chez les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, où le dimorphisme sexuel est net. Ce dimorphisme sur la taille n'existe pas (encore?) dans les population de R. rattus des îles de Méditerranée, où seule une différence de poids en faveur des mâles est généralement rencontrée. Par ailleurs, un effet maternel, non génétique, pourrait amplifier cette tendance, comme l'ont montré Roth et Klein (1986): le transfert d'embryons de femelles continentales dans des femelles insulaires "géantes" chez Peromyscus maniculatus a conduit à la naissance de jeunes significativement plus lourds que ceux issus d'embryons non transférés, la croissance ultérieure de ces deux séries d'individus n'étant pas différente. L'influence du génotype se manifesterait donc après les éventuels effets maternels dans le développement de ce caractère phénotypique qu'est le poids corporel.

D'autres caractéristiques morphométriques pourraient également montrer une variation corrélée avec certaines des conditions d'environnement rencontrées par les R. rattus dans les îles. En particulier, des hypothèses peuvent être avancées quant à la sélection de trois caractères biométriques particuliers:

- diminution de la longueur de la queue par rapport à la longueur corporelle dans les îles en relation avec un mode de vie plus terrestre du rat noir dans les îles (Cheylan 1982), les Rongeurs arboricoles ou semi-arboricoles ayant généralement une queue plus longue que leurs homologues terrestres (Horner, in Layne 1970).

- augmentation relative de la longueur de la rangée dentaire, sous l'influence d'un élargissement de la niche alimentaire (Orsini 1982, Orsini et Cheylan 1983), en rapport avec l'appauvrissement des communautés animales

dans les îles.

- réduction relative de la taille des membres, en rapport avec un mode de vie plus franchement terrestre dans les îles (cf. Thaler 1973).

Le tableau 15 indique les valeurs de ces mensurations et autres indices pour une série de populations continentales et insulaires. Parmi les trois hypothèses émises ci-dessus, seule celle concernant l'augmentation de la longueur de la rangée dentaire semble partiellement vérifiée, le rapport de la longueur de la rangée dentaire supérieure (V3) sur la longueur totale du crâne (V1) étant régulièrement plus fort dans les populations insulaires. En revanche, il n'a été trouvé aucune corrélation positive entre le rapport L Queue/L(T+C) et la surface des îles ou la présence/absence d'arbres, pas plus qu'il n'y a de corrélation négative entre l'indice de longueur relative des membres et ces deux mêmes paramètres. Dans la population insulaire de M. erythroleucus, aucune de ces hypothèses ne s'est trouvée vérifiée, également.

Tab.15: Variation de quelques caractéristiques biométriques dans des populations insulaires et continentales de rats noirs (LQ/LTC = Longueur Queue/Longueur Tête+Corps; LRDS/LCrâne = Longueur Rangée Dentaire Supérieure/Longueur Crâne; IL = Indice de longueur relative des membres, cf §III D).

Localité	Surface (ha)	Arbres	LQ/LTC	LRDS/LCrâne	IL
Toulon		+	1,195	0,1659	0,1573
Piombino		+	1,260	0,1670	0,1769
Cala di Tr	2.408900	+	1,270	0,1707	0,1791
Galéria	868000	+	1,330	0,1731	0,1846
Bonifacio	868000	+	1,262	0,1718	0,1692
Port-Cros	640	+	1,250	0,1644	
Santa Maria	186	+	1,207	0,1821	0,1703
Cavallo	115	-	1,380	0,1703	0,1742
Lavezzi	66	-	1,300	0,1617	0,1714
Bagaud	45	+	1,014	0,1699	
Gargalo	22	-	1,390	0,1591	0,1788
Piana	6	+	1,390	0,1692	0,1812
Ratino	3	-	1,330	0,1727	

Les caractères discriminants des populations des petites îles, comme celles des Bouches de Bonifacio (cf Fig.32 et Tab.13) sont probablement le résultats d'effets de fondation et/ou de dérive génétique liés aux phénomènes de colonisation et de variations ultérieures de la taille des populations installées. En effet, il paraît difficile de concevoir que les caractéristiques crâniennes ou mandibulaires en question puissent avoir été sélectionnées indépendamment dans un espace aussi réduit présentant des conditions a priori aussi homogènes. Il faut plutôt voir là la conséquence de la colonisation par un petit nombre d'individus pouvant présenter un caractère particulier, ou bien la manifestation d'un phénomène de "bottleneck" démographique dans ces îles où des phénomènes accidentels peuvent rapidement réduire ces populations, en l'absence d'apport régulier d'individus.

Le schéma de variation des caractères examinés ci-dessus (Tab.15) comme la longueur relative de la queue par rapport au corps pourrait également résulter d'effets de fondation successifs: ce rapport présente en effet une augmentation progressive lorsqu'on passe de l'ensemble Provence-îles provençales à l'ensemble Corse-Sardaigne puis aux îles corso-sardes.

Les variables métriques utilisées ici, et dont la variation est au moins en partie sous contrôle génétique (Berry et al 1978, Hausser 1984) peuvent donc apporter des arguments quant aux origines de colonisation d'environnements nouveaux par des populations mammaliennes (Rees 1970, Patton et al 1975, Berry et al 1978), au même titre que des caractères non-métriques, assez régulièrement utilisés (Berry et Jakobson 1975, Hanski 1986, Hanski et Kuitunen 1986). Contrairement à ces derniers, les variables métriques peuvent par ailleurs représenter des caractères fonctionnels (par leurs variations globales ou relatives). Leur mesure dans des échantillons d'individus provenant de populations soumises à des contraintes différentes peut de ce fait permettre la mise en évidence de facteurs sélectifs agissant sur ces populations.

VI - STRUCTURES SPATIALES ET RELATIONS INTERINDIVIDUELLES

La structuration spatiale des populations de Rongeurs peut être liée à un très grand nombre de facteurs, tant extrinsèques (prédation, répartition des ressources, variations climatiques...) qu'intrinsèques (période du cycle reproductif, tolérance entre individus...). Les conséquences en retour de ces structures spatiales sur la différenciation génétique des populations ont donné lieu à de nombreuses interprétations (voir réf. in Britton-Davidian 1985). L'un des intermédiaires entre la distribution observée des individus d'une population et l'évolution génétique de cette même population est la nature des relations interindividuelles, se traduisant finalement par l'organisation de la reproduction. L'examen simultané des structures spatiales et des modalités d'interactions peut donc conduire à une meilleure compréhension de l'intensité des flux géniques à l'échelle des populations.

L'étude de l'organisation spatiale comparée de populations continentales et insulaires de Mastomys et de Rattus rattus a ainsi été menée, conjointement à celle des relations interindividuelles intra et inter-populations. La structure spatiale des populations de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia ont été considérées plus particulièrement, par l'intermédiaire d'un ensemble d'indices (définis aux §III B3 et 4). Corrélativement, l'analyse des résultats de captures multiples et de confrontations dyadiques en captivité a permis d'estimer la nature des interactions entre les individus de populations insulaires et continentales de M. erythroleucus, M. huberti et R. rattus, ces relations intrapopulationnelles pouvant alors être replacées dans le contexte spatial défini. L'estimation des relations entre membres de populations différentes a également été faite, principalement par l'expérience d'introduction et de suivi par radio-tracking de rats noirs de Corse dans une petite île de l'archipel des Lavezzi, simulant en quelque sorte un phénomène d'immigration en conditions naturelles.

A - STRUCTURE SPATIALE

1- Mastomys erythroleucus

a. Répartition en fonction de la physionomie végétale

Les surfaces respectivement couvertes par les 5 zones de végétation, définies au §IIA2 en fonction du recouvrement relatif des strates herbacée, buissonneuse et arbustive sur le quadrat de piégeage de l'île de la Madeleine, sont portées dans le tableau 16.

Tab.16: Surfaces couvertes (en pourcentage de la surface totale du quadrat) par les 5 zones de végétation (cf.§IIA2), aux 2 périodes de relevé (cf Fig.8).

Zones	Rec. faible	Herb. dom.	Buiss. dom.	Arb. dom.	Rec. fort
NOV. 85 (saison pluies)	4,9%	14,5%	73,5%	3,4%	3,7%
JUIN. 86 (saison sèche)	38,5%	12,0%	42,7%	5,6%	1,2%

La position de tous les individus, matérialisée par le centre de gravité de leurs points de captures à chaque période, a été reportée sur les cartes de distribution de ces cinq zones de végétation. La répartition des individus capturés en Avril 85, Juillet 85, Avril 86 et Juillet 86 a été testée par rapport à celle de la végétation établie à partir du relevé de Juin 86 (saison sèche). De même, la répartition des individus capturés en Janvier 85, Octobre 85, Janvier 86 et Octobre 86 a été testée par rapport à celle de la végétation établie à partir du relevé de Novembre 85 (fin de saison des pluies). A toutes ces périodes, les individus du quadrat étaient répartis de façon aléatoire par rapport à la végétation (χ^2 , 4ddl, $p < 0,05$). La même tendance à une distribution de M. erythroleucus indépendamment du couvert végétal avait été notée à Bandia (Hubert 1977).

L'autre facteur principal pouvant influencer la répartition des individus chez M. erythroleucus est la nature du sol (Hubert et al 1977). Dans les deux quadrats échantillonnés, ce paramètre peut être considéré comme constant sur toute la surface, et on admettra par la suite que les éventuelles structurations spatiales rencontrées dans ces populations sont principalement liées aux interactions interindividuelles.

b. Déplacements instantanés

* Distance de Recaptures Successives.

Cette distance, qui mesure la moyenne des déplacements quotidiens des animaux, n'est, par définition, pas dépendante du nombre de captures par animal. L'ensemble des distances de recaptures successives (DRS) des M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia à toutes les périodes de piégeage est porté dans les tableaux I et II (Annexe) et représenté sur la Fig.35 (adultes + juvéniles). Sur l'île, la DRS des mâles adultes est 8 fois sur 10 supérieure à celle des femelles adultes, dont 3 fois de façon significative (test t, $p < 0,001$ en Octobre 85 et Avril 86; $p < 0,05$ en Octobre 86). La DRS des juvéniles est 5 fois sur 7 inférieure à celle des adultes, la différence n'étant significative qu'en Avril 86 ($p < 0,001$).

A Bandia, les mâles ont des DRS supérieures à celles des femelles lors de 3 des 4 sessions où la densité a été suffisante pour les calculer. De même, les DRS des juvéniles sont toujours inférieures à celles des adultes.

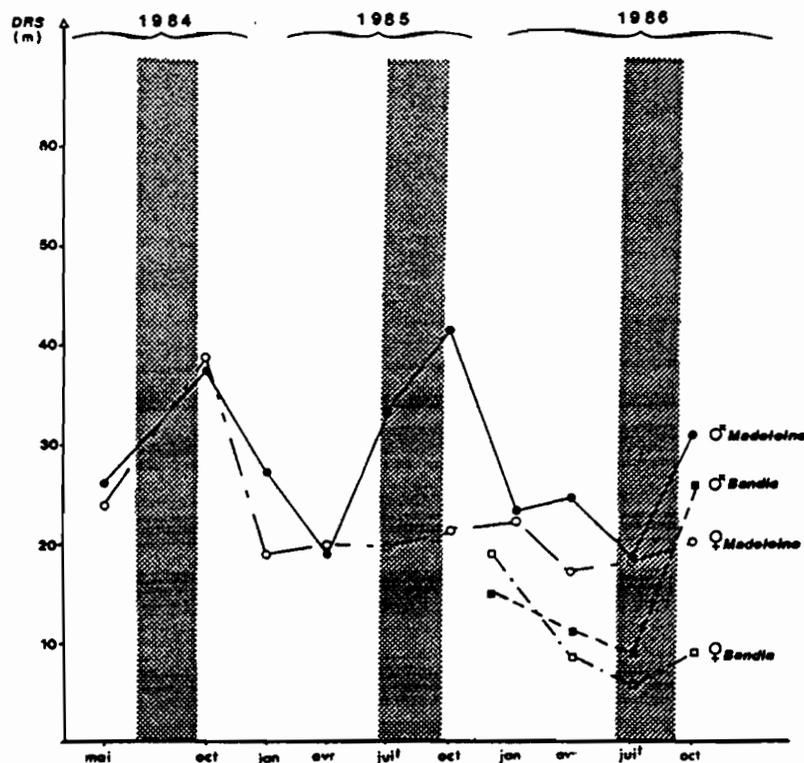


Fig.35: Variation de la DRS chez les mâles et les femelles (adultes + juvéniles) de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia en 1984-86.

Les variations de la DRS des mâles suivent un schéma cyclique: on assiste globalement à une augmentation de la taille des déplacements au début de la période de reproduction, c'est-à-dire après la saison des pluies, phénomène observé également sur le continent (Fig.35 et cf Hubert *et al.* 1981). Les variations chez les femelles sont moins marquées. La taille de ces déplacements ne semble en aucun cas corrélée à la densité de population. Enfin, il apparaît que la DRS des individus insulaires est régulièrement plus élevée que celle des individus continentaux. Cette différence est hautement significative à 3 des 4 périodes où elle a pu être testée (Tab.17):

Tab. 17: Distances de recaptures successives (en m) comparées des adultes de M. erythroleucus sur l'île de la Madeleine et à Bandia en 1986.

	Janv. 86	Avr. 86	Juil. 86	Oct. 86
MAD	21,8+17,7 (443)	21,9+25,4 (390)	18,8+16,1 (290)	25,2+22,4 (91)
BAN	18,5+15,0 (17)	10,8+9,3 (65)	8,8+7,6 (31)	10,7+8,6 (21)
t	NS	***	***	***

* Distance Maximale de Recapture

La distance maximale de recapture (DMR) représente le grand axe du domaine vital moyen des individus d'une population à une période donnée et donne donc une première idée des déplacements maximaux pendant une période d'une semaine, soit la durée d'une session de capture. L'ensemble des résultats est porté dans les tableaux III et IV (Annexe) et représenté sur la Fig.36 (adultes + juvéniles). Sur l'île de la Madeleine, les DMR des mâles adultes sont à 7 sessions sur 10 supérieures à celles des femelles adultes et 3 fois cette différence est significative (test t, $p < 0,02$ en Avril 86; $p < 0,05$ en Mai 84 et Janvier 85). 5 fois sur 7, les juvéniles montrent des DMR inférieures à celles des adultes, dont deux fois de façon hautement significative ($p < 0,001$, Janvier et Avril 86). Les mêmes tendances sont observées entre mâles et femelles d'une part, adultes et juvéniles d'autre part, à Bandia.

Là encore, et comme à Bandia en 76-79 (Hubert *et al.* 1981), la DMR des mâles tend à augmenter en début de saison de reproduction, la variation de la DMR des femelles semblant plus aléatoire. Il n'existe aucune corrélation significative entre DMR et densité de population.

Les individus insulaires adultes montrent également à toute période une DMR moyenne plus importante que leurs homologues continentaux, et ce de façon très significative (Tab.18).

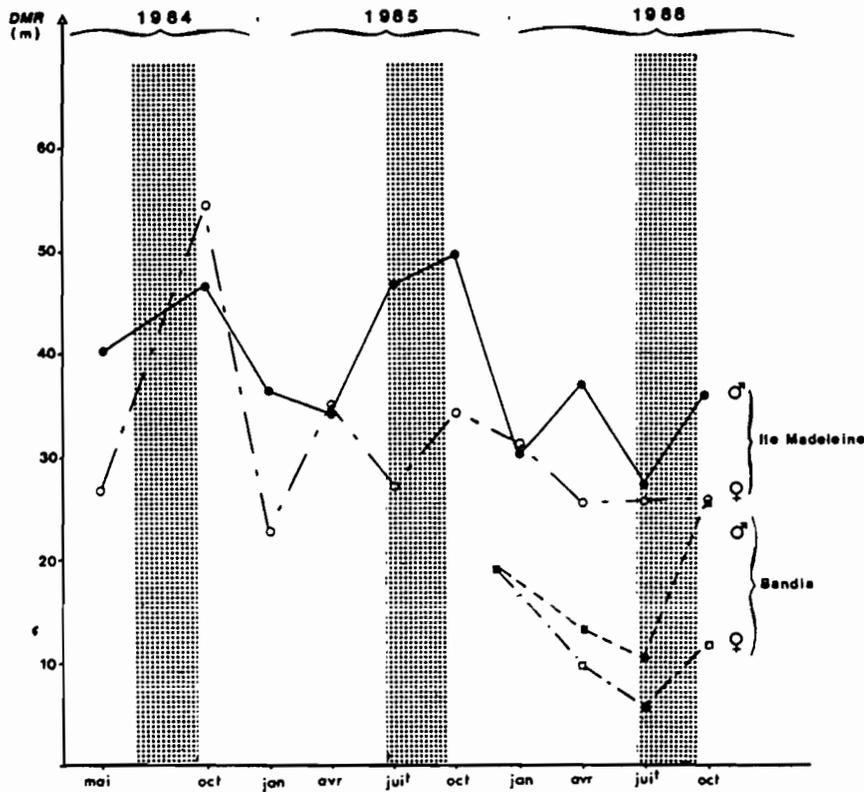


Fig.36: Variations de la Distance Maximale de Recapture (en m) des mâles et femelles de M. erythroleucus sur l'île de la Madeleine et à Bandia.

Tab.18: Distances Maximales de Recapture (en m) comparées des M. erythroleucus adultes sur l'île de la Madeleine et à Bandia en 1986.

	Janv. 86	Avr. 86	Juil. 86	Oct. 86
MAD	32,2+21,1 (196)	33,3+33,9 (177)	26,9+19,2 (143)	31,2+24,8 (58)
BAN	21,6+15,1 (14)	13,8+12,8 (39)	9,8+7,6 (27)	14,0+8,3 (13)
t	*	***	***	***

Cette comparaison est toutefois quelque peu biaisée par le fait que la valeur de la DMR augmente avec le nombre de captures des individus pris en compte pour son calcul. La comparaison de cet indice entre 2 populations n'est donc parfaitement valide que si les pourcentages d'individus présentant les

différents nombres de captures possibles ($N=2$ à 5) sont similaires dans les deux populations considérées. Dans le cas contraire, une correction doit être apportée, tenant compte de la différence de "schéma de piégeabilité" entre les populations. C'est ce qui a été fait pour le calcul des Domaines Vitaux (cf infra), les conclusions obtenues pouvant être extrapolées au cas des DMR.

c. Domaines Vitaux

* Domaines vitaux mesurés sur le terrain

Les surfaces des domaines vitaux (DV) de tous les individus présentant d'une part au moins 2 et d'autre part au moins 3 captures par session ont été calculées. Les moyennes par catégorie d'individus et par session sont portées dans les tableaux V à VIII (Annexe), et les variations de surface des DV (Nb captures > 2) dans les deux populations sont représentées sur la Fig.37 (Ad + Juv).

Sur l'île de la Madeleine, les DV des mâles adultes sont supérieurs 8 fois sur 10 à ceux des femelles adultes, cette différence étant significative

-en Avril 86 ($p < 0,05$) lorsqu'on considère les valeurs obtenues à partir des individus présentant au moins 2 captures,

-en Octobre 85 ($p < 0,02$), Avril 86 et Octobre 86 ($p < 0,05$) lorsqu'on considère les valeurs obtenues à partir des individus présentant au moins 3 captures.

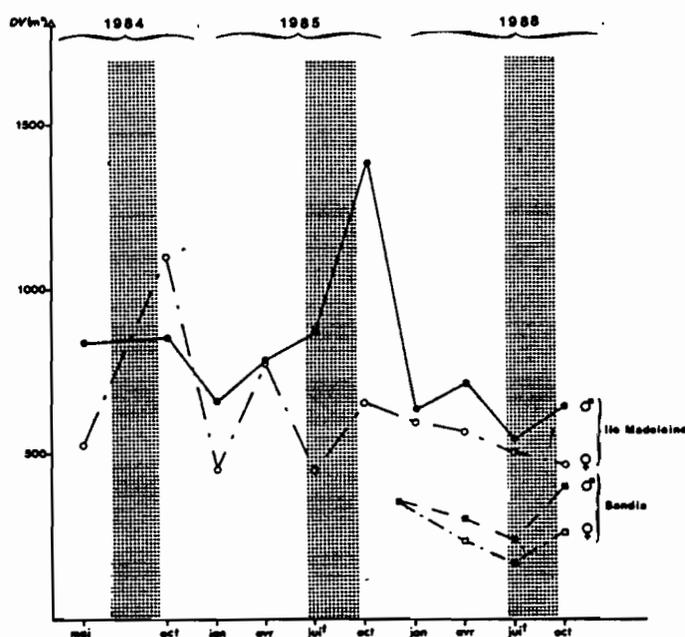


Fig.37: Variation de la surface du DV chez les mâles et les femelles (adultes + juvéniles) de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia en 1984-86.

Les DV des adultes sont systématiquement supérieurs à ceux des juvéniles. Les effectifs de ces derniers sont la plupart du temps trop faibles pour pouvoir tester cette différence qui est pourtant significative en Avril 86 ($p < 0,05$, nb captures > 2).

A Bandia, les mêmes tendances sont observées entre Décembre 85 et Octobre 86: les DV des mâles sont supérieurs à ceux des femelles et ceux des adultes sont supérieurs à ceux des juvéniles ($p < 0,05$ en Avril 86). On observe là encore une augmentation du DV des mâles au début de la période de reproduction (Octobre), mais aucune corrélation n'a été notée entre surface moyenne des DV et densité de population.

La comparaison entre les résultats bruts obtenus aux mêmes périodes dans la population insulaire et la population continentale montre que les DV des individus de l'île de la Madeleine sont systématiquement supérieurs à ceux de Bandia, quelque soit la catégorie considérée (mâles adultes, femelles adultes, ensemble des adultes, ensemble des juvéniles, ensemble de la population) et ce de façon souvent hautement significative (Tab.19).

Tab.19: Comparaison de la surface des DV (Nb capt > 2) entre les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia (test t, $*=p < 0,05$; $**=p < 0,01$; $***=p < 0,001$; NS=Non significatif).

	mAd-mAd	fAd-fAd	SAd-SAd	Sjuv-Sjuv	Spop-Spop
Déc/jan	NS	*	*	-	**
Avril	***	***	***	NS	***
Juillet	***	***	***	-	***
Octobre	-	**	***	-	***

* Corrections à apporter lors de la comparaison des DV moyens de populations différentes

Ces comparaisons sont toutefois biaisées par les deux constatations suivantes:

- d'une part, la taille du DV obtenue par le calcul est fonction du nombre de captures des individus pris en compte. Cette relation est matérialisée sur la Fig.38, où l'on s'aperçoit que l'accroissement de la taille du DV avec le nombre minimum de captures se fait à un rythme plus rapide à Bandia que sur l'île de

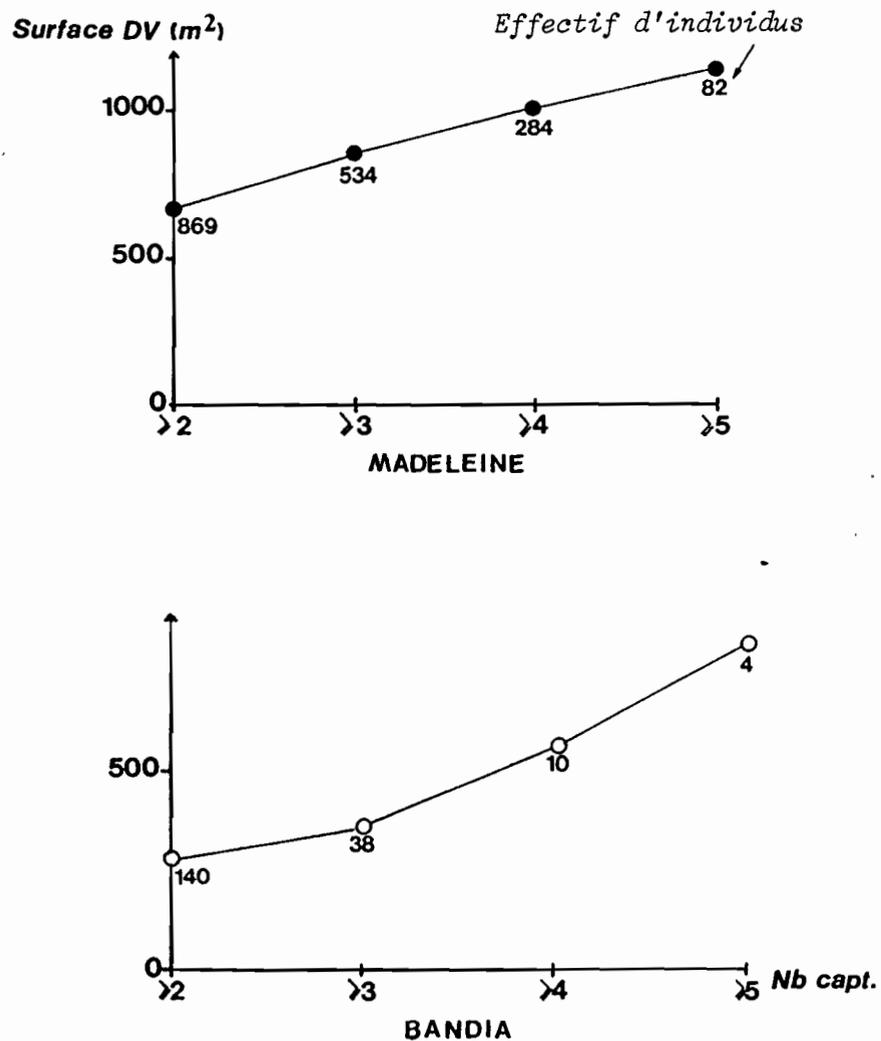


Fig.38: Relation entre la surface du DV et le nombre minimum de captures des individus pris en compte pour le calcul chez les M. erythroleucis de l'île de la Madeleine (10 sessions) et de Bandia (4 sessions).

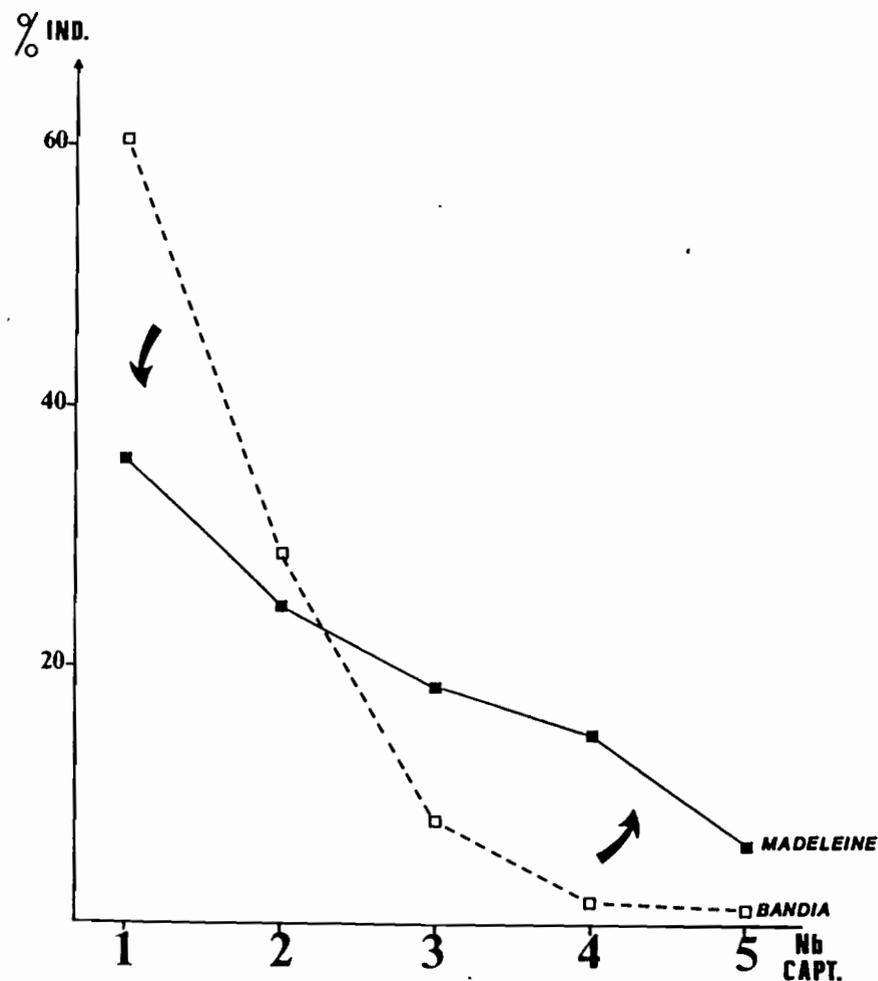


Fig.39: Répartition des individus en fonction de leur nombre de captures dans les populations de M. erythroleucis de l'île de la Madeleine (10 sessions) et de Bandia (4 sessions).

la Madeleine.

- d'autre part, les individus des deux sites échantillonnés se répartissent très différemment en fonction de leur nombre de captures à chaque session. Il apparaît ainsi qu'une fraction beaucoup plus importante d'individus est capturée plus de deux fois par session sur l'île (Fig.39). Dans une même population, il y a peu de différences entre sessions et entre sexes quant à cette répartition. De même, le schéma de piégeabilité est à peu près le même entre adultes et juvéniles sur le continent. En revanche, les juvéniles insulaires sont beaucoup moins souvent capturés plus de 2 fois (moins de 15% de l'ensemble des juvéniles) que ne le sont les adultes (43% de l'ensemble des adultes). Cette différence peut toutefois être négligée car les juvéniles représentent moins de 12% de l'ensemble des captures sur l'île de la Madeleine, toutes périodes confondues. Finalement, le nombre de captures moyen par animal et par session de piégeage s'établit à 1,54 à Bandia contre 2,31 sur l'île (pour 5 nuits de piégeage).

Ces deux observations associées conduisent à la conséquence suivante: puisque la taille du DV augmente avec le nombre moyen de captures par individu et que ce dernier paramètre est plus élevé sur l'île que sur le continent, la taille moyenne du DV des animaux de Bandia est sous-estimée relativement à celle des individus insulaires. Afin de contourner, au moins en partie, ce biais, deux solutions peuvent être appliquées:

- établir un facteur de correction tenant compte d'une part de la différence de rythme d'augmentation de la taille du DV en fonction de l'augmentation du nombre de capture par individu entre les deux populations (cf Fig.38), et d'autre part de la différence de répartition des individus en fonction de leur nombre de captures par session (cf Fig.39). Cette correction serait la plus précise mais elle est également assez lourde d'application, demandant de reprendre en détail l'ensemble des données de chaque session dans chaque population.

- calculer les DV de l'une des deux populations comparées à partir d'échantillons composés d'individus se répartissant dans les mêmes catégories que les individus de l'autre population, quant à leur nombre de captures, et éventuellement leur sexe et âge. Cette solution ne contourne pas complètement le biais lié à la différence de vitesse d'augmentation du DV avec le nombre moyen de captures par individu entre les deux populations, mais elle élimine l'erreur associée à la différence de piégeabilité (intrasession) entre les individus des deux populations.

Cette seconde solution a été testée ici, en prenant comme population de référence celle de Bandia, composée d'un moins grand nombre d'individus aux périodes considérées (Décembre 85, Avril, Juillet et Octobre 86), et en calculant une série de DV à partir d'échantillons d'individus insulaires tirés de façon aléatoire parmi les 8 catégories suivantes: mâles et femelles à 2, 3, 4 et 5 captures, selon le schéma réalisé dans la population continentale à la même époque. Adultes et juvéniles ont dû être mélangés du fait du faible nombre de juvéniles sur l'île, souvent inférieur à celui de Bandia. Dix simulations ont été réalisées à chacune des quatre périodes, pour l'estimation du DV global de la population insulaire. Les résultats sont portés dans le tableau 20.

L'échantillonnage des individus insulaires selon les catégories présentes à Bandia se traduit effectivement par une diminution de la taille du DV par rapport aux valeurs calculées à partir de tous les individus. Néanmoins, les DV obtenus restent dans tous les cas (à une exception près, en Janvier 86) supérieurs aux DV moyens dans la population de Bandia aux mêmes périodes, et la plupart du temps de façon significative. La différence restante ne peut pas être imputée à la différence de rythme d'augmentation du DV avec le nombre de captures entre les deux populations puisqu'au contraire, ce rythme est plus élevé dans la population continentale. En conclusion, on peut donc légitimement confirmer que les individus insulaires ont un domaine vital moyen supérieur à leurs homologues continentaux. La même affirmation peut être avancée quant aux DMR, qui varient généralement dans le même sens que les DV.

Tab 20: Résultats des simulations de calcul de DV dans la population de M. erythroleucis de l'île de la Madeleine à partir d'échantillons d'individus se répartissant dans les mêmes catégories de nombre de captures et de sexe que ceux de Bandia aux mêmes périodes.

		Décembre 85	Avril 86	Juillet 86	Octobre 86
Bandia	Nb N=2	-10♂-6♀	-30♂-20♀	-19♂-8♀	-2♂-7♀
	d'ind N=3	-4♀	-11♂-8♀	-3♂-1♀	-1♀
	à N N=4		-2♂-1♀	-1♂	-2♀
	capt. N=5		-2♂-1♀		-1♀
	DV Bandia	350,0+199,4	272,7+250,8	217,2+102,0	284,6+121,5
Avec Correction	DV Mad. calculé	447,0+220,5 NS	443,3+352,1 ***	421,9+319,9 ***	434,6+197,5 *
	à partir d'échantillons de même composition qu'à Bandia (et compa- raison)	570,0+503,8 NS	501,3+440,4 ***	431,2+293,1 ***	561,5+281,6 *
		505,0+465,5 NS	487,3+419,9 ***	465,6+322,7 ***	515,4+313,4 *
		450,0+226,4 NS	440,0+325,7 ***	406,2+246,1 ***	438,5+216,8 *
		415,0+222,5 NS	564,7+723,9 ***	431,2+333,9 ***	500,0+218,4 **
		420,0+267,1 NS	470,7+364,6 ***	376,6+299,7 **	557,7+298,6 **
		462,5+405,2 NS	460,0+365,4 ***	406,2+303,8 ***	553,8+338,8 *
		542,5+388,7 NS	551,3+714,0 **	415,6+316,3 ***	500,0+293,5 *
		322,5+235,8 NS	428,7+358,3 **	453,1+315,5 ***	469,2+299,7 ns
		402,5+234,8 NS	476,6+651,9 *	362,5+217,6 ***	519,2+305,5 *
Sans Correction	DV Mad(N)	619,5+446,9(233)	703,5+911,2(188)	525,7+384,6(144)	556,0+388,9(58)

d. Déplacements "intersessions"

Les déplacements saisonniers d'activité (DSA) ont été calculés pour chaque individu capturé lors de deux (ou plus) sessions successives. Il n'est pas apparu de différence significative entre adultes et juvéniles quant à ces distances dans les deux populations. Les DSA et IS (Indice de Sédentarité) portés dans le tableau 21 sont donc les moyennes par sexe des valeurs obtenues à Bandia et sur l'île de la Madeleine.

Les variations de l'Indice de Sédentarité dans les deux populations sont représentées sur la Fig.40. Il apparaît nettement que dans la population insulaire, les mâles et les femelles se comportent très différemment, en particulier pendant la saison des pluies, soit avant le début de la période de reproduction: les mâles ont alors une nette tendance à se disperser ($IS \gg 1$), tandis que les femelles se sédentarisent ($IS < 1$). Pendant la saison sèche, mâles et femelles présentent des déplacements inter-sessions (DSA) du même ordre de grandeur que leurs déplacements intra-sessions (DMR), d'où un IS proche de 1. Ce schéma global correspond en fait à l'existence de 2 catégories de mâles montrant des comportements différents pendant la saison des pluies (histogramme Juillet → Octobre 86 de la Fig.41): alors que la grande majorité des femelles apparaissent très sédentaires pendant cette période (moins de 6% des femelles ont des DSA $>$ à 60m), près de 45% des mâles se sont déplacés de plus de 60m dans le même temps. En 1985, la proportion de mâles "mobiles" atteint 73% (DSA $>$ 60m), contre 7% pour les femelles, toujours entre Juillet et Octobre. Il y a donc bien à cette période une fraction des mâles qui reste sédentaire (DSA \leq DMR) et l'autre qui est mobile, voire très mobile (DSA \gg DMR). Ces deux catégories ne semblent pas représenter des animaux d'âges différents, et parallèlement, la dispersion ne paraît pas avoir de conséquences sur la condition des individus concernés, leur croissance pondérale se faisant au même rythme que celle des individus sédentaires.

Dans la population continentale, l'IS des mâles et des femelles est régulièrement plus élevé que celui des individus insulaires aux mêmes périodes. Les variations sont parallèles dans les deux sexes (cf Hubert 1977, Hubert *et al* 1981), et sont du même type que celles de l'IS des mâles de l'île, avec en particulier une augmentation de la dispersion pendant l'hivernage. Il ne semble pas se dégager de différence nette entre des catégories particulières d'individus mais les effectifs sur lesquels portent ces indices sont trop faibles pour pouvoir

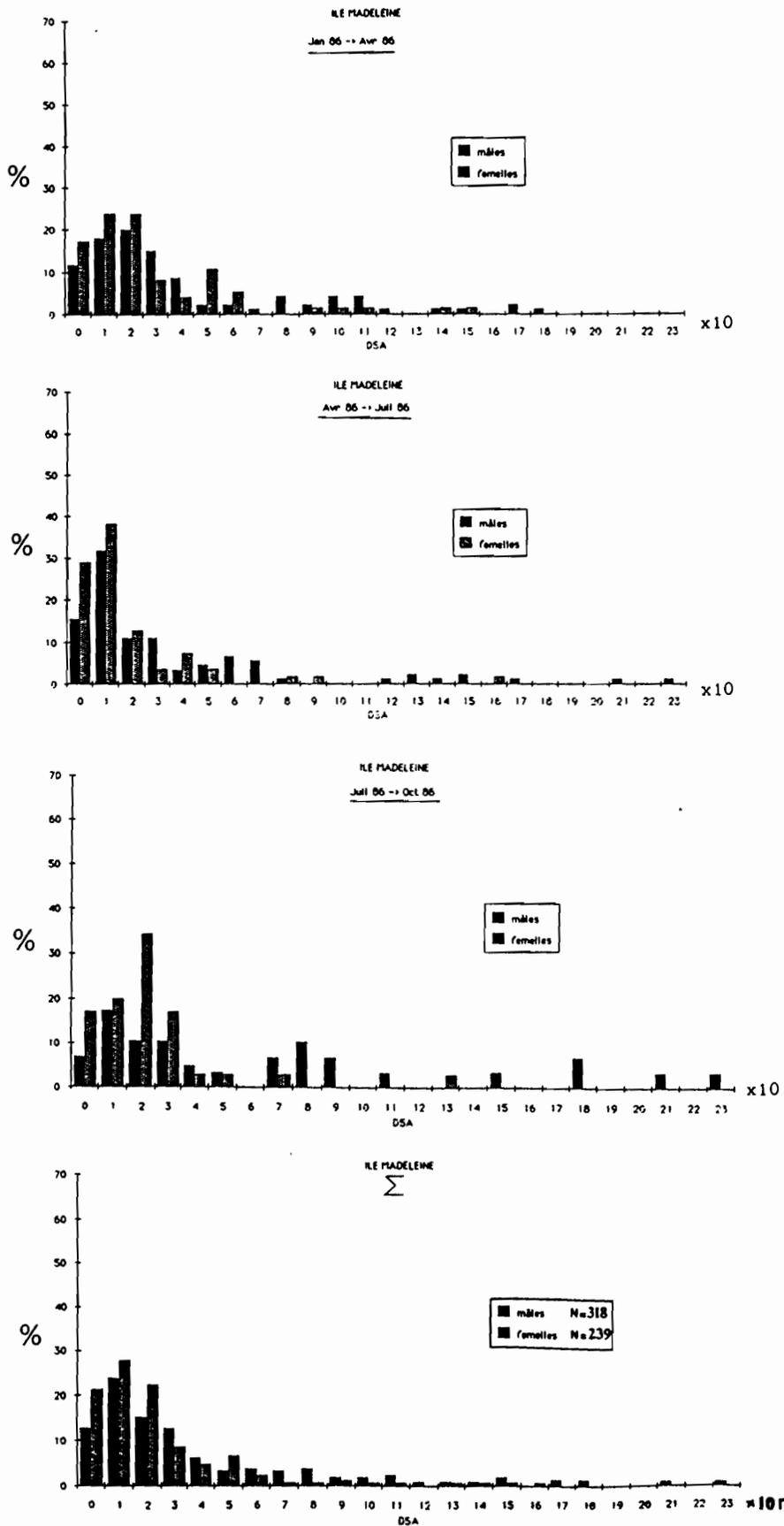


Fig.41: Distribution des DSA chez les mâles et femelles de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine en 1986.

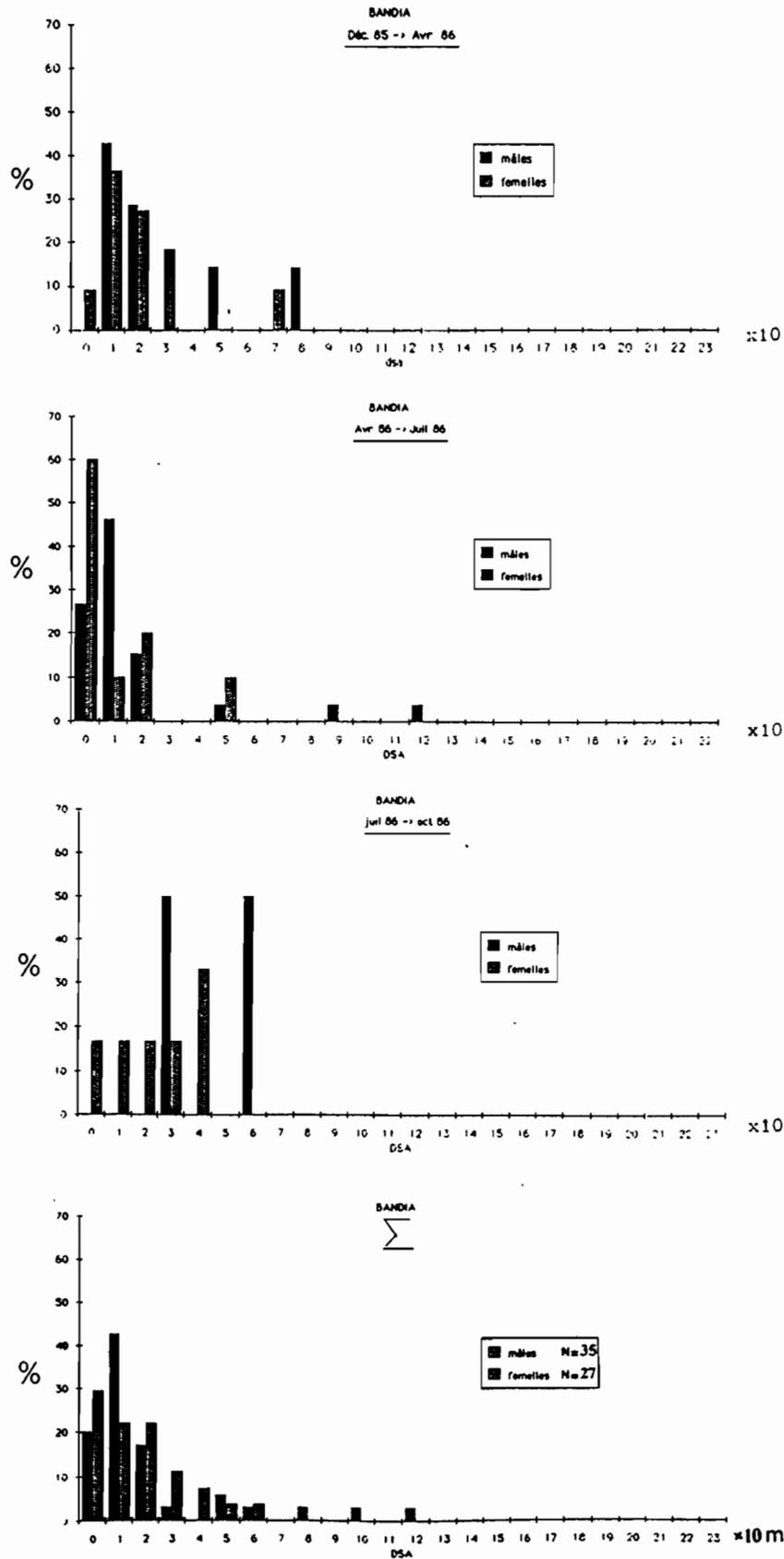


Fig.42: Distribution des DSA chez les mâles et femelles de M. erythroleucus de Bandia en 1986.

être discutés plus avant. Notons toutefois que les DSA des individus continentaux n'atteignent jamais l'amplitude de ceux de l'île de la Madeleine (Fig.41 et 42).

Tab.21 : Déplacements saisonniers d'activité (DSA) et Indice de Sédentarité (IS) des mâles et femelles de M. erythroleucus à Bandia et sur l'île de la Madeleine.

Période	Mâles Madeleine		Femelles Madeleine	
	DSA \pm E.t (N)	IS	DSA \pm E.t (N)	IS
Mai—Oct 84	112,4 \pm 45,3 (7)	2,59	14,5 \pm 15,5 (3)	0,36
Oct84—Jan 85	47,5 \pm 31,4 (6)	1,14	40,0 \pm 33,0 (2)	1,03
Jan—Avr 85	49,5 \pm 42,4 (28)	1,40	37,9 \pm 35,6 (18)	1,31
Avr—Jui 85	43,0 \pm 35,9 (25)	1,06	31,7 \pm 26,1 (20)	1,02
Jui—Oct 85	101,0 \pm 50,5 (22)	2,09	25,3 \pm 18,3 (15)	0,82
Oct85—Jan 86	50,7 \pm 53,3 (17)	1,26	42,0 \pm 33,9 (17)	1,28
Jan—Avr 86	44,5 \pm 42,1 (94)	1,32	31,8 \pm 30,2 (75)	1,12
Avr—Jui 86	40,7 \pm 46,9 (91)	1,26	21,9 \pm 26,6 (55)	0,85
Jui—Oct 86	71,8 \pm 65,1 (29)	2,26	26,0 \pm 23,9 (35)	1,00

Période	Mâles Bandia		Femelles Bandia	
	DSA \pm E.t (N)	IS	DSA \pm E.t (N)	IS
Déc85—Avr 86	32,9 \pm 25,3 (7)	2,02	23,3 \pm 17,6 (11)	1,61
Avr—Jui 86	20,7 \pm 28,1 (26)	1,75	13,2 \pm 14,4 (10)	1,68
Jui—Oct 86	48,0 \pm 16,0 (2)	2,63	26,8 \pm 14,5 (6)	3,05

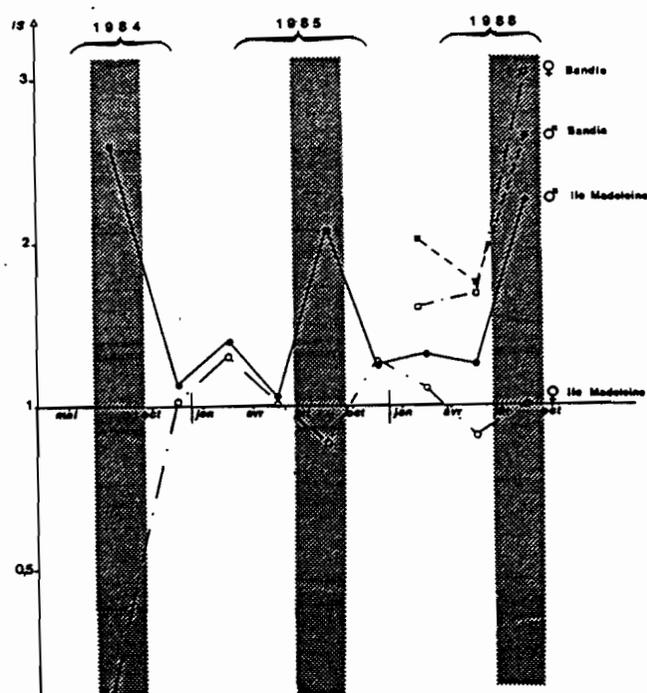


Fig.40: Variations de l'indice de sédentarité (IS) chez les mâles et les femelles de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia en 1984-86.

e. Distances interindividuelles

L'ensemble des distances moyennes entre:

- mâles adultes entre eux
- femelles adultes entre elles
- mâles et femelles adultes
- femelles et mâles adultes

a été calculé après une cartographie précise des centres de gravité de tous les individus capturés à chaque session de piégeage sur les quadrats de l'île de la Madeleine et de Bandia. L'ensemble des résultats est porté dans le tableau 22:

Tab.22 : Distances interindividuelles moyennes (en m) intra et inter-sexes chez les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia [+ E.t, (N)].

		Dist ♂-♂	Dist ♀-♀	Dist ♂-♀	Dist ♀-♂
M	Mai 84	25,5±12,1 (16)	10,6±8,6 (17)	19,2±15,9 (16)	11,9±8,4 (14)
	A Oct 84	14,5±6,4 (25)	14,5±6,3 (6)	25,8±15,3 (22)	15,9±6,6 (8)
	D Jan 85	10,6±8,9 (28)	17,2±11,1 (19)	14,2±9,1 (24)	17,0±12,1 (22)
	E Avr 85	12,0±6,6 (41)	14,3±8,2 (16)	17,2±13,7 (38)	9,0±5,7 (19)
	L Jui 85	12,2±9,1 (22)	14,0±7,9 (12)	15,3±9,7 (24)	12,5±11,2 (12)
	E Oct 85	13,2±8,1 (39)	12,9±10,0 (29)	15,2±8,2 (36)	14,8±9,8 (26)
	I Jan 86	8,1±4,9 (110)	9,8±8,5 (97)	7,6±4,7 (120)	8,1±5,7 (111)
	N Avr 86	7,8±4,2 (132)	8,8±6,3 (82)	9,6±6,1 (129)	7,1±4,6 (88)
	E Jui 86	9,2±5,2 (100)	10,8±7,9 (55)	9,4±7,1 (96)	6,8±4,9 (64)
	Oct 86	13,2±8,3 (36)	13,3±7,6 (35)	12,0±7,3 (34)	11,9±7,2 (41)
B	A Déc 85	29,2±11,7 (11)	15,8±14,8 (25)	14,7±12,2 (12)	18,1±13,1 (19)
	N Avr 86	10,1±8,2 (46)	13,7±10,3 (28)	15,1±11,8 (42)	9,3±6,7 (19)
	D Jui 86	14,1±7,6 (27)	37,7±15,1 (4)	31,0±16,8 (17)	15,3±11,0 (6)
	I Oct 86	56,0±7,0 (4)	21,7±7,6 (15)	11,0±11,7 (4)	21,5±11,6 (14)
A					

Il apparaît nettement sur ce tableau que les distances mâle-femelle et femelle-mâle sont souvent assez différentes l'une de l'autre, ces différences étant, logiquement, d'autant plus importantes que le sex-ratio est déséquilibré:

Octobre 84, Avril 85, Avril et Juillet 86 sur l'île, toutes les périodes sur le continent.

Ceci montre de façon claire l'influence des effectifs d'individus des catégories définies sur cet indice. L'analyse des distances entre individus de sexes opposés est délicate, car fonction de la densité des individus de chacun des deux sexes. Il semble toutefois que les femelles aient tendance à être plus souvent plus proches d'un mâle que d'une autre femelle (10 fois sur 14), alors que les mâles sont plus souvent plus proches d'un autre mâle que d'une autre femelle (9 fois sur 14). Ceci pourrait être encore une fois lié simplement au sex-ratio, plus souvent déséquilibré en faveur des mâles que des femelles. Par ailleurs, aucune influence notable de la saison de capture sur les distances interindividuelles n'a pu être mise en évidence.

En ce qui concerne les individus de même sexe, les valeurs de R, (rapport de la distance interindividuelle moyenne calculée sur la distance théorique sous l'hypothèse de répartition aléatoire de ces individus) sont portées dans le Tab.23 et testées par rapport à 1 (=répartition aléatoire).

Tab.23: Valeurs de R (cf texte) pour les mâles et femelles de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine et de Bandia (NS=Non Significatif; *=p<0,05; **=p<0,01; ***=p<0,001)

		Mai84	Oct84	Jan85	Avr85	Jui85	Oct85	Jan86	Avr86	Jui86	Oct86
M A D	♂-♂	1,356 **	0,868 NS	0,672 ***	0,945 NS	0,731 *	1,011 NS	0,977 NS	0,999 NS	1,046 NS	1,021 NS
	♀-♀	0,494 ***	0,524 *	0,949 NS	0,817 NS	0,730 NS	0,840 NS	1,119 *	0,927 NS	0,988 NS	0,990 NS
B A N	♂-♂						1,239 NS	0,756 **	0,846 NS	1,372 NS	
	♀-♀						0,948 NS	0,725 **	1,131 NS	1,020 NS	

Sur l'île de la Madeleine, les mâles apparaissent plus souvent dispersés que les femelles ($R > 1$ dans 4 cas sur 10, contre 1/10 pour les femelles). Pour chacun des deux sexes, la répartition des individus est statistiquement différente d'une répartition aléatoire dans trois cas: un cas de dispersion (Mai 84 pour les mâles, Janvier 86 pour les femelles) et deux cas d'agrégation (Janvier et Juillet 85 pour les mâles, Mai et Octobre 84 pour les femelles). Aucune rythmicité dans la variation de l'indice R n'est à signaler.

A Bandia, les mâles comme les femelles sont aussi souvent agrégés que dispersés, la déviation par rapport à une répartition aléatoire n'étant significative qu'en Avril 86 ($R < 1$, $p < 0,01$).

La différence entre les répartitions des individus de même sexe dans les deux populations à chaque période (test F détaillé in Clark et Evans 1954) n'est significative ($p < 0,02$) qu'en Avril 86, pour les mâles: à cette période, les mâles de Bandia sont nettement agrégés alors que la répartition des mâles insulaires est aléatoire. On peut d'ailleurs remarquer que pendant 1986, période d'assez forte densité dans les deux populations, les individus insulaires (mâles en particulier) ont une répartition très peu différente d'une répartition aléatoire, alors que les écarts à une telle répartition sont plus importants sur le continent.

2- *Rattus rattus*

Les données concernant les déplacements chez *R. rattus* sont beaucoup plus fragmentaires que chez *M. erythroleucus* et en particulier aucun résultat n'est disponible en région continentale méditerranéenne. Les distances de recaptures successives (DRS) obtenus sur les quadrats insulaires sont les suivantes:

- Elbo (Corse):	31 ± 28,9 m (N=48)	Janv.1984—>Juil.1985
- Port-Cros	43 ± 38,3 m (N=14)	Mars—>Juil. 1984
- Lavezzi	29 ± 33,0 m (N=21)	Juillet 1984
- Piana	17 ± 23,0 m (N=49)	Décembre 1986

Il apparaît généralement que les déplacements des mâles sont plus importants que ceux des femelles, et que les déplacements des juvéniles sont inférieurs à ceux des adultes (Cheylan et Granjon 1984).

3- Discussion

Les facteurs influençant la valeur des déplacements instantanés des Rongeurs (DRS, DM.R, DV) sont nombreux (Mace et al 1984, Trombulak 1985, Cassaing et Croset 1985). Or, certains d'entre eux se manifestent avec plus ou moins d'intensité en situation insulaire ou continentale. Ainsi, la réduction de la compétition interspécifique (caractéristique des communautés insulaires) amène à une augmentation de la taille du domaine vital chez Eutamia amoenus après retrait expérimental de son compétiteur direct E. townsendii (Trombulak 1985). De même, la réduction de la prédation par les carnivores conjuguée à la distribution différente des ressources conduit à une augmentation des domaines vitaux individuels dans une population insulaire de Neotoma lepida comparée aux populations continentales de la même espèce (Vaughan et Schwartz 1980). Dans les cas de gigantisme morphologique des individus insulaires (cf §VC), la corrélation positive entre taille corporelle et taille du domaine vital, liée à des problèmes de bio-énergétique (Mac Nab 1963, Mace et al 1984), peut également être invoquée pour expliquer l'augmentation du domaine vital en situation insulaire (Vaughan et Schwartz 1980). Tamarin (1977b) signale également des déplacements instantanés en moyenne plus importants chez Microtus breweri sur l'île Muskeget par rapport à ceux de Microtus pennsylvanicus sur le continent. Dans d'autres cas, plus rares, une réduction ou une différence de forme du domaine vital a été notée dans des populations insulaires par rapport à leurs homologues continentales (in Gliwicz 1980).

Les résultats concernant M. erythroleucus indiquent clairement que les déplacements moyens ainsi que les domaines vitaux instantanés des individus de l'île de la Madeleine sont nettement supérieurs à ceux observés à Bandia, quelque soit la catégorie d'individus considérée, ou la période de capture. Toutefois, un certain nombre de constantes communes à ces deux populations peuvent être mises en évidence (Duplantier et Granjon 1988):

- les déplacements et domaines vitaux des mâles sont dans la grande majorité des cas supérieurs à ceux des femelles (cf Hubert 1977 et Hubert et al 1981, à Bandia).

- les déplacements et domaines vitaux des adultes sont supérieurs à ceux des juvéniles.

- les déplacements et domaines vitaux augmentent pendant la saison de reproduction, chez les mâles en particulier (cf Hubert et al 1981).

Ces caractéristiques apparaissent donc relativement indépendantes des situations écologiques très différentes dans lesquelles évoluent ces deux populations, contrairement aux valeurs absolues de ces déplacements et domaines vitaux. Du fait de l'homogénéité apparente du milieu, à l'échelle où il a été décrit tout au moins, il paraît difficile d'invoquer une optimisation de la recherche de nourriture pour expliquer l'accomplissement de déplacements plus importants sur l'île (cf Vaughan et Schwartz 1980). En revanche, il paraît plus logique de penser que la compétition interspécifique, mais également la prédation, peuvent réduire les mouvements des individus continentaux, par l'intermédiaire éventuellement d'une réduction du temps passé à cette activité. Inversement, il ne semble pas y avoir de compétition intraspécifique pour l'espace, puisqu'aucune corrélation entre taille des déplacements ou des domaines vitaux et densité de population n'a été notée, pas plus sur l'île que sur le continent d'ailleurs. Il convient enfin d'insister sur la grande variabilité interindividuelle concernant ces indices de déplacement instantané, en particulier sur l'île de la Madeleine.

La considération des déplacements saisonniers d'activité (DSA) et des indices de sédentarité (IS) amène à discuter de la notion de dispersion. En effet, ces indices mesurent si un individu (ou un ensemble d'individus) effectue entre deux périodes des déplacements (non directionnels) d'une amplitude supérieure à celle de ses déplacements instantanés, c'est-à-dire s'il change de domaine vital pendant cet intervalle de temps (Stenseth 1984). La plupart des données indiquent une dispersion réduite dans les populations insulaires de Rongeurs par rapport aux populations continentales (Sullivan 1977, Tamarin 1977b, Navajas y Navarro 1986), ceci impliquant une régulation différente de ces populations en l'absence de cette "soupape de sécurité" que constitue la dispersion d'individus, quel qu'en soit le mécanisme exact (Gliwicz 1980, Lidicker 1985). Les variations de l'indice de sédentarité dans les populations de M. erythroleucus suggèrent également, à piègeabilité égale (cf §VA1), que la dispersion des individus continentaux a été en moyenne plus forte en 1986, ceci ne correspondant toutefois pas à des déplacements saisonniers d'activité plus importants. Cette dispersion semble affecter à toute période les individus des deux sexes de façon analogue sur le continent, alors qu'il y a un net dimorphisme de ce comportement sur l'île au début de la période de reproduction où les mâles montrent une tendance générale à la dispersion alors que les femelles se sédentarisent. Cette dispersion mâle concerne en fait une fraction apparemment

aléatoire de l'ensemble des mâles, les individus concernés ne représentant pas systématiquement une catégorie précise (jeunes adultes, individus à domaines vitaux réduits...). La répartition des individus les uns par rapport aux autres n'est pas souvent différente d'une répartition aléatoire, cette tendance étant particulièrement marquée dans la population insulaire en période de densité maximum, ceci conduisant probablement à une exploitation optimale de ce milieu relativement homogène.

B - RELATIONS INTERINDIVIDUELLES

1- Mastomys

a. Confrontations dyadiques

* M. erythroleucus

Les deux échantillons principalement comparés ici sont constitués:

- L'un de 34 individus mâles de l'île de la Madeleine, opposés 2 à 2 lors de 17 confrontations. Huit d'entre elles ont eu lieu en Octobre 85, les 9 autres ont été réalisées en Février 86.

- L'autre de 16 individus mâles de la région des Niayes, opposés lors de 8 confrontations dont 5 se sont déroulées en Novembre 85, et 3 en Février 86.

Les mâles capturés en Octobre/Novembre dans chacun de ces échantillons se sont révélés montrer légèrement plus d'interactions agonistiques que leurs homologues capturés en Février suivant. Ceci pourrait être lié à la période de reproduction, pendant laquelle l'agressivité inter-mâles peut augmenter. Néanmoins, ces différences n'étant pas significatives, et les proportions des individus capturés aux 2 périodes étant semblables dans les deux échantillons, les résultats des deux périodes ont été traités ensemble.

Par ailleurs, 6 M. erythroleucus mâles du Sénégal Oriental (Février 86), 4 de la région continentale du Saloum (Mars 86) et 10 de Bandia (Avril 86) ont permis de réaliser 10 autres confrontations dyadiques, portant à 18 le nombre de rencontres entre mâles de M. erythroleucus continentaux. Les résultats détaillés pour cette espèce sont portés dans le tableau 24.

Les résultats obtenus dans la seule population des Niayes et ceux de l'ensemble de l'échantillon continental sont peu différents. Comparés à ceux de la population insulaire, ils montrent un nombre moyen d'actes d'investigation inférieur et un nombre moyen d'actes et postures agonistiques (agressifs + défensifs) supérieurs à ceux enregistrés lors des confrontations entre les mâles de l'île alors que l'activité totale est du même ordre de grandeur dans les trois groupes. La comparaison acte par acte entre les échantillons insulaire et continental n'est significative que pour le Toilettage (U de Mann-Whitney, $p < 0,05$) du fait de la grande variabilité existant dans chaque série de données. Corrélativement aux différences entre les nombres moyens d'actes par

confrontation, les pourcentages de rencontres présentant des actes et postures agressifs et défensifs sont nettement supérieurs dans l'échantillon continental. Ces comportements sont donc à la fois plus fréquents par confrontation et présents dans un plus grand nombre de rencontres dans la population continentale.

Tab.24: Nombres moyens d'actes par confrontation et taux de confrontations montrant ces actes lors de rencontres dyadiques entre mâles de M. erythroleucus de trois échantillons.

	MADELEINE		NIAYES		CONTINENT	
	$\bar{N}b/confr.$	%age confr. où acte présent	$\bar{N}b/confr.$	%age confr. où acte présent	$\bar{N}b/confr.$	%age confr. où acte présent
APPROCHE	6,9 (3-12)	100	7,4 (3-12)	100	8,0 (3-18)	100
FLAIREMENT	9,1 (2-17)	100	4,6 (0-15)	75	6,9 (0-17)	89
SUITE	1,4 (0-7)	53	0,2 (0-1)	25	0,3 (0-2)	28
CRAWLING	3,5 (0-15)	65	2,6 (0-8)	37	2,2 (0-8)	67
TOILETTAGE	2,9 (0-12)	88	0,2 (0-1)	25	0,4 (0-4)	28
ATTAQUE	0,5 (0-7)	18	2,4 (0-7)	62	1,5 (0-7)	50
POURSUITE	0,1 (0-1)	6	1,7 (0-13)	25	0,8 (0-13)	17
COMBAT	0,1 (0-1)	6	1,2 (0-4)	50	1,3 (0-16)	50
POST.OFF	0,4 (0-6)	6	1,2 (0-5)	50	1,3 (0-16)	50
EVITEMENT	0,5 (0-6)	24	2,2 (0-5)	75	2,0 (0-10)	56
FUITE	0,2 (0-4)	6	2,6 (0-16)	37	1,3 (0-16)	22
POST.DEF	0,9 (0-9)	24	2,6 (0-9)	62	2,1 (0-11)	50
SOUSSION	0,1 (0-1)	6	0,1 (0-1)	12	0,1 (0-1)	6
TOTAL	26,4 (10-46)		29,4 (7-58)		27,7 (7-58)	

Le regroupement des actes et postures de comportement enregistrés lors des confrontations en trois catégories (Comportement d'approche mis à part), fait nettement ressortir la part prépondérante des comportements amicaux et d'investigation sociale dans la population insulaire, alors que les interactions agonistiques sont très fréquentes entre individus continentaux (Tab.25). Ainsi, le rapport des actes et postures agonistiques sur les actes et postures d'investigation, correspondant à un coefficient "d'agressivité", est-il supérieur ou égal à 1 dans les échantillons continentaux testés, alors qu'il n'atteint pas 0,2 dans l'échantillon insulaire.

Tab.25: Pourcentages des différents types de comportements lors de confrontations dyadiques entre mâles de M. erythroleucus de diverses populations.

	Approche	Investigation	Agression	Défense	Agr+Déf/Inv
Ile Mad.	26,1	63,7	3,8	6,4	0,16
Niayes	25,1	26,4	22,6	25,9	1,84
Continent	28,9	35,5	15,7	19,9	1,00

A la suite du léger déficit observé en captures multiples impliquant plusieurs femelles sur l'île, et des manifestations d'agressivité entre femelles observées lors de ces quelques occasions (cf infra), 12 confrontations entre femelles de M. erythroleucus insulaires ont été réalisées (Février 86). Elles ont effectivement révélé un pourcentage d'interactions agonistiques plus important que chez les mâles (19% vs 10,2%), et ce dans une fraction plus importante des confrontations; toutefois cette différence est faible en regard de ce qu'elle est entre mâles insulaires et continentaux.

En vue d'apprécier la part d'ores et déjà fixée génétiquement (et/ou liée à l'effet maternel) des comportements aboutissant aux modes d'interaction observés, quelques confrontations ont été réalisées entre des individus mâles nés en animalerie de couples provenant de l'île de la Madeleine d'une part (N=4), de la région des Niayes d'autre part (N=9). La Fig.43 indique, pour chaque population, une assez grande similarité entre les résultats de ces rencontres et de celles opposant des individus prélevés sur le terrain, dont il a été fait état plus haut. En l'occurrence, l'élevage en captivité des animaux ne semble pas modifier de façon importante leur comportement face à un individu de même

origine et élevé dans les mêmes conditions: les descendants de couples insulaires restent très peu agressifs les uns vis-à-vis des autres, ceux de couples continentaux montrent beaucoup plus d'interactions agonistiques.

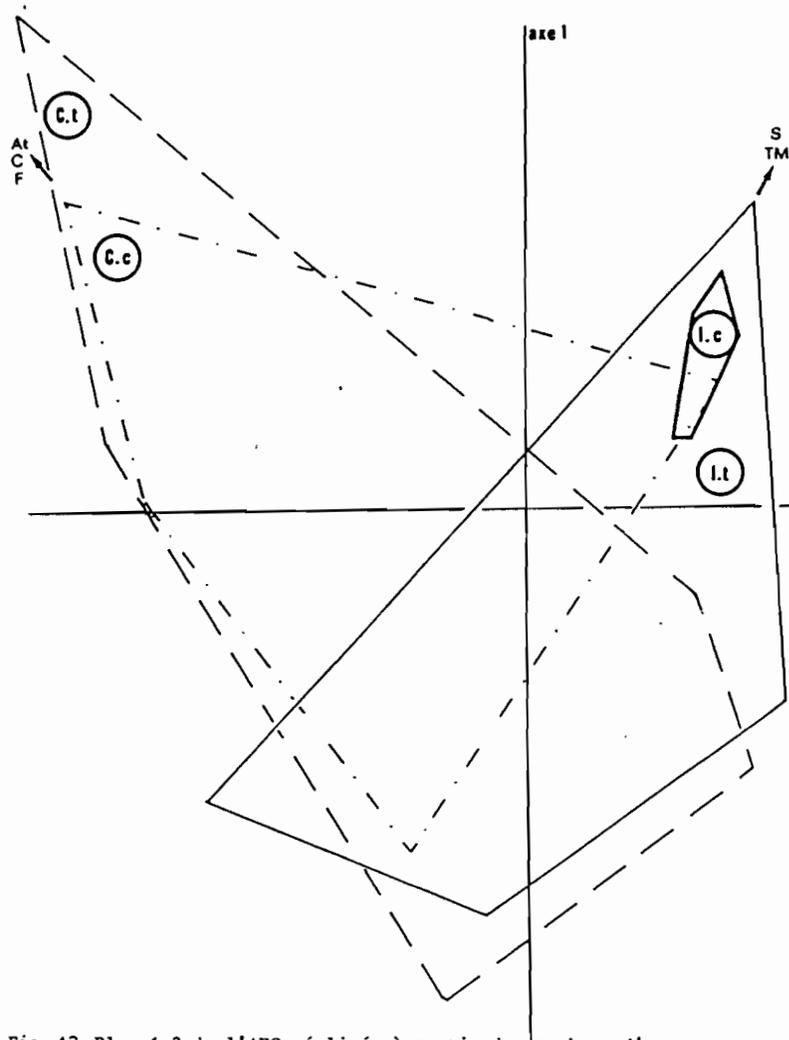


Fig. 43 Plan 1x2 de l'AFC réalisée à partir des nombres d'actes et postures de comportement notés lors des confrontations dyadiques entre mâles de 4 lots de M. erythroleucus:

- 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)

(in Granjon et al 1986)

* M. huberti-M. natalensis

Des échantillons de M. huberti de deux localités ont été testés par ce protocole:

- 16 mâles originaires des îles du Saloum (14 de l'île de Poutak, 2 de l'île de Gouk) ont donné lieu à 8 confrontations, en Mars 86.

- 32 mâles d'une même localité de la région des Niayes (M'Baouane) ont été confrontés 2 à 2. Cinq de ces rencontres ont eu lieu en Novembre 85, et 11 en Février 86. Aucune différence n'a été notée entre ces deux sous-échantillons, qui ont donc été traités ensemble. Les résultats concernant ces deux groupes sont portés dans le Tab.26, avec également, comme point de comparaison, les résultats de 12 confrontations entre mâles de M. natalensis du Sénégal Oriental (Février et Mars 86). Cette espèce est en effet très proche morphologiquement de M. huberti, mais elle s'en distingue par un mode de vie exclusivement commensal, au Sénégal (Duplantier 1987).

Tab.26: Nombres moyens d'actes par confrontation et taux de confrontations montrant ces actes lors de rencontres dyadiques entre mâles de M. huberti et M. natalensis.

	<u>M.h. SALOUM</u>		<u>M.h. NIAYES</u>		<u>Mn. SEN. ORIENTAL</u>	
	%age confr. où		%age confr. où		%age confr. où	
	Nb/confr.	acte présent	Nb/confr.	acte présent	Nb/confr.	acte présent
APPROCHE	9,4 (4-17)	100	13,7 (7-26)	100	10,7 (4-21)	100
FLAIREMENT	9,7 (5-15)	100	13,2 (1-28)	100	5,8 (2-13)	100
SUITE	1,2 (0-5)	62	2,2 (0-11)	75	0,6 (0-2)	42
CRAWLING	1,9 (0-3)	87	6,6 (0-13)	94	1,3 (0-6)	58
TOILETTAGE	0,5 (0-2)	37	1,5 (0-5)	69	0,5 (0-4)	25
ATTAQUE	1,1 (0-4)	50	1,1 (0-5)	44	4,1 (0-14)	58
POURSUITE	0,1 (0-1)	12	0,1 (0-2)	6	2,2 (0-8)	33
COMBAT	0,5 (0-1)	50	0,5 (0-3)	31	2,6 (0-9)	50
POST.OFF	2,0 (0-12)	37	1,0 (0-5)	50	3,4 (0-16)	58
EVITEMENT	2,2 (0-9)	50	1,9 (0-6)	69	3,7 (0-14)	67
FUITE	0,1 (0-1)	12	1,7 (0-21)	19	3,8 (0-14)	42
POST.DEF	1,7 (0-10)	37	2,7 (0-11)	62	4,7 (0-15)	58
SOUSSION	0	0	0	0	0,3 (0-2)	17
TOTAL	30,6 (12-69)		46,2 (19-88)		43,7 (12-100)	

Les modes d'interactions des M. huberti des 2 populations testées ici sont peu différents. Les individus des Niayes sont globalement plus actifs pendant les 10 mn de la confrontation que ceux des îles du Saloum, ce qui se reflète sur le nombre moyen par confrontation de chaque acte (en particulier les contacts corporels). Par comparaison, les représentants de M. natalensis montrent nettement plus d'interactions agonistiques, ce qui est en contradiction avec les données de Veenstra (1958) qui portaient il est vrai sur des individus maintenus en captivité depuis plusieurs générations. En revanche, ce comportement agressif des mâles de M. natalensis est en accord avec les données citées par Coetzee (1975) indiquant la mise en place d'une structure hiérarchique après des combats violents entre les mâles dans un groupe d'individus de cette espèce.

Les résultats de ces confrontations exprimés par catégories d'actes font ressortir la similitude de comportement entre les deux échantillons de M. huberti, les individus insulaires du Saloum apparaissant cette fois légèrement plus agressifs, ainsi que le caractère agressif marqué de M. natalensis du Sénégal Oriental (Tab.27).

Tab.27: Pourcentages des différents types de comportements lors de confrontations dyadiques entre mâles de M. huberti et M. natalensis.

	Approche	Investigation	Agression	Défense	Agr+Def/Inv
M.h Saloum	30,6	43,7	12,2	13,5	0,59
M.h Niayes	29,6	50,8	5,9	12,8	0,37
M.natal.	24,4	18,9	28,1	28,6	3,00

* Vue d'ensemble sur les résultats

La Fig.44 représente le plan 1x2 (60% de l'inertie totale) de l'AFC réalisée à partir des résultats bruts (nombres d'actes) de 63 des confrontations effectuées (5 populations différentes appartenant à 3 espèces). L'axe 2 sépare un demi-plan caractérisé par l'ensemble des actes et postures d'investigation sociale (Fl, S, Cr, TM, sur la partie <0 de l'axe 1) d'un demi-plan représentant l'ensemble des actes et postures agonistiques (partie >0 de l'axe 1). Parmi ces derniers, on observe des associations conformes aux observations expérimentales:

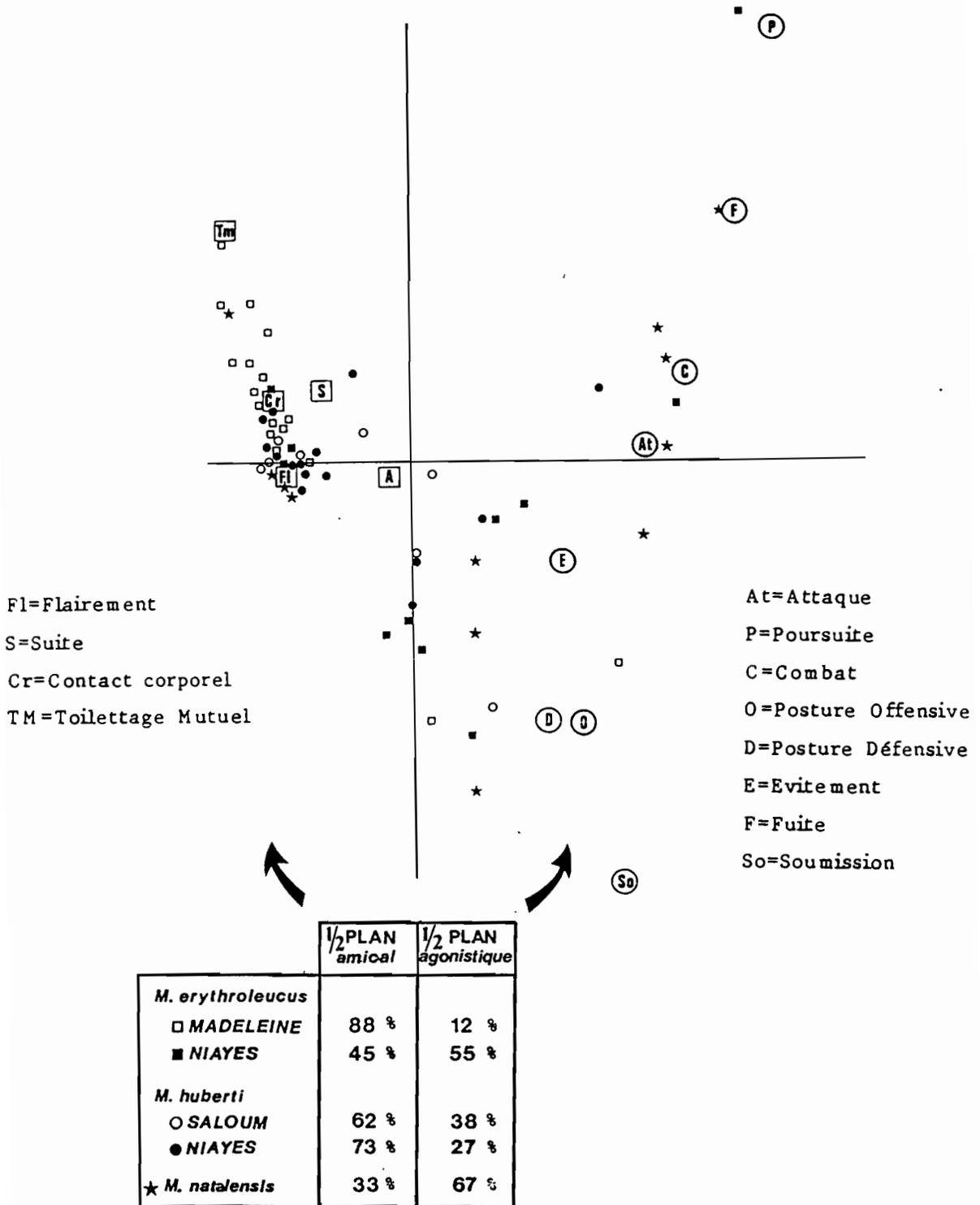


Fig. 44: Plan 1x2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances réalisée à partir des effectifs d'actes et postures de comportement observés lors de 63 confrontations dyadiques entre individus mâles de 5 populations de *Mastomys*, et distribution de ces rencontres sur chacun des 1/2 plans définis (en pourcentage de confrontation par rapport au total de chaque population).

- postures offensive (O) et défensive (D) sont placées côte à côte, ces deux comportements apparaissant généralement simultanément lors d'une rencontre, chacun d'eux manifestés par l'un des opposants.

- attaque (At) et combat (C) sont également très proches sur ce plan, la première conduisant souvent au second dans une confrontation.

- fuite (F) et poursuite (P), assez rares, sont cependant souvent associées.

En revanche, il ressort nettement que le comportement d'approche (A) ne se classe nettement dans aucun des deux demi-plans définis et à ce titre, il ne participe pratiquement pas à la distribution observée des confrontations dans ce plan 1x2. Ceci justifie a posteriori la décision de le considérer à part lors des regroupements des actes en catégories générales.

La distribution de l'ensemble des confrontations sur l'un ou l'autre des demi-plans définis (Fig.44) met en évidence la gradation progressive entre la population insulaire de M. erythroleucus caractérisée par des individus très peu agressifs, jusqu'aux M. natalensis commensaux du Sénégal Oriental où dominent les interactions agonistiques. Entre ces deux extrêmes, la population insulaire de M. huberti est peu différente de son homologue continentale, ces deux dernières populations montrant moins d'interactions agonistiques entre leurs membres que les M. erythroleucus continentaux entre eux.

La comparaison des échantillons de M. erythroleucus et M. huberti de la région des Niayes, provenant donc de populations vivant en sympatrie dans ces zones maraîchères humides au Nord de Dakar, suggère que les mâles de la première espèce sont plus agressifs que ceux de la seconde (coefficient d'agressivité = 1,84 vs 0,37). Ceci est le contraire de ce que l'on peut observer lors des manipulations des individus de ces deux espèces (Petter 1977, et obs. pers.). Quelques confrontations (N=5) mettant en jeu un mâle de chacune des espèces n'ont pas démontré une domination nette des individus de l'une des deux espèces sur ceux de l'autre. Ce ne serait donc pas a priori par l'intermédiaire d'une supériorité comportementale que l'une de ces espèces pourrait exclure l'autre des zones où elles ne coexistent pas...(voir Duplantier 1987).

b. Captures multiples

* Population insulaire de M. erythroleucus

Le tableau 28 indique la répartition des captures doubles de M. erythroleucus sur l'île de la Madeleine en fonction:

- du sexe et de la catégorie d'âge des animaux
- de la période de piégeage (saison de reproduction ou non)
- du type de piège utilisé (pièges à captures simple ou multiples)

Tab.28 : Répartition des captures doubles de M. erythroleucus sur l'île de la Madeleine de Mai 1984 à Avril 1986.

		Hors saison reproduction			En saison reproduction			Total		
		♂-♂	♂-♀	♀-♀	♂-♂	♂-♀	♀-♀	♂-♂	♂-♀	♀-♀
Pièges à capture simple	Ad-Ad	3	11	8	5	7	1	8	18	9
	Ad-Jv	-	1	3	-	4	1	-	5	4
	Jv-Jv	-	-	-	1	2	2	1	2	2
Pièges à captures multiples	Ad-Ad	7	7	2	8	10	6	15	17	8
	Ad-Jv	-	-	2	5	1	3	5	1	5
	Jv-Jv	-	-	-	1	-	-	1	-	-
Total	Ad-Ad	10	18	10	13	17	7	23	35	17
	Ad-Jv	-	1	5	5	5	4	5	6	9
	Jv-Jv	-	-	-	2	2	2	2	2	2

$$9\chi^2 \text{ 4ddl, NS}$$

Il ne ressort pas de variations importantes dans la distribution de ces associations en fonction des divers paramètres pris en compte, si ce n'est l'inversion de tendance entre la distribution des captures doubles de femelles dans les deux types de pièges selon la période considérée: alors que 2 femelles sont rarement capturées ensemble dans un piège à capture simple en saison de reproduction, elles le sont relativement souvent dans les pièges à captures

multiples. On peut donc penser que pendant cette période de reproduction, les femelles circulent moins régulièrement ensemble (et sont donc rarement capturées ensemble dans les pièges à capture simple) qu'en dehors de cette période, mais qu'elles ne montrent pas pour autant de répulsion marquée entre elles (puisqu'elles peuvent être trouvées ensemble dans les pièges à captures multiples). Toutefois, dans trois cas de captures multiples n'impliquant que des femelles, des combats les ont opposées dans les pièges, à l'origine de blessures et même de la mort de l'une d'entre elles.

L'analyse des résultats selon la méthode décrite par Slade (1976) a été appliquée aux résultats de 2 sessions de piégeage (avec pièges à captures multiples): Juin 85 et Février 86. Le détail des hypothèses et des tests correspondants est donné dans le tableau 29.

Tab. 29 : tests des hypothèses sur la probabilité de capture et la nature des associations lors de deux sessions de capture multiple chez les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine.

JUN 85		FEVRIER 86	
Nb capt simple ♂	$C_1=25$		$C_1=21$
Nb capt simple ♀	$C_2=15$		$C_2=11$
Nb capt double ♂	$C_{11}=11$		$C_{11}=18$
Nb capt double ♀	$C_{22}=5$		$C_{22}=19$
Nb capt double ♂♀	$C_{12}=17$		$C_{12}=47$
H1: Les deux sexes sont également capturables.			
	<u>mâles</u>	<u>femelles</u>	
Nb capt obs.	64	42	
Nb capt thé.	72	34	
	$X^2=2,77$ NS		
	<u>mâles</u>	<u>femelles</u>	
	104	96	
	101	99	
	$X^2=0,18$ NS		
H2: Les deux sexes ont la même probabilité d'être impliqué dans des captures multiples.			
	<u>mâles</u>	<u>femelles</u>	
capt simple	25	15	
capt mult.	39	27	
	$X^2=0,17$ NS		
	<u>mâles</u>	<u>femelles</u>	
	21	11	
	83	85	
	$X^2=2,88$ NS		
H3: Les associations se font au hasard.			
	<u>mâle</u>	<u>femelle</u>	
mâle	11	8,5	
femelle	8,5	5	
	$X^2=0,13$ NS		
	<u>mâle</u>	<u>femelle</u>	
	18	23,5	
	23,5	19	
	$X^2=1,19$ NS		

Toutes les hypothèses nulles ci-dessus sont donc acceptées (X^2_{NS}): les mâles et les femelles sont également "capturables" aux deux périodes considérées (cf §VAId), ils ont des probabilités équivalentes d'être impliqués dans des captures multiples donnant lieu à des associations au hasard des individus adultes des deux sexes.

Le tableau de contingence global, renfermant les 195 captures doubles obtenues sur l'île de la Madeleine lors de l'ensemble des sessions de capture avec les différents types de pièges, confirme cette tendance à la distribution au hasard des captures doubles chez les adultes (Tab.30). En revanche, les 39 captures doubles impliquant des juvéniles montrent que ces derniers sont plus régulièrement capturés entre eux qu'avec des adultes, ce qui rend le test de X^2 global significatif.

Tab.30: Répartition des captures doubles entre les différentes catégories d'individus chez les *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine.
(effectifs théoriques en italique)

	σ Ad		♀Ad		σ Juv		♀Juv	
σ Ad	39	39,7	41	37,2	3,5	4,7	4,5	6,3
♀Ad	41	37,2	35	34,9	1,5	4,4	5	5,9
σ Juv	3,5	4,7	1,5	4,4	3	0,6	2,5	0,8
♀Juv	4,5	6,3	5	5,9	2,5	0,8	2	1

$X^2=19,7$; 4ddl; $p<0,001$ (après regroupement des effectifs des juvéniles)

Par ailleurs, l'examen de l'identité des individus impliqués dans les captures multiples a permis de mettre en évidence 15 cas où les deux mêmes individus ont été piégés ensemble à deux reprises:

- 4 fois 2 mâles
- 3 fois 2 femelles
- 8 fois un couple mâle-femelle

Cette répartition est là encore non différente d'une distribution aléatoire, et indiquerait donc qu'il n'y a pas d'associations préférentielles stables à long terme entre adultes, d'autant plus que 14 fois sur 15, les captures successives des mêmes paires d'individus ont eu lieu lors d'une même session de piégeage, soit à 4 ou 5 jours d'intervalle au plus.

* Cas des autres populations et espèces du genre Mastomys

Les résultats des captures multiples dans les diverses populations continentales de M. erythroleucus ont du être considérés ensemble du fait de leur relativement faible nombre. Le test global de la répartition des captures doubles en fonction des catégories représentées (mâles et femelles adultes et juvéniles) s'est révélé significatif (Tab.31), essentiellement là encore du fait d'un excès de captures doubles de juvéniles et d'un déficit en captures doubles Adulte-Juvenile.

Tab.31: Répartition des captures doubles dans les populations continentales de M. erythroleucus (*effectifs théoriques en italique*)

	σ Ad	♀Ad	σ Juv	♀Juv
σ Ad	7 5,1	6,5 4,3	0 1,7	1,5 3,9
♀Ad	6,5 4,3	3 3,6	0 1,4	3 3,3
σ Juv	0 1,7	0 1,4	3 0,6	2 1,3
♀Juv	1,5 3,9	3 3,3	2 1,3	5 3

$$\chi^2 = 15,7; 4ddl; p < 0,01 \text{ (après regroupement des effectifs des juvéniles)}$$

Dans l'espèce M. huberti, 25 captures doubles ont été enregistrées dans les populations des îles du Saloum et 56 dans les diverses populations continentales de l'espèce (Casamance, Niayes, Région du Fleuve). Le schéma de distribution de ces captures dans les deux ensembles n'étant pas différents, les résultats ont été regroupés et aucune déviation significative par rapport à une répartition aléatoire des diverses associations n'a été notée (Tab.32).

Tab.32: Répartition des captures doubles chez M. huberti.
(effectifs théoriques en italique)

	♂ Ad		♀Ad		♂Juv		♀Juv	
♂ Ad	13	11,5	9	6,4	2	4,7	6,5	7,9
♀ Ad	9	6,4	3	3,6	3	2,6	2	4,4
♂ Juv	2	4,7	3	2,6	2	1,9	5,5	3,2
♀ Juv	6,5	7,9	2	4,4	5,5	3,2	7	5,4

$X^2=9,1$; 4ddl; NS (après regroupement des effectifs des juvéniles)

Dans la troisième espèce de Mastomys du Sénégal, M. natalensis, espèce exclusivement commensale et limitée au Sud-Est du pays (Duplantier 1987), l'ensemble des 214 captures multiples enregistrées lors de plusieurs sessions se répartissent de façon aléatoire (X^2 NS) entre les diverses combinaisons possibles (Tab.33). Toutefois, dans un sous-échantillon (Janvier 86), il est apparu que les mâles adultes avaient une probabilité plus faible que les femelles adultes d'être impliqués dans des captures multiples (méthode de Slade) et étaient très rarement capturés ensemble (Granjon et al 1986).

Tab.33: Répartition des captures doubles chez M. natalensis
(effectifs théoriques en italique).

	♂Ad		♀Ad		♂Juv		♀Juv	
♂Ad	7	7,7	15	12,5	12,5	11,6	6	7,8
♀Ad	15	12,5	23	20,4	16	19	12	12,6
♂Juv	12,5	11,6	16	19	19	17,7	14	11,8
♀Juv	6	7,8	12	12,6	14	11,8	14	7,9

$X^2=9$; 9ddl; NS

2- *Rattus rattus*

a. Confrontations dyadiques

Quatre échantillons de *R. rattus* mâles de provenances différentes ont donné lieu à 33 confrontations dyadiques se répartissant comme suit:

- 15 rencontres entre individus de deux des îles de l'archipel des Lavezzi: Piana (N=10) et Ratino (N=5), en Novembre 1986. Aucune différence n'étant apparue entre les résultats de ces deux sous-échantillons, ils ont été traités ensemble.

- 8 rencontres entre individus des environs de Bonifacio (une en Novembre 86, 7 en Avril 87).

- 8 rencontres entre individus de deux des îles d'Hyères: Bagaud (N=6) et Port-Cros (N=2). Ces confrontations ont eu lieu en Mars (N=2) et Juin (N=6) 1987.

- 2 rencontres entre individus continentaux, piégés en Mai 87 sur le Cap Lardier (Var). La faiblesse de cet échantillon reflète d'une part l'effort de piégeage réduit dans les localités continentales, mais également la difficulté de capturer *R. rattus* sur le continent, qui traduit à la fois son abondance moindre et sa plus grande méfiance vis-à-vis des pièges (obs. pers.)

Les résultats de l'ensemble de ces confrontations (à l'exception des deux "continentales") sont portées dans le tableau 34.

Il apparaît immédiatement une grande similitude dans les résultats trouvés dans les îles Lavezzi et dans les îles d'Hyères, que ce soit dans les nombres d'actes par confrontation ou dans les taux de confrontations présentant ces actes. L'absence de comportements de poursuite, fuite et soumission est une constante dans ces deux échantillons. La seule différence réside dans le nombre total d'actes par confrontation, qui est en moyenne plus élevé dans l'échantillon des îlots corses, que dans les îles provençales (test t, $p < 0,05$). Les rats noirs des environs de Bonifacio montrent un plus grand nombre d'actes et postures agonistiques (en particulier attaques et postures défensives) et ce dans une fraction plus importante des confrontations que les individus des petites îles.

Tab.34: Nombres moyens d'actes par confrontation et taux de confrontations montrant ces actes lors de rencontres dyadiques entre mâles de Rattus rattus de trois échantillons.

Acte	Ld'HYERES		LLAVEZZI		CORSE	
	Nb/confr.	age confr. où acte présent	Nb/confr.	age confr. où acte présent	Nb/confr.	age confr. où acte présent
APPROCHE	6,7 (2-12)	100	8,9 (4-14)	100	6,9 (1-18)	100
FLAIREMENT	9,4 (2-17)	100	11,2 (3-19)	100	7,1 (2-25)	100
SUITE	1,4 (0-3)	75	2,5 (0-6)	93	1,1 (0-5)	37
CRAWLING	2,0 (0-4)	87	5,7 (2-12)	100	0,2 (0-1)	25
TOILETTAGE	1,9 (0-4)	75	1,5 (0-3)	60	0,1 (0-1)	12
ATTAQUE	0,2 (0-2)	12	0,5 (0-8)	7	1,2 (0-7)	25
POURSUITE	0	0	0	0	0,4 (0-2)	25
COMBAT	0,1 (0-1)	12	0,5 (0-6)	13	0,7 (0-3)	25
POST.OFF.	0,6 (0-5)	12	0,2 (0-3)	13	0,7 (0-5)	25
EVITEMENT	0,4 (0-2)	25	0,9 (0-4)	33	0,9 (0-4)	25
FUITE	0	0	0	0	0,6 (0-3)	25
POST.DEF	0,7 (0-6)	12	0,8 (0-6)	33	3,2 (0-12)	50
SOUSSION	0	0	0	0	0	0
TOTAL	23,5 (11-43)		32,7 (15-50)		23,4 (4-59)	

La répartition de l'ensemble de ces actes et postures de comportement dans les 4 catégories généralement précédemment définies (Approche, Investigation, Agression, Défense) pour les trois échantillons évoqués ci-dessus ainsi que pour le petit échantillon continental est indiquée dans le tableau 35:

Tab.35: Pourcentages des différents types de comportement lors des confrontations dyadiques entre R. rattus de diverses populations.

	Approche	Investigation	Agression	Défense	Agr+Déf/Inv
L Lavezzi	27,3	63,9	3,7	5,1	0,14
Ld'Hyères	28,7	62,2	4,3	4,8	0,15
Bonifacio	29,4	36,9	13,4	20,4	0,91
Cap Lardier	21,7	37,0	26,1	15,2	1,16

L'opposition entre échantillons des petites îles d'une part et échantillons de Corse et de France continentale d'autre part ressort nettement à travers l'examen du coefficient d'agressivité qui est d'environ 0,15 pour les premiers et l'ordre de 1 pour les secondes.

Quelques confrontations réalisées entre femelles de Bonifacio et entre femelles de Bonifacio et de Piana n'ont pas révélé d'agressivité entre elles. Le nombre de mâles disponibles n'a pas permis d'effectuer des rencontres entre individus de Piana de Bonifacio.

b. Expérience d'introduction et de suivi par radio-tracking d'individus étrangers dans une population insulaire.

A la suite d'expériences de dératisation totale et de contrôle de la recolonisation d'îles et d'îlots, Cheylan (1986) a mis en évidence les capacités d'immigration à la nage de R. rattus: ainsi, en l'espace de trois mois (entre Juillet et Octobre 84) les îlots C et D de l'île Lavezzi, situés à moins de 100m de l'île principale, avaient été recolonisés. De plus, les nouveaux arrivants s'étaient révélé être essentiellement des jeunes mâles. Le suivi par radio-tracking d'individus, mâles en particulier, artificiellement introduits dans une population insulaire établie visait donc à estimer le devenir de ces individus, une fois la phase d'immigration réalisée.

La population résidente de l'île de Piana (6,4 ha), choisie pour cette expérience, a été estimée à 141 individus (Indice de Lincoln) fin Novembre 86, ce qui représente une densité d'environ 22 individus par hectare. La population était alors composée uniquement d'animaux subadultes à adultes (de 108 à 235 grammes). Par ailleurs, la population n'était pas en période de reproduction, aucune femelle gestante n'ayant été capturée (sur un total de 60).

Trois individus mâles de l'île ont été équipés de micro-émetteurs (le 26/11/86) et suivis pendant 6 à 8 jours afin de déterminer leurs déplacements ainsi que l'influence éventuelle du port de l'émetteur. Deux parmi ces trois individus ont été recapturés après 6 jours de suivi et les émetteurs ont été récupérés, n'ayant semble-t-il provoqué aucune gêne aux individus équipés.

Les zones d'activité de ces trois individus, construites à partir des pointages nocturnes, sont représentées sur la Fig.45. Les deux méthodes de détection (à distance: boussole, et rapprochée: vumètre) donnent des estimations analogues des surfaces exploitées par les animaux pendant la période considérée.

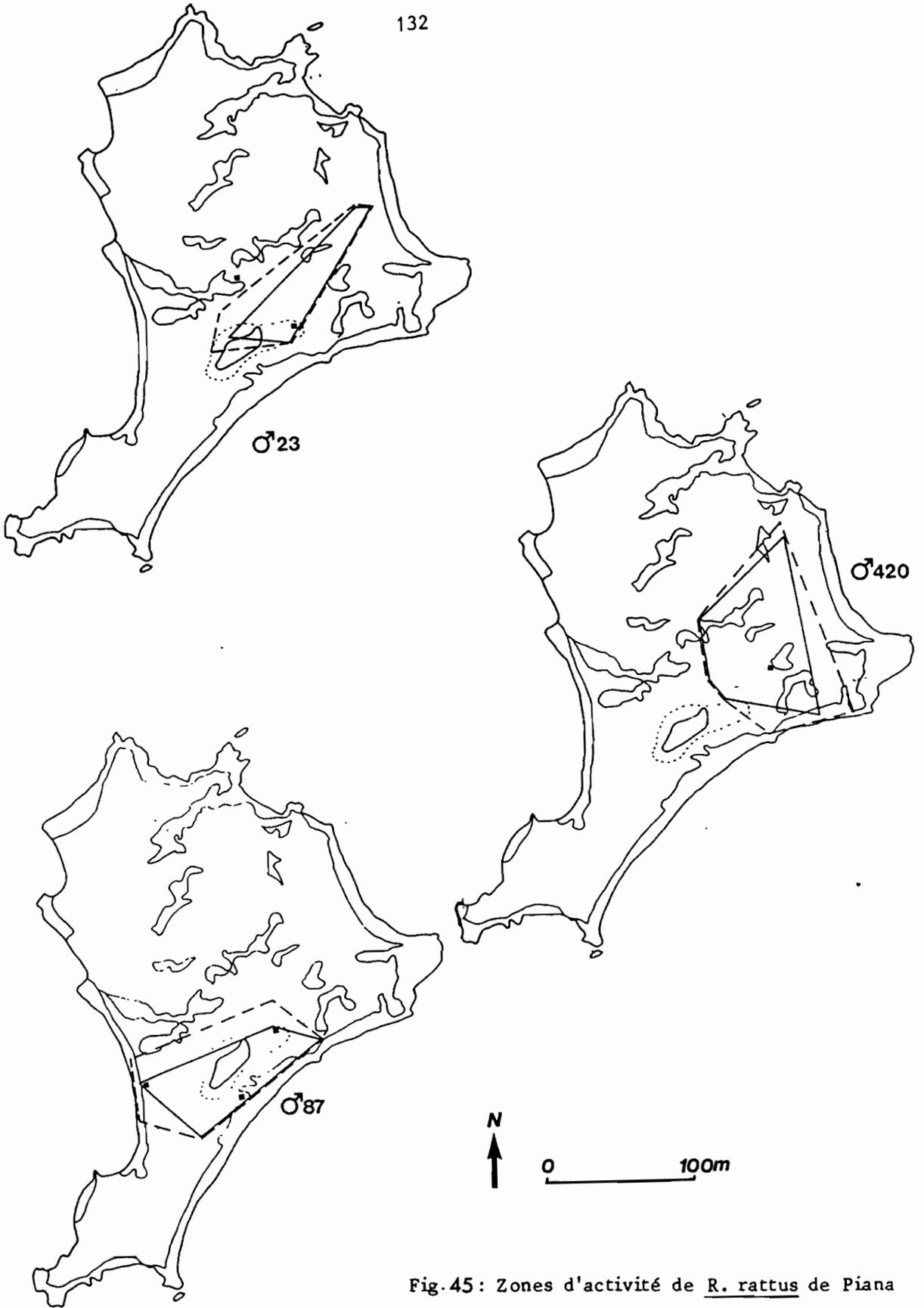


Fig.45: Zones d'activité de *R. rattus* de Piana établies par radio-tracking.

- : pointages au vumètre
- - -: pointages à la boussole
- : points de capture

Ces surfaces incluent la plupart des points de piégeage préalables des individus, et représentent environ 0,3 à 0,7 ha, avec des déplacements maximums de 115m (DMR maximale enregistrée à la capture: 80m). Ceci implique donc un grand chevauchement des DV individuels puisque la densité observée conduit à une estimation théorique de 0,05 ha par individu seulement.

Cinq individus (4 mâles et 1 femelle) originaires des environs de Bonifacio ont été à leur tour équipés de micro-émetteurs et lâchés sur l'île (Tab.36).

Tab.36: Résultats des introductions de rats noirs de Bonifacio suivis par radio-tracking sur Pianu.

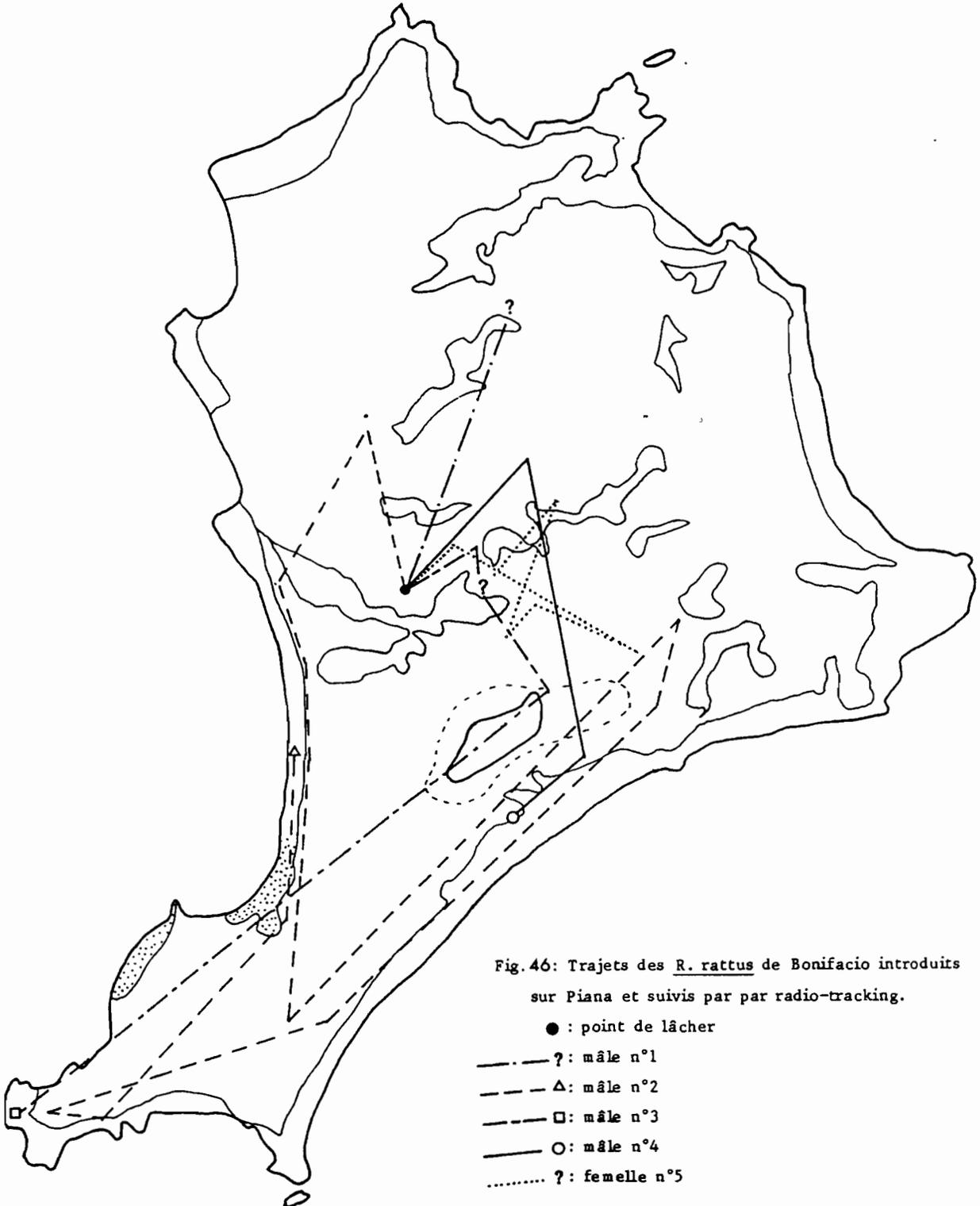
Individu	Lâcher			Dernier contact		
	Pds (g)	jour	heure	jour	heure	Remarque
mâle 1	120	26/11	19h15	26/11	19h23	perdu
mâle 2	76	29/11	17h13	29/11	22h20	mourant
mâle 3	71	27/11	18h25	27/11	23h25	mort
mâle 4	78	1/12	18h04	1/12	21h00	mort
femelle 5	101	29/11	17h13	1/12	9h00	perdue

Trois des 4 mâles introduits sont donc morts dans la nuit même de leur lâcher, le 4^{ème} ayant été perdu très rapidement (Fig.46). Les mâles 2 et 3 ont été retrouvés au bord de la mer, mouillés comme s'ils s'étaient mis à l'eau. Le n°2 était mort sur un rocher, tandis que le n°3 était enfoui dans les posidonies, et portait des traces de morsures à la tête, laissant supposer qu'il avait été victime de comportements agressifs de la part des résidents avant de se réfugier sur la plage. L'individu n°4 a été retrouvé le matin suivant son lâcher, partiellement dévoré, dans un buisson de lentisque. Cet individu avait été localisé à cet emplacement 30 mn après son lâcher et il n'en avait plus bougé. Des bruits de bataille et des cris de rat à cet endroit à partir de 20h00 suggèrent qu'il a été attaqué et mis en pièces dès 21h00.

Dès leur introduction dans l'île, les individus n°2, 3 et 4 se sont dirigés vers le bord de la mer, qu'ils ont suivi sans jamais pénétrer le centre de l'île. On peut penser que ce comportement, ainsi que le fait de se mettre à l'eau a été provoqué par le comportement agressif des résidents. De plus, ces individus introduits ont effectué des déplacements beaucoup plus importants que ceux des

individus de l'île suivis par radio-tracking: le n°2 a parcouru au moins 860m en 5h, le n°3 270m en moins de 5h et le n°4 190m en 1h.

En revanche, la femelle n°5 introduite est restée vers le centre de l'île, sans beaucoup se déplacer. Elle a occupé un domaine vital de dimensions comparables à celles des rats de l'île avant d'être perdue, 40h après son lâcher.



3- Discussion

Peu d'études se sont intéressées aux différences comportementales entre populations insulaires et continentales d'une même espèce, ou d'espèces proches. Les rares cas documentés vont dans le sens d'une réduction de l'agressivité dans les populations insulaires: c'est le cas chez Microtus breweri, espèce endémique de l'île Muskeget par rapport à son espèce soeur continentale M. pennsylvanicus (Tamarin 1978, Rothstein, *in* Adler et Tamarin 1984). De la même façon, Halpin et Sullivan (1978) ont mis en évidence une réduction des interactions agressives et défensives entre individus de deux populations insulaires de Peromyscus maniculatus par rapport à un échantillon continental de l'espèce. Takada (1985) cite également une probable réduction de l'agressivité interindividuelle dans une population insulaire de Mus musculus molossinus, par l'examen comparé du nombre de cicatrices corporelles sur les individus de cette population et d'une population continentale. Enfin, Ashworth (*in* Johnson 1976) rapporte le cas d'une sous-espèce insulaire de Clethrionomys glareolus moins agressive que la sous-espèce continentale proche.

Deux des trois espèces étudiées dans ce travail montrent également cette caractéristique en situations insulaires: comme l'indiquent les tableaux 25 et 35 ainsi que la Fig.47, les populations insulaires de R. rattus et de Mastomys erythroleucus sont effectivement composées d'individus moins agressifs entre eux lors des confrontations dyadiques que les individus des populations continentales (ou de Corse pour R. rattus). En revanche, les Mastomys huberti des îles du Saloum font preuve du même taux d'interactions agonistiques que les individus continentaux.

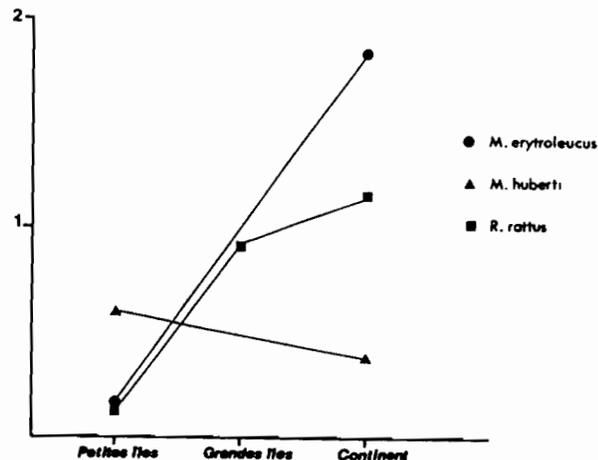


Fig.47: Coefficients d'agressivité lors de confrontations dyadiques entre mâles de divers échantillons de R. rattus et de Mastomys.

Les résultats des captures multiples dans les différentes populations du g. Mastomys au Sénégal indiquent généralement une bonne tolérance entre les adultes, dont les associations ne sont généralement pas différentes de ce que le sex-ratio laisse attendre. On peut noter toutefois, chez M. erythroleucus en particulier, la tendance des juvéniles à être capturés ensemble, tendance notée également chez d'autres Muridés comme Apodemus sylvaticus (Verhagen et Verheyen 1982) ou Mus spretus (Cassaing 1986). Pour Reich et Tamarin (1984b), le statut reproducteur ou non apparaît également le déterminant principal de la nature des associations réalisées, chez Microtus pennsylvanicus. Ceci doit probablement être interprété comme un comportement agrégatif de jeunes individus apparentés plutôt que comme un rejet de la part des adultes (cf Getz 1972).

Dans le cas de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, les associations apparemment au hasard entre les adultes peuvent témoigner d'une bonne acceptation interindividuelle, en particulier chez les mâles. En effet, quelques interactions agressives ont opposé des femelles capturées dans le même piège en Novembre 85, Janvier et Février 86, soit pendant la période de reproduction. Ces observations combinées aux résultats des confrontations dyadiques réalisées entre femelles insulaires, montrant une plus grande fréquence d'actes agressifs et défensifs que chez les mâles, indiqueraient donc un certain évitement entre les femelles en saison de reproduction, comme cela a été rapporté dans d'autres exemples (in Gliwicz 1980).

La considération simultanée des résultats de confrontations dyadiques et des données de captures multiples amène toutefois à conclure à la bonne tolérance entre individus insulaires quelque soit leur identité, puisqu'aucune association stable n'a été mise en évidence par ailleurs.

En revanche, l'appartenance à une même population peut être un facteur décisif de l'acceptation d'un individu par ses conspécifiques. Cette notion est primordiale dans la détermination réelle du flux génique entre populations. En effet, au-delà des capacités d'immigration des individus d'une espèce, il convient de connaître leurs possibilités d'intégration dans les populations en place (Sheppe 1965). Or, les tests en captivité entre individus d'une population et même entre individus de deux populations (ou deux espèces) comparées peuvent être impuissants à démontrer ce qui se passe effectivement dans la nature lorsque ces populations (ou espèces) viennent à être en contact (Cassaing

1984). L'expérience d'introduction de rats noirs de Corse sur la petite île de Piana le démontre: alors que les individus de la grande île s'étaient révélés plus agressifs entre eux lors des confrontations dyadiques que les individus de Piana entre eux, leur introduction sur l'île s'est soldée par un rejet violent de la part des résidents. Il ne fait aucun doute que ces "immigrants" ont été reconnus comme n'appartenant pas à la population en place, et de ce fait rejetés. Ce fait est connu en condition de laboratoire chez R. rattus, R. norvegicus ou Mus musculus où les individus nouvellement introduits dans des colonies ou des groupes familiaux sont généralement mal acceptés, et souvent rejetés violemment (Rowe et Redfern 1969, Barnett 1957). Le même comportement a été observé en conditions naturelles dans une population commensale de rats noirs par Ewer (1971). Dans tous les cas, il semble que les mâles soient moins bien acceptés que les femelles, ce qui a été le cas également parmi les individus introduits sur Piana. Il serait maintenant intéressant de savoir si cette réaction est, comme on peut le penser, d'autant plus violente que la population résidente est dense. La probabilité de colonisation réussie, et corrélativement l'importance de l'intégration de ces colonisateurs en termes génétiques, doit être en effet bien plus grande dans des populations à faibles densités.

VII - DISCUSSION GENERALE

A - RESUME DES SITUATIONS

Les principaux résultats obtenus au cours de ce travail peuvent être résumés ainsi:

1- Cas de M. huberti

Les îles abritant des populations de M. huberti en extérieur sont de surface faible à moyenne (0,2 à 1600 ha) et sont à des distances variables d'une source de colonisation (200 à 750m à marée haute). Depuis la formation de cette région, d'origine alluviale (4000BP environ), des communications terrestres plus ou moins durables ont pu être réalisées entre ces îles et le continent (=zone amphibie + zone continentale ss), par suite de dépôts sableux dont le détail n'est pas connu. Par ailleurs, les passages, voire même les établissements humains (îles de Poutak et Gouk) dans la plupart de ces îles ont probablement été, et sont encore, assez réguliers. L'ensemble de ces faits indique que les populations de M. huberti de ces îles ne sont pas complètement coupées de leurs homologues continentales, à l'exception de celle de l'îlot de Terema, beaucoup plus isolée à tous les points de vue. M. huberti est la seule espèce de petit Rongeur présente en extérieur dans ces îles où les prédateurs peuvent être considérés comme absents, ou très occasionnels (mangoustes, rapaces nocturnes...). Enfin, les ressources disponibles dans ces îles apparaissent relativement pauvres, la présence de végétation à forte teneur en sel ainsi que l'absence d'eau douce représentant les principaux facteurs limitants.

Dans ce contexte, les populations de M. huberti se caractérisent par une densité assez forte et semblent relativement stable dans le temps. Leur survie dans ce milieu apparemment contraignant, de même que la possibilité de devenir ici commensal de l'homme indiquent un élargissement net de la niche écologique de cette espèce, par rapport à ce que l'on sait de sa répartition habituelle sur le continent (Duplantier 1987). Les données sur la reproduction, assez rares, ne montrent pas de tendance à la réduction de la taille des portées dans ces îles. La différenciation biométrique de ces populations est nette par rapport aux

populations continentales de l'espèce (Fig.28 et Duplantier 1987), les individus de l'îlot de Terema se distinguant particulièrement de ce point de vue (Duplantier 1987). Cette différenciation correspond globalement à une réduction de taille. Les fortes densités enregistrées sur ces îles de surface souvent réduite suggèrent une fréquence d'interactions interindividuelles importante. Les confrontations dyadiques entre mâles de ces populations n'ont toutefois pas permis de mettre en évidence de différence nette dans leurs modalités d'interaction par rapport à ce qui se passe entre individus continentaux.

2- Cas de M. erythroleucus

La population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine est probablement nettement plus isolée de ses homologues continentales que ne le sont les populations de M. huberti décrites précédemment. La distance séparant l'île du continent (2 km), la rareté des passages et l'absence d'établissement humain important depuis plusieurs centaines d'années indiquent que le flux génique peut être considéré comme présentement nul vers cette population insulaire. Seule espèce de mammifère terrestre présente sur cette île, M. erythroleucus n'a donc à y subir aucune compétition interspécifique, la pression de prédation étant également très réduite. Les disponibilités alimentaires (végétaux, insectes) constituent une source de nourriture et d'eau suffisante. Dans ces conditions, la population de M. erythroleucus se maintient à une densité élevée, par l'intermédiaire d'un allongement de la période de reproduction et d'une bonne survie individuelle. La structure d'âge de cette population apparaît également assez stable dans le temps, de même que le sex-ratio (généralement en faveur des mâles). La fraction de femelles reproductrices est régulièrement plus faible que sur le continent, de même que le taux de juvéniles. En captivité, une légère réduction de la taille de portée (non significative) a été notée, ainsi qu'une moins bonne survie des jeunes au sevrage (Duplantier 1987). Par ailleurs, la différenciation biométrique des individus s'est faite dans le sens d'une augmentation de la taille, que ne suffit pas à expliquer à lui seul l'âge moyen supérieur des adultes insulaires, lié à leur meilleure survie individuelle. Ce gigantisme touche essentiellement les mâles, puisqu'un dimorphisme sexuel net apparaît très rapidement au cours de la croissance. Le comportement de choix alimentaire semble moins stéréotypé chez les individus insulaires. D'autre part, la grande amplitude des déplacements

individuels instantanés, conjuguée à la forte densité de population, doit conduire à de fréquentes interactions, en particulier entre mâles puisque ce sont eux qui montrent les mouvements les plus importants. Ces derniers, ou tout au moins une partie d'entre eux, constituent d'ailleurs la fraction "dispersante" de la population au moment de la reproduction, alors que les individus des deux sexes se dispersent sur le continent. Les relations interindividuelles apparaissent de nature moins agonistique que sur le continent, particulièrement chez les mâles, et les associations révélées par les captures multiples suivent un schéma aléatoire, chez les adultes au moins.

3- Cas de R. rattus

Les populations insulaires de R. rattus habitent une gamme très étendue d'îles, différant par leur surface, leur isolement et donc la richesse de leurs communautés animales et végétales. Schématiquement, dans les grandes îles comme la Corse ou la Sardaigne, où subsiste une pression de prédation importante sur le rat noir, les populations de ce dernier ont des densités moyennes, intermédiaires entre celles enregistrées sur le continent et sur les petites îles. Les biotopes occupés par R. rattus en Corse et en Sardaigne indiquent que cette espèce opère une sélection moins fine de l'habitat que sur le continent où le rat noir est très inféodé aux zones à recouvrement végétal important. La différenciation biométrique des individus de ces grandes îles n'est pas très poussée, et elle se fait plutôt dans le sens d'une réduction de taille par rapport aux individus des populations continentales de France et d'Italie. Les relations interindividuelles sont moyennement agressives, plus en tout état de cause que dans les populations des petites îles. Dans ces dernières (Surface inférieure à quelques centaines d'hectares), les populations de R. rattus se maintiennent à des densités en moyenne plus élevées dans ces conditions de prédation et de compétition interspécifique réduites. Les déplacements individuels sont du même ordre de grandeur que dans les îles plus grandes, l'ensemble conduisant à un recouvrement souvent important des domaines vitaux. La différenciation biométrique des individus de ces populations est nette, avec une tendance générale au gigantisme (sans dimorphisme sexuel net), à laquelle s'ajoutent des variations stochastiques dans les plus petites îles ayant pu subir des effets de fondation divers. La reconnaissance entre individus d'une même population semble très bonne, se traduisant par une absence d'interactions

agonistiques lors des confrontations entre mâles adultes. En revanche, une forte agressivité peut être développée par les individus de ces populations envers des immigrants étrangers.

B - SYNDROME D'INSULARITE ET SELECTION r-K

D'après Mac Arthur et Wilson (1967), une population nouvellement installée sur une île "passe d'une sélection K à une sélection r puis (rapidement) de nouveau à une sélection K"; en d'autres termes, les individus colonisateurs, provenant d'une population vivant dans un environnement saturé (sélection K), envahissent rapidement le milieu insulaire non saturé (sélection r) pour finalement retrouver les attributs d'une population à sélection K, une fois cet environnement insulaire saturé. En même temps, les membres de cette population peuvent élargir leur habitat du fait de l'absence de compétiteurs, ce qui peut avoir pour effet une augmentation de la variabilité intrapopulationnelle.

Conjointement donc à l'idée d'évolution des populations insulaires d'une sélection "r" à une sélection "K", termes n'impliquant alors que des caractéristiques démographiques de productivité (maximisation de r, différence entre taux de natalité et taux de mortalité) ou d'efficacité (maximisation de K, capacité portante du milieu), se trouvait associée la notion d'évolution de quelques traits de l'écologie des populations en place, représentant en fait un élargissement de leur niche écologique. L'ensemble de ces traits co-évoluant ne constituait rien d'autre qu'une première définition, éco-démographique, du syndrome d'insularité à l'échelle de la population.

L'élargissement du contenu des termes de sélection "r" et "K" à partir de Pianka (1970) a conduit à introduire sous cette dichotomie un ensemble de plus en plus fourni de variables concernant non seulement la biologie des populations concernées, mais également les caractéristiques environnementales auxquelles ces populations sont soumises (voir Parry 1981, Barbault 1986 et Blondel 1986 pour une critique). Se trouvent ainsi mélangés dans une même liste des facteurs causaux et des traits biologiques évoluant en conséquence, ces derniers pouvant à leur tour représenter des facteurs de sélection d'autres caractéristiques biologiques des populations. Le même amalgame peut être fait lors de la description brute d'un syndrome d'insularité, comme elle est faite dans le

	<u>M. erythroleucus</u>		<u>R. rattus</u>			
	Ile Mad.	Continent	Ptes fles	Gdes fles	Continent	
<i>Environnement</i>	Prédation réduite	+	-	+	-	-
	Compétition intersp. réduite	+	-	+	+	-
	Ressources	=	=	+/-	+	+
	Climat prédictible	=	=	+	+/-	-
<i>Profil démographique</i>	Densité de pop. élevée et stable	+	-	+	+/-	-
	Espérance de vie élevée	+	-	+	(+/-)	(-)
	Maturité sexuelle retardée	+	-	+	(-)	(-)
	Taille de portée faible	=	=	+	+	=/-
	Saison de reproduction courte	-	+	+	-	-
	N Juv/N Ad faible	+	-	+	+/-	-
		Gigantisme	+	-	+	-
	Amplitude de niche plus forte	+	-	+	+/-	-
	Dispersion réduite	-	+	-	+	+
	Mobilité supérieure	+	-	?	?	?
	Relations intrapop. non agonistiques	+	-	+	+/-	+

Tab.37: Comparaison des caractéristiques des systèmes population-environnement considérés dans ce travail, avec mention particulière aux traits définis par Pianka (1970). Un signe + correspond à une unité vers le pôle K des stratégies démographiques, ou à un "symptôme" du syndrome d'insularité dans ces cas précis.

Tab.37.

Ainsi, l'ensemble des variables environnementales et populationnelles concernant deux des modèles étudiés au cours de ce travail (M. erythroleucus et R. rattus) a été réuni dans le Tableau 37, organisé de façon à mettre en évidence la position des populations insulaires et continentales sur le gradient "r-K". Cette accumulation d'observations indique nettement que le syndrome d'insularité, caractérisant les populations de R. rattus des îles méditerranéennes petites à moyennes (surface inférieure à quelques centaines d'hectares), et la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, correspond globalement à une évolution vers une sélection de type "K". Il convient de noter que les îles de la taille de la Corse ne constituent pas des environnements insulaires stricts (pour R. rattus au moins), et ne permettent pas le développement de toute la panoplie des adaptations aux conditions d'insularité vraies. Par ailleurs, les populations de M. huberti des îles du Saloum, non mentionnées dans ce tableau car un certain nombre de cases restent encore à remplir, ne manifestent pas plusieurs des "symptômes" du syndrome d'insularité, le caractère très contraignant du milieu dans lequel elles vivent constituant probablement un obstacle important à leur différenciation dans certains domaines.

Les données concernant l'organisation spatiale et sociale des populations étudiées apparaissent enfin représenter des éléments essentiels de ce syndrome puisqu'elles participent à l'évidence d'un fonctionnement global des populations insulaires, comme on va le voir maintenant.

C - VERS UNE DYNAMIQUE EXPLICATIVE

Le syndrome d'insularité tel qu'il est décrit dans le tableau 37, ou tel qu'il peut être représenté sur le gradient "r-K" des différents types de sélection n'apporte pas d'informations sur les mécanismes de la mise en place de ses constituants. Les notions de "life-history tactics" (Stearns 1980) ou de stratégies adaptatives (Barbault 1984), avec ce qu'elles incluent de relations de cause à effets entre des pressions sélectives et des caractéristiques biologiques "adaptées", permettent une représentation plus dynamique de l'évolution de ces systèmes insulaires.

Le schéma de la figure 48 tente ainsi de lier tous les composants du syndrome d'insularité décrit chez les Muridés étudiés, dans un cadre

FLUX GENIQUE

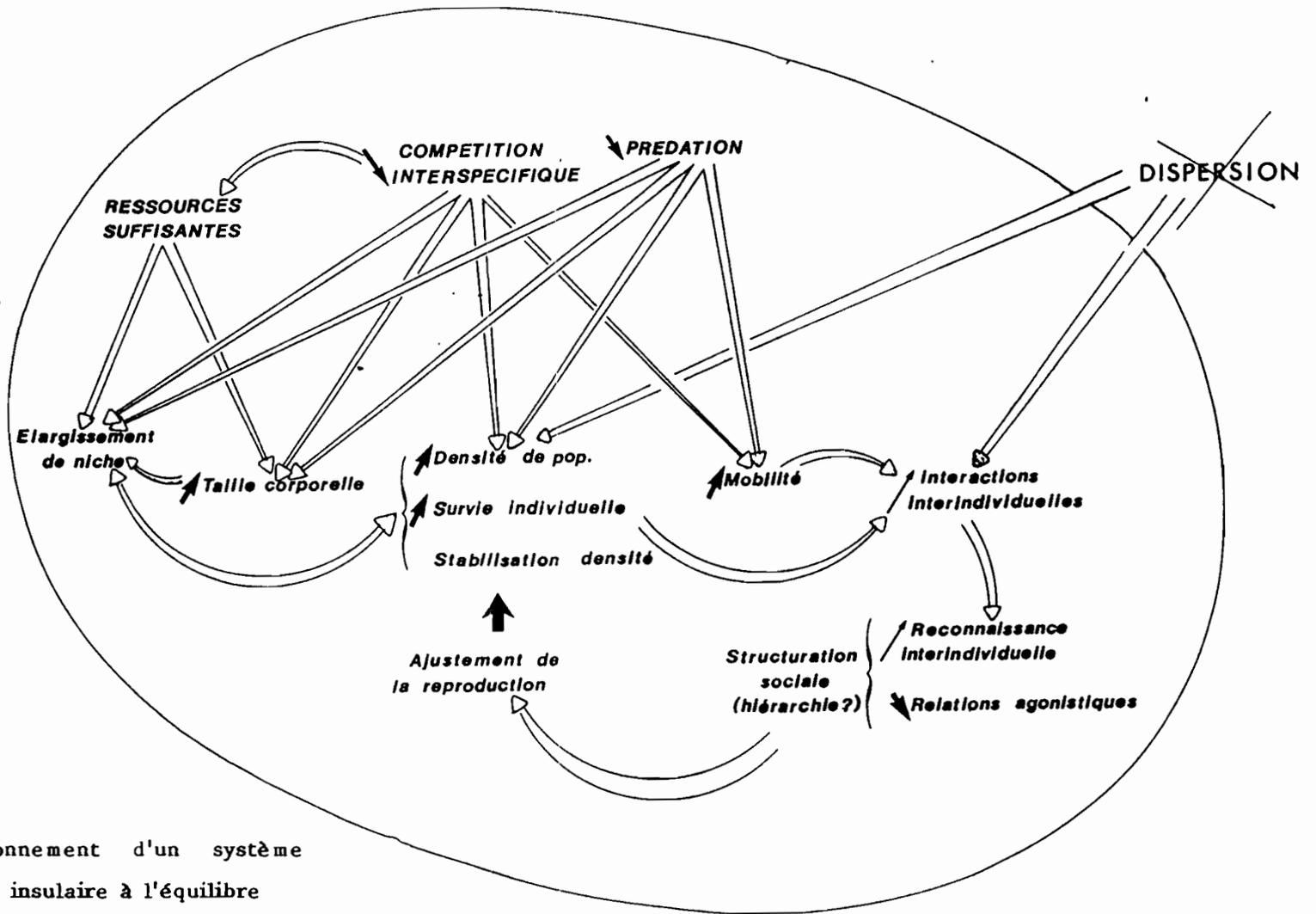


Fig.48: Schéma de fonctionnement d'un système population-environnement insulaire à l'équilibre

environnemental qu'il convient maintenant de préciser. En effet, et comme le montre le cas des populations de R. rattus des grandes îles Méditerranéennes (Corse et Sardaigne par exemple), il existe un seuil de surface au-dessus duquel l'insularité (géographique) ne conduit pas à l'expression d'un syndrome d'insularité net chez un Rongeur comme R. rattus. On peut d'ailleurs penser que ce seuil est différent selon le groupe taxonomique considéré, en fonction essentiellement de ses capacités de dispersion. Crowell (1983) indique ainsi que cette limite supérieure de surface doit se situer entre 2,6 km² (260 ha) et 72 km² (7200 ha), d'après ses résultats et ceux de Tamarin (1977a et b, 1978). En dessous de ce seuil, "l'effet insulaire" est effectif, et se traduit par l'augmentation des densités de population, en relation avec un relâchement de la prédation, des possibilités de dispersion réduites, et dans une moindre mesure un relâchement de la compétition interspécifique (Crowell 1983). Cet "intervalle de confiance" (260-7200ha) peut être révisé à la baisse dans le cas des populations de Muridés étudiées dans ce travail. En effet, à partir d'une dizaine d'hectares, peuvent être trouvées des populations insulaires stables de R. rattus ou de Mastomys, se maintenant à hautes densités sans apports extérieurs réguliers (île de la Madeleine, îles Lavezzi). La limite supérieure pourrait être fixée entre 500 et 1000ha, les îles plus grandes semblant connaître des fluctuations très importantes de densités des populations de Rongeurs (cas de Rattus).

Dans les gammes d'îles ainsi délimitées, le syndrome d'insularité tel qu'il vient d'être décrit se manifeste de la façon la plus complète, sous l'effet conjugué de 3 facteurs environnementaux primordiaux: la diminution, voire l'annulation de la prédation et de la compétition interspécifique ainsi que l'isolement en tant que tel. Nous considérerons ici que le niveau des ressources n'est pas limitant (cf Tamarin 1980), même si dans certains cas ce problème peut se poser (cas des M. huberti du Saloum). Les conséquences à court terme les plus importantes de ces nouvelles pressions de sélection sont la stabilisation à haute densité des populations en place, ainsi que la réduction de la dispersion. Ces faits sont communs à un grand nombre de situations insulaires, comme il a été discuté dans les chapitres V et VI.

Or, les fortes densités s'accompagnent généralement chez les mammifères, et en particulier chez les Rongeurs, d'un stress social débouchant la plupart du temps sur une augmentation de l'agressivité interindividuelle (voir revues in Christian 1970 et 1980, King 1973, Lloyd 1980), conduisant à une détérioration des conditions de la reproduction (King 1973, Drickamer 1980,

Lloyd 1980). Ce schéma a été vérifié la plupart du temps en captivité, dans des conditions de densité extrêmes et rarement rencontrées en extérieur. Néanmoins, les populations de Rongeurs peuvent montrer ponctuellement des densités extrêmement élevées. Face à cette situation, et dans le cas où elle provoque l'apparition de comportements interindividuels agressifs, l'un des recours dans les populations continentales est la dispersion, dont les avantages et inconvénients ont été revus à plusieurs reprises (Tamarin 1984, Stenseth 1984, Lidicker 1985), mais qui représente en tout état de cause une "soupape de sécurité" en cas de surpopulation et de stress social associé. L'ensemble de ces conséquences démographiques et comportementales joue probablement un rôle important dans les variations cycliques à long terme observées chez les Microtidés (Tamarin 1984), ou chez les Muridés capables de pullulations. Dans ce dernier cas la disponibilité en ressources peut représenter le facteur premier de la régulation de ces populations (cf Poulet et al 1979). Enfin, la prédation peut constituer également un facteur extrinsèque de limitation des effectifs, en cas d'augmentation importante des densités.

Le schéma démographique et éco-éthologique est tout autre dans les îles, comme il a été décrit précédemment. L'augmentation de la densité de population, et éventuellement celle de la mobilité des individus conjuguées à l'impossibilité de dispersion "efficace" conduit à une fréquence d'interactions interindividuelles assurément très forte. Or cela ne semble en aucune façon se traduire par une augmentation de l'agressivité entre individus, ni par une mauvaise condition des reproducteurs. Néanmoins, les données sur le cycle de reproduction indiquent bien une réduction de l'investissement reproducteur dans ces populations insulaires, par divers biais (diminution du taux de femelles gestantes et de la proportion de juvéniles chez M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, réduction de la saison de reproduction et de la taille de portée chez les R. rattus des îles méditerranéennes). Les résultats concernant les structures spatiales et les relations interindividuelles dans ces populations laissent penser qu'une organisation sociale particulière s'y met en place (cf Gliwicz 1980).

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées quant à la mise en place de cette structure sociale:

- La faible fréquence d'interactions agonistiques enregistrées lors des tests ponctuels de confrontations dyadiques ou lors des captures multiples pourrait cacher l'existence d'une structure fortement hiérarchisée où chaque individu aurait un statut social bien défini, qui serait reconnu par

l'intermédiaire de signaux comportementaux et/ou chimiques (phéromones, odeurs). Les comportements d'investigation prépondérants observés lors des confrontations dyadiques entre individus insulaires auraient alors pour but cette reconnaissance de la position sociale relative des individus confrontés. Ces possibilités de distinction immédiate de l'appartenance des individus à une population ont été clairement mises en évidence lors de l'introduction d'individus étrangers dans la population de R. rattus de l'île de Piania, montrant que les potentialités agressives des individus insulaires n'avaient pas disparu, mais se manifestaient seulement en fonction de l'appartenance au même groupe social des individus rencontrés. Dans la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, les mâles socialement dominés pourraient par exemple correspondre à la fraction montrant une "dispersion" (de relativement faible amplitude par rapport aux déplacements instantanés), au moment de la reproduction, ce qui éviterait les interactions agonistiques potentielles avec les autres mâles à cette période.

- L'impossibilité de dispersion efficace a pu défavoriser à long terme les individus les plus agressifs (= résidents potentiels) du fait de l'inefficacité de ce comportement face aux "dispersants frustrés". Ces derniers ont pu à un moment donné de l'histoire des populations insulaires constituer une pression de sélection forte contre les individus dominants et agressifs. Cette hypothèse sous-entend qu'il y ait une fixation génétique partielle ou un effet maternel au niveau de ces comportements d'interactions interindividuelles. Ceci semble confirmé chez M. erythroleucus par leur héritabilité apparemment forte, mais ne paraît pas être le cas chez d'autres Muridés comme Mus musculus domesticus (Pouliquen 1987). Ces différences pourraient être liées à la durée d'isolement des populations concernées, les M. erythroleucus de l'île de la Madeleine représentant à cet égard un exemple de population bien isolée et où les comportements individuels sélectionnés ont pu se fixer.

- La régulation de cette population pourrait se faire par l'intermédiaire des femelles insulaires devenues plus territoriales. Sur l'île de la Madeleine par exemple, les femelles de M. erythroleucus sont relativement sédentaires tout au long de l'année (alors que les femelles continentales ont une tendance à la dispersion avant la reproduction), et montrent quelques signes d'agressivité entre elles au moment de la reproduction. Des comportements d'espacement, essentiellement liés à l'agressivité des femelles, peuvent ainsi conduire dans des populations stables de campagnols à une régulation de la reproduction (Bujalska

1971, Krebs 1979). En revanche, la grande liberté de mouvement des mâles diminuerait la sélection sexuelle entre eux, et donc leur agressivité.

- L'augmentation de fréquence des croisements consanguins, obligatoires dans des populations de taille relativement faible (moins de 1000 individus, cf Shields 1984), conjuguée à la grande familiarité d'individus vivant en forte proximité spatiale, est probablement un facteur important de réduction de l'agressivité interindividuelle, celle-ci diminuant très généralement avec le degré d'apparentement.

Quelqu'en soit le mécanisme de mise en place, cette structure sociale doit, en retour, influencer le fonctionnement démographique des populations insulaires. Ainsi, il est connu que la proximité des mâles adultes chez Mus musculus inhibe la maturation sexuelle des jeunes mâles (in Lloyd 1980) et donc si le rapport Adultes/Juvéniles augmente dans une population, les juvéniles ont tendance à acquérir la maturité sexuelle plus tardivement. C'est effectivement ce qui se passe dans les situations insulaires étudiées. De plus, malgré l'allongement de la période de reproduction sur l'île de la Madeleine, aucun cas de reproduction de juvéniles (devenus subadultes) au cours de la saison pendant laquelle ils sont nés n'a été noté. En revanche, l'étalement dans le temps des gestations individuelles des femelles est plus difficile à expliquer, mais des comportements sociaux associés aux hypothèses proposées plus haut, entre femelles adultes ou entre adultes des deux sexes, doivent intervenir.

L'ensemble de ces aménagements, sélectionné au cours des générations, conduit ainsi à une production de jeunes mieux répartie au cours du temps, ce qui participe grandement de la stabilité numérique de la population, la conséquence ultime représentant une diminution des risques d'extinction encourus lors de fluctuations importantes.

D - LES CONSEQUENCES GENETIQUES

L'analyse du polymorphisme génétique par électrophorèse des protéines a été réalisée par Cheylan (1986) pour R. rattus en région méditerranéenne et par Duplantier (1987) pour le genre Mastomys au Sénégal.

Dans le cas de R. rattus, le schéma général est le suivant: on observe une perte de variabilité importante dans les flots de quelques hectares, s'accordant au modèle de dérive génétique. Dans les îles de taille intermédiaire (10-1000ha), la variabilité génétique est la plupart du temps au moins aussi importante que sur le continent, et dans certains cas (îles Lavezzi), un accroissement net du polymorphisme a été observé, ainsi que la présence dans une même île de groupes sympatriques reproductivement isolés. Ces faits avaient été interprétés comme la conséquence d'apports d'origines diverses dans ces îles, le maintien d'une fragmentation génétique à l'intérieur de ces îles pouvant être le résultat de comportements agonistiques structurant ces populations (Cheylan 1986). Il semble en fait, comme l'a prouvé d'ailleurs la disparition de ces groupes "génotypiques" lors d'un échantillonnage ultérieur, qu'un petit nombre d'immigrants ait très peu de chances de s'intégrer à une de ces populations insulaires, lorsque la densité y est importante. L'échec des individus corses introduits sur Piana l'a montré de façon spectaculaire. Néanmoins, cette intégration pourrait fort bien se réaliser dans des populations à faibles densités, ce qui doit évidemment se produire de temps à autres, malgré la relative stabilité à haute densité de ces populations. La contradiction apparente entre les résultats de l'analyse génétique (indiquant par exemple que la population de chacune des îles Lavezzi aurait des origines diverses) et les résultats de l'analyse biométrique (indiquant de possibles effets de fondation dans chacune des îles) confirme le découplage entre évolution moléculaire et évolution morphométrique, même à cette échelle de temps et d'espace (Wayne et O'Brien 1986). Dans le cas des grandes îles comme la Corse, la variabilité génétique des populations de R. rattus s'est révélée relativement faible, plus faible en particulier que celle des populations des îles de taille moyenne. L'hypothèse d'un effet de fondation ou de dérive génétique paraît difficile à soutenir. En revanche, l'existence d'une sélection directionnelle sur cette population semble plus vraisemblable, et pourrait également expliquer dans ce cas l'homogénéité relative des caractéristiques biométriques des rats noirs de Corse. La répartition spatiale assez continue de cette espèce en Corse (au moins dans l'étage littoral, Granjon et Cheylan 1987) pourrait faciliter cette homogénéisation, compte tenu du caractère relativement peu agressif des relations interindividuelles. Le cas des échantillons continentaux, très différents entre eux quant au polymorphisme génétique, indique l'influence de l'histoire des populations et des flux géniques à ce niveau de perception. Le comportement

apparemment très agressif de ces individus les uns vis-à-vis des autres est un autre facteur générateur de discontinuités dans ces populations. Par comparaison, l'homogénéité biométrique suggère que des pressions de sélection communes modèlent ces caractéristiques.

Pour ce qui est des populations insulaires de Mastomys au Sénégal, il apparaît dans les deux espèces une réduction importante du polymorphisme génétique par rapport aux populations continentales (Duplantier 1987), ce qui est la règle la plus fréquemment observée dans les populations insulaires de mammifères (Kilpatrick 1981). Ainsi, sur 20 locus étudiés par électrophorèse, 4 sont polymorphes dans la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, contre 6 à 9 dans 4 échantillons continentaux d'origines différentes. Chez M. huberti, 4 locus seulement sont polymorphes dans les populations des îles du Saloum, contre 8 et 11 dans 2 échantillons continentaux. Ces résultats indiquent donc un appauvrissement net de la variabilité génétique dans ces populations insulaires. L'isolement ancien de la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, ainsi que le passage probable par des périodes de densité relativement faible peuvent expliquer la diminution du polymorphisme observé. Par exemple, pendant la longue période de sécheresse ayant régné depuis la fin des années 70 jusqu'à 1984 au Sénégal, la densité de population de M. erythroleucus sur l'île ne devait pas dépasser 10 individus/ha. En considérant que la surface réellement exploitable ne dépasse pas 10 ha, ce sont probablement moins de 100 individus qui ont constitué cette population pendant plus de 5 ans. Cette situation a dû se répéter à plusieurs reprises au cours de l'histoire de la population, ce qui représente probablement autant d'occasions de pertes d'allèles. Le régime de reproduction dans la population de l'île, qui peut être considérée comme une unité panmictique du fait de la structure spatiale observée, est probablement de nature à homogénéiser la variabilité et à limiter l'appauvrissement génétique. Myers (1974) montre ainsi l'action de la dispersion et de la mobilité individuelle sur l'homogénéisation génétique d'une population de souris domestiques insulaire. Il serait intéressant de vérifier, par simulation numérique, si la perte de variabilité génétique enregistrée dans la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine par rapport aux populations continentales de l'espèce est de l'ordre de celle attendue sous l'hypothèse de dérive aléatoire (par exemple), en estimant la durée d'isolement, les fluctuations d'effectifs et l'ensemble des paramètres démographiques.

Dans le cas des populations de M. huberti des îles du Saloum, d'origine

probablement plus récente que la population de M. erythroleucus de l'île de la Madeleine, des effets de fondation peuvent être invoqués en même temps que les problèmes de bottlenecks démographiques pour expliquer la perte de variabilité observée. La régulation de cette population, apparemment moins bien ajustée aux risques liés à l'insularité, ne permet sans doute pas de limiter ces variations démographiques, voire d'empêcher des extinctions.

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.
- ADLER G.H. et TAMARIN R.H., 1984.- Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (Peromyscus leucopus) in southeastern Massachusetts. Can. J. Zool. 62: 58-64.
- ADLER G.H. et WILSON M.L., 1985.- Small mammals on Massachusetts islands: the use of probability functions in clarifying biogeographic relationships. Oecologia 66: 178-186.
- ADLER G.H., WILSON M.L. et DEROSA M.J., 1986.- Influence of island area and isolation on population characteristics of Peromyscus leucopus. J. Mamm. 67: 406-409.
- ANGERBJORN A., 1986.- Gigantism in island populations of wood mice (Apodemus) in Europe. Oikos 47: 47-56.
- ARCHILOQUE A., DEVAUX J.P., LAVAGNE A. et MOUTTE P., 1977.- Carte phytosociologique de Hyères-Porquerolles au 1/50.000^{ème}. Rev. Biol. Ecol. médit. 4: 147-238.
- ATCHLEY W.R., RUTLEDGE J.J. et COWLEY D.E., 1982.- A multivariate statistical analysis of direct and correlated response to selection in the rat. Evolution 36: 677-698.
- ATKINSON L.A.E., 1985.- The spread of commensal species of Rattus to oceanic islands and their effects on island avifaunas. ICPB Technical Publication N°3: 35-81.
- BARBAULT R., 1984.- Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations? Acta Oecologica - Oecol. Gener. 5: 243-259.
- BARBAULT R., 1986.- Peut-on encore parler de sélection-r et de sélection-K? Actes du Coll. Nat. CNRS "Biologie des populations", Univ. Cl. Bernard, Lyon I: 11-17.
- BARNETT S.A., 1957.- An analysis of social behaviour in wild rats. Proc. Zool. Soc. Lond. 130: 107-155.
- BEER J.R., LUKENS P. et OLSON D., 1954.- Small mammal populations on the islands of Basswood Lake, Minnesota. Ecology 35: 437-445.
- BERGSTROM B.J., 1986.- An analysis of multiple captures in Peromyscus with a critique on methodology. Can. J. Zool. 64: 1407-1411.
- BERGSTROM B.J. et SAUER J.R., 1986.- Social travelling inferred from multiple captures: testing assumptions. Am. Midl. Nat. 115: 201-203.
- BERRY R.J., 1968.- The ecology of an island population of house mouse. J. Anim. Ecol. 37: 445-470.

- BERRY R.J. et JAKOBSON M.E., 1975.- Ecological genetics of an island population of the house mouse (Mus musculus). J. Zool., Lond. 175: 523-540.
- BERRY R.J., JAKOBSON M.E. et PETERS J., 1978.- The House mice of the Faroe islands: a study in microdifferentiation. J. Zool., Lond. 185: 73-92.
- BISAZZA A., 1978.- Development of aggressive behaviour in the mouse (Mus musculus): effects of different environmental conditions. Boll. Zool. 45: 353-357.
- BLONDEL J., 1979.- Biogéographie et Ecologie. Masson Ed., Paris, 173pp.
- BLONDEL J., 1982.- Comment les oiseaux parviennent-ils à coloniser les îles et à y survivre? Courrier du CNRS 45: 16-23.
- BLONDEL J., 1986.- Biogéographie évolutive. Masson Ed., Paris, 221pp.
- BRANT D.H., 1962.- Measures of the movements and population densities of small rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. 62: 105-184.
- BRIGGS J.M., 1986.- Supplemental food and two island populations of Peromyscus leucopus. J. Mamm. 67: 474-480.
- BRITTON-DAVIDIAN J., 1985.- Différenciation génique et chromosomique chez les souris Mus musculus domesticus et Mus spretus. Relations avec la distribution spatiale des populations. Thèse d'Etat, USTL Montpellier, 168pp.
- BROWN J.H., 1971.- Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. Am. Nat. 105: 467-478.
- BROWN J.H. et KODRIC-BROWN A., 1977.- Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445-449.
- BUJALSKA G., 1970.- Reproduction stabilizing elements in an island population of Clethrionomys glareolus. Acta Theriol. 15: 382-412.
- BUJALSKA G., 1971.- Self-regulation of reproduction in an island population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780). Ann. Zool. Fennici 8: 91-93.
- CASE T.J., 1975.- Species numbers, density compensation, and the colonizing abilities of lizards in the gulf of California. Ecology 56: 3-18.
- CASE T.J., 1978.- A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. Ecology 59: 1-18.
- 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. Biology of Behaviour 9: 281-293.
- CASSAING J., 1986.- Les captures multiples chez les Rongeurs: fait du hasard

- ou phénomène social? Acta Thériol. 31: 239-248.
- CASSAING J. et CROSET H., 1985.- Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de Souris (Mus spretus Lataste et Mus musculus domesticus Ruddy) du Midi de la France. Z. Säugetierkunde 50: 271-184.
- CHAUVANCY G. et DUPLANTIER J.M., 1986.- Un nouveau modèle de piège pliant pour la capture de petits Rongeurs. Mammalia 50: 272-274.
- CHEYLAN G., 1982.- Les adaptations écologiques et morphologiques de Rattus rattus à divers environnements insulaires méditerranéens: étude d'un cas d'évolution rapide. DEA, USTL Montpellier, 62pp.
- CHEYLAN G., 1984a.- Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré? Rev. Ecol. (Terre Vie) 39: 37-54.
- CHEYLAN G., 1984b.- Les mammifères des îles provençales. Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros 10: 13-26.
- CHEYLAN G., 1986.- Facteurs historiques, écologiques et génétiques de l'évolution des populations méditerranéennes de Rattus rattus L. Thèse de doctorat d'Etat. Univ. Montpellier, 97pp.
- CHEYLAN G. et GRANJON L., 1985.- Ecologie d'une population de Rats noirs Rattus rattus à Port-Cros (Var). Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros 11: 109-130.
- CHEYLAN M., 1983.- Statut actuel des reptiles et amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères (Var). Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros 9: 53-74.
- CHRISTIAN J.J., 1970.- Social subordination, population density, and mammalian evolution. Science 168: 84-90.
- CHRISTIAN J.J., 1980.- Endocrine factors in population regulation. pp 55-115 in "Biosocial mechanisms of population regulation", M.N. Cohen, R.S. Malpass et H.G. Klein Eds.. Yale Univ. Press.
- CLARK P.J. et EVANS F.C., 1954.- Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35: 445-453.
- CLOBERT J., LEBRETON J.D., CLOBERT-GILLET M. et COQUILLART H., 1985.- The estimation of survival in bird populations by recaptures or sightings of marked individuals. in Statistics in Ornithology, B.J.T. Morgan et P.M. North. Springer-Verlag, New-York: 197-213.
- CLOBERT J. et LEBRETON J.D., 1985.- Dépendance de facteurs de milieu dans les estimations de taux de survie par capture-recapture. Biometrics 41: 1031-1037.
- CLOBERT J., LEBRETON J.D. et ALLAINE D., 1987.- A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. Ardea, à paraître.

- COETZEE C.G., 1975.- The biology, behaviour, and ecology of Mastomys natalensis in southern Africa. Bull. World Health Organ. 52: 637-644.
- CREVOLA G., 1982.- Géologie des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN 92: 17-29.
- CROWELL K.L., 1983.- Islands - Insight or artifact?: population dynamics and habitat utilization in insular rodents. Oikos 41: 442-454.
- CROWELL K.L., 1986.- A comparison of relict versus equilibrium models for insular mammals of the Gulf of Maine. Biol. J. Lin. Soc. 28: 37-64.
- CROWELL K.L. et PIMM S.L., 1976.- Competition and niche shift of mice introduced onto small islands. Oikos 27: 251-258.
- DANIELSON B.J. et GAINES M.S.S., 1987.- Spatial patterns in two syntopic species of microtines: Microtus ochrogaster and Synaptomys cooperi. J. Mamm. 68: 313-322.
- DELATTRE P., 1984.- La belette, in "Atlas des mammifères sauvages de France, SFEPM, Paris, 299pp.
- DELCOURT J., 1984.- Gorée, 6 siècles d'histoire. Ed. Clairafrique, Dakar, 97pp.
- DESCAMPS C., 1982.- Notes sur l'archéologie et l'histoire des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN 92: 51-66.
- DESCAMPS C. et BARBEY C., 1968.- L'île aux serpents. Notes africaines 120: 97-109.
- DIAMOND J.M., 1972.- Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific Islands. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 69: 3199-3203.
- DIOP E.S., 1980.- Vasières à mangrove, tannes et cordons sableux des Îles du Saloum (Sénégal); aspects sédimentologiques et minéralogiques. Bulletin de l'IFAN, série A, 42(1): 25-69.
- DRICKAMER L.C., 1980.- Social cues and reproduction: rodents and primates. pp 37-53 in "Biosocial mechanisms of population regulation", M.N. Cohen, R.S. Malpass et H.G. Klein Eds., Yale Univ. Press.
- DUBRAY D., SALOTTI M. et FRANCESCHI P., 1987.- La belette in "Les mammifères en Corse", Parc Naturel Régional Corse Ed., 164pp.
- DUESER R.D., BROWN W.C., HOGUE G.S., MAC CAFFREY C., MAC CUSKEY S.A. et HENNESSEY G.J., 1979.- Mammals on the Virginia barrier islands. J. Mamm. 60: 425-429.
- DUESER R.D. et BROWN W.C., 1980.- Ecological correlates of insular rodent diversity. Ecology 61: 50-56.
- 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.
- DUPLANTIER J.M.. 1987.- Biologie des populations du genre Mastomys au Sénégal. Thèse d'Etat, USTL Montpellier.
- DUPLANTIER J.M., ORSINI P., THOARI M., CASSAING J. et CROSET H., 1984.- Echantillonnage des populations de Muridés: influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. Mammalia 48: 129-141.
- DUPLANTIER J.M. et GRANJON L., 1988.- Occupation et utilisation de l'espace dans le genre Mastomys au Sénégal: étude à trois niveaux de perception. Sciences et techniques de l'animal de laboratoire, sous presse.
- DUPUY A.R. et VERSCHUREN J.C., 1982a.- Note d'introduction biologique sur le Parc National du Delta du Saloum. Mémoires de l'IFAN n°92: 67-92.
- DUPUY A.R. et VERSCHUREN J.C., 1982b.- Notes sur les grands mammifères "relictuels" de la région du Parc National du Delta du Saloum. Mémoires de l'IFAN n°92: 279-292.
- EWER R.F., 1971.- The biology and behaviour of a free-living population of black rats (Rattus rattus). Anim. Behav. Monogr. 4: 127-171.
- FALCONER D.S., 1974.- Introduction à la génétique quantitative. Masson Ed, Paris, 289pp.
- FALL M.W., JACKSON W.B. et CARPENTER L., 1968.- The occurrence and origine of small mammals on the islands and peninsulas of western lake Erie. The Ohio J. Sci. 68: 109-116.
- FOSTER J.B., 1964.- Evolution of mammals on islands. Nature 202: 234-235.
- GENEST-VILLARS H., 1978.- Radio-tracking of a small rodent, Hybomys univittatus, in an african equatorial forest. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History 6: 92-96.
- GETZ L.L., 1972.- Social structure and aggressive behavior in a population of Microtus pennsylvanicus. J. Mamm. 53: 310-317.
- GETZ L.L, CARTER C.S. et GAVISH L., 1981.- The mating system of the prairie vole, Microtus ochrogaster: Field and laboratory evidence for pair-bonding. Behav. Ecol. Sociobiol 8: 189-194.
- GLIWICZ J., 1980.- Island populations of rodents: their organization and functioning. Biol. Rev. 55: 109-138.
- GRANJON L., 1984.- Ecologie comparée de populations de rats noirs (Rattus rattus L.) en région méditerranéenne. D.E.A Sc. de l'Evol. Montpellier. 31pp.
- GRANJON L., DUPLANTIER J.M. et CASSAING J., 1986.- Etude des relations

- sociales dans plusieurs populations du genre Mastomys (Rongeur, Muridé) au Sénégal: implications évolutives. Actes du colloque Biologie des populations, Univ. Claude Bernard Lyon I: 628-634.
- GRANJON L. et CHEYLAN G., 1987.- Mécanismes de coexistence dans une guilde de Muridés insulaires (Rattus rattus, Apodemus sylvaticus et Mus musculus domesticus, en Corse): conséquences évolutives. Z. für Säugetierkunde, sous presse.
- GRANT P.R., 1971.- The habitat preference of Microtus pennsylvanicus and its relevance to the distribution of this species on islands. J. Mamm. 52: 351-361.
- HALPIN Z.T. et SULLIVAN T.P., 1978.- Social interactions in island and mainland populations of the deer mouse Peromyscus maniculatus. J. Mamm. 59: 395-401.
- HANSKI I., 1986.- Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. Biol. J. Lin. Soc. 28: 23-36.
- HANSKI I. et KUITUNEN J., 1986.- Shrews on small islands: epigenetic variation elucidates population stability. Holarctic Ecology 9: 193-204.
- HAUSSER J. 1984.- Genetic drift and selection: their respective weight in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae). Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforschung 22: 302-320.
- 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.
- HEANEY L.R., 1984.- Mammalian species richness on islands on the Sunda Shelf, Southeast Asia. Oecologia 61: 11-17.
- 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.- Dynamique des populations de deux espèces de Rongeurs du Sénégal, Mastomys erythroleucus et Taterillus gracilis: I- Etude démographique. Mammalia 46: 137-166.
- HUBERT B., COUTURIER G., POULET A. et ADAM F., 1981. Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de Rongeurs au Sénégal. I- Le cas de Mastomys erythroleucus en zone sahélo-soudanienne. Rev. Ecol (Terre et Vie) 35: 73-95.
- HUBERT B., ADAM F. et POULET A., 1973.- Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. Mammalia 37: 78-87.
- 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.

- JOGER U., 1982.- Premières recherches sur l'herpétofaune du Parc National des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN 92: 171-177.
- JONHSON R.P., 1976.- Scent marking with urine in two races of the bank vole Clethrionomys glareolus. Behaviour 55: 81-93.
- KILPATRICK W.C., 1981.- Genetic structure of insular populations. in "Mammalian Population genetics", Smith M.H. et Joule J. Eds, Georgia Press, Athens.
- KING J.A. 1973.- The ecology of aggressive behavior. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4: 117-138.
- KREBS C.J., 1979.- Dispersal, spacing behaviour, and genetics in relation to population fluctuations in the vole Microtus townsendii. Fortschr. Zool. 25: 61-77.
- LAWLOR T.E., 1982.- The evolution of body size in mammals: Evidence from insular populations in Mexico. Am. Nat. 123: 468-483.
- LIBOIS R.M., 1984.- Le régime alimentaire de la chouette effraie. Cahiers d'éthologie appliquée 4: 1-202.
- 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.
- LIDICKER W.Z., 1976.- Social behaviour and density regulation in house mice living in large enclosures. J. Anim. Ecol. 45: 677-697.
- LIDICKER W.Z. Jr, 1985.- Dispersal. pp.420-448 in "Biology of new world Microtus", R.H. Tamarin Ed.. special publication n°8 of the American Society of Mammalogists.
- LLOYD J.A., 1980.- Interaction of social structure and reproduction in populations of mice. pp 3-21 in "Biosocial mechanisms of population regulation", M.N. Cohen, R.S. Malpass et H.G. Klein Eds.. Yale Univ. Press.
- LO M. et MAYNART G., 1982.- Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN 92: 93-99.
- LOMOLINO M.V., 1982.- Species-Area and Species-Distance relationships of terrestrial mammals in the Thousand Islands region. Oecologia 54: 72-75.
- LOMOLINO M.V., 1984a.- Mammalian island biogeography: effects of area, isolation and vagility. Oecologia 61: 376-382.
- LOMOLINO M.V., 1984b.- Immigrant selection, predation and the distribution of Microtus pennsylvanicus and Blarina brevicauda on islands. Am. Nat. 119: 54-72.
- 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.
- MAC ARTHUR R.H. DIAMOND J.M. et KARR J.R., 1972.- Density compensation in island faunas. Ecology 53: 330-342.
- MACE G.M. HARVEY P.H. et CLUTTON-BROCK T.H. 1984.- Vertebrate home-range size and energetic requirements. pp.32-53 in "The ecology of animal movement", L.R. Swingland et P.J. Greenwood Eds, Oxford Science Publications.
- MAC NAB B.K., 1963.- Bioenergetics and the determination of home range size. Am. Nat. 97: 133-140.
- MAC NAB B.K., 1971.- On the ecological significance of Bergmann's rule. Ecology 52: 845-854.
- MAIGA M.S.. 1984.- Etude des bilans hydrique et énergétique de quelques rongeurs africains en captivité. Mammalia 48: 3-41.
- MARIUS C., 1977.- Notice explicative de la carte au 1/50.000 des Iles du Saloum (Sénégal). Rapport ORSTOM, Dakar-Hann, 47 pp.
- MARIUS C.. 1985.- Mangroves du Sénégal et de la Gambie: Ecologie, pédologie, géochimie, mise en valeur et aménagement. Edition de l'ORSTOM. 357 pp.
- MATTHEY R.. 1958.- Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). Acta Tropica 15: 97-117.
- MAYR E., 1942.- Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New-York.
- MAYR E., 1970.- Populations, species, and Evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- MAYR E.. 1982.- Speciation and macroevolution. Evolution 36: 1119-1132.
- MELTON R.H. 1982.- Body size and island Peromyscus: A pattern and a hypothesis. Evol. Theory 6: 113-126.
- MISONNE X. 1969.- African and Indo-australian Muridae. Evolutionary trends. Mus. Roy. Afrique Centr., Tevuren. Zool. 172: 1-219.
- MOLINIER R.. 1963.- La flore et la végétation de l'île de Port-Cros. La Terre et la Vie 110: 449-454.
- MOUTTE P. 1980.- Découverte de la flore. Cahiers du Parc National de Port-Cros n°2, 48pp.
- MORGAN G.S. et WOODS C.A. 1986.- Extinction and the zoogeography of West indian land mammals. Biol. J. Lin. Soc. 28: 167-203.

- MYERS J.H. 1974.- Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly islands, California. Ecology 55: 747-759.
- NÁVAJAS Y NAVARRO M. 1986.- Facteurs sélectifs et stochastiques de la différenciation de populations insulaires de Mus musculus domesticus: analyse à divers niveaux d'intégration (génomé, individu, population). Thèse de doctorat, USTL Montpellier, 91pp.
- NAVAJAS Y NAVARRO M. et CHEYLAN G.. 1986.- Evolution de populations insulaires de Mus musculus domesticus et Rattus rattus. Actes du Coll. Nat. CNRS "Biologie des Populations", Univ. Cl. Bernard, Lyon I: 442-446.
- NEWMARK W.D.. 1986.- Species-area relationship and its determinants for 3ammals in western North American parks. Biol. J. Lin. Soc. 28: 83-98.
- NORMAN F.L, et BAUDINEITE R.V. 1969.- Water economy and salt balance of an insular population of Rattus rattus Linnaeus. J. Mamm 50: 487-493.
- 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.
- PARRY G.D. 1981.- The meanings of r- and K-selection. Oecologia 48: 260-264.
- 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.
- 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. 1977.- Les rats à mamelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: Mastomys erythroleucus (Temminck, 1853) et Mastomys huberti (Wroughton, 1908). Mammalia 41: 441-444.
- PIANKA E.R.. 1970.- On r- and K- selection. Am Nat. 104: 592-597.
- POULET A., HUBERT B. et ADAM F., 1979.- Dynamique des populations de Rongeurs et développement de l'agriculture dans la zone sahéenne. Compte-Rendu du Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical, Marseille: 773-799.
- POULIQUEN O. 1987.- Thèse de Doctorat, USTL Montpellier, en préparation.
- PRESTON F.W. 1962.- The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology 43: 185-215; 410-432.
- REDFIELD J.A. 1976.- Distribution, abundance, size and genetic variation of Peromyscus maniculatus on the Gulf Islands of British Columbia. Can. J.

- Zool. 54: 463-474.
- REES J.W. 1970.- A multivariate morphometric analysis of divergence in skull morphology among geographically contiguous and isolated groups of white-tailed deer (Odocoileus virginianus) in Michigan. Evolution 24: 220-229.
- REICH L.M. et TAMARIN R.H.. 1984.- Social dynamics and multiple capture trap associations of Meadow voles (Microtus pennsylvanicus). Z. Säugetierkunde 49: 326-334.
- REICH L.M. et TAMARIN R.H. 1984b.- Multiple capture trap associations of meadow voles (Microtus pennsylvanicus). J. Mamm. 65: 85-90.
- ROTH V.L. et KLEIN M.S.. 1986.- Maternal effects on body size of large insular Peromyscus maniculatus: Evidence from embryo transfer experiments. J. Mamm 67: 37-45.
- ROUX M.. 1985.- Algorithmes de classification. Masson Ed., Paris, 151pp.
- ROWE F.P. et REDFERN R.. 1969.- Aggressive behaviour in related and unrelated wild house mice (Mus musculus L.). Ann. Appl. Biol. 64: 425-431.
- SAINT GIRONS M.C. 1973.- Les mammifères de France et du Bénélux. Doin Ed, Paris.
- SANGES M. et ALCOVER J.A. 1980.- Noticia sobre la microfauna vertebrada holocénica de la grotta Su Guanu o Gonagosula (Olivena, Sardènyia). Endins 7: 57-62.
- SHEPPE W. 1965.- Island populations and gene flow in the deer mouse, Peromyscus leucopus. Evolution 19: 480-495.
- 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.
- SLADE N.A.. 1976.- Analysis of social structure from multiple capture data. J. Mamm. 57: 790-795.
- SONDAAR P.Y.. 1977.- Insularity and its effect on mammal evolution, in "Major patterns in vertebrate evolution", M.K. HECHT, P.C. GOODY et B.M. HECHT Ed. Plenum Press, New-York, pp671-707.
- SPITZ F. 1963.- Etude des densités de population de Microtus arvalis Pall. à S^t Michel-en-l'Herm (Vendée. Mammalia 27: 497-531.
- SPITZ F.. 1969.- L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In "Problèmes d'Ecologie: L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres." Masson, Paris: 153-188.
- SPITZ F. 1972.- Démographie du campagnol des champs Microtus arvalis en Vendée. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris VI.

- STEARNS S.C., 1980.- A new view of life-history evolution. Oikos 35: 266-281.
- STENSETH N.C. 1984.- Causes and consequences of dispersal in small mammals. pp.63-101, in "The ecology of animal movement", I.R. Swingland et P.J. Greenwood Eds, Oxford Science Publications.
- SULLIVAN T.P., 1977.- Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, Peromyscus maniculatus. Ecology 58: 964-978.
- TAKADA Y. 1985.- Demography in island and mainland populations of the feral house mouse Mus musculus molossinus. J. Mamm. Soc. Japan 10: 179-191.
- TAMARIN R.H. 1977a.- Reproduction in the island beach vole, Microtus breweri, and the mainland meadow, Microtus pennsylvanicus, in Southeastern Massachusetts. J. Mamm. 58: 536-548.
- TAMARIN R.H. 1977b.- Dispersal in island and mainland voles. Ecology 58: 1044-1054.
- TAMARIN R.H. 1978.- Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice. A. Nat. 112: 545-555.
- TAMARIN R.H. 1980.- Dispersal and population regulation in rodents. pp 117-133 in "Biosocial mechanisms of population regulation", M.N. Cohen, R.S. Malpass et H.G. Klein Eds. Yale Univ. Press.
- TAMARIN R.H., 1984.- Animal population regulation through behavioral interactions. pp 698-720 in "Advances in the study of mammalian behavior", Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. n°7.
- THALER L. 1973.- Nanisme et gigantisme insulaire. La Recherche 37: 741-750.
- THIBAUT J.C., DELAUGERRE M. CHEYLAN G., GUYOT L et MINICONI R. 1987.- Les vertébrés terrestres non domestiques des îles Lavezzi (Sud de la Corse). Bulletin Mensuel de la Société Linéenne de Lyon 56: 73-152.
- THILMANS G. et DESCAMPS C. 1982.- Amas et tumulus coquilliers du delta du Saloum. Mémoires de l'IFAN n°92: 31-50.
- THODAY J.M. et BOAM T.B. 1959.- Effects of disruptive selection II: polymorphism and divergence without isolation. Heredity 13: 205-218.
- THOHARI M. 1983.- Méthodes d'étude des populations naturelles de Muridés. Thèse de 3^{ème} cycle, Univ. Montpellier, 276pp.
- TROMBULAK S.C. 1985.- The influence of interspecific competition on home range size in Chipmunks (Eutamias). J. Mamm. 66: 329-337.
- VAN DER STRAETEN E. 1979.- Biometrical relationship between Praomys, Myomys, Mastomys and Myomyscus (=Praomys complex) (Mammalia, Muridae). Afr. Small Mam. Newsl. 3: 27-30.

- VAUGHAN T.A. et SCWARTZ S.T., 1980.- Behavioral ecology of an insular woodrat. J. Mamm. 61: 205-218.
- VEENSTRA A.J.F., 1958.- The behaviour of the multimammate mouse, Rattus (Mastomys) natalensis. Anim. behav. 3: 195-206.
- VERHAGEN R. et VERHEYEN W.N., 1982.- Multiple captures as an indicator of social relations in the Wood Mouse and the Bank Vole. Acta Theriol. 27: 231-241.
- VIGNE J.D. et ALCOVER J.A., 1985.- Incidence des relations historiques entre l'homme et l'animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. 110^{ème} congrès national des sociétés savantes, Montpellier, Sciences, fasc.II: 79-91.
- WAYNE R.K. et O'BRIEN S.J., 1986.- Empirical demonstration that structural gene and morphometric variation of mandible traits are uncoupled between mouse strains. J. Mamm. 67: 441-449.
- WEBB W.L., 1965.- Small mammal populations on islands. Ecology46: 479-486.
- WHITE M.J.D., 1968.- Models of speciation. Science 159: 1065-1070.
- WILCOX B.A., 1978.- Supersaturated island faunas: a species-age relationship for lizards on post-pleistocene land-bridge islands. Science 199: 996-998.
- WILSON A.C., BUSH G.L. CASE S.M. et KING M.C., 1975.- Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 72: 5061-5065.
- WRIGHT S.J., 1985.- How isolation affects rates of turnover of species on islands. Oikos 44: 331-340.
- ZIMMERMANN F., GERARD H. et CHARLES-DOMINIQUE P., 1976.- Le radio-tracking des Vertébrés: conseils et technique d'utilisation. Terre et Vie 30: 309-346.

ANNEXES

MAI 84

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	26,1±18,7 (40)	18,3±10,2 (12)	22,0±17,8 (52)
Juveniles	-	32,2±13,6 (8)	32,2±13,6 (8)
Total	26,1±18,7 (40)	23,9±13,5 (20)	24,0±17,1 (60)

OCTOBRE 84

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	37,4±20,3 (21)	40,5±24,1 (6)	38,1±21,2 (27)
Juveniles	37,0±17,0 (2)	28,0 (1)	34,0±14,5 (3)
Total	37,4±20,3 (23)	38,7±22,8 (7)	37,7±20,7 (30)

JANVIER 85

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	26,3±20,4 (42)	20,3±11,1 (28)	23,9±17,5 (70)
Juveniles	33,7±25,6 (7)	10,0±0,0 (4)	25,1±23,4 (11)
Total	27,4±21,4 (49)	19,0±10,9 (32)	24,1±18,4 (81)

AVRIL 85

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	19,2±24,9 (88)	22,1±30,8 (45)	20,2±27,1 (133)
Juveniles	18,7±17,6 (15)	13,2±7,3 (10)	16,5±14,7 (25)
Total	19,1±24,0 (103)	20,1±28,4 (55)	19,5±25,6 (158)

JUILLET 85

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	33,4±40,5 (45)	19,9±20,7 (28)	28,2±34,9 (73)
Juveniles	-	-	-
Total	33,4±40,5 (45)	19,9±20,7 (28)	28,2±34,9 (73)

OCTOBRE 85

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	42,6±27,5 (43)	21,7±26,4 (44)	32,1±28,9 (87)
Juveniles	16,0±6,0 (2)	16,0±16,0 (2)	16,0±12,1 (4)
Total	41,4±27,5 (45)	21,5±26,0 (46)	31,4±28,5 (91)

JANVIER 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	22,1±16,9 (219)	21,4±18,5 (224)	21,8±17,7 (443)
Juveniles	23,5±11,8 (28)	15,4±9,4 (23)	19,9±11,5 (51)
Total	22,3±16,4 (247)	20,9±17,9 (247)	21,6±17,2 (494)

AVRIL 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	25,3±31,4 (219)	17,6±13,2 (171)	21,9±25,4 (390)
Juveniles	11,8±6,9 (9)	13,7±10,9 (8)	12,7±9,1 (17)
Total	24,7±31,0 (228)	17,4±13,1 (179)	21,5±25,0 (407)

JUILLET 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	19,0±17,2 (176)	18,4±14,2 (114)	18,8±16,1 (290)
Juveniles	-	-	-
Total	19,0±17,2 (176)	18,4±14,2 (114)	18,8±16,1 (290)

OCTOBRE 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	30,9±26,9 (42)	20,4±16,2 (49)	25,2±22,4 (91)
Juveniles	-	-	-
Total	30,9±26,9 (42)	20,4±16,2 (49)	25,2±22,4 (91)

Tab I : Distance de Recaptures Successives (DRS) des M. erythroleucus de l'île de la Madeleine.

M AI 84

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	40,1±24,5 (19)	19,7±12,3 (7)	34,6±23,7 (26)
Juveniles	-	35,3±14,4 (6)	35,3±14,4 (6)
Total	40,1±24,5 (19)	26,9±15,4 (13)	33,2±23,6 (32)

JANVIER 85

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	36,2±21,5 (24)	23,7±11,8 (18)	30,8±19,0 (42)
Juveniles	37,8±31,0 (5)	15,0±5,0 (2)	31,3±28,3 (7)
Total	36,4±23,4 (29)	22,8±11,6 (20)	30,7±20,9 (49)

JUILLET 85

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	46,8±41,9 (22)	27,4±26,0 (16)	38,6±37,3 (38)
Juveniles	-	-	-
Total	46,8±41,9 (22)	27,4±26,0 (16)	38,6±37,3 (38)

JANVIER 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	31,1±19,6 (99)	33,3±22,5 (97)	32,2±21,1 (196)
Juveniles	25,6±12,0 (20)	18,0±11,4 (14)	22,4±12,3 (34)
Total	30,2±18,6 (119)	31,4±22,0 (111)	30,8±20,3 (230)

JUILLET 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	27,7±20,9 (87)	25,8±16,2 (56)	26,9±19,2 (143)
Juveniles	-	-	-
Total	27,7±20,9 (87)	25,8±16,2 (56)	26,9±19,2 (143)

OCTOBRE 84

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	48,1±29,2 (14)	63,3±25,7 (3)	50,8±29,2 (17)
Juveniles	37,0±17,0 (2)	28,0 (1)	34,0±14,5 (3)
Total	46,7±28,2 (16)	54,5±27,0 (4)	48,3±28,2 (20)

AVRIL 85

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	36,6±37,6 (33)	42,3±45,1 (18)	38,6±40,5 (51)
Juveniles	25,7±18,6 (9)	17,4±8,1 (7)	22,1±15,5 (16)
Total	34,3±34,7 (42)	35,4±40,1 (25)	34,7±36,8 (67)

OCTOBRE 85

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	54,3±50,0 (22)	40,1±36,2 (19)	47,7±39,5 (41)
Juveniles	16,0±6,0 (2)	16,0±16,0 (2)	16,0±12,1 (4)
Total	51,1±40,7 (24)	37,8±35,5 (21)	44,9±38,9 (45)

AVRIL 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	38,4±41,1 (104)	26,0±16,7 (73)	33,3±33,9 (177)
Juveniles	16,3±6,6 (6)	15,6±11,6 (5)	16,0±9,2 (11)
Total	37,2±40,3 (110)	25,3±16,7 (78)	32,3±33,2 (188)

OCTOBRE 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	36,7±30,1 (28)	26,1±17,0 (30)	31,2±24,8 (58)
Juveniles	-	-	-
Total	36,7±30,1 (28)	26,1±17,0 (30)	31,2±24,8 (58)

Tab III: Distance Maximale de Recapture (DMR) des M. erythroleucus de l'île de la Madeleine.

DECEMBRE 85

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	13,2±9,3 (10)	26,1±18,0 (7)	18,5±15,0 (17)
Juveniles	20,0±9,9 (4)	3,3±4,7 (3)	12,9±11,6 (7)
Total	15,1±9,9 (14)	19,3±18,5 (10)	16,9±14,3 (24)

AVRIL 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	12,2±10,3 (39)	8,8±7,1 (26)	10,8±9,3 (65)
Juveniles	10,1±10,1 (26)	8,6±10,2 (20)	9,4±10,2 (46)
Total	11,3±10,3 (65)	8,7±8,6 (46)	10,3±9,7 (111)

JUILLET 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	9,6±7,3 (25)	5,7±8,2 (6)	8,8±7,6 (31)
Juveniles	0 (1)	6,3±6,5 (6)	5,4±6,4 (7)
Total	9,2±7,4 (26)	6,0±7,4 (12)	8,2±7,5 (38)

OCTOBRE 86

DRS (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	26,0±4,0 (2)	9,1±7,3 (19)	10,7±8,6 (21)
Juveniles	-	-	-
Total	26,0±4,0 (2)	9,1±7,3 (19)	10,7±8,6 (21)

Tab II : Distance de Recaptures Successives (DRS) des M. erythroleucus de Bandia.

DECEMBRE 85

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	17,1±9,5 (7)	26,1±18,0 (7)	21,6±15,1 (14)
Juveniles	23,3±9,3 (3)	3,3±4,7 (3)	13,3±12,4 (6)
Total	19,0±9,8 (10)	19,3±18,5 (10)	19,2±14,8 (20)

AVRIL 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	14,6±14,6 (24)	12,5±9,0 (15)	13,8±12,8 (39)
Juveniles	11,6±10,3 (20)	8,9±10,3 (17)	10,4±10,4 (37)
Total	13,2±12,9 (44)	10,6±9,9 (32)	12,1±11,8 (76)

JUILLET 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	10,9±6,9 (21)	5,6±8,2 (6)	9,8±7,6 (27)
Juveniles	0 (1)	6,0±6,2 (4)	4,8±6,0 (5)
Total	10,4±7,2 (22)	5,8±7,5 (10)	9,0±7,6 (32)

OCTOBRE 86

DMR (m)	Mâles	Femelles	Total
Adultes	26,0±4,0 (2)	11,8±6,8 (11)	14,0±8,3 (13)
Juveniles	-	-	-
Total	26,0±4,0 (2)	11,8±6,8 (11)	14,0±8,3 (13)

Tab IV : Distance Maximale de Recapture (DMR) des M. erythroleucus de Bandia.

Mai 84

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	839+682 (18)	523+344 (11)	719+597 (29)
Juveniles	-	550+50 (2)	550+50 (2)
Total	839+682 (18)	527+317 (13)	708+579 (31)

Octobre 84

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	857+607 (15)	1300+864 (3)	931+677 (18)
Juveniles	-	500 (1)	500 (1)
Total	857+607 (15)	1100+825 (4)	908+666 (19)

Janvier 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	675+423 (28)	475+244 (18)	597+376 (46)
Juveniles	200 (1)	250+50 (2)	233+47 (3)
Total	659+424 (29)	452+237 (20)	574+375 (49)

Avril 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	809+1261 (37)	924+1233 (19)	848+1253 (56)
Juveniles	590+490 (5)	317+107 (6)	441+366 (11)
Total	783+1198 (42)	778+1107 (25)	781+1165 (67)

Juillet 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	868+809 (22)	447+310 (15)	697+686 (37)
Juveniles	-	-	-
Total	868+809 (22)	447+310 (15)	697+686 (37)

Octobre 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	1437+1678 (24)	676+488 (19)	1101+1334 (43)
Juveniles	200 (1)	300+200 (2)	267+170 (3)
Total	1388+1661 (25)	652+478 (21)	1044+1307 (46)

Janvier 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	660+520 (101)	625+389 (98)	648+460 (199)
Juveniles	490+339 (20)	404+256 (14)	454+311 (34)
Total	632+499 (121)	597+382 (112)	620+447 (233)

Avril 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	832+1162 (103)	579+404 (73)	727+934 (176)
Juveniles	329+106 (7)	400+410 (5)	358+279 (12)
Total	800+1131 (110)	567+407 (78)	703+911 (188)

Juillet 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	540+401 (87)	504+358 (57)	526+385 (144)
Juveniles	-	-	-
Total	540+401 (87)	504+358 (57)	526+385 (144)

Octobre 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	646+488 (28)	472+235 (30)	556+399 (58)
Juveniles	-	-	-
Total	646+488 (28)	472+235 (30)	556+399 (58)

Tab V : Domaines Vitaux des Mastomys erythroleucus de l'île de la Madeleine (à partir des individus à nombre de captures > 2).

Mai 84

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	1000+724 (13)	962+54 (4)	991+633 (17)
Juveniles	-	-	-
Total	1000+724 (13)	962+54 (4)	991+633 (17)

Octobre 84

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	1410+741 (5)	1700+800 (2)	1493+770 (7)
Juveniles	-	-	-
Total	1410+741 (5)	1700+800 (2)	1493+770 (7)

Janvier 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	771+460 (14)	585+257 (10)	694+399 (24)
Juveniles	-	300 (1)	300 (1)
Total	771+460 (14)	559+258 (11)	678+399 (25)

Avril 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	991+1431 (27)	1090+1339 (15)	1026+1399 (42)
Juveniles	687+503 (4)	300+100 (2)	558+453 (6)
Total	952+1351 (31)	997+1283 (17)	968+1328 (48)

Juillet 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	1061+972 (13)	562+384 (8)	871+837 (21)
Juveniles	-	-	-
Total	1061+972 (13)	562+384 (8)	871+837 (21)

Octobre 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	2093+1926 (14)	204+510 (13)	1465+1575 (27)
Juveniles	-	-	-
Total	2093+1926 (14)	704+510 (13)	1465+1575 (27)

Janvier 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	768+565 (72)	718+398 (73)	745+487 (145)
Juveniles	729+475 (7)	608+237 (6)	673+389 (13)
Total	773+556 (79)	699+384 (79)	733+481 (155)

Avril 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	1062+1382 (66)	649+421 (56)	872+1076 (122)
Juveniles	367+62 (3)	750+450 (2)	520+344 (5)
Total	1032+1359 (69)	653+423 (58)	862+1062 (127)

Juillet 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	613+433 (53)	611+397 (35)	612+419 (88)
Juveniles	-	-	-
Total	613+433 (53)	611+397 (35)	612+419 (88)

Octobre 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	830+543 (10)	510+206 (15)	638+410 (25)
Juveniles	-	-	-
Total	830+543 (10)	510+206 (15)	638+410 (25)

Tab VI : Domaines Vitaux des Mastomys erythroleucus de l'île de la Madeleine (à partir des individus à nombre de captures > 3).

Décembre 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	400+250 (8)	329+130 (7)	367+206 (15)
Juveniles	150+50 (2)	400+141 (3)	300+167 (5)
Total	350+246 (10)	350+138 (10)	350+199 (20)

Avril 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	354+378 (25)	269+149 (16)	321+312 (41)
Juveniles	226+125 (19)	200+115 (15)	215+122 (34)
Total	299+303 (44)	235+138 (31)	273+251 (75)

Juillet 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	245+97 (21)	167+94 (6)	228+102 (27)
Juveniles	100 (1)	175+83 (4)	160+80 (5)
Total	239+100 (22)	170+90 (10)	217+102 (32)

Octobre 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	400+0 (2)	264+121 (11)	285+121 (13)
Juveniles	-	-	-
Total	400+0 (2)	264+121 (11)	285+121 (13)

Tab VII: Domaines Vitaux des Mastomys erythroleucus de Bandia (à partir des individus à nombre de captures > 2).

Décembre 85

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	-	433+62 (3)	433+62 (3)
Juveniles	-	300 (1)	300 (1)
Total	-	400+79 (4)	400+79 (4)

Avril 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	555+522 (10)	371+148 (7)	479+421 (17)
Juveniles	160+80 (5)	167+94 (3)	162+86 (8)
Total	423+467 (15)	310+164 (10)	378+380 (25)

Juillet 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	250+108 (3)	-	250+108 (3)
Juveniles	-	200+100 (2)	200+100 (2)
Total	250+108 (3)	200+100 (2)	230+108 (5)

Octobre 86

	Mâles	Femelles	Total
Adultes	-	350+106 (4)	350+106 (4)
Juveniles	-	-	-
Total	-	350+106 (4)	350+106 (4)

Tab VIII Domaines Vitaux des Mastomys erythroleucus de Bandia (à partir des individus à nombre de captures > 3).

ANNEE: 1987

AUTEUR: GRANJON Laurent

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC (MONTPELLIER II)

RESUME:

Les traits démographiques, biométriques et éco-éthologiques associés au syndrome d'insularité chez les Rongeurs Muridés sont discutés à travers les exemples de Rattus rattus en région ouest-méditerranéenne, Mastomys erythroleucus et Mastomys huberti au Sénégal. Un ensemble de caractéristiques démographiques est responsable de la stabilité à haute densité des populations insulaires, en particulier chez R. rattus et M. erythroleucus: meilleure survie individuelle, réduction de l'investissement reproductif... La différenciation biométrique des populations insulaires de ces deux espèces se fait dans le sens d'une augmentation de taille, phénomène très généralement rencontré chez les Rongeurs. En revanche, les individus des populations de M. huberti habitant les fles du Saloum se distinguent par une taille relativement plus faible que leurs homologues continentaux.

L'étude de la structure spatiale et des relations interindividuelles dans les populations insulaires de M. erythroleucus et R. rattus indique que, probablement du fait de la plus grande fréquence de contacts entre les individus, les interactions sont de nature beaucoup moins agonistique que sur le continent, ceci semblant témoigner d'une meilleure reconnaissance interindividuelle. Les populations insulaires de M. huberti ne montrent pas cette différence d'organisation par rapport aux populations continentales de l'espèce.

D'après cet ensemble d'observations, il apparaît que l'insularité, par l'intermédiaire des pressions de sélection (ou plutôt de leur relâchement) qui y sont associées amène la modification d'un ensemble de traits éco-démographiques dans les populations de Rongeurs. Ceci conduit à la mise en place d'une structure spatiale nouvelle, à l'origine d'une évolution des relations interindividuelles, qui participe en retour à la régulation démographique de ces populations.

MOTS-CLES:

Insularité

Rattus rattus

Mastomys erythroleucus

Mastomys huberti

Eco-éthologie

Région méditerranéenne

Sénégal

Evolution