

Associations interindividuelles relevées par captures multiples chez plusieurs espèces de Muridés au Sénégal (g. *Mastomys*, *Arvicanthis* et *Rattus*)

Granjon L.* & Duplantier J.-M.**

* Laboratoire d'écoéthologie, Institut des Sciences de l'Evolution, USTL
34095 Montpellier cedex 05, FRANCE
**ORSTOM, BP 1386, Dakar, SENEGAL

Résumé

Les captures multiples obtenues dans deux types de pièges (pièges à capture simple et pièges à captures multiples) chez 5 espèces de rongeurs Muridés au Sénégal (*Mastomys erythroleucus*, *M. cf natalensis*, *M. huberti*, *Arvicanthis niloticus* et *Rattus rattus*) sont analysées et commentées. Les deux modèles de pièges fournissent des résultats sensiblement équivalents au point de vue qualitatif, mais les pièges à captures multiples ont un rendement nettement supérieur. La tendance la plus souvent observée dans les associations interindividuelles est la capture de 2 juvéniles ensemble, alors que les paires adulte-juvénile sont rarement capturées. Dans une population insulaire de *M. erythroleucus*, aucune association stable n'a été mise en évidence. Dans les populations commensales de *M. cf natalensis*, une structure en harem semble être la règle.

Mots-clés

Muridés, Sénégal, éco-éthologie, *Mastomys*, captures multiples.

English Abridged Version

Interindividual associations revealed by multiple captures in some species of murid rodents from Senegal (g. *Mastomys*, *Arvicanthis* and *Rattus*).

More than 500 multiple captures have been obtained in two types of traps in Senegal, concerning five different species of murid rodents: *Mastomys erythroleucus*, *M. cf natalensis*, *M. huberti*, *Arvicanthis niloticus* and *Rattus rattus*.

Single-capture traps and multiple-captures traps give nearly the same results as far as the distribution of the different classes of animals (mature males, mature females, immature males and immature females) in double captures is concerned. Nevertheless, multiple-captures traps are much more efficient in obtaining multiple captures, in which up to 13 individuals have been trapped.

Using Slade's (1976) method of analysis of multiple capture data in the insular population of *M. erythroleucus*, it appears that adult females are less likely to be trapped than adult males during the reproductive period. No other difference in trappability nor in the distribution of multiple captures between the two sexes have been observed in the three tested periods. In this population as in the continental ones of *M. erythroleucus*, in *M. huberti* and in *A. niloticus*, juveniles are found to be more often associated with each others than expected, whereas adult-juvenile associations are not as common as expected. This probably means that young are independent of their parents rapidly after weaning, but they keep moving about with each others during some time. This behaviour may be adaptive in foraging and predator avoiding.

In the two commensal species (*M. cf natalensis* and *R. rattus*), the distribution of the double captures is close to a random distribution. In the former species, the female-biased sex-ratio usually found results in multiple captures (involving 4 to 13 individuals) with very few adult males (usually one), a number of adult females (from 2 to 6) and juveniles. These associations suggest that a harem-like structure may be the rule in this species. A long-term study would give informations about the temporal evolution of these groups. Such a study has been conducted in the island population of *M. erythroleucus*, but no long-term association between particular individuals was found, probably due to the high mobility of the members of this population.

Key-words

Murid rodents, Senegal, behavioural ecology, *Mastomys*, multiple captures.



ASSOCIATIONS INTERINDIVIDUELLES RELEVÉES PAR CAPTURES MULTIPLES
CHEZ PLUSIEURS ESPÈCES DE MURIDÉS AU SÉNÉGAL

Seul ce dernier test a été réalisé lorsque les données correspondaient à un regroupement de résultats obtenus à des moments et en des lieux différents (cas des *M. erythroleucus* continentaux, de *M. huberti*, *A. niloticus* et *R. rattus*). Les nombres théoriques de chacun des types de captures doubles sont calculés à partir des effectifs d'individus impliqués dans ces captures, et non à partir des effectifs totaux d'individus de chaque catégorie présentée dans la population (captures simples + multiples). Ceci évite le biais lié à une éventuelle "piégeabilité" différentielle entre les catégories d'individus (Slade, 1976).

Les captures impliquant plus de deux individus ont été considérées séparément, leur distribution ne suivant pas une loi binômiale (Mihok, 1979). Les catégories d'individus qui ont été retenues sont les suivantes : mâles adultes, femelles adultes, mâles juvéniles et femelles juvéniles.

RESULTATS

Plus de 500 captures multiples ont été enregistrées entre Septembre 1983 et Février 1989, concernant 9 espèces de rongeurs au Sénégal (Tab.I) : 7 espèces de Muridés (*Mastomys erythroleucus*, *M. cf natalensis*, *M. huberti*, *Arvicanthis niloticus*, *Myomys daltoni*, *Rattus rattus*, *Mus musculus*) et 2 espèces de Gerbillidés (*Tatera gambiana* et *Taterillus sp.*). La rareté des captures multiples dans cette dernière famille est essentiellement due au faible effort de piégeage dans les milieux les plus favorables à ces espèces. Parmi les Muridés, *M. daltoni* et *M. musculus* n'ont fourni également que de rares captures doubles, du fait de leur abondance relativement faible lors des piégeages. Parmi les 5 espèces dont les résultats sont suffisamment nombreux pour être détaillés, deux sont exclusivement commensales (*M. cf natalensis* et *R. rattus*), deux autres sont très ubiquistes (*M. erythroleucus* et *A. niloticus*), la dernière étant plus spécialisée dans les milieux humides (*M. huberti*). Seules 13 captures impliquant des individus de 2 espèces différentes ont été relevées, soit environ 2,5% du total des captures multiples. *A. niloticus* et *M. erythroleucus* se sont révélées être les espèces les plus "conviviales", ayant été respectivement capturées avec 4 et 3 autres espèces (toutes de la famille des Muridés).

	Doubles	Triples	Quadruples	Quintuples	Autres	TOTAL
<i>Mastomys erythroleucus</i>	191 (47)	24 (8)	6	2 (1)	-	223 (56)
<i>Mastomys cf natalensis</i>	78	17	9	4	6	114
<i>Mastomys huberti</i>	62	10	3	-	-	75
<i>Arvicanthis niloticus</i>	42	3	3	1	-	49
<i>Rattus rattus</i>	32	5	1	2	-	40
<i>Mus musculus</i>	2	-	-	-	-	2
<i>Myomys daltoni</i>	1	-	-	-	-	1
<i>Taterillus sp.</i>	1	-	-	-	-	1
<i>Tatera gambiana</i>	1	-	-	-	-	1

Tab. I : Répartition des captures multiples enregistrées chez 9 espèces de rongeurs au Sénégal (effectifs entre parenthèses : *M. erythroleucus* continentaux).

Tab. I : Distribution of the multiple captures recorded in 9 species of rodents from Senegal (numbers between brackets refer to *M. erythroleucus* from the mainland).

1 - Comparaison des résultats obtenus avec les pièges à capture simple et les pièges à captures multiples.

Cette comparaison peut être effectuée dans deux cas. Dans la population de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine, la distribution des captures doubles obtenues lors des 3 sessions de piégeage effectuées avec des pièges à captures multiples en 85-86, a été comparée à celle correspondant à 10 sessions de capture-recapture à l'aide de pièges à capture simple entre Mai 84 et Octobre 86 (cf Granjon, 1987). Ces deux distributions s'écartent de la même façon d'une répartition aléatoire (Tab. IIa et b), essentiellement du fait d'un excès de captures de juvéniles entre eux et d'un déficit de captures adulte-juvénile. Dans les deux cas, les associations entre adultes sont observées selon les proportions attendues.

INTRODUCTION

L'étude des relations sociales dans les populations de petits mammifères se heurte à de nombreux problèmes, liés en particulier à la petite taille et aux moeurs nocturnes des espèces considérées. Un des moyens les plus employés pour estimer la nature des liens sociaux dans ces populations consiste à analyser les captures multiples obtenues lors des piégeages (Davis, 1955). La plupart de ces analyses ont été réalisées à partir de captures enregistrées dans des pièges à capture simple, de type Sherman (Petersen, 1975 ; Feldhamer, 1977 ; Blaustein & Rothstein, 1978 ; Jenkins & Llewellyn, 1981 ; Spencer *et al*, 1982 ; Verhagen & Verheyen, 1982 ; Bergstrom, 1986 ; Bergstrom & Sauer, 1986) ou Longworth (Montgomery, 1979 ; Novak, 1983). Dans de tels pièges, les captures multiples correspondent théoriquement à des captures d'individus entrant simultanément dans les pièges, et pouvant donc avoir eu précédemment un cheminement commun témoignant d'une attraction sociale probable. Toutefois, un biais important lié à la sensibilité insuffisante du mécanisme de fermeture de ces deux types de pièges (Sherman en particulier) a été suspecté par plusieurs auteurs (Petersen, 1975 ; Feldhamer, 1977 ; Jenkins & Llewellyn, 1981) et mis en évidence par Bergstrom (1986) et Bergstrom & Sauer (1986, mais voir aussi Blaustein & Rothstein, 1978). D'autre part, la probabilité d'obtention de captures multiples s'est révélée être souvent corrélée avec la densité de population (Petersen, 1975 ; Blaustein & Rothstein, 1978 ; Jenkins & Llewellyn, 1981). Pour ces différentes raisons, l'emploi de pièges spécialement conçus pour réaliser des captures multiples s'est avéré nécessaire (Getz, 1972 ; Mihok, 1979 ; Temme, 1980 ; Getz *et al*, 1981 ; Reich & Tamarin, 1984a et b ; Cassaing, 1986). L'efficacité de ces pièges en tant que révélateurs des relations interindividuelles effectives (attraction ou évitement) est garantie par les possibilités de contacts divers (olfactif, auditif, visuel ou même tactile) entre les animaux déjà capturés et ceux arrivant à proximité du piège. Un nouvel arrivant montrant une attraction avec un animal déjà piégé pourra donc entrer à son tour dans le piège, et dans le cas contraire il sera libre de s'en écarter. Kalinowska (1971) a ainsi montré l'influence de la présence d'un conspécifique dans un piège, sur la probabilité de capture de *Clethrionomys glareolus*. L'odeur laissée dans le piège est à elle seule un stimulus important dans la réaction d'un individu envers un piège chez *Mus musculus* (Temme, 1980).

L'obtention d'un grand nombre de captures multiples impliquant plusieurs espèces de rongeurs dans différents types de pièges au Sénégal a permis :

- dans un premier temps, de comparer les résultats obtenus avec ces différents modèles de pièges, et de tester certaines hypothèses relatives à la "piégeabilité" des différentes classes d'individus et à l'influence de la densité de population.

- dans un second temps, d'analyser la distribution de ces associations interindividuelles dans différentes espèces ou populations.

Les captures multiples les plus nombreuses ont été obtenues dans une population insulaire (île de la Madeleine, au large de Dakar) de *Mastomys erythroleucus* régulièrement suivie entre 1984 et 1986 (Granjon, 1987 ; Duplantier & Granjon, 1988) ainsi que dans des populations de *Mastomys cf natalensis*, espèce exclusivement commensale au Sénégal (Duplantier, 1988 ; Duplantier & Granjon, 1988). Ces deux ensembles de résultats sont analysés en détail. Par ailleurs, les captures multiples enregistrées de 1983 à 1989 dans les populations continentales de *M. erythroleucus*, dans celles de *Mastomys huberti* ainsi que chez deux autres espèces de Muridés, *Arvicanthis niloticus* et *Rattus rattus* sont détaillées, et les résultats en sont interprétés.

MATERIEL ET METHODES

Les captures ont été réalisées grâce à deux types de pièges :

- des pièges à capture simple de type Firobind (grillagés, à socle en bois, de 25 x 8 x 8 cm) ou Manufrance (à barreaux métalliques, de 26 x 9 x 10 cm). La fermeture de la porte est déclenchée par le contact avec l'appât, ce qui limite le biais lié au poids des individus capturés, biais rencontré avec les pièges Sherman ou Longworth où la fermeture du piège est déclenchée par le passage des animaux sur une palette plus ou moins sensible. Ces pièges ont été utilisés sur des quadrats de piégeage sur l'île de la Madeleine et sur le site continental de Bandia (cf Granjon, 1987), et le reste du temps selon des lignes en extérieur ou dans les habitations pour les espèces commensales.

- des pièges à captures multiples, de type Manufrance grand modèle (38 x 13 x 13 cm), modifiés par adjonction d'une trappe d'entrée basculante. Ces pièges ont été utilisés à trois reprises sur l'île de la Madeleine (Juin et Novembre 1985, Février 1986), à deux reprises dans les villes et les villages du Sud-Est du pays (Janvier et Septembre 1986), ainsi que dans les périmètres agricoles du Nord.

Le traitement des données a été effectué selon la méthode décrite par Slade (1976), permettant de tester :

- la "piégeabilité" et la tendance à être impliqué dans des captures multiples des différentes catégories d'individus, dans le cas où l'ensemble des résultats (captures simples et multiples) est disponible.

- le caractère aléatoire ou non de la répartition des captures doubles en fonction des catégories d'individus considérées, dans tous les cas.

a- PCS	Adultes		Juvéniles		b- PCM	Adultes		Juvéniles		
	♂	♀	♂	♀		♂	♀	♂	♀	
Adultes	♂	8 7	21	0	5	♂	27 23,4	28	3	2
	♀	15,6	9 8,8	1	7	♀	29	11 9	0	4
Juvéniles	♂	4	4,5	2 0,6	7	♂	5,4	3,3	2 0,3	3
	♀	8,3	9,3	2,4	3 2,5	♀	5,9	3,7	0,7	1 0,4

$\chi^2 = 16.9 (p < 0,001)$ $\chi^2 = 20.9 (p < 0,001)$

Tab. II : Distribution des captures doubles dans la population de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine. a- résultats obtenus dans les pièges à capture simple (PCS) ; b- résultats obtenus dans les pièges à captures multiples (PCM). Effectifs observés dans le 1/2 tableau supérieur, effectifs théoriques dans le 1/2 tableau inférieur. Test de X²-réalisé après réunion des effectifs des mâles et des femelles juvéniles (4ddl).

Tab. II : Distribution of double captures in the *M. erythroleucus* population of "île de la Madeleine". a- results from single-capture traps (PCS) ; b- results from multiple-capture traps (PCM). Observed numbers in the superior half of the table ; expected numbers in the inferior half. Khi-square test performed after putting together juvenile male and female numbers (4 df).

Dans le cas des *M. cf natalensis* du Sénégal Oriental, les résultats obtenus en Janvier et Septembre 86 à l'aide des pièges à captures multiples ont été comparés à ceux obtenus dans des pièges à capture simple aux même périodes et en Mars 1985. Alors que la distribution des associations observées n'est pas significativement différente d'une distribution aléatoire dans les pièges à capture simple, elle l'est dans les pièges à captures multiples (Tab. IIIa et b) du fait, là encore, principalement d'un excès de captures doubles de juvéniles et d'un déficit de captures adulte-juvénile. En revanche, les captures impliquant les adultes sont distribuées aléatoirement entre les différentes associations possibles, et ce avec les deux types de pièges.

a- PCS	Adultes		Juvéniles		b- PCM	Adultes		Juvéniles		
	♂	♀	♂	♀		♂	♀	♂	♀	
Adultes	♂	4 1,3	4	4	0	♂	2 2,7	12	1	0
	♀	6	7 7,1	9	11	♀	7,8	5 5,8	1	2
Juvéniles	♂	4,8	11,2	6 4,4	5	♂	1,2	1	0 0,1	2
	♀	2,8	6,8	5,2	1 1,6	♀	2,6	3,8	0,6	2 0,6

$\chi^2 = 8.3 \text{ NS}$ $\chi^2 = 11.4 (p < 0,05)$

Tab. III : Distribution des captures doubles chez *M. cf natalensis*. Mêmes commentaires que Tab. II. Tab. III : Distribution of double captures in *M. cf natalensis*. Same comments as in Tab. II.

2 - Tests des hypothèses de "piégeabilité"

La "piégeabilité" et la tendance à être impliqué dans des captures doubles ont été testées en même temps que le caractère aléatoire ou non de la distribution des captures doubles chez les adultes de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine aux trois périodes de piégeage à l'aide des pièges à trappe. Le détail des hypothèses et résultats est décrit dans la Fig. 1. En Juin (hors période de reproduction) et Février (fin de période de

reproduction), aucune déviation significative par rapport aux chances. En revanche, en Novembre (période de reproduction), les femelles sont significativement plus capturées que les mâles. En ce qui concerne les associations doubles, cela se traduit par une prédominance des captures mâle-femelle.

Chez *M. cf natalensis*, en Janvier 1986, il est apparu que les mâles adultes avaient une probabilité plus faible que les femelles adultes d'être impliqués dans des captures multiples ($p < 0,05$).

H1: Les 2 sexes sont également capturables

	♂	♀		♂	♀		♂	♀
N obs.	47	31	N obs.	52	14	N obs.	42	34
N thé.	53	25	N thé.	43	23	N thé.	38	38
$\chi^2 = 2,12$ NS			$\chi^2 = 5,41$ ($p < 0,05$)			$\chi^2 = 0,84$ NS		

H2: Les 2 sexes ont la même probabilité d'être impliqué dans des captures doubles (N.C.D.)

	♂	♀		♂	♀		♂	♀
N C.S.	25	15	N C.S.	34	8	N C.S.	21	11
N C.D.	22	16	N C.D.	18	6	N C.D.	21	23
$\chi^2 = 0,21$ NS			$\chi^2 = 0,45$ NS			$\chi^2 = 2,38$ NS		

H3: Les associations se font au hasard (effectifs théoriques en italique)

	♂	♀		♂	♀		♂	♀
♂	7 <i>6,4</i>	8	♂	8 <i>6,7</i>	2	♂	6 <i>5</i>	9
♀	9 <i>9,2</i>	4 <i>3,4</i>	♀	4 <i>4,6</i>	2 <i>0,7</i>	♀	11 <i>11</i>	7 <i>6</i>
$\chi^2 = 0,32$ NS			$\chi^2 = 0,73$ NS					
JUN 85			NOVEMBRE 85			FEVRIER 86		

Fig. 1- Tests des hypothèses H1, H2, et H3 (cf Slade, 1976) dans la population de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine en Juin et Novembre 1985 et en Février 1986 (NCS = nombre de captures simples).
Fig. 1- Hypothesis testing (H1, H2, H3, cf Slade 1976) in *M. erythroleucus* population from "île de la Madeleine" in June and November 1985 and February 1986 (NCS : number of simple captures).

3 - Relation densité - fréquence des captures multiples

La relation entre la densité de population et la fréquence des captures multiples enregistrées a pu être testée sur l'île de la Madeleine à partir des résultats obtenus lors du programme de capture-recapture (pièges à capture simple). Le nombre et le pourcentage (par rapport au nombre total des captures) de captures multiples sont portés en fonction de la densité de population aux 10 périodes de piégeage (cf Granjon 1987) sur la Fig. 2. La corrélation apparaît meilleure entre le nombre de captures multiples et la densité (coefficient de Spearman, $r = 0,748$; $p < 0,05$) qu'entre le pourcentage de captures multiples et la densité ($r = 0,478$; NS), ce qui indique que ce dernier facteur n'est probablement pas le seul responsable de l'augmentation du nombre de captures multiples. Il semble que la période soit à prendre en compte également, les plus fortes proportions de captures multiples se plaçant en Janvier et Avril, soit en fin de saison de reproduction.

Lors des 3 sessions de captures multiples, les pourcentages de captures multiples par rapport à l'ensemble des captures ont été de 36% (Juin 85), 24% (Novembre 85) et 49% (Février 86). Aucune relation avec la densité de population sur l'île n'apparaît, puisqu'en Juin 85, celle-ci était nettement plus faible qu'en Novembre et Février suivant (Granjon, 1987). En revanche, la plus forte proportion de captures multiples se place là encore vers la fin de la période de reproduction.

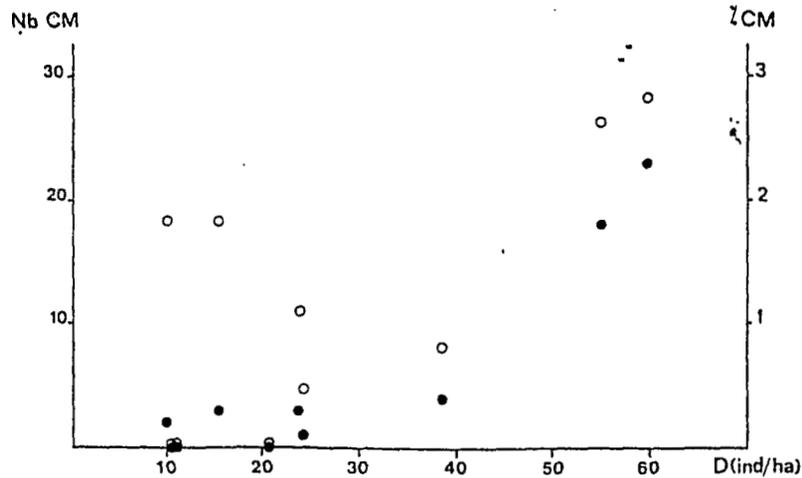


Fig. 2- Relations entre nombre de captures multiples (Nb CM, ronds pleins) ou pourcentage de captures multiples par rapport au total des captures (% CM, cercles) et densité de la population de *M. erythroleucus* de l'île de la Madeleine.

Fig. 2- Relationship between the number of multiple captures (Nb CM, black circles) or the percentage of multiple captures (% CM, open circles) and population density of *M. erythroleucus* from "île de la Madeleine".

4 - Distribution des captures multiples dans les différentes espèces

a - *M. erythroleucus*

La distribution des captures doubles dans les populations continentales de *M. erythroleucus* s'écarte significativement d'une répartition aléatoire (Tab. IV). Comme dans la population insulaire (cf Tab. II), cet écart est surtout lié à un excès de captures de juvéniles entre eux et à un déficit de captures impliquant un adulte et un juvénile. La distribution des captures triples, en fonction de l'âge, confirme cette tendance ($\chi^2=28,6$; $p<0,001$), la répartition par sexe ne s'écartant quant à elle pas d'une répartition aléatoire (Tab. VIII). Les captures quadruples (N=6) ont concerné à 4 reprises 2 mâles et 2 femelles, une fois 1 mâle et 3 femelles, et une fois 1 femelle et 3 mâles, en grande majorité adultes.

		Adultes		Juvéniles	
		♂	♀	♂	♀
Adultes	♂	5 3,3	11	2	2
	♀	7,4	5 4,2	2	5
Juvéniles	♂	4,8	5,2	4 1,7	6
	♀	6,2	6,8	4,4	5 2,8

$\chi^2 = 13,6$ ($p < 0,01$)

Tab. IV : Distribution des captures doubles chez les *M. erythroleucus* continentaux. Mêmes commentaires que Tab. II.

Tab. IV : Distribution of double captures in *M. erythroleucus* from the mainland. Same comments as in Tab. II.

b - *M. cf natalensis*

La distribution des captures doubles dans cette espèce n'est pas différente d'une distribution aléatoire lorsque les résultats obtenus avec les deux types de pièges (Tab. IIIa et b) sont réunis ($\chi^2=8,9$; 4 ddl après regroupement des effectifs des juvéniles, NS). De la même façon, les répartitions observées des individus dans les captures triples en fonction de l'âge ou du sexe (Tab. VIII) suivent d'assez près les répartitions théoriques, mais les effectifs sont trop faibles pour pouvoir être testés statistiquement. Les captures concernant 4 individus ou plus (N=19) se caractérisent essentiellement par le faible nombre de mâles adultes impliqués : 18 mâles adultes contre 42 femelles adultes (et 52 juvéniles des 2 sexes).

ASSOCIATIONS INTERINDIVIDUELLES RELEVÉES PAR CAPTURES MULTIPLES
CHEZ PLUSIEURS ESPECES DE MURIDES AU SENEGAL

c - *M. huberti*

La répartition des 62 captures doubles chez *M. huberti* est portée dans le Tab. V. Par rapport aux effectifs attendus, on note un excès de captures d'adultes entre eux (mâles en particulier), de juvéniles entre eux, et un déficit de captures adulte-juvénile. Aucune différence n'a été observée entre le sous-échantillon des individus insulaires (îles du Saloum) et celui des individus continentaux. La composition des 10 captures triples montre une absence d'association entre 3 individus de même sexe (Tab. VIII).

		Adultes		Juvéniles	
		♂	♀	♂	♀
Adultes	♂	8 4,7	7	5	6
	♀	6,8	5 2,5	6	2
Juvéniles	♂	7,8	5,6	2 3,2	13
	♀	10,2	7,4	8,4	8 5,5

$$\chi^2 = 11,6 \quad (p < 0,05)$$

Tab. V : Distribution des captures doubles chez *M. huberti*. Mêmes commentaires que Tab. II.
Tab. V : Distribution of double captures in *M. huberti*. Same comments as in Tab. II.

d - *A. niloticus*

La distribution des captures doubles s'écarte significativement d'une répartition aléatoire (Tab. VI), du fait d'un excès de paires mâle-femelle adultes et, dans une moindre mesure, d'un excès de captures de juvéniles entre eux. Les 3 captures triples enregistrées ne sont d'ailleurs composées que de juvéniles, alors que les trois captures quadruples sont hétérosexuelles (2 fois 3 mâles et 1 femelle, une fois 2 mâles et 2 femelles, tous adultes).

		Adultes		Juvéniles	
		♂	♀	♂	♀
Adultes	♂	4 6,8	19	3	4
	♀	11,8	3 5	1	3
Juvéniles	♂	3,6	3,2	2 0,5	1
	♀	4,8	4,2	1,2	2 0,9

$$\chi^2 = 10,3 \quad (p < 0,05)$$

Tab. VI : Distribution des captures doubles chez *A. niloticus*. Mêmes commentaires que Tab. II.
Tab. VI : Distribution of double captures in *A. niloticus*. Same comments as in Tab. II.

e - *R. rattus*

Les associations doubles obtenues chez *R. rattus* sont détaillées dans le Tab. VII. Leur distribution (testée en réunissant mâles et femelles chez les adultes d'une part et chez les juvéniles d'autre part du fait de la faiblesse des effectifs) est conforme à une distribution aléatoire. Les captures impliquant 3 individus (Tab. VIII) ou plus apparaissent également équilibrées dans leur composition.

		Adultes		Juvéniles	
		♂	♀	♂	♀
Adultes	♂	1 0,9	2	2	5
	♀	1,9	2 0,9	1	4
Juvéniles	♂	2,8	2,8	3 2	7
	♀	4,4	4,4	6,4	5 5,3

$\chi^2 = 0,9$ NS

Tab. VII : Distribution des captures doubles chez *R. rattus*. Test de χ^2 réalisé après réunion des effectifs des mâles et des femelles chez les adultes et les juvéniles (1ddl).

Tab. VII : Distribution of double captures in *R. rattus*. Khi-square test performed after putting together male and female numbers in adults and in juveniles (1 df).

	♂♂♂	♂♂♀	♂♀♀	♀♀♀	χ^2
<i>M. erythroleucus</i>	1 (3,5)	15 (9,5)	5 (8,5)	3 (2,5)	6,5
<i>M. cf natalensis</i>	2	6	3	4	-
<i>M. huberti</i>	0	7	3	0	-
<i>R. rattus</i>	1	2	1	1	-

Tab. VIII : Distribution des captures triples en fonction du sexe chez 4 espèces de Muridés du Sénégal.
Tab. VIII : Distribution of triple captures as a function of sex in 4 species of Murids from Senegal.

5 - Fidélité des associations interindividuelles

Sur l'île de la Madeleine (où les individus étaient systématiquement marqués et relâchés), l'examen de l'identité des animaux impliqués dans des captures multiples a permis de mettre en évidence 10 cas où les deux mêmes individus ont été capturés ensemble à deux reprises :

- 4 fois 1 mâle et 1 femelle
- 3 fois 2 mâles
- 3 fois 2 femelles.

Dans 9 cas sur 10, ces captures successives d'une même paire d'individus ont eu lieu au cours de la même session de piégeage, soit à 4 ou 5 jours d'intervalle au plus. Dans un seul cas, 2 femelles ont été capturées ensemble à 2 mois d'intervalle.

Afin de vérifier si cette situation correspondait à une dispersion des individus d'une session de piégeage à la suivante, les distances entre les positions (barycentres des points de captures) de certains des individus capturés ensemble ont été calculées aux périodes précédant et suivant celle où ils se sont trouvés associés. Ces distances, comparées aux DRS (distances entre recaptures successives) moyennes dans la population aux mêmes périodes (cf Granjon, 1987), indiquent si les individus concernés étaient et/ou sont restés spatialement proches avant et après qu'ils aient été capturés ensemble. Les résultats concernant 6 individus et leurs "partenaires" sont portés sur la Fig. 3.

Il apparaît nettement que la plupart du temps, 2 individus capturés ensemble (à 1 ou 2 reprises) lors d'une session de piégeage se trouvent relativement éloignés l'un de l'autre à la session précédente (1 ou 2 mois avant, en général), de même qu'à la session suivante (1 ou 2 mois après). Par exemple, 2 des 3 individus capturés avec le mâle 390 en Juin 1985 (dont la femelle 344 capturée 2 fois avec ce mâle) s'en trouvaient à des distances importantes en Avril (76m et 125m, distances significativement supérieures à la DRS de 20m), ainsi qu'en Juillet (105 et 83m > DRS = 28m). Dans de rares cas, 2 individus sont restés spatialement proches pendant d'assez longues périodes : femelle 434 et femelle 549 d'Avril à Octobre 1986 ; mâle 220 et femelle 222 de Janvier à Avril 1986. Il est à noter que ces cas ne concernent pas particulièrement des paires hétérosexuelles.

ASSOCIATIONS INTERINDIVIDUELLES RELEVÉES PAR CAPTURES MULTIPLES
CHEZ PLUSIEURS ESPÈCES DE MURIDES AU SENEGAL

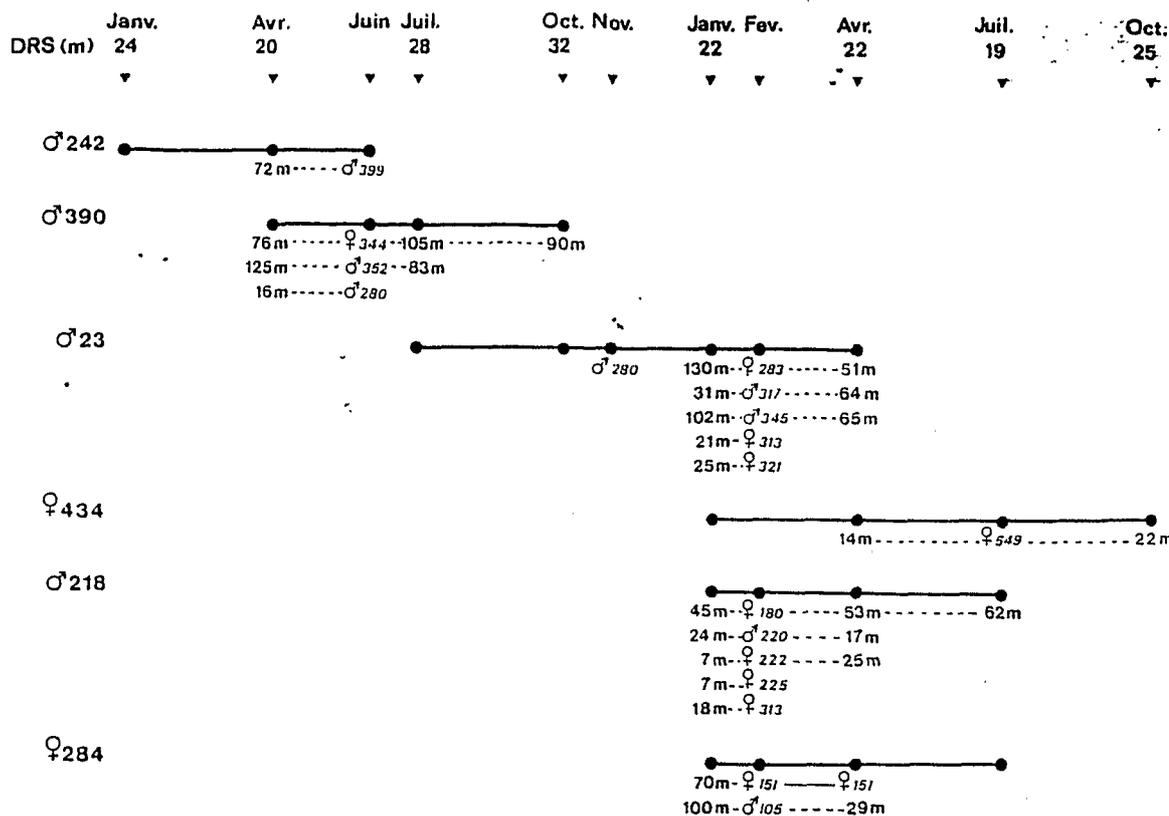


Fig. 3- "Histoires de captures" de 6 individus impliqués dans des captures multiples. Les distances sont celles séparant ces individus de ceux avec qui ils ont été capturés, aux périodes précédant et suivant leur association (à comparer avec les DRS : distances entre les recaptures successives).

Fig. 3- "Multiple capture histories" of six individuals from the population of *M. erythroleucus* of "île de la Madeleine". Distances are those between the individuals that have been captured with the described one, at the preceding and following periods of trapping (to be compared with the mean distance of recapture, DRS).

DISCUSSION

1 - Efficacité comparée des deux types de pièges

L'utilisation des pièges à captures multiples préférentiellement aux pièges à capture simple dans le but d'estimer les relations de tolérance ou d'évitement dans les populations de rongeurs a été préconisée par Bergstrom (1986), à l'issue d'une étude critique des biais liés aux pièges à capture simple généralement utilisés (types Sherman ou Longworth) ou à l'influence de la densité de population sur la fréquence des captures multiples. Les résultats obtenus ici confirment l'efficacité des pièges à captures multiples employés : sur l'île de la Madeleine, 36,9% des captures de *M. erythroleucus* ont impliqué deux individus ou plus dans les pièges à captures multiples (76/206), contre seulement 1,7% dans les pièges à capture simple (54/3147).

Cependant, les pièges à capture simple employés ici ont fourni des résultats très comparables, qualitativement, à ceux obtenus à l'aide des pièges à captures multiples (cf Tab. II et III). En particulier, aucun biais lié au poids des individus capturés n'est apparu, les juvéniles apparaissant dans des proportions non significativement différentes dans les deux types de pièges.

Il n'en reste pas moins vrai que les pièges à captures multiples, outre le fait qu'ils fournissent plus rapidement un grand nombre de résultats, permettent également d'obtenir des captures impliquant plus d'individus (jusqu'à 13 chez *M. cf natalensis*), ce qui peut apporter des enseignements importants sur la structure sociale dans les populations étudiées. Par ailleurs, de par leur mode de fonctionnement, ces pièges sont probablement moins "sensibles" à la densité de population, qui s'est révélé être un facteur d'interférence possible dans l'obtention de captures multiples dans un certain nombre d'études (Petersen, 1975 ; Blaustein & Rothstein, 1978 ; Jenkins & Llewellyn, 1981 ; mais voir aussi Novak, 1983). L'absence de corrélation trouvée ici entre le pourcentage de captures multiples (dans les pièges à capture simple) et la densité de population (cf Fig. 2) indique toutefois que d'autres facteurs, liés en particulier à la période de capture, interviennent également. Ceci traduit probablement des différences effectives de la structure de la

population et/ou de l'état physiologique des individus. C'est d'ailleurs ce qui a été montré en Novembre 1985 sur l'île de la Madeleine à l'aide des pièges à captures multiples, où les femelles étaient plus rarement capturées que les mâles (Fig. 1), ce qui peut paraître logique en cette période de mises bas.

2 - Interprétation des captures multiples

La faible fréquence de captures interspécifiques rapportée par la majorité des auteurs (Petersen, 1975 : 9% ; Feldhamer, 1977 : 7% ; Montgomery, 1979 : 9% ; Mihok, 1979 : 3% ; Verhagen & Verheyen, 1982 : 2% ; présente étude : 2,5%) renforce l'hypothèse selon laquelle les captures multiples intraspécifiques témoignent réellement des liens sociaux existant dans les populations de rongeurs. Certaines espèces apparaissent néanmoins très tolérantes et semblent plus régulièrement associées à d'autres que la moyenne. C'est par exemple le cas de *Reithrodontomys megalotis* (Petersen, 1975), *Peromyscus difficilis* (Bergstrom, 1986), et dans l'étude présente, d'*Arvicanthis niloticus*. Ces associations interspécifiques demeurent toutefois des événements rares, pouvant représenter la part liée au hasard ou aux effets de la densité de population, d'autant plus que dans plusieurs cas, la mort d'une des 2 espèces capturées a été mentionnée (Feldhamer, 1977 ; Verhagen & Verheyen, 1982 ; Evans & Holdenreid, in Bergstrom, 1986).

En ce qui concerne la composition des captures multiples dans les 5 espèces de Muridés considérées ici, le fait le plus régulièrement rencontré est la prédominance des associations entre individus immatures. Cette tendance est très nette dans les populations de *M. erythroleucus*, et est également rencontrée chez *M. huberti* et *A. niloticus*, ainsi qu'à un degré moindre chez *M. cf natalensis*. Ces associations préférentielles entre individus juvéniles ou sexuellement inactifs semblent assez communes chez les Muridés : c'est le cas par exemple chez *Mus musculus* (Myers, 1974), *Apodemus sylvaticus* (Verhagen & Verheyen, 1982) et *Mus spretus* (Cassaing, 1986). Dans ce dernier cas, il a été prouvé grâce à l'emploi de marqueurs génétiques que ce sont le plus souvent des jeunes de la même fratrie qui sont capturés ensemble. Ceci, associé à la faible fréquence de captures d'adultes avec les juvéniles, indique que les jeunes acquièrent rapidement leur indépendance après le sevrage, mais continuent pendant un certain temps à circuler ensemble. Ce comportement a probablement une valeur adaptative, tant dans la recherche de la nourriture que dans la détection des prédateurs. Il est à noter d'ailleurs que chez les deux espèces commensales étudiées ici (*R. rattus* et *M. cf natalensis*), ces tendances (associations entre juvéniles, déficit d'associations adulte-juvénile) sont beaucoup moins marquées, ce qui peut être relié aux contraintes différentes du milieu commensal. Dans la population insulaire de *M. erythroleucus*, les captures multiples de juvéniles sont en grande partie responsables de l'augmentation de la fréquence des captures multiples observée entre Janvier et Avril, période à laquelle cette classe d'âge est la mieux représentée dans la population (Granjon, 1987).

Aucune différence notable n'a été décelée dans la distribution des associations interindividuelles entre l'échantillon continental et la population insulaire chez *M. erythroleucus*. La plus grande tolérance entre mâles insulaires qu'entre mâles continentaux mise en évidence lors de tests de confrontations dyadiques (Granjon *et al*, 1986. Granjon, 1987) ne se traduit donc pas à une échelle d'analyse prenant en compte des catégories d'individus très larges. La prise en compte de sous-groupes d'individus (cf Reich & Tamarin, 1980) permettrait d'avoir une idée plus précise des relations interindividuelles, afin de pouvoir comparer des populations conspécifiques.

Dans cette population insulaire, l'analyse par saison (cf Fig. 1) ne fait pas ressortir de différences marquées dans la répartition des associations entre adultes au cours de l'année. L'examen de l'identité des animaux capturés n'a pas permis non plus de mettre en évidence des associations à long terme entre individus (cf Fig. 3), comme par exemple chez *Microtus ochrogaster* où les mêmes couples ont pu être recapturés jusqu'à 20 semaines après leur première capture (Getz *et al*, 1981), ou chez *Peromyscus maniculatus* où certains mâles sont capturés à de nombreuses reprises avec les mêmes femelles (Mihok, 1979). De fait, la structure de cette population insulaire semble être de type très labile, sans associations stables, et caractérisée par une grande tolérance interindividuelle, sauf peut-être entre les femelles au moment de la reproduction. (cf Granjon *et al*, 1986). Cette structure est permise, entre autres, par les déplacements individuels (instantanés ou inter-saisons) importants mis en évidence dans ce cas (Duplantier et Granjon, 1988).

Par comparaison, la structuration des populations commensales de *M. cf natalensis* apparaît très différente. En effet, bien que la distribution des associations interindividuelles soit globalement équilibrée (au moins en ce qui concerne les adultes), la sex-ratio dans ces populations est régulièrement déséquilibrée en faveur des femelles. Ainsi, dans les captures impliquant 4 individus ou plus (N=19), on ne trouve 2 mâles adultes qu'à trois reprises, alors que de 2 à 6 femelles adultes ont été capturées ensemble 13 fois (Tab. IX). Ce résultat, conjugué à la forte agressivité inter-mâles mise en évidence lors de confrontations dyadiques en enceinte neutre (Granjon *et al*, 1986, Granjon, 1987), semble indiquer une structure en harem, avec 1 mâle adulte, plusieurs femelles adultes et leurs jeunes par groupe, ces groupes familiaux pouvant avoir une répartition calquée sur la structure de l'habitat humain. Il faut noter, par ailleurs, que la sex-ratio à la naissance est équilibrée en conditions d'élevage chez cette espèce (Duplantier, 1988). Des mécanismes de

ESPÈCES RELEVÉES PAR CAPTURES MULTIPLES.
CHEZ PLUSIEURS ESPÈCES DE MURIDES AU SENEGAL

compétition intraspécifique doivent probablement intervenir en conditions naturelles, aboutissant à l'éviction d'un certain nombre de mâles et à la mise en place de la structure observée.

Chez les autres espèces considérées ici, et en particulier *M. huberti* et *A. niloticus*, des données complémentaires sont nécessaires pour confirmer quelques tendances mises en évidence ici (associations de mâles adultes chez *M. huberti*, de couples chez *A. niloticus* etc.). L'utilisation de pièges à captures multiples préférentiellement aux pièges à capture simple lors d'études de longue durée, mais également la réalisation de tests comportementaux, voire d'analyses génétiques conjointement à ces piégeages, sont souhaitables dans le but de cerner de plus près les phénomènes sociaux dans ces populations de petits rongeurs nocturnes.

N = 4	N = 5	N = 6	N = 12
- 1♂A, 1♀A, 2♀J	- 2♂A, 3♀A	- 2♂A, 2♀A, 2♂J	- 2♂A, 5♀A, 4♂J, 1♀J
- 1♂A, 2♂J, 1♀J	- 1♂A, 2♀A, 2♂J	- 1♂A, 2♀A, 3♂J	
- 1♂A, 3♀A	- 2♀A, 3♂J		N = 13
- 1♂A, 3♀J	- 3♀A, 1♂J, 1♀J	N = 7	- 1♂A, 5♀A, 1A?, 6♀J
- 1♀A, 1♂J, 2♀J		- 1♂A, 3♂J, 3♀J	- 1♂A, 6♀A, 5♀J, 1J?
- 2♀A, 2♂J			
- 2♀A, 2J?			
- 3♀A, 1♂J			
- 2♀J, 2J?			

A = Adultes
J = Juvéniles

Tab. IX : Composition des captures multiples impliquant 4 individus ou plus chez *M. cf natalensis*.
Tab. IX : Composition of multiple captures involving 4 or more individuals in *M. cf natalensis*.

BIBLIOGRAPHIE

- 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., & SAUER J.R., 1986. Social travelling inferred from multiple captures : testing assumptions. *Am. Midl. Nat.*, 115 : 201-203.
- BLAUSTEIN A.R. & ROTHSTEIN S.I., 1978. Multiple captures of *Reithrodontomys megalotis*. Social bonding in a mouse ? *Am. Midl. Nat.*, 100 : 376-383.
- CASSAING J., 1986. Les captures multiples chez les rongeurs : fait du hasard ou phénomène social ? *Acta Theriol.*, 31 : 239-248.
- DAVIS D.E., 1955. Social interactions of rats as indicated by trapping procedures. *Behaviour*, 8 : 335-343.
- DUPLANTIER J.M., 1988. Biologie évolutive de populations du genre *Mastomys* au Sénégal. Thèse d'Etat, USTL Montpellier, 215 p.
- DUPLANTIER J.M. & GRANJON L., 1988. Occupation et utilisation de l'espace par des populations du genre *Mastomys* au Sénégal ; étude à trois niveaux de perception. *Sci. Tech. Anim. Lab.*, 13 : 129-133.
- FELDHAMER G.A., 1977. Double captures in four rodent species in Oregon. *Northwest Sci.*, 51 : 91-93.
- 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. & 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.
- GRANJON L., 1987. Evolution allopatrique chez les Muridés : mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez *Mastomys* et *Rattus*. Thèse de Doctorat, USTL Montpellier, 163p.
- GRANJON L., DUPLANTIER J.M. & CASSAING J., 1986. Etude des relations sociales dans plusieurs populations du genre *Mastomys* (Rongeur, Muridé) au Sénégal : implications évolutives. Coll. Nat. CNRS "Biologie des Populations", Univ. Claude Bernard, Lyon I : 628-634.
- JENKINS S.H. & LLEWELLIN J.B., 1981. Multiple captures of *Peromyscus* : age, sex and species differences. *J. Mamm.*, 62 : 639-641.
- KALINOWSKA A., 1971. Trapping of *Apodemus flavicollis* and *Clethrionomys glareolus* in a double trap. *Acta Theriol.*, 16 : 73-78.
- MIHOK S., 1979. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.*, 57 : 1520-1535.
- MONTGOMERY W.I., 1979. Multiple captures in Longworth traps. *J. Zool.*, 188 : 286-288.
- MYERS J.H., 1974. Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly island, California. *Ecology*, 55 : 747-759.
- NOVAK J.M., 1983. Multiple captures of *Peromyscus leucopus* : social behavior in a small rodent. *J. Mamm.*, 64 : 710-713.
- PETERSEN M.K., 1975. An analysis of multiple captures in several rodents from Durango, Mexico. *J. Mamm.*, 56 : 703-705.
- REICH L.M. & TAMARIN R.H., 1980. Trap use as an indicator of social behavior in mainland and island voles. *Acta Theriol.*, 25 : 295-307.
- REICH L.M. & TAMARIN R.H., 1984a. Multiple capture trap associations of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *J. Mamm.*, 65 : 85-90.
- REICH L.M. & TAMARIN R.H., 1984b. Social dynamics and multiple capture trap associations of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Z. Säugetierkunde*, 42 : 326-334.
- SLADE N.A., 1976. Analysis of social structure from multiple capture data. *J. Mamm.*, 57 : 790-795.
- SPENCER S.R., CAMERON G.N. & KINCAID W.B., 1982. Multiple captures of the fulvous harvest mouse (*Reithrodontomys fulvescens*). *Am. Midl. Nat.*, 104 : 385-394.
- TEMME M., 1980. House mouse behavior in multiple-capture traps. *Pest Control*, 48 : 16-19.
- VERHAGEN R. & VERHEYEN W.N., 1982. Multiple captures as an indicator of social relations in the wood mouse and bank vole. *Acta Theriol.*, 27 : 231-241.