

Laurent GRANJON

ECO-ETHOLOGIE EVOLUTIVE DE LA  
POPULATION DE RATS  
A MAMMELLES MULTIPLES

(*Mastomys erythroleucus* Temminck, 1853)

DE L'ILE MADELEINE (Sénégal)

Laboratoire Zoologie

AVRIL 1986

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE

POUR LE DEVELOPPEMENT EN COOPERATION

— CENTRE DE DAKAR-HANN —



- Remerciements -

Je tiens à remercier ici Mr A.R. DUPUY, Directeur des Parcs Nationaux au Sénégal, qui a permis la réalisation de ce travail, ainsi que le Conservateur et l'ensemble des gardes du Parc National des Îles Madeleines pour leur aide logistique.

Depuis Mayr (1942, 1982), le mode de spéciation le plus communément reconnu dans les populations animales est celui de la spéciation allopatrique (ou péripatrique), dans lequel "une nouvelle espèce se développe si une population qui a été isolée géographiquement de l'espèce parentale acquiert, pendant cette période d'isolement, des caractéristiques qui lui assurent l'isolement reproductif lorsque les barrières disparaissent" (Mayr 1942). Le processus génétique accompagnant cet événement serait alors le suivant (Mayr 1982): 1. L'échantillon ainsi isolé ne présente qu'une partie de la variabilité génétique de la population-mère; 2. La reproduction à l'intérieur de cette propagule fondatrice tend à augmenter l'homozygotie et expose les allèles récessifs à la sélection; 3. La cohésion interne du génôme se trouve perturbée par l'élimination de certaines associations alléliques; 4. La population ainsi "déséquilibrée" doit occuper les niches vacantes de l'environnement nouvellement isolé; 5. La réorganisation génétique a pu être suffisante pour promouvoir l'acquisition de modifications morphologiques (ou d'une autre nature); 6. Les pressions de sélection du nouvel environnement de la population fondatrice s'exercent sur elle et peuvent provoquer une "révolution génétique" à l'origine de la création de la nouvelle espèce. Cette révolution génétique reste un phénomène graduel, qui peut prendre des milliers, voire des dizaines de milliers d'années, ce qui n'en représente pas moins un phénomène rapide à l'échelle des temps géologiques, la vitesse d'évolution des populations étant par ailleurs inversement corrélée à leur taille.

Il apparaît rapidement à partir de là que les populations insulaires représentent autant de cas très propices à l'étude de tels phénomènes évolutifs. En effet, la plupart du temps, peuvent être estimés la durée d'isolement des populations, l'intensité du flux génique les unissant à la source de colonisation, et les caractéristiques environnementales dans lesquelles évoluent les populations considérées. Les communautés insulaires présentent en effet un certain nombre de particularités qui ont été rassemblées en une "théorie de la biogéographie insulaire" (Mac Arthur et Wilson 1967); l'une de ces particularités est la simplification des biocénoses et des relations interspécifiques sur les îles, ce qui rend plus facilement abordables les études portant sur une population donnée. A ce titre, les îles représentent en quelque sorte des intermédiaires entre les situations complètement contrôlées rencontrées en laboratoire ou en captivité, et les situations très complexes des biocénoses continentales.

Dans le cas précis qui nous intéresse ici, parallèlement à l'étude de la biologie des populations insulaires de Rats noirs (*Rattus rattus*) en région méditerranéenne (Cheylan 1984, Cheylan et Granjon, 1986), un programme concernant les populations du genre *Mastomys* vivant dans les îles du Sénégal a été entrepris dans le but de donner une portée plus générale aux résultats concernant ces populations de Muridés en situation

insulaire. Deux espèces de *Mastomys* étaient jusqu'à présent connues du Sénégal (Petter 1970): *M. erythroleucus* et *M. huberti*. Il se confirme qu'une troisième espèce s'y trouverait, que l'on peut nommer *M. cf natalensis* (Duplantier, à paraître). Des deux espèces connues jusqu'alors, *M. erythroleucus* a colonisé l'île Madeleine au large de Dakar, alors que c'est *M. huberti* que l'on trouve dans les îles sableuses du delta du Saloum (cf fig 1). Cette population de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine apparaît comme le type même de la population insulaire d'implantation ancienne et est donc bien indiquée pour tester quelques unes des hypothèses sur l'évolution des populations en situation d'isolement.

L'approche employée ici sera essentiellement éco-éthologique, par l'intermédiaire d'une part des données de dynamique de population sensu lato recueillies en milieu naturel, et d'autre part des données comportementales à partir d'expériences menées sur le terrain et en captivité. Alors que les résultats concernant l'écologie et la dynamique des populations continentales de *M. erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne sont maintenant assez nombreux, aucune étude sur l'éthologie de cette espèce n'a été réalisée. Autant que possible, les données concernant la population insulaire seront comparées à celles d'échantillons continentaux. Les premiers résultats d'analyses biométriques et génétiques seront également exposés, le tout après une présentation complète des sites d'étude et de la méthodologie employée.

## A - PRESENTATION DU MILIEU

### 1) Situation et historique



Fig. 1: Carte de situation des principaux sites (soulignés) de l'étude

Situées à l'ouest de la presqu'île du Cap Vert (Fig 1), à 2 km du point continental le plus proche (pointe de Fann), les îles de la Madeleine sont constituées d'une île principale -Ile Madeleine ou île aux serpents (Fig 2)- d'une superficie d'une quinzaine d'hectares et d'une altitude maximale de 30 mètres, et d'un groupe d'îlots dont la surface totale dépasse à peine 1 ha. Ces îlots, les îlots Lougne (27 m d'altitude maximale), sont distants de la grande île de 250 m. Ils n'abritent aucun rongeur. L'ensemble de ces îles est soumis au climat de type sahélo-soudanien avec alternance entre une courte saison des pluies (de Juillet à Octobre) et une longue saison sèche (d'Octobre à Juin). Du fait de l'influence océanne, l'humidité nocturne est souvent très importante sur l'île.

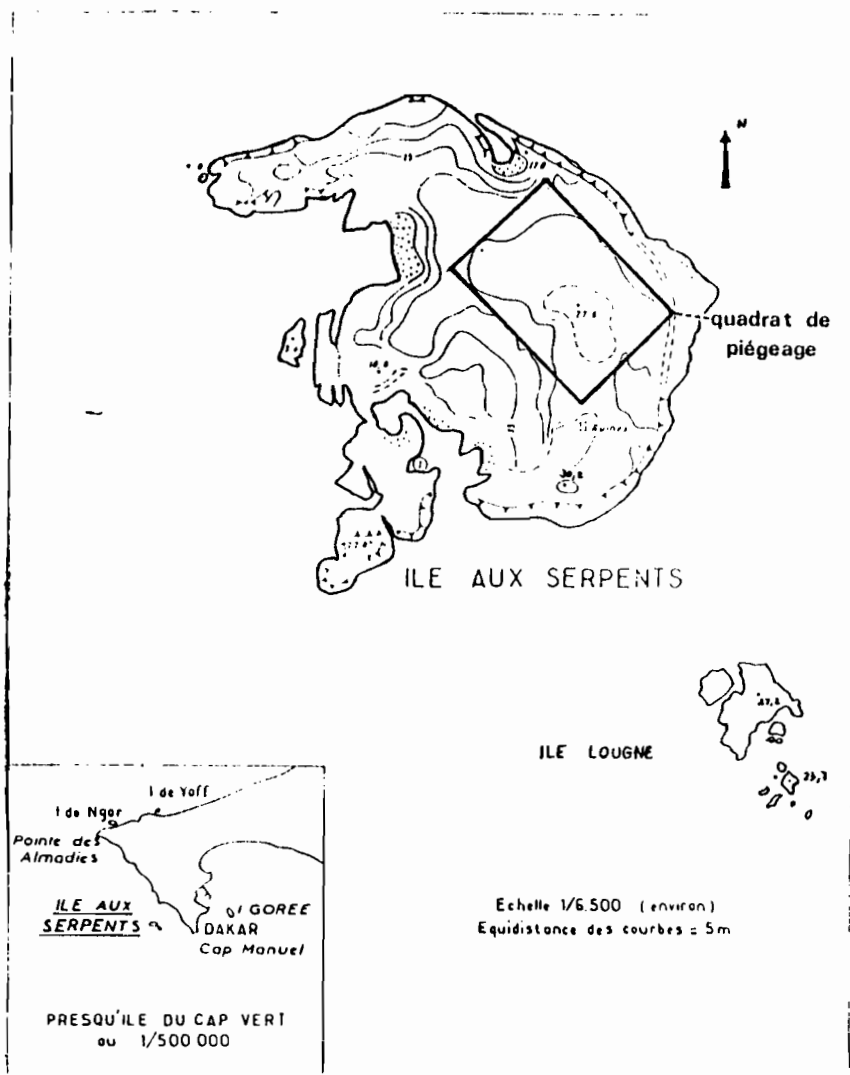


Fig. 2: Carte des îles de la Madeleine (d'après Descamps et Barbey, 1968)

D'un point de vue géologique, ces îles sont le résultat de l'activité volcanique qui a régné à la fin du tertiaire (Oligo-miocène: -35,5 à -5,3 M.A.), au niveau de la presqu'île du Cap Vert: au même titre que les formations de la pointe de Fann, du Cap Manuel, et de l'île de Gorée, elles représentent les "témoins d'un ensemble volcanique plus vaste, maintenant démantelé par l'érosion" (Crévola 1982); Ces 4 "témoins" géologiques sont d'ailleurs séparés par des fonds rocheux peu profonds, et une ligne de hauts fonds (6 m de profondeur moyenne) relie ainsi les îles de la Madeleine au continent. Les variations du niveau marin au quaternaire indiquent qu'entre 28000 et 8000 ans BP, ces fonds étaient exondés. On peut donc penser que l'homme pouvait alors s'y rendre à pied mais l'absence de vestiges paléolithiques ne permet pas de parler d'une colonisation humaine plus ou moins permanente à cette époque. Par contre, les vestiges néolithiques sont nombreux et on peut penser qu'une activité humaine assez régulière s'est développée sur l'île autour de 3000 ans BP (Descamps 1982). Cette activité a pu se poursuivre, de façon plus ou moins épisodique, jusque vers 1000 ans BP (restes de coquilles, tessons de céramiques...). Par la suite, les îles de la Madeleine seront abordées lors des premières navigations portugaises sur la côte occidentale d'Afrique au milieu du 15ème siècle (Descamps 1982, Delcourt 1984). Des essais de cultures, d'élevage et d'habitation humaine s'y succéderont alors sans réel

succès jusqu'à récemment. Finalement, en janvier 1976, les îles de la Madeleine furent décrétées Parc National, la superficie totale de ce Parc représentant une cinquantaine d'hectares, soit la surface des îles plus une zone marine de 50 mètres autour des côtes.

## 2) La biocénose insulaire

### a- Botanique et physionomie végétale

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

- appauvrissement net en espèces: sur à peu près 100 espèces communes sur le Cap Vert, une cinquantaine seulement sont retrouvées sur l'île, avec quelques absences particulièrement étonnantes (Combrétacées, Mimosacées...).

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

- 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 principale, lieu du suivi de la population de Rongeurs. Ainsi *Andropogon gayanus* (Poacée), *Boscia senegalensis* (Capparidacée), *Jatropha curcas* (Euphorbiacée) et, de façon plus localisée, *Cissus quadrangularis* (Vitacée) et *Euphorbia balsamifera* (Euphorbiacée) constituent-ils l'association prédominante du site. La physionomie de l'ensemble, au niveau du quadrat de piégeage, est essentiellement de type herbacé-buissonnant, avec quelques zones arbustives. Le recouvrement est assez important, après la saison des pluies tout au moins. A ce moment en effet, les Poacées et autres graminées forment des tapis très épais et denses. En fin de saison sèche, le recouvrement végétal est bien moindre, après l'assèchement et la quasi-disparition des plantes annuelles.

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

### b- Faune

La zoocénose insulaire se caractérise également par une réduction du nombre des espèces présentes. Parmi les insectes, termites, et fourmis dominent 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 aethurus*), qui ne niche nulle part ailleurs sur la côte ouest-africaine. Une importante colonie de grands cormorans (*Phalacrocorax carbo*) se reproduit également sur les îles de la Madeleine, et de

nombreuses espèces marines viennent se nourrir dans les eaux très poissonneuses du site.

En ce qui concerne les mammifères, une colonie de chauve-souris (Roussettes) occupe régulièrement une grande cavité sur les îlots Lougne. Les mammifères terrestres ne sont représentés que par une espèce, celle qui nous intéresse ici: le rat à mamelles multiples, *Mastomys erythroleucus*, qui peut donc se développer dans ce milieu en l'absence totale de compétiteurs directs. La pression de prédation sur ce rongeur est également faible par rapport à ce qu'elle est sur le continent où l'on trouve nombre de petits carnivores (civettes, genettes, renards etc...) et de rapaces nocturnes. Sur l'île, seule la couleuvre siffiante (*Psammophis phillipsi*) et, dans une moindre mesure, le corbeau-pie (*Corvus albus*) et le milan noir (*Milvus nigrans*) peuvent constituer des prédateurs potentiels pour les *Mastomys*. Il apparaît donc que cette situation est radicalement différente de celle rencontrée sur le continent, où *M. erythroleucus* est souvent trouvé en compagnie d'autres espèces de rongeurs: 17 espèces recensées à Bandia par Hubert (1977), les principales étant *Tatera gambiana*, *Tatera guineae*, *Taterillus gracilis*, *Taterillus pygargus*, *Arvicanthis niloticus* et *Myomys daltoni*. La situation est semblable dans la région des Niayes, où l'on trouve en plus l'autre espèce de *Mastomys*: *M. huberti*.

Les populations de *M. erythroleucus* de ces 2 sites (Bandia et Niayes, cf Fig 1) constitueront les deux principaux échantillons continentaux de référence par rapport à la population insulaire. La description du site de Bandia ainsi que certains des résultats concernant l'écologie de cette population se trouvent dans Hubert (1977) et Hubert et coll (1981).



## B - MATERIEL ET PROTOCOLES

### 1) Le piégeage

Trois protocoles de piégeage différents ont été utilisés ici, chacun à des fins bien déterminées:

#### a- La capture-recapture sur quadrat

Cette méthode consiste à quadriller une surface donnée de pièges disposés selon une maille carrée préalablement définie. Chaque piège se trouve ainsi à l'intersection d'une ligne et d'une colonne et est localisé au niveau d'un jalon numéroté. Ainsi, sur l'île Madeleine, 408 pièges (24 x 17) espacés de 10 m recouvrent une surface de 3,7 ha (160 x 230m) (fig 2). A Bandia, 441 pièges (21 x 21), à intervalle de 10 m également, couvrent 4 ha (200 x 200m). Cette standardisation permet de comparer les résultats obtenus en limitant les biais possibles, certains étant difficilement évitables (influence du marquage, de la maille de piégeage...) (Duplantier et coll. 1984).

Une session de piégeage sur quadrat correspond à 5 nuits successives de capture: les pièges sont appâtés à la pâte d'arachide tous les soirs et relevés tous les matins. Les animaux pris sont pesés, sexés et marqués individuellement par amputation de phalanges aux pieds postérieurs et entailles aux oreilles, selon un code défini et en vue de leur reconnaissance ultérieure. Ils sont ensuite relâchés et peuvent donc être recapturés lors des jours suivants. Ce protocole permet de déterminer la densité de population dans la zone étudiée, ainsi que les déplacements individuels, comme on le verra plus loin.

Les pièges utilisés sont de type Firobind (pièges grillagés à socle en bois de 25x8x8cm) ou Manufrance (pièges à barreaux métalliques de 26x9x10cm).

Le calendrier des sessions de capture-recapture sur les quadrats de l'île Madeleine et de Bandia a été le suivant, depuis 1984:

	Bandia	Madeleine
1-	9 au 13 janvier 84	1 au 6 mai 84
2-	15 au 20 avril 84	8 au 13 octobre 84
3-	12 au 17 août 84	7 au 11 janvier 85
4-	18 au 23 novembre 84	16 au 20 avril 85
5-	18 au 23 février 85	2 au 6 juillet 85
6-	16 au 21 décembre 85	15 au 19 octobre 85
7-		7 au 11 janvier 86

#### b- La ligne de pièges

Cette méthode consiste simplement à disposer un certain nombre de pièges, avec un espacement donné (10m en général), selon une ligne, afin d'échantillonner un milieu et/ou de prélever des animaux pour les expériences de laboratoire. Cette méthode ne permet pas de déterminer des densités absolues, mais peut donner une idée de l'abondance relative des espèces piégées.

Les animaux des Niayes utilisés dans cette étude ont été capturés par cette méthode dans les zones de culture, et un premier échantillonnage de la population de l'île Madeleine en Janvier 1984 a été réalisé également par lignes de pièges.

#### c- La capture multiple

Ces piégeages ont été effectués à l'aide de pièges Manufrance grands modèles (38x13x13cm), modifiés par adjonction d'une trappe d'entrée basculante permettant la capture de plusieurs animaux. Une nuit de préappâtage, trappe ouverte, est nécessaire dans ce cas, pour que les Rongeurs s'habituent au chemin d'entrée, puis les pièges sont mis en service de 2 à 4 nuits consécutives. Ces piégeages ont été conduits dans le but d'avoir une idée des associations interindividuelles réalisées, et ainsi d'estimer la nature des relations sociales dans les populations considérées (relations entre sexes, entre adultes et juvéniles). Aux îles de la Madeleine, 4 sessions de capture multiple ont été réalisées, au cours desquelles une trentaine de pièges étaient en service chaque nuit:

- du 14 au 17 mai 85 (2 nuits effectives de piégeage)
- du 9 au 14 juin 85 (4 nuits)
- du 10 au 15 novembre 85 (4 nuits)
- du 9 au 13 février 86 (3 nuits)

Quelques captures multiples (doubles et même triples) ont été enregistrées également dans des pièges à capture simple lors des sessions de capture-recapture. Dans ce cas on peut être certain que les animaux capturés ensemble circulaient effectivement de concert au moment de leur capture, alors que dans les grands pièges à captures multiples, les animaux pris dans le même piège ont pu l'être à des moments différents de la nuit, ce qui n'indique pas forcément une affinité entre eux. On peut toutefois penser que des animaux s'évitant naturellement ne se capturent pas ensemble, le stimulus olfactif que représente un animal capturé devant être suffisant pour motiver l'entrée ou non dans le même piège d'un autre individu.

Sur le continent, ce protocole a rarement été appliqué du fait des faibles densités généralement observées dans la nature jusqu'à la fin de 1985. Le seul cas probant de comparaison concerne les *Mastomys cf natalensis* commensaux du Sénégal Oriental: la pose de pièges à captures multiples dans les habitations des villes et villages de cette région a permis de capturer jusqu'à 13 individus par piège!

#### 2) L'exploitation des données de capture-recapture

Les résultats de ces piégeages permettent de déterminer:

a- La taille de la population sur la surface considérée (P), par l'indice de Lincoln:

$$P = (C \times R) / m \quad \text{avec}$$

C = Nombre d'animaux différents piégés et marqués lors de la capture (3 premiers jours: J1-J2-J3)

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

(2 derniers jours: J4-J5)

m = Nombre d'animaux recapturés marqués

La densité de population est alors calculée en rapportant cet effectif à la surface piégée, surface qui correspond à celle couverte par la grille de pièges, augmentée de la valeur d'une DRS (Distance de Recaptures Successives, cf infra) de chaque côté du quadrat;

$$D = P / (L + DRS)(l + DRS)$$

avec L=longueur du quadrat

l=largeur du quadrat

Cette correction tient compte de la mobilité des animaux qui peuvent venir de l'extérieur du quadrat, ce qui fait que la surface réellement piégée est en fait plus grande que celle du quadrat sensu stricto.

#### b- Les distances de recapture

On distingue: \*La Distance de Recaptures Successives (DRS), moyenne des distances linéaires entre les points de capture successifs d'un animal (ou d'un ensemble d'animaux) au cours d'une session.

\*La Distance Maximale de Recapture (DMR), distance linéaire entre les 2 points de capture d'un animal les plus éloignés au cours d'une session.

#### c- Le domaine vital (DV)

Il correspond à la surface renfermant tous les points de capture d'un individu, soit au cours d'une session (DV instantané), soit sur l'ensemble des sessions où l'animal a été capturé (DV total). La méthode employée est celle des surfaces inclusives (Stickel 1946, in Hubert 1977).

### 3) Protocoles de semi-captivité

Quelques couples de *Mastomys* d'origines différentes (*M. erythroleucus* des Madeleines et des Niayes, *M. huberti* des Niayes) ont été introduits dans des enclos extérieurs de 20 m<sup>2</sup> environ afin de suivre l'évolution démographique de ces échantillons, séparés dans un premier temps, puis mis en présence par la suite. L'entrée de prédateurs (chats, couleuvres) dans les enclos a perturbé ces projets et seules quelques expériences de choix alimentaire et quelques observations ont pu y être réalisées.

### 4) Protocoles de captivité

#### a- Elevage

Une partie des animaux capturés sur le terrain est mise en élevage, par couples, afin de recueillir les données concernant la biologie de la reproduction et de la croissance des différentes populations:

- nombre de petits par portée
- rythme de reproduction
- croissance pondérale et linéaire (longueur tête + corps, longueur queue) des jeunes

Périodiquement, des animaux adultes sont sacrifiés, en vue de différentes analyses:

- morphologiques: prise des mensurations corporelles
- biométriques: préparation de crânes pour mesures biométriques
- caryologiques: préparation de lames minces à partir de moëlle osseuse afin de déterminer les caryotypes
- électrophorétiques: conservation d'organes en vue de réaliser l'électrophorèse des protéines

#### b- Tests comportementaux

Ces tests visent à caractériser la nature des relations interindividuelles entre animaux de même sexe, mâles en particulier, au cours de rencontres dyadiques de 10 mn pendant lesquelles deux individus d'une même population ou de deux populations différentes sont mis en présence. La rencontre se fait dans deux cages (60 x 40 x 40 cm) où les animaux sont dans un premier temps isolés (période d'habituation à l'environnement); ces 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 de type social sont notés pendant 10 mn. Ces actes et postures de comportement appartiennent à 3 catégories (Cassaing 1985); ce sont:

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

La nature des relations sociales ainsi décrite peut alors être reliée à l'état physiologique des individus, à leur origine et leur mode de vie. Réalisés en parallèle sur des animaux venant directement du terrain (après 5 jours en animalerie au maximum), et des animaux nés en captivité, on pourra avoir une idée de la part respective des conditions environnementales et du facteur génétique dans les comportements observés.

#### c- Mesure des rythmes d'activité

Les animaux sont placés dans des cages avec des accès au nid, à la nourriture et à la boisson sur le trajet desquels une cellule photo-électrique est interposée. Les passages devant chacun des 3 accès sont enregistrés sur des cylindres rotatifs, ce qui permet de connaître les heures de passage. La répartition et la quantité des activités des animaux des différentes populations peuvent ainsi être comparées.

#### d- Analyse morphologique et biométrique

Des mesures corporelles ont été prises sur les animaux:

- en captivité: les jeunes d'un certain nombre de portées nées en animalerie de parents de diverses origines ont été mesurés pendant 6 mois pour suivre l'évolution des caractères morphologiques suivants: poids, longueur (tête + corps), longueur de la queue, de l'oreille et du pied postérieur. De plus, tous les animaux adultes morts en animalerie ont été autopsiés (pour noter l'état reproductif), et mesurés.

- sur le terrain: les poids des animaux capturés vivants ont été pris systématiquement, et les individus morts sur le terrain ont été autopsiés et mesurés de la même façon que ceux morts en élevage.

Pour ce qui est de la biométrie, une première analyse a été réalisée à partir d'une quinzaine de mesures prises sur la mandibule, à la loupe binoculaire. Des mensurations crâniennes plus nombreuses seront prises ultérieurement sur un échantillon plus important, en vue d'autres analyses multivariées, afin de mettre en évidence plus complètement encore la différenciation biométrique de la population insulaire par rapport aux populations continentales.

#### e- Analyse génétique

##### \*caryologie

Des préparations de moëlle osseuse de plus de 70 rongeurs appartenant à une dizaine d'espèces, dont une majorité de *Mastomys*, ont été réalisées, avec la collaboration de J. Britton-Davidian (Institut des Sciences de l'Evolution, Montpellier), selon la technique décrite par Britton-Davidian (1985). Les lames minces ainsi préparées ont été observées au microscope afin de décrire les caryotypes des individus en question:

- nombre de chromosomes
- Nature des chromosomes: métacentriques, submetacentriques, ou acrocentriques (cf schéma ci-dessous), pour définir ainsi le nombre fondamental (N.F = nombre de "bras").



En effet, la divergence caryologique est souvent impliquée dans la différenciation des populations (Patton et Sherwood 1983) et il est donc intéressant de voir si cette population insulaire isolée depuis des milliers d'années a subi une évolution dans ce sens là.

##### \*électrophorèse des protéines

Cette technique maintenant assez couramment employée consiste à faire migrer les protéines d'un broyat d'organes dans

un champ électrique, sur un support solide (le plus souvent un gel d'amidon), en vue de détecter les variants (ou électromorphes), correspondant au niveau de l'ADN codant pour ces protéines à autant d'allèles pour un locus donné. A partir de là, on peut comparer les taux de polymorphisme, les nombres moyens de locus polymorphes entre populations de façon à avoir une idée de leur variabilité et de leur plus ou moins grande proximité génétiques.

Une première série d'analyse a été réalisée par J.M Duplantier, d'autres suivront afin de compléter la gamme des locus étudiés et des populations considérées.

## C - RESULTATS

### 1) Biologie du développement

Comme préliminaire essentiel avant l'interprétation des données recueillies sur le terrain, il convient de déterminer quelques paramètres biologiques des populations considérées, à partir de résultats d'autopsies d'animaux morts sur le terrain et de données prises sur des animaux élevés en captivité.

Un de ces paramètres est l'âge de la maturité sexuelle, et les caractéristiques corporelles qui y sont associées (poids, longueur Tête + Corps), afin de pouvoir classer les individus capturés sur le terrain comme adultes, subadultes ou juvéniles. Ce paramètre est plus facile à déterminer de façon fiable chez les femelles que chez les mâles, car les critères liés à la maturité sexuelle y sont permanents: ouverture de la vulve, présence de cicatrices placentaires et/ou d'embryons, développement des mammelles. Chez les mâles, la position des testicules (intérieurs ou extérieurs), l'état de la vésicule séminale et même l'état de la spermatogenèse sur des coupes de testicules sont dépendants des phases d'activité et de repos sexuels des individus et donc à ce titre, ne peuvent constituer des indices infailibles de l'acquisition ou non de la maturité sexuelle. Pour cette raison, on affecte en général aux mâles le même âge à la maturité sexuelle que celui trouvé chez les femelles, cet âge correspondant à celui auquel 50% des animaux considérés présentent le critère défini.

Etant donné que l'âge exact des animaux autopsiés n'est pas connu, c'est la longueur tête + corps de ces animaux qui est prise en compte. L'évolution de cette mesure pouvant être suivie parallèlement sur des portées de *Mastomys* de même origine, nés en animalerie, on peut ainsi établir des courbes de référence  $L(T+C) = f(\text{Age})$  qui permettent alors de déterminer l'âge approximatif d'acquisition des différents critères de la maturité sexuelle chez les animaux autopsiés, venant du milieu naturel. Ceci suppose que la croissance linéaire ( $L(T+C)$ ) en captivité et dans la nature se fait au même rythme, ce qui est difficile à prouver. On pense toutefois généralement que cette mesure est

beaucoup moins sujette à variations importantes que ne l'est le poids, plus sensible aux conditions écologiques dans lesquelles évoluent les animaux (disponibilités alimentaires, stress social...).

Les résultats, représentés sur les fig 3A et 3B, peuvent être résumés ainsi (Tab 1):

Critère	L(T+C) mm		Age correspondant (jrs)	
	Madeleine	Niayes	Madeleine	Niayes
Vulve ouverte	120	115	165	145
Cic. plac./Embryons	123-135	126	215	180
Mammelles apparentes	133	125	230	177

Tab 1: Taille et age d'acquisition des critères de maturité sexuelle chez les *M. erythroleucus* de l'île Madeleine et des Niayes

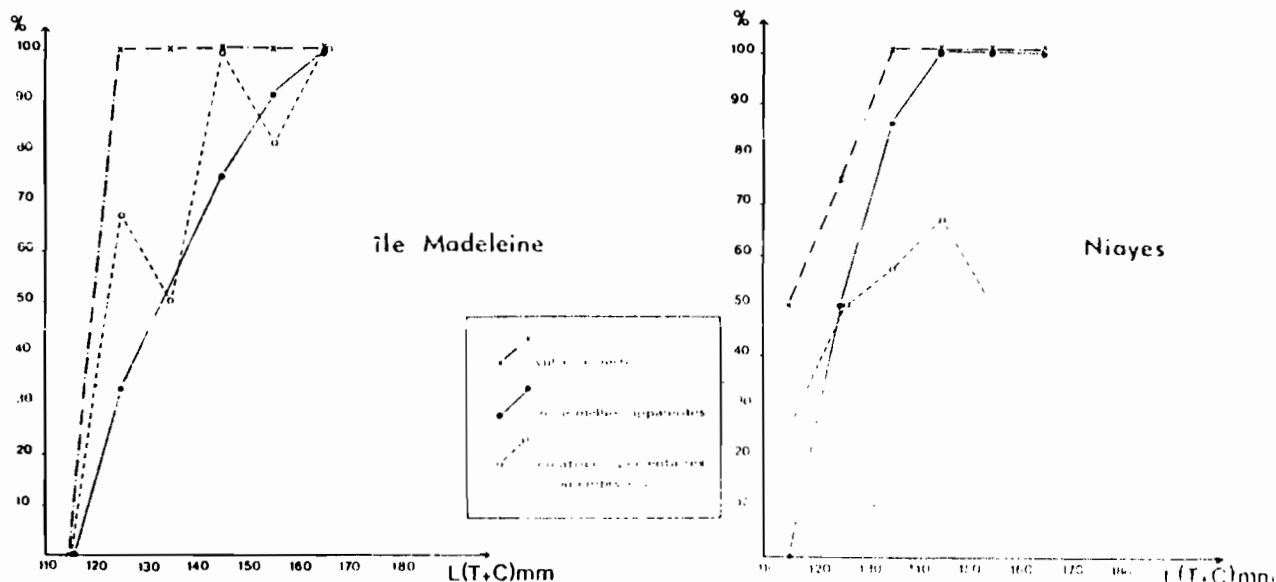
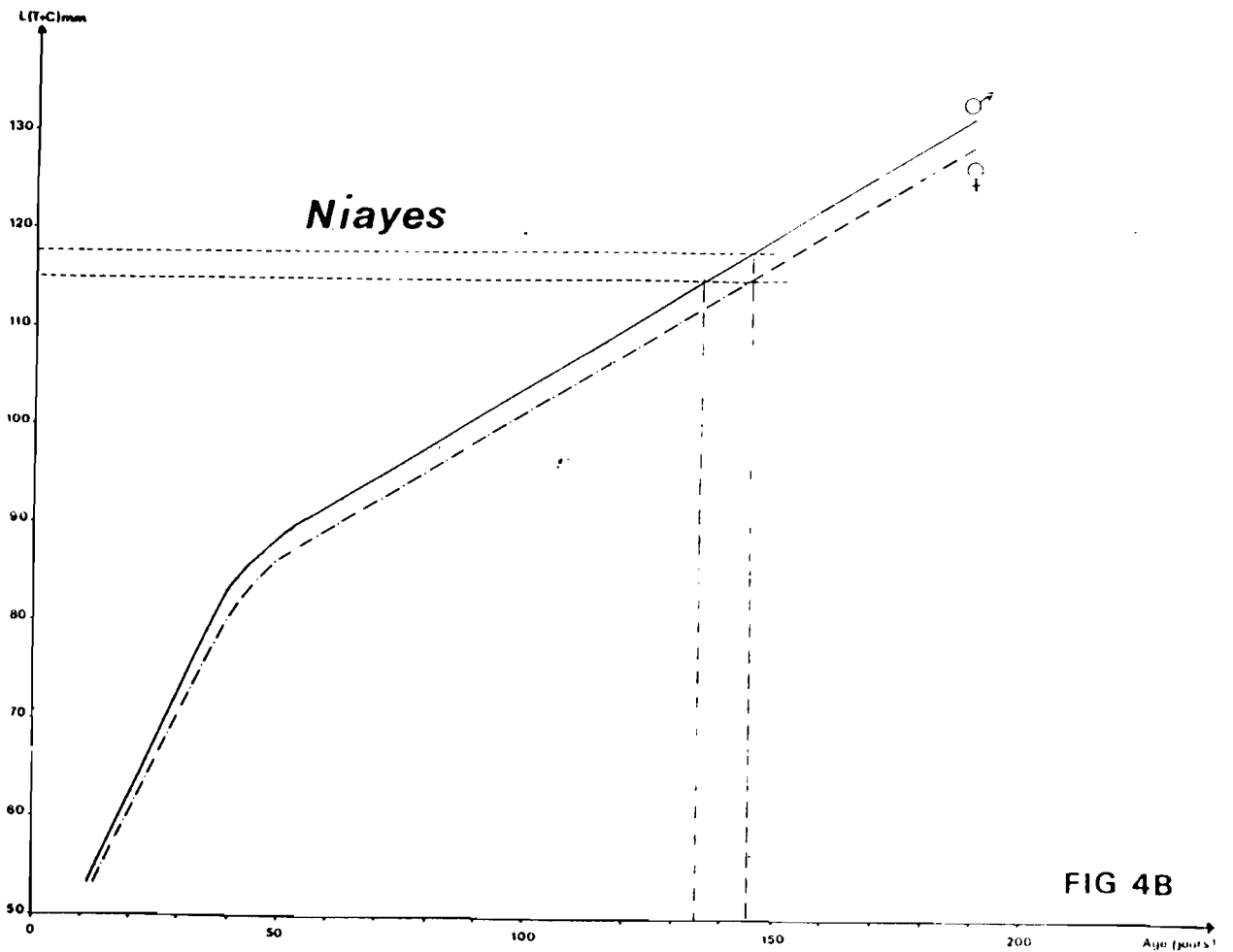
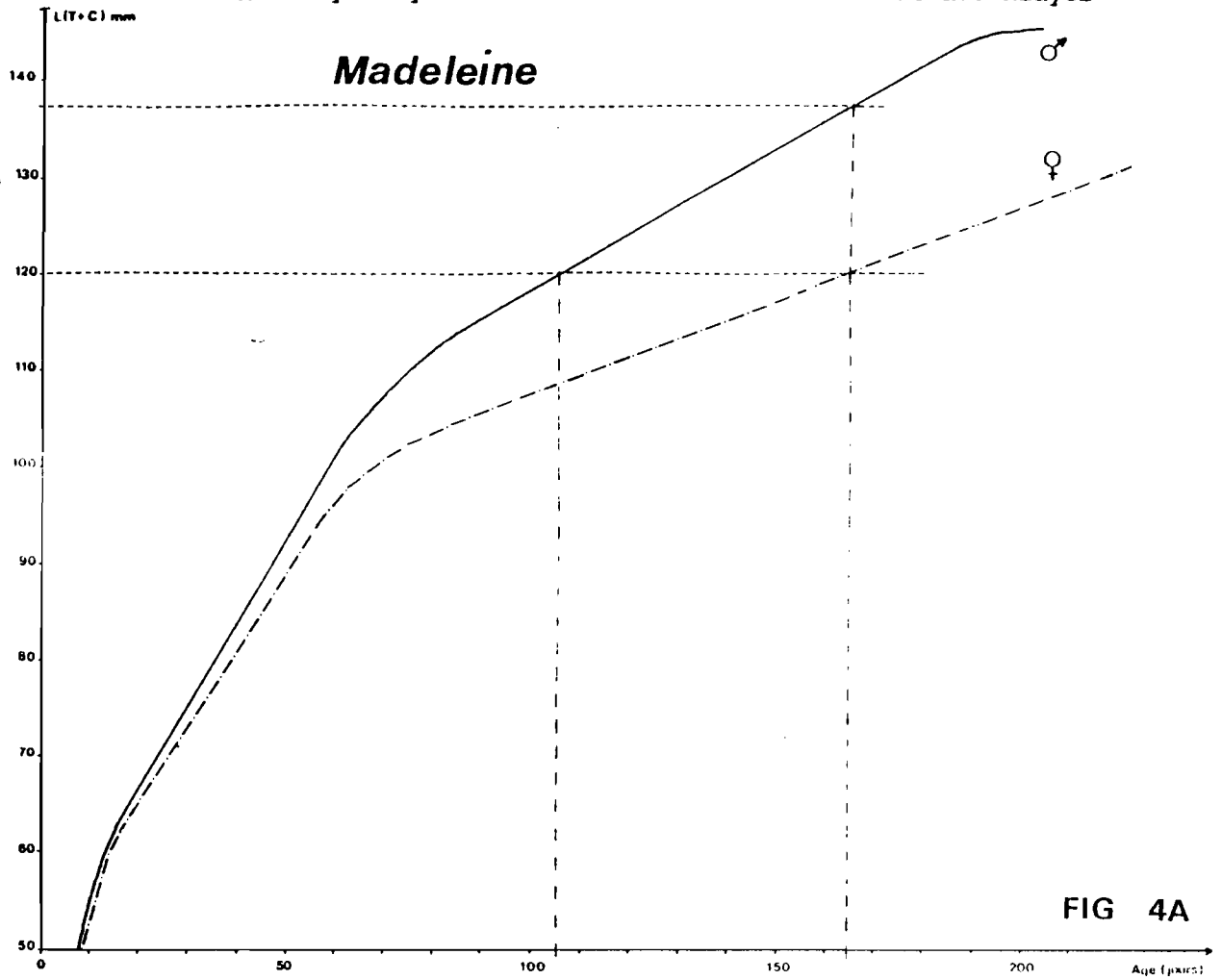


Fig 3A et 3B: Caractéristiques corporelles associées à l'acquisition de la maturité sexuelle chez les femelles de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et des Niayes

On constate donc que la maturité sexuelle est atteinte plus tard chez les femelles insulaires que chez les femelles du continent. Le problème se complique lorsqu'on extrapole ces résultats aux mâles. En effet, l'examen des courbes de croissance

FIG 4A et 4B: Courbes de croissance linéaire (L T+C) d'une portée de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et des Niayes





$L(T+C) = f(\text{Age})$  (fig 4A et 4B) montre que, si chez les animaux des Niayes la croissance des mâles et des femelles se déroule à peu de choses près à la même vitesse, chez les animaux de l'île Madeleine les mâles ont une croissance plus rapide que les femelles à partir d'un certain stade (50-60 jours). La croissance des femelles insulaires étant comparable à celle des animaux des Niayes (mâles + femelles), ce sont donc bien les mâles de l'île qui présentent un développement accéléré, conduisant à un dimorphisme sexuel chez les adultes. Ce dimorphisme peut être interprété comme une conséquence de l'isolement insulaire, comme on le verra plus loin. Il pose de toutes façons le problème suivant: Si on admet que mâles et femelles atteignent la maturité sexuelle à la même taille, il faut admettre également que les mâles insulaires sont alors beaucoup plus jeunes que les femelles (105 jours vs 165 jours, cf fig 4A). Si par contre, on prend comme hypothèse que la maturité sexuelle est atteinte au même âge, alors les mâles l'atteignent à une taille plus élevée (137mm vs 120mm).

Le problème se pose dans les mêmes termes lorsqu'on raisonne avec le poids comme "simulateur" de l'âge. C'est en effet cette mesure qui, pour des raisons pratiques, est prise sur le terrain. Or quand on reporte les  $L(T+C)$  trouvées plus haut sur les droites de régression  $L(T+C) = f(\text{Poids})$  dressées à partir des mesures prises sur les animaux morts sur le terrain (fig 5A et 5B), on constate que les chiffres de 120 et 115mm, respectivement pour les femelles des Madeleines et des Niayes (critère vulve ouverte), correspondent à des poids de 40g et 25g environ, ce qui représente une différence très significative. Mais du fait du dimorphisme sexuel des animaux insulaires, et dans l'hypothèse de l'acquisition de la maturité sexuelle au même âge pour les mâles et les femelles (soit à des  $L(T+C)$  de 137 et 120 mm respectivement), on trouve alors un poids correspondant de près de 65g pour les mâles insulaires (cf fig 5A). Or ceci paraît trop élevé, étant donné que sur l'île, la plupart des mâles à partir de 45-50 grammes paraissent actifs sexuellement (testicules extérieurs).

En dernière analyse, on retiendra donc ce poids de 40g et cette longueur corporelle de 120mm comme limite entre juvéniles et adultes sur l'île, les subadultes pouvant représenter une catégorie facultative d'animaux entre 35 et 50g, en admettant que les mâles sont sexuellement matures plus rapidement que les femelles, ce qui ne veut d'ailleurs pas dire pour autant qu'ils participent à la reproduction aussitôt. Chez les animaux continentaux, on prendra 25g et 115 mm comme limites entre ces deux même catégories.

## 2) Dynamique de population

### a- Démographie

Les résultats de l'étude démographique réalisée sur les deux quadrats, Bandia sur le continent et île Madeleine, sont portés dans le tableau 2.

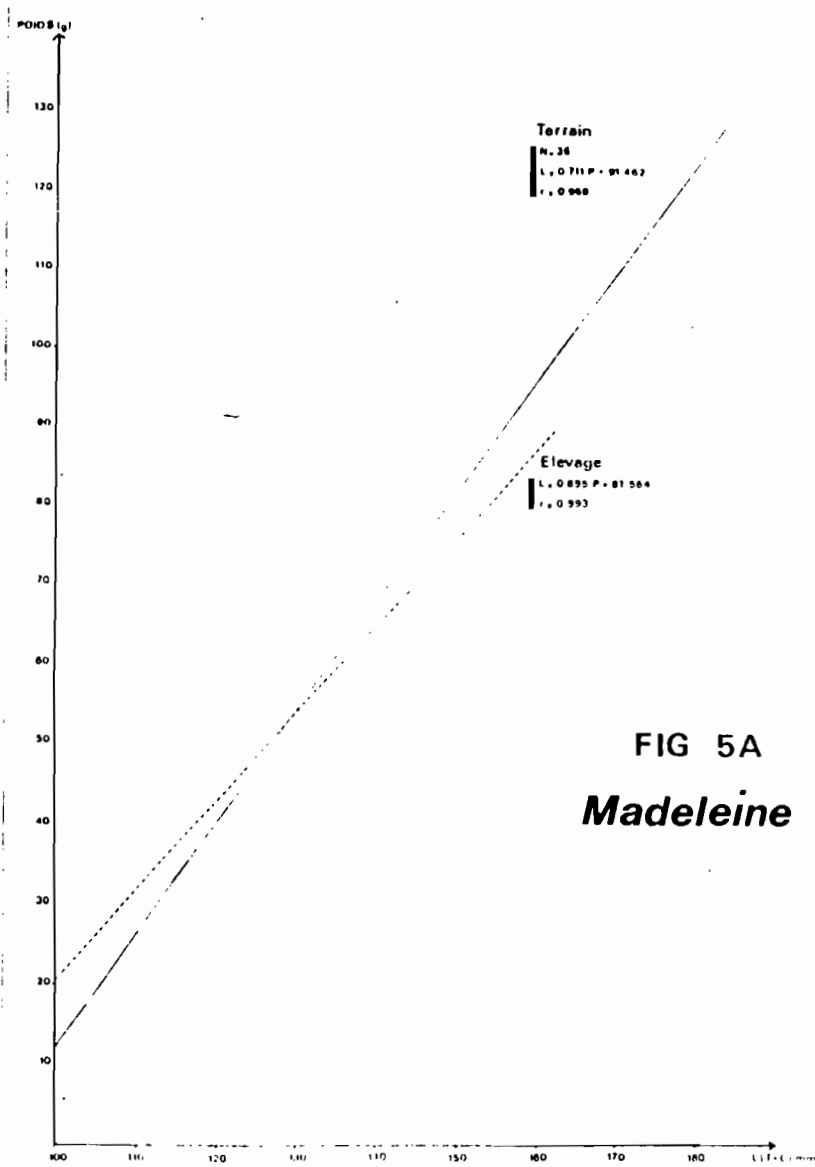


FIG 5A  
*Madeleine*

FIG 5A et 5B: Droites de régression  $L(T+C)=f(P)$  chez les *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et des Niayes

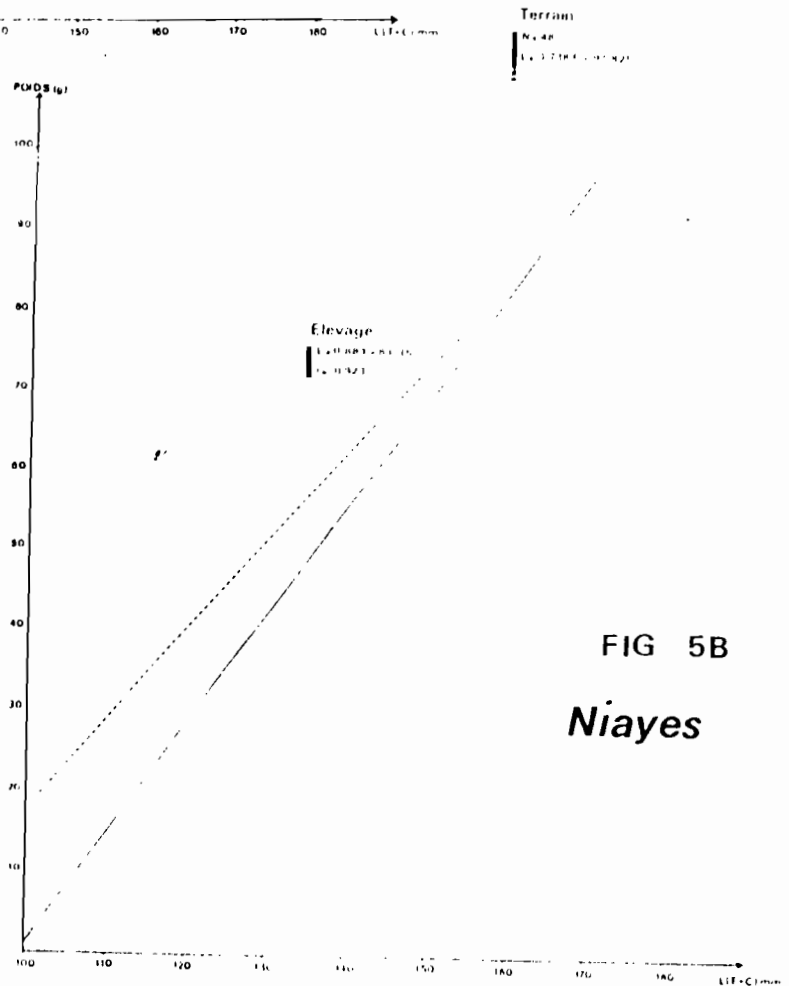


FIG 5B  
*Niayes*

<b>MADELEINES</b>				
Période	Nb Animaux capturés	Population estimée (Lincoln index)	Surface piégée (ha)	Densité (Ax/ha)
Mai 84	48	55	5,57	10
Octobre 84	54	72	6,99	10,3
Janvier 85	82	90	5,57	16,2
Avril 85	111	124	5,2	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

<b>BANDIA</b>							
janvier 84	1	(3)	1	(3)	4	0,25	(0,75)
Avril 84	0	(0)	0	(0)	4	0	(0)
Août 84	0	(1)	0	(1)	4	0	(0,25)
Novembre 84	1	(1)	1	(1)	4	0,25	(0,25)
Février 85	1	(12)	1	(15)	4	(8,12)	0,25 (1,8)
Décembre 85	83	(102)	150	(172)	5,48	27,4	(31,4)

Tab 2: démographie sur les quadrats de l'île Madeleine et de Bandia. Dans le cas du quadrat continental, les chiffres entre parenthèses concernent la population totale de Rongeurs (Taterillus + Arvicanthis + Mastomys).

Il apparaît donc principalement 2 choses au vu de ces résultats, représentés sur la fig 6:

\* la densité de population de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine s'est toujours maintenue à un niveau largement plus élevé que celle de Bandia pendant la durée de cette étude.

\* les variations de densité observées sont de beaucoup plus forte amplitude sur le continent que sur l'île: En 2 ans, la population insulaire a varié au maximum d'un facteur 6 (10 à 60 animaux/ha) alors que pendant le même temps, la population continentale a varié d'un facteur supérieur à 100 (0,25 à 28 animaux/ha). De même, Hubert avait enregistré une diminution d'un facteur 50 de la population de Bandia entre Août 1972 (101 individus) et Janvier 1973 (2 individus) (Hubert 1977), et entre Août 1976 et Octobre 1979, cette même population avait varié de 0,9 à 22,9 individus par hectare (facteur 25).

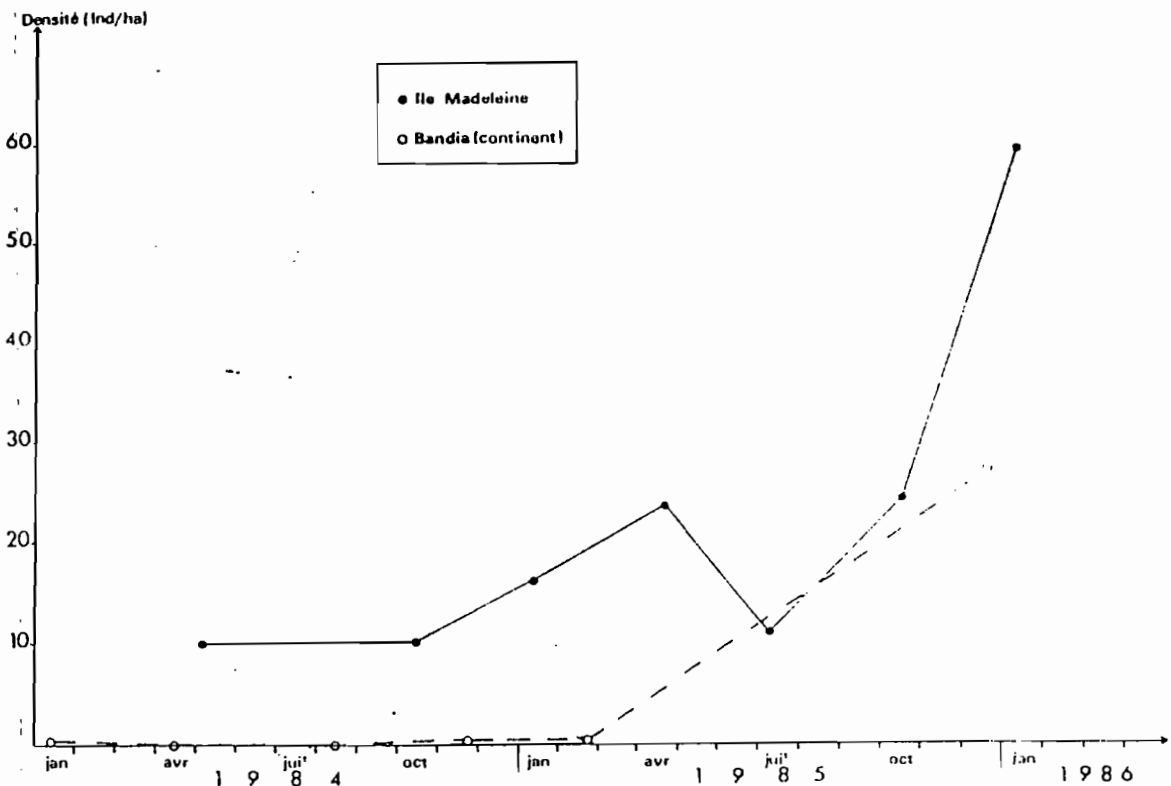


Fig. 6: Evolution de la densité de population de *Mastomys erythroleucus* sur les quadrats de l'île Madeleine et de Bandia en 1984-1986

Le schéma de variation suivi par la population de l'île Madeleine est assez cohérent 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 population jusqu'au début de l'hivernage suivant, date à laquelle la reproduction reprend; c'est bien ce qui se passe sur l'île où les deux pics de densité se situent en Avril 1985 et Janvier 1986 (sous réserve du résultat du prochain piégeage), et où les densités les plus basses sont enregistrées entre Mai et Octobre 84 et entre Mai et Août 85, soit en fin de saison sèche et jusque pendant la saison des pluies. Malgré tout il semble qu'il reste toujours une fraction de la population qui se reproduit à toute période de l'année puisque le pourcentage de juvéniles ne tombe jamais à 0 et qu'on ne trouve aucune femelle gestante qu'en Avril 85 et en Mai 84 (fig 7).

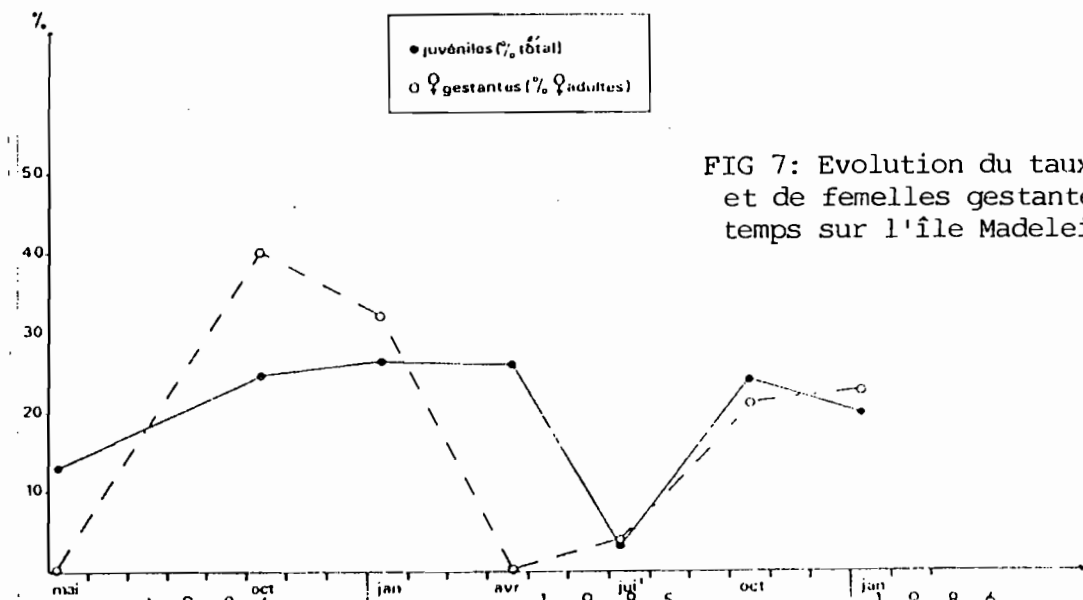


FIG 7: Evolution du taux de juvéniles et de femelles gestantes au cours du temps sur l'île Madeleine et à Bandia

Le sex-ratio est équilibré en général, sauf en Octobre 1984 où le rapport mâle/femelle est de 1,94 (test de  $\chi^2$ ,  $p < 0,02$ ) et en Avril 1985 où il est de 1,52 ( $p < 0,05$ ). Dans les deux cas, ce fait peut être une conséquence de la période de reproduction, les femelles étant alors moins capturées car moins actives sur le quadrat. Il faut noter également le sex-ratio étonnant trouvé lors des piégeages en ligne de Janvier 1984: 9 mâles contre 63 femelles adultes, alors que celui des juvéniles était équilibré...

Enfin, il apparaît nettement que la survie des animaux sur l'île est bien meilleure que sur le continent: alors qu'aucun animal ne dépasse 50 semaines à Bandia en 1976-1978 (Hubert et coll 1981), 2 animaux capturés en Janvier 1985 l'ont été de nouveau en Janvier 1986, soit 52 semaines plus tard. Or, d'après leur poids, ces animaux étaient âgés d'au moins 3 mois lors de leur première capture, ce qui donne une longévité potentielle de plus de 15 mois, soit 65 semaines environ, pour ces Mastomys insulaires. De même, on peut suivre le devenir d'une cohorte de juvéniles-subadultes (moins de 52 grammes) à partir de Janvier 1985 (fig 8):

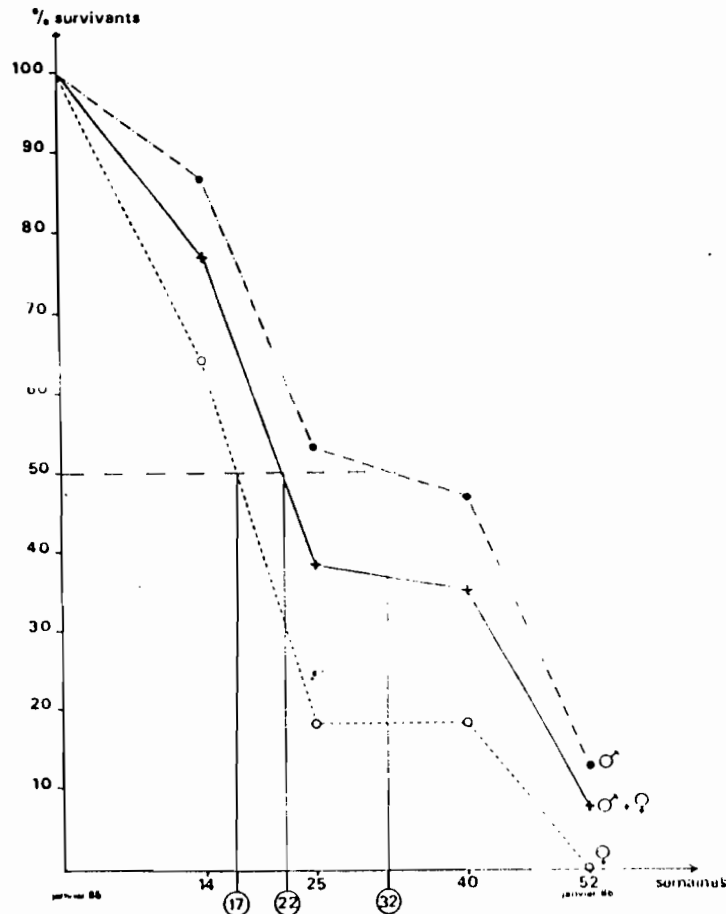


Fig. 8: Courbes de survie d'une cohorte de Mastomys erythroleucus de l'île Madeleine à partir de janvier 85

On s'aperçoit alors:  
 - que la survie des mâles est bien meilleure que celle des femelles (espérance de vie de 32 semaines contre 17)  
 - que l'espérance de vie moyenne des animaux insulaires (mâles + femelles) s'établit à environ 22 semaines, ce qui est très supérieur aux chiffres trouvés par Hubert et coll (1981), allant de 9 à 14 semaines sur le continent.

b- Déplacements-Domains vitaux  
 \*DRS-DMR

TAB 3	♂ Adultes	♀ Adultes	♂ Juvéniles	♀ Juvéniles	Total
Mai 84	N 40	12		8	60
	DRS 26,1±18,7	18,3±10,2	-	32,2±13,6	24,1±17,1
	N 19	7		6	32
	DMR 40,1±24,5	19,7±12,3	-	35,3±14,4	33,2±23,6
Oct 84	N 21	6	2	1	30
	DRS 37,4±20,3	40,5±24,1	37,0±17,0	28,0	37,7±20,7
	N 14	3	2	1	20
	DMR 48,1±29,2	63,3±25,7	37,0±17,0	28,0	48,3±28,2
Janv 85	N 42	28	7	4	81
	DRS 26,3±20,4	20,3±11,1	33,7±25,6	10,0±0	24,1±18,4
	N 24	18	5	2	49
	DMR 36,2±21,5	23,7±11,8	37,8±31,0	15,0±5,0	30,7±20,9
Avr 85	N 88	45	15	10	158
	DRS 19,2±24,9	22,1±30,8	18,7±17,6	13,2±7,3	19,5±25,6
	N 33	18	9	7	67
	DMR 36,6±37,6	42,3±45,1	25,7±18,6	17,4±8,1	34,7±36,8
Juil 85	N 45	28			73
	DRS 33,4±40,5	19,9±20,7	-	-	28,2±34,9
	N 22	16			38
	DMR 46,8±41,9	27,4±26,0	-	-	38,6±37,3
Oct 85	N 43	44	2	2	91
	DRS 42,6±27,5	21,7±26,4	16,0±6,0	16,0±16,0	31,4±28,5
	N 22	19	2	2	45
	DMR 54,3±50,0	40,1±36,2	16,0±6,0	16,0±16,0	44,9±38,9
Janv 86	N 219	224	28	23	494
	DRS 22,1±16,9	21,4±18,5	23,5±11,8	15,4±9,4	21,6±17,2
	N 99	97	20	14	230
	DMR 31,1±19,6	33,3±22,5	25,6±12,0	18,0±11,4	30,8±20,3

Le tableau 3 renferme les valeurs des déplacements linéaires (Distance de Recaptures Successives et Distance Maximale de Recapture) des animaux de l'île Madeleine, lors de chaque session de piégeage.

Les seules différences significatives observées sont celles entre les DRS des mâles et des femelles adultes en Octobre 85 (test t,  $p < 0,001$ ), entre les DRS des mâles et des femelles juvéniles en Janvier 86 ( $p < 0,02$ ) et entre les DMR des mâles et des femelles adultes en Mai 84 et Janvier 85 ( $p < 0,05$ ). Dans tous ces cas ce sont les mâles qui ont les distances de recapture les plus grandes, ce qui tend à prouver leur mobilité supérieure. Les différences entre adultes et juvéniles sont difficiles à tester, du fait du petit nombre de données concernant les juvéniles qui ont un taux de recapture plus faible que celui des adultes.

Les variations des distances de recaptures suivent un schéma cyclique: On assiste globalement à une augmentation de la taille des déplacements pendant la période principale de reproduction, c'est-à-dire après l'hivernage (fig 9). Ce phénomène est bien marqué chez les mâles, comme sur le continent d'ailleurs (Hubert et coll 1981); il l'est moins chez les femelles où les variations sont soit moins amples (DRS), soit plus aléatoires (DMR).

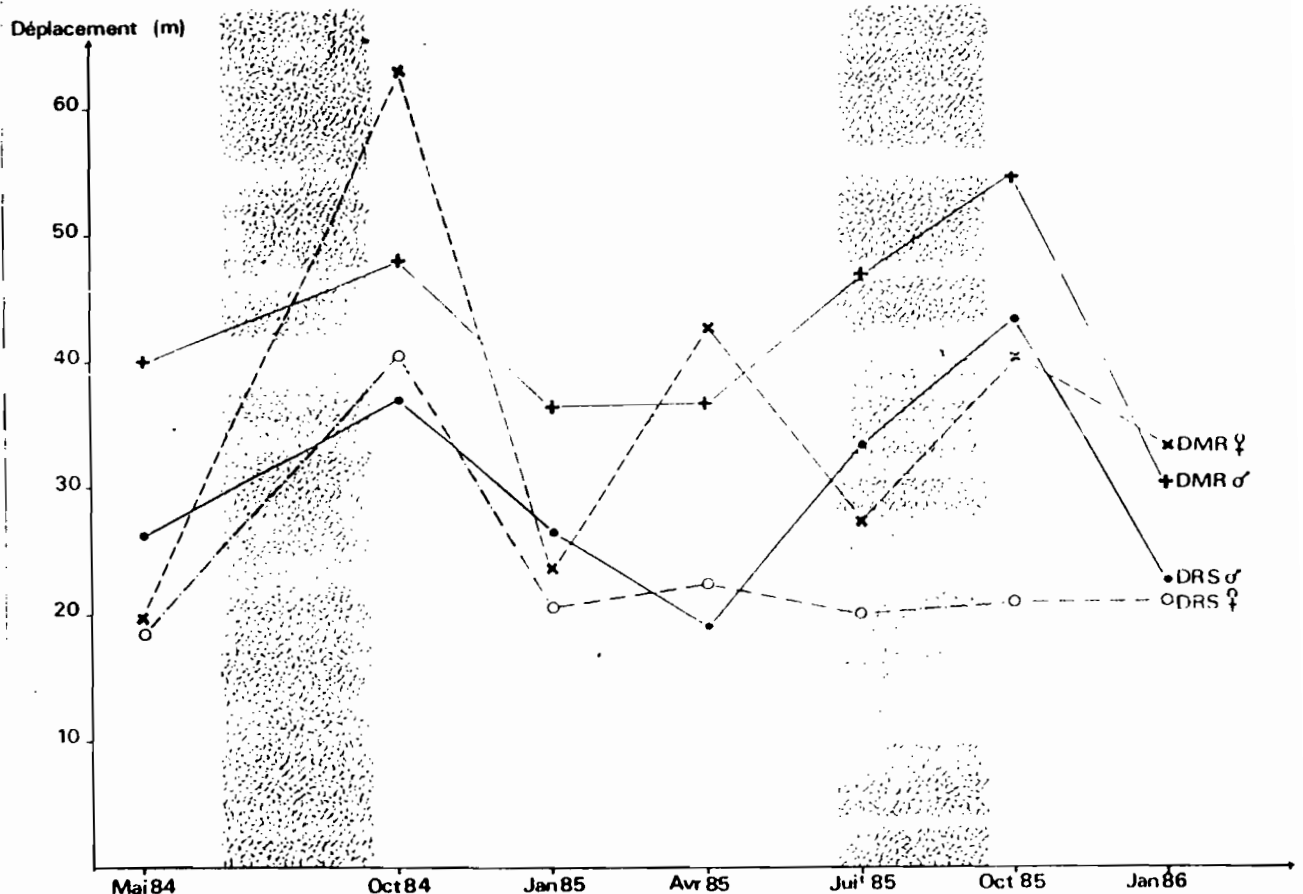


Fig. 9: Variations des distances de recapture au cours du temps chez les *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine (saison des pluies en grisé)

Dans l'ensemble, il apparait que les déplacements à l'intérieur d'une session de capture sont en moyenne plus importants chez les animaux de l'île Madeleine que chez ceux de Bandia, la différence étant plus sensible au niveau des femelles, nettement plus mobiles sur l'île que sur le continent (Tab 4):

	MADELEINES 84-86	BANDIA 76-79
DRS Mâles	19,1---41,4	17,6---34,5
DRS Femelles	19,0---38,7	10,0---25,3
DMR Mâles	30,2---51,1	21,0---43,0
DMR Femelles	22,8---54,5	10,0---37,0

Tab 4: Distances de recapture (DRS et DMR) des *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et de Bandia (Ad+Juv)

\*Domaines vitaux

Les domaines vitaux calculés pour les animaux adultes capturés au moins 3 fois lors d'une semaine de piégeage sont portés dans le tableau 5. Les domaines vitaux des juvéniles n'ont pu être calculés qu'en Avril 85 et en Janvier 86; dans ces deux cas, les valeurs obtenues ne sont pas significativement différentes de celles des adultes.

D.V en m2	Mai 84	Oct 84	Jan 85	Avr 85	Jui <sup>l</sup> 85	Oct 85	Jan 86
mâles	1000	1410	771	991	1062	2093	768
femelles	963	1700	585	1090	563	704	718

Tab 5: Domaines vitaux des *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine (adultes)

Les valeurs obtenues sont là encore supérieures à celles trouvées à Bandia en 1972 (Hubert 1977: 850 à 1050 m2 pour les mâles, 650 à 850 m2 pour les femelles).

Les différences observées entre mâles et femelles ne sont significatives qu'en Octobre 85 (test t,  $p < 0,02$ ). On constate logiquement que les variations suivent celles des déplacements linéaires (fig 10). En particulier, on observe chez les mâles une augmentation nette de la taille du domaine vital au moment de la reproduction (Oct 84, Oct 85).

Ces variations de la taille du domaine vital instantané s'accompagnent d'une augmentation du domaine vital total, c'est à dire celui trouvé en tenant compte de tous les points de capture d'un individu au cours des sessions successives. Ainsi, pour les animaux capturés lors de 4 périodes successives au moins, l'évolution du domaine vital total est la suivante (Tab 6):



	jan 85	+avr 85	+juil 85	+oct 85	+jan 86
DV total (m <sup>2</sup> )	550	2061	3108	4839	5275
% augmentation	275	51	56	9	

Tab. 6: Agrandissement du DV total chez les *M. erythroleucus* de l'île Madeleine capturés au moins 4 sessions successives

L'agrandissement progressif du domaine vital est donc net, en moyenne, et on aboutit à une surface de l'ordre de 1/2 ha pour un animal au cours de sa vie. Ceci ne doit pas cacher toutefois une grande variabilité individuelle, les extrêmes s'établissant à 650 m<sup>2</sup> et 18000 m<sup>2</sup> pour une femelle et un mâle capturés lors de 4 périodes successives, donc sur un intervalle de 9 mois.

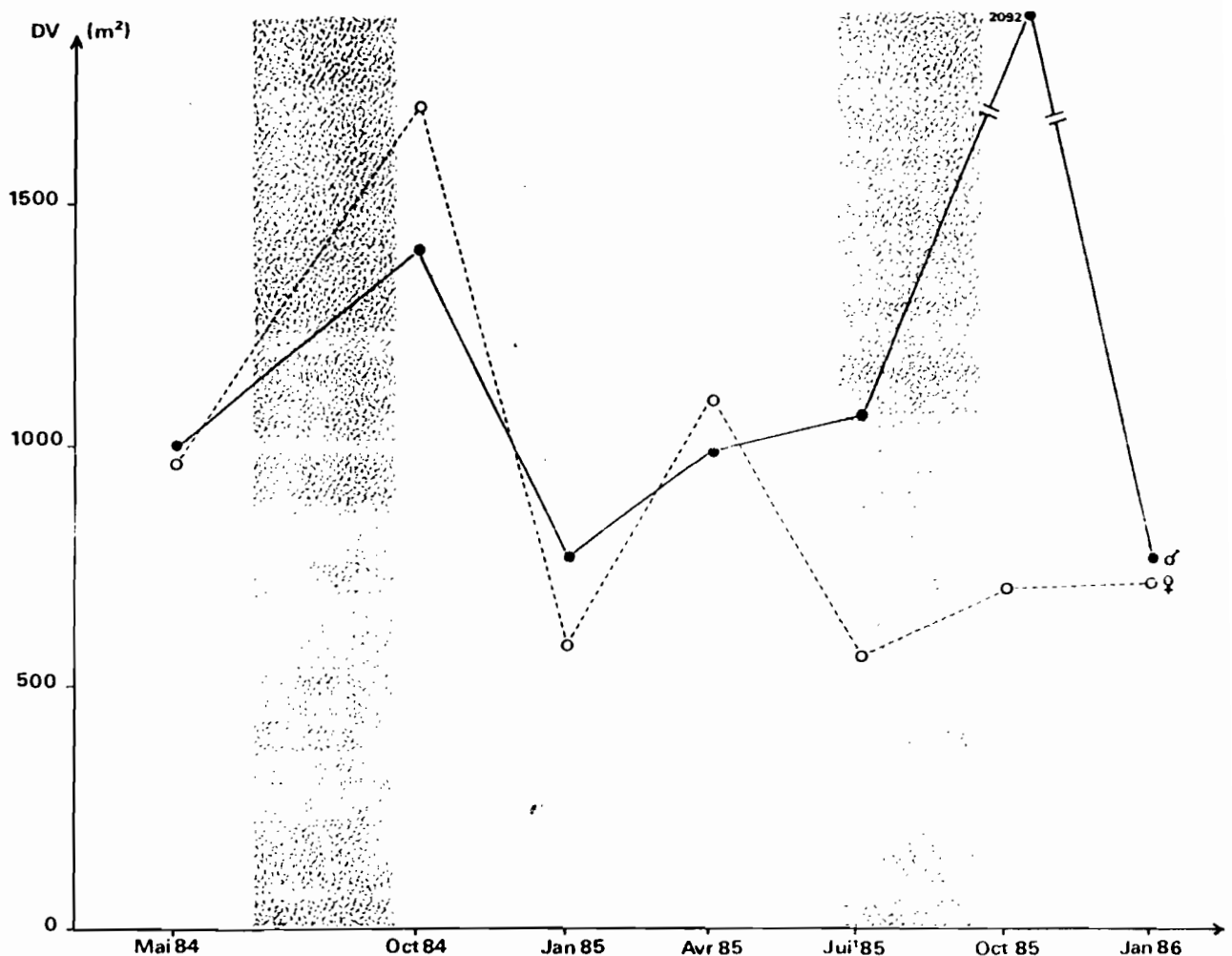


Fig. 10: Variations de la taille du Domaine Vital instantané au cours du temps chez les *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine (saison des pluies en grisé)

### 3) Relations sociales

#### a- Capture multiple

Les résultats des captures multiples obtenues sur l'île Madeleine peuvent être traités dans un premier temps en 2 lots: captures doubles d'une part, captures impliquant plus de 2 animaux d'autre part.

\*Captures doubles: elles se répartissent comme suit (Tab. 7):

	mâle-mâle	mâle-femelle	femelle-femelle	total
Ad-Ad	20	26	9	55
Ad-Juv	5	5	8	18
Juv-Juv	2	2	2	6
Total	27	33	19	79

Tab. 7: Associations réalisées lors des captures doubles dans la population de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine

Il apparaît un déficit en associations fem. Ad. x fem. Ad. qui n'est toutefois pas significatif ( $X^2=4,56$ ,  $p<0,10$ ) lorsqu'on considère l'ensemble des captures doubles. Si on ne prend en compte que celles réalisées dans des pièges à capture simple, c'est à dire où les animaux entrent nécessairement ensemble dans le piège, on ne trouve plus qu'une seule capture impliquant deux femelles adultes, sur 27 captures doubles, ce qui devient très significatif. Les chiffres concernant les associations entre adultes et juvéniles et entre juvéniles sont trop faibles pour être testés statistiquement mais aucune association préférentielle ne semble en ressortir.

\*captures triples et quadruples: Tab 8

effectifs dans les captures	Capt. triples		Capt. quadruples	
	femelles	mâles	femelles	mâles
N=1	9	5	1	1
N=2	3	9	3	4
N=3	1	0	1	1

Tab 8: Répartition des captures triples et quadruples selon le nombre de femelles et de mâles impliqués

Là encore, on remarque un déficit en captures comportant 2 femelles par rapport à celles comprenant 2 mâles (captures triples en particulier). Si on transforme ces captures triples en captures doubles, ce qui revient à distinguer les 3 combinaisons de 2 animaux que représente chaque association triple ( $ABC = AB +$

BC + AC), et qu'on les ajoute aux captures doubles considérées plus haut on obtient les chiffres suivant (Tab 9):

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

Tab 9: répartition des associations par sexe chez les *M.erythroleucus* adultes de l'île Madeleine, à partir des résultats des captures doubles et triples

La différence n'est toujours pas significative ( $\chi^2=4,68$ ,  $p < 0,10$ ). Toutefois la tendance à l'évitement des femelles entre elles est renforcée par le fait que, dans deux captures doubles et une capture triple n'impliquant que des femelles, des combats ont eu lieu dans les pièges, occasionnant chez certaines femelles des blessures sérieuses... Il se peut que ce comportement n'implique qu'une certaine catégorie de femelles, comme on le verra plus loin.

Par comparaison, les captures multiples réalisées en intérieur au Sénégal Oriental ont donné des résultats bien différents, pour l'espèce *Mastomys cf natalensis*. En transformant en captures doubles toutes les captures multiples impliquant au moins deux adultes (soit 8 captures doubles, 4 captures triples, 4 captures quadruples, 2 captures quintuples, 2 captures sextuples, 1 capture à 12 et une capture à 13 individus), on obtient le tableau d'associations suivant (Tab 10):

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

Tab 10: Répartition des associations par sexe chez les *M.cf natalensis* adultes du Sénégal Oriental, à partir de l'ensemble des captures multiples

Dans ce cas, la différence entre la distribution observée et la distribution théorique est très nette ( $\chi^2=42$ ,  $p < 0,001$ ): on observe un net déficit en associations mâle-mâle compensé par un excès d'associations femelle-femelle. Ceci correspond souvent dans ces piègeages multiples à la capture d'un mâle adulte en compagnie de plusieurs femelles adultes et un nombre variable de juvéniles des deux sexes. Ceci fait fortement penser à une structure "polygamique", ce qui est un cas souvent rapporté chez les Rongeurs commensaux, ceci s'accompagnant la plupart du temps de la défense d'un territoire de groupe ou bien d'une structuration très hiérarchisée de la population. Ce n'est visiblement pas ce type d'organisation sociale qui doit prévaloir dans la population de l'île Madeleine.

#### b- Les rencontres dyadiques

Les tests ont été réalisés initialement avec des mâles de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine, des Niayes et de Casamance. Ces deux dernières localités continentales sont plus éloignées l'une de l'autre que ne l'est la région des Niayes de l'île Madeleine ce qui donnerait plus de poids à une éventuelle différence île-continent. Les résultats pour ces trois échantillons sont portés dans le tableau 11.

Lorsqu'on regroupe les actes dans les trois catégories précédemment définies: actes d'investigation sociale (A-FI-S-Cr-TM), actes agressifs (At-P-C-O) et actes défensifs (E-F-D-So), les différences apparaissent nettement (Tab 12):

	Invest. sociale	Agression	Défense
MADELEINE	89,8%	3,8%	6,4%
NIAYES	51,5%	22,6%	26,0%
CASAMANCE	60,2%	17,2%	22,6%

Tab 12: Répartition des actes et postures de comportement chez les mâles adultes de *M. erythroleucus* de 3 origines différentes lors des tests de confrontations dyadiques

Les mâles insulaires montrent donc beaucoup moins d'interactions de type agression-défense que ceux du continent. Les actes et postures d'investigation sociale sont prépondérants et en particulier les flairements. Corrélativement, on note une plus grande diversité de comportement dans la population des Niayes par rapport à celle des Madeleines (indice de diversité de Shannon de 3,21 contre 2,58; nombre d'acte différents observés en moyenne par confrontation de 6,4 contre 5). On remarque également que l'activité totale N (nombre d'acte et posture par confrontation) est supérieure chez les individus continentaux (N=56 pour les *Mastomys* de Casamance, 30 pour ceux des Niayes et 26 pour ceux de l'île Madeleine, en 10 mn). Cela rejoint les résultats des mesures de rythme d'activité, où les individus insulaires sont ceux qui présentent la quantité d'activité Q (entrée-sortie du nid, prise de nourriture et de boisson) la plus faible sur 24 heures (Q = 490 en moyenne, contre 650 aux population continentales de l'espèce).

Après les premiers résultats des captures multiples, il a paru intéressants de tester également les comportements des femelles insulaires lors de rencontres dyadiques. Les résultats peuvent être comparés avec ceux des mâles, en l'absence provisoire d'un échantillon de femelles continentales. Il ressort de cette comparaison que, comme on pouvait s'y attendre, les femelles montrent un pourcentage d'actes agressifs et défensifs plus importants que les mâles (19% vs 10,2%) et ces actes et postures sont présents dans une fraction plus importante des rencontres. Cela confirme donc bien les résultats des captures multiples et tendrait également à prouver que seule une fraction des femelles présente ce type de comportements.

ACTE	MADELEINE (17 rencontres)		NIAYES (8 rencontres)	
	Nb/rencontre	%renc. où acte +	Nb/rencontre	%renc. où acte +
APPROCHE	6,9±2,1 (3-12)	100	7,4±2,9 (3-12)	100
FLAIREMENT	9,1±4,3 (2-17)	100	4,6±4,7 (0-15)	75
SUITE	1,4±1,9 (0-7)	53	0,2±0,4 (0-1)	25
CRAWLING	3,5±4,1 (0-15)	65	2,6±3,4 (0-8)	37
TOILETTAGE	2,9±2,8 (0-12)	88	0,2±0,4 (0-1)	25
ATTAQUE	0,5±1,6 (0-7)	18	2,4±2,6 (0-7)	62
POURSUITE	0,1±0,2 (0-1)	6	1,7±4,3 (0-13)	25
COMBAT	0,1±0,2 (0-1)	6	1,2±1,6 (0-4)	50
POST.OFF.	0,4±1,4 (0-6)	6	1,2±1,7 (0-5)	50
EVITEMENT	0,5±1,4 (0-6)	24	2,2±1,6 (0-5)	75
FUITE	0,2±0,9 (0-4)	6	2,6±5,2 (0-16)	37
POST.DEF.	0,9±2,2 (0-9)	24	2,6±3,0 (0-9)	62
SOUSSION	0,1±0,2 (0-1)	6	0,1±0,3 (0-1)	12
TOTAL	26,4±9,6 (10-46)		29,4±17,8 (7-58)	

Tab 11: répartition des actes et postures de comportement chez les *M. erythroleucus* mâles de l'île Madeleine et des Niayes (moyenne±écart-type, entre parenthèses: valeurs extrêmes) lors des confrontations dyadiques

#### 4) Morphologie et biométrie

On a vu (cf fig 4A) qu'au niveau morphologique, les animaux insulaires, les mâles en particulier, ont une croissance accélérée qui conduit à ce que l'on appelle communément un "gigantisme insulaire", phénomène fréquemment rencontré dans les populations insulaires de Rongeurs (Foster 1964). Ce phénomène est accentué ici par la longévité supérieure des animaux insulaires par rapport à ceux du continent, l'accroissement en poids pouvant durer très longtemps. Le résultat est que pour une période de l'année comparable, l'histogramme de répartition des animaux en classes de poids des animaux du quadrat de l'île Madeleine est nettement décalé vers les fortes valeurs par rapport à celui des animaux de Bandia (Fig. 11).

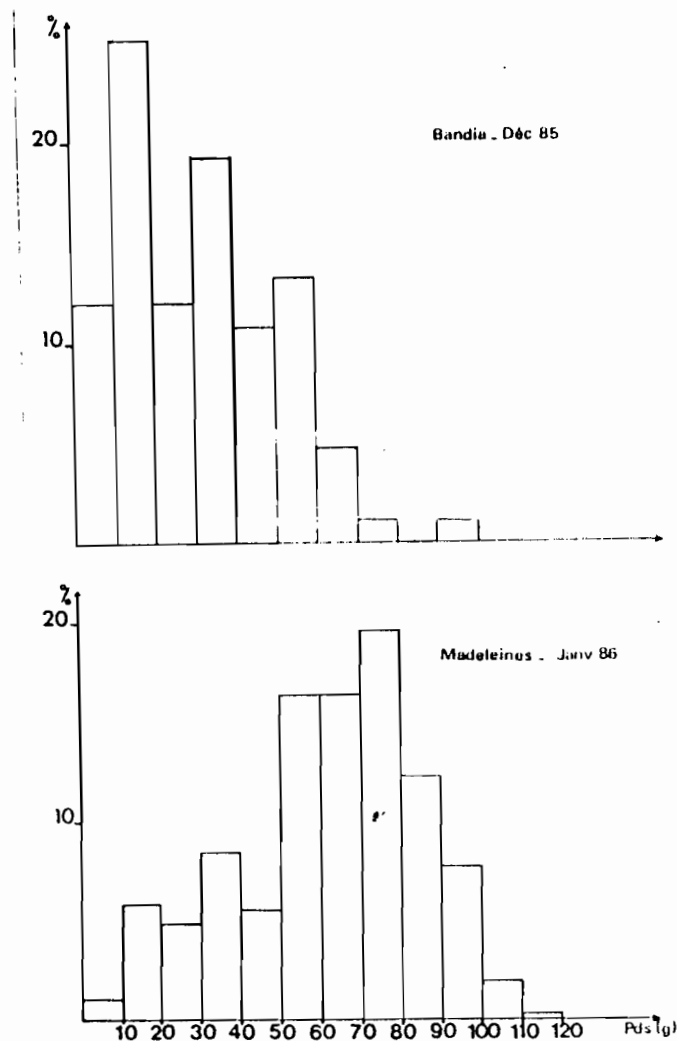


Fig. 11: Histogrammes de répartition en classes de poids des *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et de Bandia

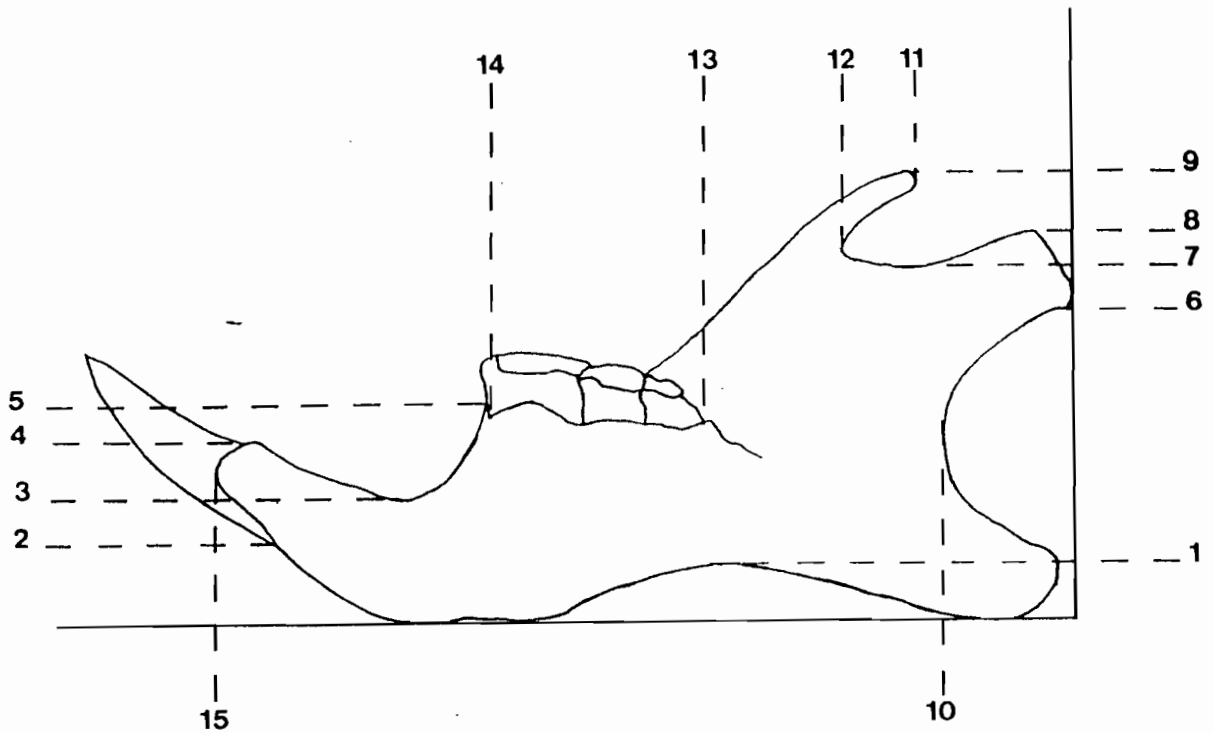


Fig. 12: Shéma des 15 mesures prises sur la mandibule des Mastomys en vue de l'analyse biométrique: les mesures 1 à 9 sont prises à partir de la ligne horizontale inférieure, les mesures 10 à 15 à partir de la verticale de droite

Du point de vue biométrique, une première analyse portant sur les 15 mesures de la mandibule représentées sur la fig 12 chez 4 populations de Mastomys appartenant à 3 espèces (*M. huberti* des Niayes, *M. cf natalensis* du Sénégal Oriental et *M. erythroleucus* du Sénégal Oriental et de l'île Madeleine) a permis de mettre en évidence la différenciation des animaux insulaires par rapport aux autres groupes, comme le montre la fig 13:

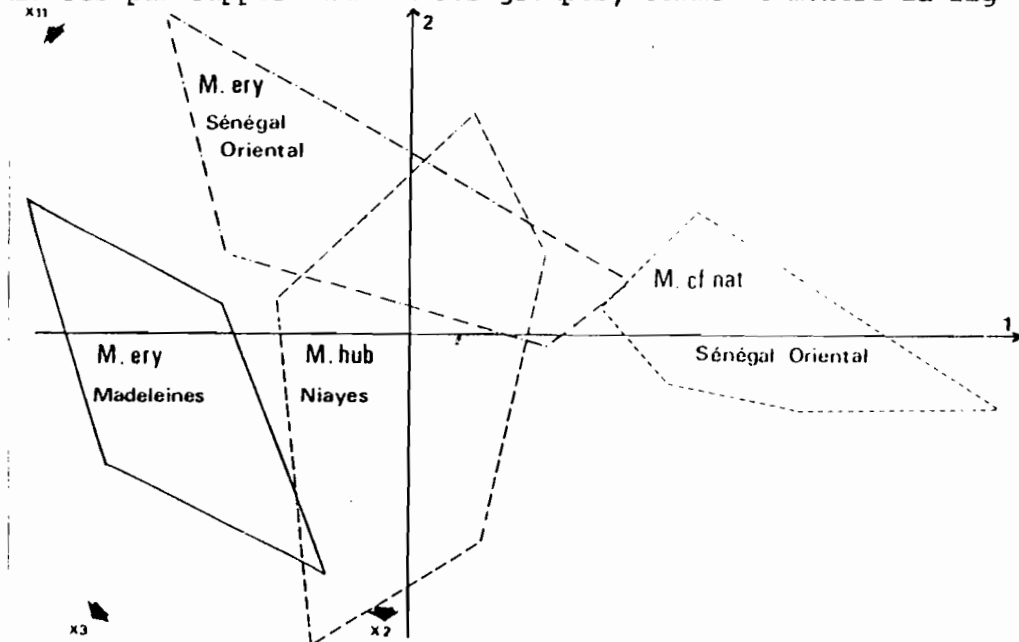


Fig. 13: Plan 1x2 de l'ACP réalisée à partir des 15 variables mandibulaires de 4 populations de Mastomys du Sénégal

Sur le plan 1x2 de l'analyse en composantes principales (Foucart 1985) réalisée à partir de ces 15 variables, il apparaît que la population insulaire est bien séparée de toutes les autres, se caractérisant par des valeurs fortes pour la plupart des mensurations. Elle est entre autre mieux individualisée de l'autre population de *M. erythroleucus* prise en compte (*M. ery.* du Sénégal Oriental) que ne l'est cette dernière de la population de *M. huberti* des Niayes.

Des analyses plus complètes, portant sur des mensurations crâniennes seront réalisées ultérieurement sur un plus grand nombre d'individus appartenant à de nombreuses populations différentes. Mais on constate d'ores et déjà que la population de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine peut être distinguée de ses homologues continentales grâce à un petit nombre de variables biométriques.

## 5) Génétique

### a- Caryologie

Les caryotypes d'une trentaine de *M. erythroleucus* de différents points du Sénégal ont été préparés, avec parmi eux 3 individus (2 mâles et 1 femelle) de l'île Madeleine. Ces trois individus ne se distinguent pas par leur caryotype des individus continentaux, qui sont eux mêmes très homogènes quelque soit leur provenance. Le nombre diploïde est de  $2n=38$  et le nombre fondamental est de 57 ou 58, ce qui traduit un léger polymorphisme, sans conséquences évolutives à court terme. Le caryotype le plus souvent observé est le suivant:

Nb de bras	Nb et nature des chromosomes
14	7 métacentriques (dont le chromosome X)
26	13 submétacentriques (dont le chromosome Y)
18	18 acrocentriques
-----	-----
NF=58	2n=38

Des techniques de marquage plus élaborées (Banding G par exemple) permettront peut-être de mettre en évidence des différences entre les populations mais à première vue, cette espèce, *M. erythroleucus*, semble assez homogène du point de vue caryologique.

### b- Electrophorèse des protéines

Les premiers résultats concernant une quinzaine de locus ne semblent pas montrer de diminution du polymorphisme enzymatique dans l'échantillon insulaire par rapport à plusieurs échantillons continentaux, comme c'est parfois le cas dans les populations insulaires. Toutefois, une analyse plus complète, portant sur un plus grand nombre de locus et sur des échantillons plus importants permettra de préciser si il y a ou non:

- des allèles fixés différents,
  - des différences de fréquences géniques,
  - des taux d'hétérozygotie différents,
- entre populations continentales et insulaire.



## D - DISCUSSION

Au vu des résultats, la population de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine présente un certain nombre de particularités par rapport à ses homologues continentales:

D'un point de vue démographique tout d'abord, le maintien d'une haute densité de population sur l'île est d'autant plus remarquable qu'il est enregistré à une période où, sur le continent, les densités de *Mastomys erythroleucus* sont très faibles en extérieur, et ce depuis au moins deux à trois ans (Duplantier, comm.pers.). Le bon hivernage enregistré en 1985 a été à l'origine d'une augmentation nette des effectifs, liée à une bonne saison de reproduction, et ce aussi bien sur l'île Madeleine que sur le continent (cf fig 6). Il n'en reste pas moins vrai que, même si les populations continentales peuvent atteindre des densités égales ou même supérieures à celles enregistrées sur le continent (par ex à Bandia en 1976: plus de 160 ind/ha, Hubert 1982), elles sont sujettes à des variations dont l'amplitude peut être très grande. A l'opposé, la relative stabilité des densités semble être une caractéristique propre aux populations insulaires, et que l'on retrouve chez de nombreuses autres espèces de rongeurs: campagnols (Lidicker 1973, Tamarin 1977, Gliwicz 1980), Rat noir dans les îles méditerranéennes (Cheylan et Granjon 1986). Adler et Tamarin (1984) trouvent par contre une densité de population plus faible et des variations plus importantes dans une population insulaire de *Peromyscus leucopus* par rapport à son homologue continentale; mais la régulation de cette population pourtant anciennement établie sur l'île semble montrer qu'elle est assez mal adaptée aux conditions locales.

Dans le cas général, on peut donc parler de stabilité à haute densité chez les populations insulaires. Certains des mécanismes par lesquels cette stabilité est maintenue ont été revus par Gliwicz (1980), mais ces mécanismes s'appliquent surtout au cas des Microtidés. Dans le cas de la population de l'île Madeleine, et peut-être plus généralement dans le cas des Muridés insulaires, les facteurs prépondérants sont:

- L'étalement de la période de reproduction, qui commence pendant la saison des pluies comme dans les populations continentales mais se poursuit bien avant dans la saison sèche. Ceci n'est pas le résultat d'un plus grand nombre de parturition par femelle, mais plutôt d'une répartition sur un laps de temps plus long des gestations individuelles: Le pourcentage de femelles gestantes n'atteint jamais sur l'île les valeurs qu'il atteint sur le continent (Hubert 1982), mais il reste non nul pendant une période beaucoup plus longue. Le renouvellement de la population est donc plus progressif et il n'y a d'ailleurs jamais sur les histogrammes de répartition des animaux par classe de poids de distinctions absolues entre deux ou plusieurs cohortes.

- La bonne survie des animaux: Comme il l'a été montré sur la fig 8, l'espérance de vie des animaux insulaires leur garantit une meilleure survie que sur le continent où, du fait des facteurs extrinsèques (climat plus contrasté, prédation et compétition interspécifique plus importantes...), et intrinsèques

(compétition intaspécifique, aptitude physiologique moindre...), la mortalité dans les premiers mois est très forte, d'où les variations rapides de densité de population (Hubert 1982).

- L'élargissement de la niche écologique de la population qui se manifeste de plusieurs façons:

\* élargissement de la niche alimentaire: des tests de choix alimentaires réalisés en captivité ont montré une plus grande amplitude de choix des animaux insulaires; 4 sortes de graines de tailles diverses étaient proposées à 3 couples de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine et des Niayes et 3 couples de *M. huberti* des Niayes (maïs, sorgho, mil, blé pilé). L'indice de diversité des graines consommées s'établit à 1,73 pour les animaux insulaires, contre 0,64 et 0,9 respectivement pour les *M. erythroleucus* et les *M. huberti* des Niayes. Ceci serait à relier à l'appauvrissement végétal observé sur l'île; les ressources d'une catégorie donnée (graines de Graminées et Poacées par exemple) n'étant pas suffisantes pour l'ensemble de la population, celle-ci serait forcée de diversifier son régime alimentaire (il semble en particulier que les insectes constituent, au moins à certaines périodes de l'année, une part importante de l'alimentation des *Mastomys* insulaires).

\* existence d'un dimorphisme sexuel morphologique net (cf fig 4A). Vaughan et Schwartz (1980) notent le même phénomène chez *Neotoma lepida* sur une île par rapport au continent. Le caractère adaptatif de cette évolution pourrait participer également de l'élargissement de la niche écologique de la population. C'est par exemple ce qui se passe dans le cas des mésanges de Corse (Blondel, comm.or.) où un dimorphisme de la taille du bec permettrait aux deux sexes de se nourrir de proies de tailles différentes et ainsi d'exploiter une plus large gamme de ressources alimentaires. Dans le cas de Rongeurs, c'est peut-être également au niveau de la taille des graines et autres constituants du régime alimentaire que se traduit le dimorphisme morphologique observé, ce qui expliquerait au moins en partie la plus grande diversité des graines consommées par les *M. erythroleucus* de l'île Madeleine.

- Les mécanismes comportementaux qui permettent aux animaux de supporter les hautes densités sans en subir les conséquences. Ainsi la tolérance observée entre les mâles dans les captures multiples et le faible niveau d'agressivité enregistré lors des confrontations dyadiques sont autant d'indices d'une adaptation des individus aux contacts sociaux fréquents et bien supportés. La même diminution de l'agressivité inter-mâles lors de confrontations dyadiques a été notée dans une population insulaire de *Peromyscus maniculatus* par rapport à une population du continent adjacent (Halpin et Sullivan, 1978). Cette tolérance est plus nette entre les mâles qu'entre les femelles comme chez Reich et Tamarin (1984) qui trouvent que l'évitement entre femelles est supérieur à l'évitement entre mâles lors des captures multiples dans une population insulaire de *Microtus breweri*. Ce dernier phénomène, que l'on retrouve également souvent dans les populations continentales (Getz 1972, Verhagen et Verheyen, 1982), représente plutôt un comportement lié à la reproduction, et qui s'exprime de la même façon dans la majorité des cas.

Les conséquences du maintien des fortes densités dans les îles, et ce quelqu'en soient les mécanismes, sont, d'un point de vue démographique, une diminution des risques d'extinction de la population qui sont beaucoup plus importants à priori dans les îles où l'immigration d'animaux depuis une source de colonisation est, sinon nulle, du moins réduite de beaucoup (Mc Arthur et Wilson 1967). D'un point de vue génétique, la population limite aussi les risques d'appauvrissement génétique par perte des allèles les moins bien représentés lors de passages dans les "goulots d'étranglement" que représentent les faibles effectifs de population. Dans le cas des *Mastomys* de l'île Madeleine, les premières analyses biochimique semblent montrer qu'il n'y aurait pas de perte sensible du polymorphisme détectable par électrophorèse des protéines.

Le maintien de la variabilité au sein de la population est également facilité par les caractéristiques éco-éthologiques de ses individus: On a noté la plus grande mobilité des *Mastomys* insulaires par rapport à leurs homologues continentaux; les mâles, en particulier pendant la saison de reproduction, sont très mobiles. On peut donc penser qu'il y a un brassage génétique important par l'intermédiaire de la reproduction qui ne se ferait pas au niveau de petites unités de reproduction (dèmes) mais à une échelle spatiale plus grande. Krohne et Baccus (1985) ont mis par exemple en évidence des unités démographiques de 2,4 à 13,5 ha chez *P. leucopus*. Sur l'île Madeleine, l'absence de barrières topographiques véritables, les possibilités de déplacements individuels, et la tolérance observée entre les individus (mâles en particulier) permettent de penser que l'ensemble de la population de l'île peut être considérée comme une unité démographique unique. Vaughan et Schwartz (1980) indiquent aussi une augmentation du domaine vital dans leur population insulaire de *Neotoma lepida*, mais dans ce cas, c'est à des fins d'optimisation de la recherche de nourriture, le comportement reproducteur restant territorial comme dans les populations continentales de l'espèce. Sur l'île Madeleine, l'augmentation des déplacements ne semble pas liée au facteur alimentation puisque les déplacements les plus importants sont observés au moment où les ressources sont les plus abondantes, c'est à dire après la saison des pluies (cf fig 9 et 10).

Il se pourrait donc que, du fait de ses caractéristiques éco-éthologiques, cette population insulaire "freine" sa propre différenciation par rapport aux populations continentales, compensant en cela les conséquences possibles de la faiblesse du flux génique qui l'unit au continent. En cela, elle est en accord avec l'idée développée par Ehrlich et Raven (1969), selon laquelle ce n'est pas l'intensité du flux génique qui représente le moteur principal de la différenciation entre les populations, mais plutôt le régime de reproduction au niveau des populations elles-mêmes. Dans le cas de l'île Madeleine, ce régime de reproduction est probablement de nature à maintenir une variabilité génétique importante et peu différente du polymorphisme d'origine, du fait de l'absence de subordination sociale ou de tout autre structure à l'origine de ruptures dans l'"unité de reproduction" que représente la population dans son ensemble. De tels fractionnements seraient en effet de nature à

donner prise à une sélection différentielle entre les groupes, et donc à accélérer la différenciation entre eux (Christian, 1970). Myers (1974) montre ainsi l'action de la dispersion et de la mobilité individuelle sur l'homogénéisation génétique d'une population naturelle de souris domestiques ne présentant pas de structure démique comme les populations commensales de l'espèce.

L'absence de différenciation génétique profonde entre la population de *M. erythroleucus* de l'île Madeleine et ses homologues continentales est attestée par l'absence d'une quelconque diminution de fertilité lors des croisements entre individus insulaires et continentaux (Tab 14):

Type de croisement	N	Nb petits/portée
Madeleine x Madeleine	14	7,6 + 1,9
Continent x Continent	47	7,5 + 2,6
Madeleine x Continent	14	7,5 + 2,2

Tab. 14: Taille moyenne des portées de *Mastomys erythroleucus* de croisements de types divers

Il n'y a donc visiblement pas de barrière reproductive entre ces populations, malgré les différences comportementales et morphologiques observées.

Concernant cette différenciation morphologique et biométrique, qui est très nette (cf fig 11 et 13), on peut penser qu'elle possède un caractère adaptatif (Berry 1964), puisqu'elle est rencontrée dans la grande majorité des cas d'insularité chez les Rongeurs (Foster 1964). L'explication avancée par Case (1978), peut dans ses grandes lignes être appliquée ici: l'augmentation de la taille corporelle serait liée à l'abondance relative des ressources sur l'île, qui est en fait le résultat de l'élargissement de la niche alimentaire observé, conjugué au fait que les *Mastomys* insulaires peuvent consacrer plus de temps à se nourrir du fait de la diminution de la pression de prédation et de compétition interspécifique. L'hypothèse semble confirmée par les fig. 5A et 5B où, lorsqu'on compare les courbes Poids =  $f(L(T+C))$  obtenues à partir des animaux morts sur le terrain et de mesures de croissance en élevage, on voit que les animaux insulaires ont une croissance pondérale plus rapide dans la nature qu'en captivité, relativement à la croissance linéaire, ce qui est beaucoup moins net chez les animaux des Niayes. Les résultats des tests de choix alimentaires encaptivité vont dans le même sens: sur une semaine, les *M. erythroleucus* de l'île consomment une quantité plus importante de graines que les *M. erythroleucus* et *huberti* des Niayes (277 g contre 198 et 189 g respectivement pour 3 couples de chaque population).

La sélection pour l'augmentation de taille des animaux insulaires a pu rendre très rapide l'évolution de ce caractère après l'isolement de la population. En effet Atchley et coll. (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 ce que l'on observe sur l'île, en conditions naturelles, où ce sont les mâles qui présentent le gigantisme insulaire le plus net. Le déterminisme génétique de ces caractères morphologiques est encore mal connu et doit de toute façon être complexe. Il est difficile de le relier à la variabilité génétique appréhendée par l'électrophorèse des protéines, ces deux groupes de facteurs pouvant être plus ou moins indépendamment soumis (ou non) à sélection.

On peut résumer dans un tableau l'ensemble des différences observées entre la population insulaire et les populations continentales prises comme témoins, en prenant comme fil directeur le concept de stratégie adaptative développée par Pianka (1970) à partir des notions de sélection "r" et "K" de Mac Arthur et Wilson (1967): Tab 15.

Sélection K favorise	Madeleine	Continent
* stabilité de population	+	-
* compétition intra et intersp forte	-	+
* maturité sexuelle retardée	+	-
* grande taille	+	-
* allongement saison de reproduction	+	-
* longévité supérieure	+	-
* taille de portée plus faible	=	=

Tab. 15: comparaison des caractéristiques populationnelles liée à la définition de la stratégie adaptative d'après Pianka (1970), entre les populations de *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et du continent

Il apparait donc nettement que la population insulaire est plus proche du pôle K sur le continuum "r-K" des stratégies adaptatives, pôle caractéristique des environnements plus prévisibles et moins perturbés. C'est le cas de l'écosystème insulaire comparé aux écosystèmes continentaux de la même région.

Il ressort de cette étude que la population de *Mastomys erythroleucus* étudiée présente un certain nombre de caractéristiques dont on peut penser qu'elles se sont mises en place sous l'effet de l'isolement insulaire et de pressions de sélection nouvelles qui y sont associées. Ainsi, les particularités démographiques (hautes densités de population, longévité accrue, maturité sexuelle retardée), écologiques (déplacements individuels plus importants, élargissement de la niche alimentaire), comportementales (diminution de l'agressivité interindividuelle) et morphologiques (gigantisme, dimorphisme sexuel) sont autant d'attributs propres à cette population et que l'on ne retrouve pas en général dans les populations continentales comparées. Par contre, au vu des premiers résultats dans ce domaine, il ne semble pas que du point de vue génétique les *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine se soient beaucoup différenciés de leurs homologues continentaux, au cours des 8000 ans qu'a duré leur séparation. Mais seule une faible partie du matériel génétique nous est pour l'instant accessible et il convient donc d'être prudent dans ce domaine.

Il apparaît de plus en plus que le maintien des hautes densités et l'organisation sociale de la population, par l'intermédiaire des caractéristiques éco-éthologiques de ses individus, peut expliquer la faible différenciation génétique observée par rapport aux populations continentales, alors que l'absence supposée complète de flux génique entre île et continent aurait pu favoriser une dérive et un appauvrissement génétiques importants. On n'en est donc pas encore au stade achevé de la "révolution génétique" annoncé par Mayr dans son modèle d'évolution allopatrique, mais les modifications de tous ordres décrites plus haut sont peut-être, quant à elles, les conséquences d'une perturbation de l'homéostasie du pool génique de la population. Par comparaison, dans la région du delta du Saloum où un flux génique non négligeable est entretenu entre populations de *Mastomys huberti* des îles et du continent, par l'intermédiaire des transports humains, on n'observe presque aucune différenciation du type de celles décrites entre les *Mastomys erythroleucus* de l'île Madeleine et du continent...

Les facteurs conditionnant la différenciation des populations apparaissent donc multiples, comme le sont d'ailleurs les situations écologiques dans lesquelles évoluent ces populations. Dans ce contexte, l'avantage des îles est de simplifier les secondes afin de mieux distinguer les premiers.

## 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. et TAMARIN R.H., 1984. Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in southern Massachussets. Can. J. Zool. 62: 58-64
- 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(4): 677-698
- BERRY R.J., 1964. The evolution of an island population of the house mouse. Evolution 18: 468-483
- BRITON-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, 168p.
- CASE T.J., 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. Ecology 59(1): 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
- CHEYLAN G., 1984. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale: un exemple de peuplement insulaire non équilibré? La Terre et la Vie 39(2): 37-54
- CHEYLAN G. ET GRANJON L., 1986. Ecologie d'une population de Rats noirs *Rattus rattus* (Linnée 1758) à Port-Cros (Var): Méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. Trav. Sci. Parc Nat. Port-Cros 12
- CHRISTIAN J.J., 1970. Social subordination, population density and mammalian evolution. Science 168: 84-90
- 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
- DELCOURT J., 1984. Gorée, 6 siècles d'histoire. Editions **clairafrique**. Dakar.

- 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 BARBEYC., 1968. L'île aux serpents. Notes africaines 120: 97-109
- DUPLANTIER J.M., ORSINI Ph., THOHARI M., CASSAING J., CROSET H., 1984. Echantillonnage des populations de Muridés: influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. Mammalia 48(1): 129-141
- EHRlich P.R. et RAVEN P.H., 1962. Differentiation of populations. Science 165: 1228-1231
- FOSTER J.B., 1964. Evolution of mammals on islands. Nature 202: 234-235
- GETZ L.L., 1972. Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus*. J. Mamm. 53(2): 311-317
- GLIWICZ J., 1980. Island populations of rodents: their organization and functioning. Biol. Rev. 55: 109-138
- HALPIN Z.T. et SULLIVAN T.P., 1978. Social interactions in island and mainland populations of deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. J. Mamm. 59: 395-401
- 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(2): 137-166
- HUEERT B., COUTURIER G., POULET A., ADAM F., 1981. Les conséquences d'un supplément alimentaires sur la dynamique des populations de Rongeurs au Sénégal. I- Le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. Rev. Ecol 35: 73-95
- JOGER U., 1982. Premières recherches sur l'herpétofaune du Parc National des îles de la Madeleine. Mémoires de l'IFAN 92:
- KROHNE D.T. et BACCUS R., 1985. Genetic and ecological structure of a population of *Peromyscus leucopus*. J. Mamm. 66(3): 529-537
- LIDICKER W.Z., 1973. Regulation of numbers in an island population of the california vole, a problem in community dynamics. Ecol. Monog. 43(3): 271-302



- 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
- MAC ARTHUR R.H. et WILSON E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press.
- MAYR E., 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR E., 1982. Speciation and macroevolution. *Evolution* 36:1119-1132
- MYERS J.H., 1974. Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly island, California. *Ecology* 55: 747-759
- PATTON J.L. et SHERWOOD W., 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 139-168
- PETTER F., 1977. Les rats à mammelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: *Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853) et *M. huberti* (Wroughton, 1908). *Mammalia* 41(4): 441-443
- PIANKA E.R., 1970. On r and K selection. *The Am. Natur.* 104: 592-597
- 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
- TAMARIN R.H., 1977. Demography of the beach vole (*Microtus breweri*) and the meadow vole (*M. pennsylvanicus*) in southern Massachusetts. *Ecology* 58: 1310-1321
- VAUGHAN T.A. et SCHWARTZ S.T., 1980. Behavioral ecology of an insular woodrat. *J. Mamm.* 61(2): 205-218
- VERHAGEN R. et VERHEYEN W.N., 1982. Multiple captures as an indicator of social relations in the wood mouse and the bank vole. *Acta Theriologica* 27(17): 231-241