

Structures génétiques comparées de trois espèces de rongeurs africains du genre *Mastomys* au Sénégal

J. M. Duplantier¹, L. Granjon^{1&2}, E. Mathieu³ & F. Bonhomme³

¹ ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal

² Laboratoire d'Eco-éthologie, Institut des Sciences de l'Evolution, USTL Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France

³ Laboratoire de Génétique, Institut des Sciences de l'Evolution, USTL Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France

Received 3.10.1989 Accepted in revised form 9.6.1990

ORSTOM Fonds Documentaire

22 AVR. 1992

N° : 35200 exp 1

Cote : 5 p 10 IX

Abstract

Compared genetic structures of three species of African rodents of the genus *Mastomys* from Senegal. A protein electrophoresis analysis at 20 loci was performed on three species of the genus *Mastomys* from Senegal. Although no diagnostic locus was found between the three species, they can be readily recognized by multivariate analysis (100% of the *M. cf. natalensis*, 92% of the *M. erythroleucus* and 77% of the *M. huberti* individuals could be correctly classified by discriminant analysis). Although ecologically quite clearly differentiated, *M. erythroleucus* and *M. huberti* were found to be genetically very close ($D_{Nei} = 0.12$) and display very high heterozygosities. On the whole, the small genetic distances between the three species contrast with the high chromosomal differentiation that has been reported in another study. In *M. erythroleucus* and *M. huberti*, genetic distances between mainland populations are not correlated with geographic distances, whereas insular populations show an important decrease of variability probably linked with their geographic isolation. In *M. huberti*, some populations show a strong departure from panmictic equilibrium: these genetical tensions could result from introgression phenomena with *M. erythroleucus*.

Introduction

Au Sénégal, deux espèces de *Mastomys* étaient connues jusqu'à présent (Hubert *et al.*, 1973; Petter, 1977). Une étude caryologique (Duplantier *et al.*, sous presse) nous a permis de démontrer l'existence d'une troisième espèce. D'après les résultats de cette analyse, les trois espèces ont été caractérisées comme suit:

- *M. erythroleucus* 2N = 38, NFa = 52 à 54
- *M. huberti* 2N = 32, NFa = 44
- *M. cf. natalensis* 2N = 32, NFa = 52 à 54,

ces deux dernières espèces étant morphologiquement jumelles. Dans le cadre d'une étude globale de la biologie des populations du genre *Mastomys* au Sénégal (Duplantier, 1988), nous avons employé l'électrophorèse des protéines, d'abord pour tenter de caractériser les espèces en présence, et ensuite pour

appréhender les structurations génétiques propres à chaque espèce.

Les données électrophorétiques concernant le genre *Mastomys* sont actuellement peu nombreuses et fragmentaires. Les résultats les plus intéressants pour la systématique ont été obtenus au Zimbabwe par Green *et al.* (1978) et Gordon (1978), puis en Afrique du Sud (Green *et al.*, 1980) et enfin en Sierra Leone par Robbins *et al.* (1983). Plus récemment, Bonhomme *et al.* (1985) ont analysé quelques individus de l'espèce *M. erythroleucus* dans une synthèse sur la famille des Muridés, permettant d'établir la proximité phylétique du genre *Mastomys* avec les genres voisins *Praomys* et *Myomys*.

Enfin, plusieurs travaux ont déjà été publiés sur les *Mastomys* du Sénégal. Cependant ils ne concernent que les deux espèces alors connues (*M. erythroleucus* et

M. huberti) et portent sur l'analyse d'un petit nombre de systèmes enzymatiques car ils ont été réalisés essentiellement à partir de protéines sériques. La première de ces études, portant sur des animaux de la localité de Bandia, a tenté de mettre en évidence des corrélations entre les variations du polymorphisme enzymatique et les fluctuations des densités de population (Kaminski & Hubert *in* Hubert, 1982). Par ailleurs, des études comparatives sur la variabilité électrophorétique chez *M. erythroleucus*, *M. huberti* et *Arvicanthis niloticus* ont été réalisées par Kaminski & Petter (1984) et Kaminski *et al.* (1987).

Matériel et méthodes

212 individus (122 *M. erythroleucus*, 66 *M. huberti* et 24 *M. cf. natalensis*) ont été analysés: leurs localités de provenance sont indiquées sur la Figure 1. Les électrophorèses ont été réalisées sur gel d'amidon selon les techniques maintenant classiques décrites dans Pasteur *et al.* (1987). A l'issue de tests préliminaires sur 48 individus, un certain nombre de systèmes enzymatiques se sont révélés monomorphes (cf. Tableau 1) ou difficilement interprétables; ils ont été par la suite abandonnés. Nous avons poursuivi cette étude sur les 13 locus qui s'étaient révélés polymorphes sans ambiguïté (Tableau 1).

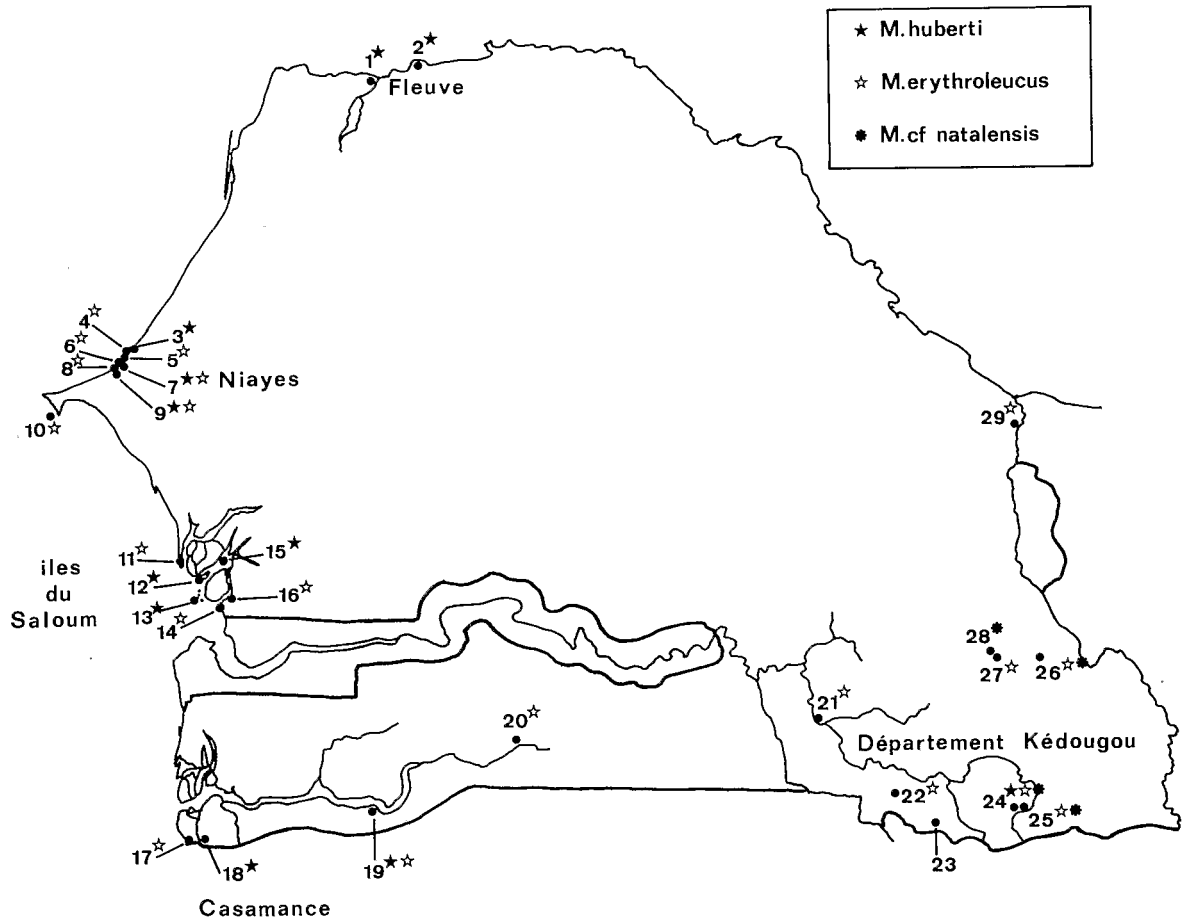


Fig. 1. Localités et régions de provenance des individus analysés par électrophorèse: 1: Richard-Toll, 2: Dagana, 3: Fas-Boye, 4: Sao, 5: Thiayes, 6: Golom, 7: M^oBaouane, 8: Gorom, 9: Niaga, 10: Ile Madeleine, 11: Palmarin, 12: Ile de Poutak, 13: Ile aux Boeufs, 14: Bakadadji, 15: Ile Gouk, 16: Missira, 17: Kabrousse, 18: Parc de Basse-Casamance, 19: Diattacounda, 20: Kolda, 21: Simenti, 22: Salemata, 23: Dakateli, 24: Fadiga, 25: Kédougou, 26: Bransan, 27: Bombou-Peuhl, 28: Bombou-Mandingue, 29: Diboli.

Tableau 1. Liste des 20 locus analysés (1) locus monomorphes sur 48 individus (cf. texte). (2) locus polymorphes (sur l'ensemble de l'échantillon).

Système enzymatique	Locus	Tissu	Tampon
(1) Super-oxyde dismutase	Sod 1	Rein	LiOH 8,3
Malate deshydrogénase	Mdh 1	Rein	TC 6,7
" "	Mdh 2	Rein	TC 6,7
Isocitrate deshydrogénase	Idh 1	Rein	TC 6,7
" "	Idh 2	Rein	TC 6,7
Malico-enzyme	Me 1	Rein	TC 6,7
Glutamate oxaloacétate transam.	Got 2	Rein	TC 6,7 et LiOH 8,3
(2) Mannose 6 phosphate isomérase	Mpi 1	Rein	LiOH 8,1
Lactate deshydrogénase	Ldh A	Rein	TC 6,3
" "	Ldh B	Rein	TC 6,3
6 Phosphogluconate deshydrogén.	Pgd 1	Rein	TC 6,3
Alpha-glycérophosphate deshydr.	α Gdp	Rein	TC 6,3
Phosphoglucomutase	Pgm 1	Hémolysat	TC 6,0
" "	Pgm 2	Foie	TM 6,9
Glutamate oxaloacétate transam.	Got 1	Rein	LiOH 8,1
Estérase	Es 15	Coeur	LiOH 8,1
Sorbitol deshydrogénase	Sdh 1	Foie	TM 6,9
Super-oxyde dismutase	Sod 2	Rein	LiOH 8,1
Alcool deshydrogénase	Adh 2	Foie	TM 6,9
Hémoglobine	Hbb	Hémolysat	THCI 8,2

A partir des résultats obtenus, les paramètres suivants ont été calculés (cf. Pasteur *et al.*, 1987):

- fréquences alléliques
- nombres moyens d'allèles par locus
- taux d'hétérozygotie théoriques et observés
- taux de polymorphisme
- distances génétiques de Nei.

Par ailleurs, des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC, Benzécri, 1973) ont été réalisées à l'aide du logiciel BIOMECA (Roux et Lebreton, 1988). Cette dernière technique multivariée est particulièrement bien adaptée aux données du polymorphisme génétique (Autem *et al.*, 1987; She *et al.*, 1987) car elle appréhende directement les corrélations entre les descripteurs, c'est-à-dire les déséquilibres gamétiques, et qu'elle permet *ipso facto* de s'affranchir des épineux problèmes de pondération. L'approche factorielle, qui vise à dégager sous forme 'd'associations' partielles les principales structures des matrices de données, permet l'explication simultanée de l'informa-

tion contenue dans les correspondances alléliques intralocus (écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg) et celle recelée dans les correspondances alléliques interlocus (déséquilibres gamétiques). Pour pouvoir être traitées, les données brutes contenues dans la matrice génotypique sont recodées sous la forme d'un tableau contenant autant de colonnes que d'allèles. Chaque individu est représenté par une suite de 0, 1 ou 2. La valeur 2 indique que l'individu est homozygote pour l'allèle concerné, la valeur 1 signifie que l'individu possède l'allèle à l'état hétérozygote et la valeur 0 que l'individu ne possède pas l'allèle. Les analyses peuvent être effectuées soit sur les collections de génotypes où chaque ligne représente un individu, soit sur des regroupements d'individus où chaque ligne représente le nombre d'occurrence de chaque allèle dans ce groupe (c'est-à-dire sa fréquence multipliée par le nombre d'individus). L'individu synthétique ainsi obtenu s'appelle 'centre de gravité' du groupe, et l'analyse sur les centres de gravité privilégie la mise en évidence de la différenciation inter-groupe par rapport à la variabilité intra-groupe. Dans toutes les AFC, les individus peuvent être introduits soit en éléments actifs, soit en éléments supplémentaires. Dans ce cas, ils sont simplement projetés dans les axes de l'analyse mais ne participent pas à la définition de ces axes. D'autre part, une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) prenant comme variables les coordonnées des individus sur les 6 premiers axes factoriels de l'AFC ci-dessus (M. Roux, comm. pers.) a été effectuée pour estimer le pouvoir séparateur des techniques électrophorétiques sur les individus des trois espèces. Ce type d'analyse permet d'assigner un individu à un groupe donné, et d'estimer le pourcentage de mal classés dans chaque cas.

Résultats

Fréquences alléliques

Nous avons calculé les fréquences alléliques pour chacune des trois espèces en présence (Tableau 2), ainsi que pour 5 échantillons homogènes (avec $N > 10$) de *M. erythroleucus* (Tableau 3) et 3 de *M. huberti* (Tableau 4). L'échantillon de la troisième espèce, *M. cf. natalensis*, est trop réduit pour pouvoir être fractionné.

Tableau 2. Fréquences alléliques à 13 locus pour les trois espèces de *Mastomys*.

Locus		<i>M. erythroleucus</i>	<i>M. huberti</i>	<i>M. cf. natal.</i>
<i>Mpi-1</i>	80	0,160	0,610	1
	100	0,840	0,390	0
<i>Ldh-B</i>	60	0	0,008	0
	80	0,004	0,015	0
	100	0,992	0,977	1
	120	0,004	0	0
<i>Ldh-A</i>	80	0,008	0	0
	100	0,650	0,906	i
	120	0,340	0,040	0
<i>Pgd-1</i>	80	0,004	0	0
	100	0,897	0,685	0,310
	120	0,086	0,045	0,690
	140	0,012	0,270	0
α <i>Gdp</i>	80	0,450	0,098	0,979
	90	0,016	0,008	0
	100	0,512	0,894	0,021
	120	0,020	0	0
	140	0,004	0	0
<i>Pgm-2</i>	80	0,016	0	0
	100	0,970	0,886	1
	120	0,012	0,114	0
<i>Pgm-1</i>	100	0,734	0,940	1
	120	0,266	0,060	0
<i>Got-1</i>	80	0,004	0,023	0
	100	0,996	0,939	0,230
	120	0	0,038	0,770
<i>Es-15</i>	80	0,029	0,038	0,500
	100	0,430	0,288	0,480
	110	0,037	0,182	0
	120	0,500	0,470	0
	130	0	0,015	0,020
<i>Sdh-1</i>	100	0,992	0,520	1
	110	0	0,008	0
	120	0,008	0,470	0
<i>Sod-2</i>	20	0,025	0,060	0
	80	0	0	0,040
	100	0,975	0,910	0,960
	110	0	0,030	0
<i>Adh-2</i>	100	0,650	0,970	1
	120	0,350	0,030	0
<i>Hbb</i>	100	0,660	0,240	0
	110	0,340	0,760	1

Tableau 3. Fréquences alléliques à 13 locus pour 5 échantillons de *M. erythroleucus*. (Nombre d'individus > 10).

Locus	Allèle	Dep. Ké- dougou (N=16)	Niayes (N=24)	Ka- brous- se (N=26)	Ile Made- leine (N=20)	Simenti (N=13)
<i>Mpi-1</i>	80	0,09	0,23	0,33	0	0
	100	0,91	0,77	0,67	1	1
<i>Ldh-B</i>	80	0	0,02	0	0	0
	100	1	0,98	1	1	0,96
	120	0	0	0	0	0,04
<i>Ldh-A</i>	80	0	0,02	0	0	0
	100	0,53	0,67	0,83	0,80	0,58
	120	0,47	0,31	0,17	0,20	0,42
<i>Pgd-1</i>	80	0	0,22	0	0	0
	100	0,97	0,94	0,67	0,98	1
	120	0,03	0,02	0,31	0	0
	140	0	0,02	0,02	0,02	0
α <i>Gpd</i>	80	0,53	0,54	0,58	0	0,54
	100	0,47	0,42	0,42	1	0,42
	120	0	0,02	0	0	0,04
	140	0	0,02	0	0	0
<i>Pgm-2</i>	80	0,06	0,02	0	0	0,04
	100	0,88	0,96	1	1	0,96
	120	0,06	0,02	0	0	0
<i>Pgm-1</i>	100	0,62	0,87	0,88	0,80	0,58
	120	0,38	0,13	0,12	0,20	0,42
<i>Got-1</i>	80	0	0	0,02	0	0
	100	1	1	0,98	1	1
<i>Es-15</i>	80	0,06	0,08	0	0	0,04
	100	0,66	0,35	0,38	0,10	0,77
	110	0,06	0,04	0,04	0	0
	120	0,22	0,50	0,58	0,90	0,19
<i>Sdh-1</i>	100	1	1	1	1	1
<i>Sod-2</i>	20	0,09	0,04	0	0	0,04
	100	0,91	0,96	1	1	0,96
<i>Adh-2</i>	100	0,53	0,62	0,81	0,77	0,69
	120	0,47	0,38	0,19	0,23	0,31
<i>Hbb</i>	100	0,75	0,79	0,23	i	0,69
	110	0,25	0,21	0,77	0	0,31

Tableau 4. Fréquences alléliques à 13 locus pour 3 échantillons de *M. huberti* (Nombre d'individus >10).

Locus	Allèle	Niayes (N=17)	Fleuve (N=15)	Saloum (N=18)
<i>Mpi-1</i>	80	0,56	1	0,06
	100	0,44	0	0,94
<i>Ldh-B</i>	60	0,03	0	0
	100	0,97	1	1
<i>Ldh-A</i>	100	0,88	1	1
	120	0,12	0	0
<i>Pgd-1</i>	100	0,70	0,73	0,53
	120	0,09	0,07	0
	140	0,21	0,20	0,47
α <i>Gdp</i>	80	0,26	0,03	0
	90	0	0,03	0
	100	0,74	0,94	1
<i>Pgm-2</i>	100	0,85	0,93	0,83
	120	0,15	0,07	0,17
<i>Pgm-1</i>	100	0,85	1	1
	120	0,15	0	0
<i>Got-1</i>	80	0	0	0,03
	100	1	0,90	0,97
	120	0	0,10	0
<i>Es-15</i>	100	0,29	0,53	0,08
	110	0,32	0,20	0,16
	120	0,32	0,27	0,75
	130	0,06	0	0
<i>Sdh-1</i>	100	0,94	0,17	0
	110	0	0,03	0
	120	0,06	0,80	1
<i>Sod-2</i>	20	0,21	0	0
	100	0,79	0,87	1
	110	0	0,13	0
<i>Adh-2</i>	100	0,91	1	1
	120	0,09	0	0
<i>Hbb</i>	100	0,56	0,23	0
	110	0,44	0,77	1

Variabilité génétique

Les taux de polymorphisme, d'hétérozygoties théorique et observée et le nombre moyen d'allèles ont été calculés sur 20 locus, soit les 13 locus polymorphes étudiés sur l'ensemble des individus, plus 7 locus qui s'étaient révélés monomorphes lors des premiers tests. Les trois paramètres ont été établis au seuil de 95%, c'est-à-dire que nous n'avons pas pris en compte les allèles rares. Toutes ces données sont portées dans le Tableau 5 pour chaque espèce, ainsi que pour les 5 échantillons de *M. erythroleucus* et les 3 de *M. huberti*. *M. cf. natalensis* se distingue nettement des deux autres espèces par l'absence d'allèles existant chez les deux autres espèces (3 locus polymorphes contre 8 chez *M. erythroleucus* et 10 chez *M. huberti*), et par des fréquences alléliques différentes aux locus communs (cf. Tableau 2). Chez *M. erythroleucus*, la variabilité génétique est sensiblement du même ordre pour trois des groupes continentaux, elle diminue dans la localité de Simenti et dans l'île de la Madeleine de façon encore plus nette (Tableau 5). Les groupes 'Département de Kédougou' et 'Niayes' sont constitués d'individus provenant de plusieurs localités adjacentes. Ils ne présentent cependant pas une variabilité supérieure à celle enregistrée dans la localité de Kabrousse. Chez *M. huberti*, on observe également dans l'échantillon insulaire une baisse très nette des trois paramètres

Tableau 5. Variabilité génétique à 20 locus pour les trois espèces de *Mastomys* et dans divers échantillons de *M. erythroleucus* et *M. huberti*. N = nombre d'individus; P% = taux de polymorphisme; H_t = taux d'hétérozygotie théorique, H_o = taux d'hétérozygotie observée; A = nombre moyen d'allèles.

	N	P%	H_t	H_o	A
<i>M. erythroleucus</i>	122	40	0,27	0,18	1,4
<i>M. huberti</i>	66	50	0,26	0,18	1,5
<i>M. cf. natalensis</i>	24	15	0,11	0,07	1,15
<i>M. erythroleucus</i>					
Dept. Kédougou	16	45	0,27	0,17	1,6
Niayes	24	40	0,25	0,17	1,4
Kabrousse	26	40	0,24	0,16	1,4
Simenti	13	30	0,22	0,14	1,3
Île Madeleine	20	20	0,09	0,06	1,2
<i>M. huberti</i>					
Niayes	17	55	0,30	0,20	1,7
Fleuve	15	40	0,18	0,12	1,45
Îles du Saloum	18	20	0,10	0,07	1,25

mesurés, la différence entre les deux groupes continentaux étant presque aussi importante que celle observée entre le groupe continental le moins variable (Fleuve) et les îles. Par exemple, le taux de polymorphisme est de 55% pour le groupe des Niayes, il descend à 40% pour celui du Fleuve et atteint 20% seulement sur les îles du Saloum. Il serait donc important pour cette espèce de disposer de données sur d'autres populations continentales afin de préciser la gamme de variabilité existant sur le continent, et aussi d'augmenter l'échantillon des différentes îles (ici réunies), afin de pouvoir les comparer entre elles.

Distances génétiques

Les distances génétiques de Nei ont été calculées (en tenant compte également des 7 locus monomorphes) entre les trois espèces (Tableau 6), puis entre populations d'une même espèce (Tableau 7 pour *M. erythroleucus* et Tableau 8 pour *M. huberti*). Pour les distances entre espèces, on observe que les deux taxons les plus proches sont *M. erythroleucus* et *M. huberti* ($D = 0,118$). *M. cf. natalensis* est un peu plus éloigné de *M. erythroleucus* ($D = 0,318$) que de *M. huberti* ($D = 0,246$).

En ce qui concerne *M. erythroleucus*, les distances les plus fortes s'observent entre l'île de la Madeleine et le continent (Tableau 7): la distance moyenne entre la population insulaire et les populations continentales ($\bar{D} = 0,086$) est deux fois supérieure à celle entre les quatre groupes continentaux ($\bar{D} = 0,044$). Il n'apparaît pas de corrélation entre la distance génétique séparant deux populations continentales et la distance géographique entre elles. Toutefois, la population de l'île de la Madeleine présente une distance génétique minimale ($D = 0,050$) avec la population continentale la plus proche (Niayes) et est nettement plus différenciée des trois autres groupes continentaux géographiquement plus distants.

Chez *M. huberti*, les distances de Nei entre les trois groupes sont en moyenne plus élevées que celles observées entre les cinq groupes de *M. erythroleucus* ($\bar{D} = 0,138$ contre $\bar{D} = 0,081$). Par ailleurs, la distance génétique moyenne entre échantillons insulaire et continentaux est aussi plus élevée chez *M. huberti* que chez *M. erythroleucus* ($\bar{D} = 0,152$ contre $0,086$). Il est

Tableau 6. Distances génétiques de Nei entre les trois espèces de *Mastomys*.

	<i>M. huberti</i>	<i>M. cf. natalensis</i>
<i>M. erythroleucus</i>	0,118	0,318
<i>M. huberti</i>		0,246

Tableau 7. Distances génétiques de Nei entre 5 échantillons de *M. erythroleucus*.

	Niayes	Kabrousse	Simenti	Ile Madeleine
Dept Kédougou	0,022	0,083	0,006	0,085
Niayes	-	0,049	0,031	0,050
Kabrousse		-	0,077	0,117
Simenti			-	0,092

Tableau 8. Distances génétiques de Nei entre 3 échantillons de *M. huberti*.

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

toutefois difficile de discuter de la signification des distances génétiques entre les échantillons des îles du Saloum et ceux du continent chez *M. huberti*. En effet, d'une part nous avons regroupé trois îles différentes pour avoir un échantillon suffisant, et d'autre part nous n'avons pas pu obtenir suffisamment d'individus continentaux autour du delta du Saloum pour les comparer avec les îles proches, comme nous l'avons fait entre l'île de la Madeleine et les Niayes chez *M. erythroleucus*.

Analyses factorielles (AFC et AFD)

Nous avons tout d'abord analysé l'ensemble des individus des trois espèces: le plan 1×2 de cette première AFC est représenté sur la Figure 2.

Nous avons ensuite procédé à des analyses espèce par espèce. La Figure 3 représente le plan 1×2 de l'AFC réalisée sur les individus de *M. erythroleucus* et la Figure 4 le plan 1×2 de celle réalisée de la même façon pour *M. huberti*. Il n'a pas été possible de

procéder à une telle analyse pour l'espèce *M. cf. natalensis* vu la faiblesse de l'échantillon. Chez *M. erythroleucus* (Fig. 3), aucun groupe ne se distingue totalement des autres. On remarque toutefois la petite taille du nuage de points formé par les individus de l'île de la Madeleine: ceci traduit une faible variabilité génétique au sein de cette population. Ce groupe insulaire se trouve cependant inclus dans le groupe continental des Niayes, dont on peut le supposer dérivé. L'image présentée par le plan 1 × 2 de l'AFC concernant *M. huberti* (Figure 4) est très différente: les quatre groupes définis se distinguent nettement mieux les uns des autres à l'exception du groupe du Fleuve du fait de sa position centrale. Ainsi, les individus des îles du Saloum se distinguent complètement de tous les autres. Les nuages de points des échantillons de Basse Casamance et des Niayes se recoupent pour 1/3 environ. On note aussi la grande dispersion de ces

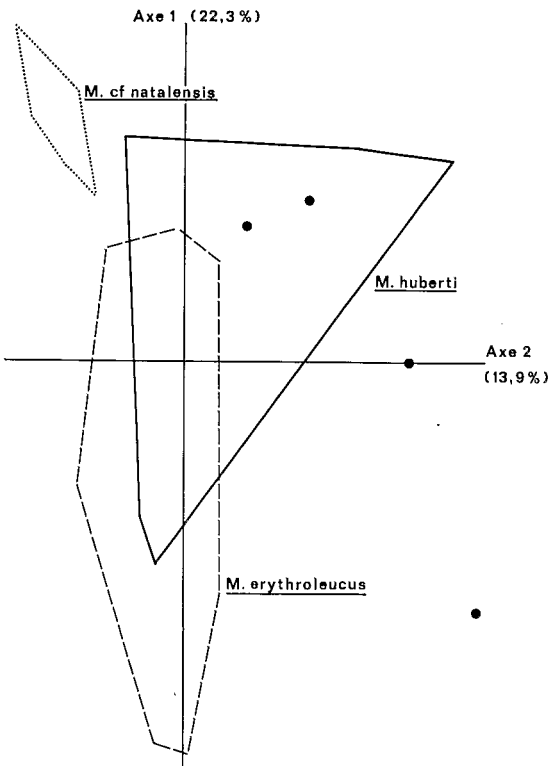


Fig. 2. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) réalisée à partir des génotypes de l'ensemble des individus des 3 espèces de *Mastomys*. • = individus aberrants de *M. erythroleucus*. Les chiffres entre parenthèses indiquent les pourcentages d'inertie expliqués par chaque axe.

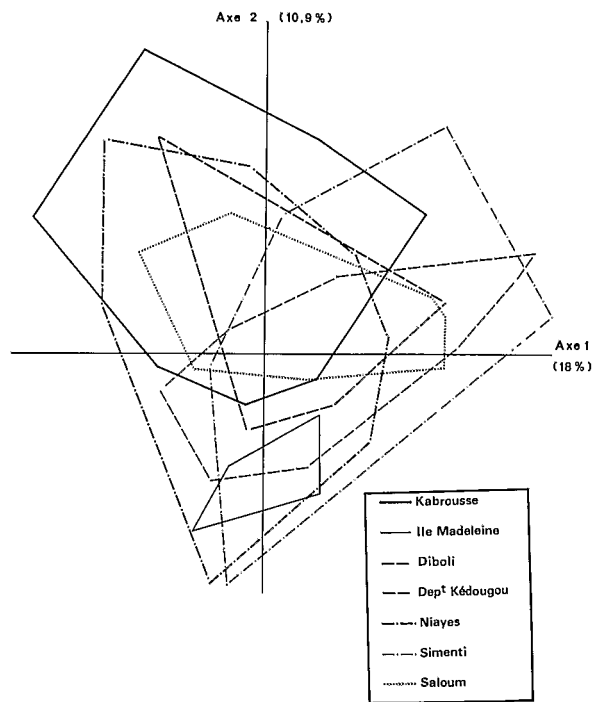


Fig. 3. AFC réalisée à partir des génotypes d'individus de 7 échantillons de *M. erythroleucus*.

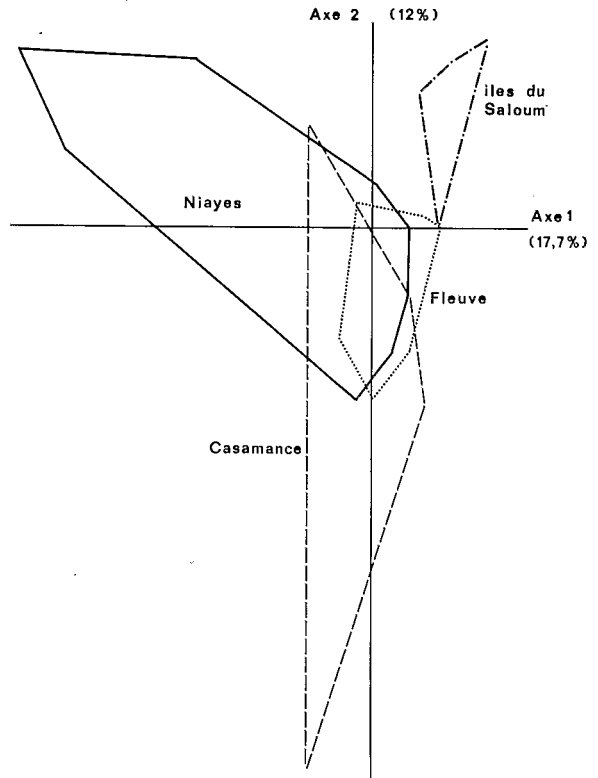


Fig. 4. AFC réalisée à partir des génotypes d'individus de 4 échantillons de *M. huberti*.

groupes par rapport à la compacité des nuages de points des groupes 'Fleuve' et 'Iles du Saloum'.

Discussion

Comparaisons interspécifiques

L'analyse électrophorétique ne nous permet pas de séparer complètement les trois espèces en présence car il n'y a pas de locus diagnostique parmi ceux que nous avons considérés. Contrairement à ce qui a été observé au Zimbabwe, en Afrique du Sud et en Sierra Leone (Green *et al.*, 1978 et 1980; Gordon, 1978; Robbins *et al.* 1983), les profils électrophorétiques de l'hémoglobine ne permettent pas de distinguer les espèces en sympatrie. Pour notre part, nous observons trois profils différents dont aucun n'est typique d'une espèce: ainsi, deux sont communs à *M. erythroleucus* et *M. huberti*, le dernier se rencontrant chez les trois espèces. Cependant, la prise en compte simultanément par l'AFD de l'ensemble de l'information contenue dans les 13 locus étudiés permet une assignation correcte de 88% des individus, avec 100% de bien classés pour *M. cf. natalensis*, 92% pour *M. erythroleucus* et 77% pour *M. huberti* (Fig. 2), et ce en utilisant les coordonnées dans les six premiers axes de l'AFC, soit 58% de la variabilité totale.

Pour ce qui est de la variabilité génétique comparée des trois espèces, Kaminski & Petter (1984) ainsi que Kaminski *et al.* (1987) indiquent que *M. huberti* présente une plus grande variabilité que *M. erythroleucus*. Ceci n'est pas confirmé par nos données sur les taux de polymorphisme (50% contre 40%) et sur les nombres moyens d'allèles par locus (1,5 contre 1,4), qui sont très proches, et encore moins par les taux d'hétérozygotie qui sont identiques ($H = 0,18$). *M. cf. natalensis*, pour lequel nous ne disposons d'aucune donnée comparative, présente lui des valeurs très inférieures aux deux précédentes espèces pour les trois paramètres. Ces différences entre *M. cf. natalensis* et les deux autres espèces de *Mastomys* doivent être considérées avec précaution. Toutefois, s'il s'agit bien au Sénégal de la même espèce que dans le reste de l'Afrique au sud du Sahara, l'échantillon que nous avons analysé proviendrait alors de l'extrême limite nord-ouest de l'aire de répartition de l'espèce et ne

serait donc en aucun cas représentatif de la variabilité génétique de l'ensemble de l'espèce. Ainsi Jacquart (1986) a montré que dans l'espèce *Mus spretus*, le taux de polymorphisme qui est de 30% en Afrique du Nord et de 21% en Espagne, chute à 8% en région méditerranéenne française, limite nord de répartition de l'espèce.

Si l'on replace nos données dans l'ensemble de celles actuellement connues chez les rongeurs, il apparaît que *M. erythroleucus* et *M. huberti* montrent une variabilité très élevée, tant pour le taux de polymorphisme que pour le taux d'hétérozygotie: d'après la synthèse de Nevo *et al.* (1984), on constate que nos données pour ces deux espèces correspondent aux valeurs maximales connues dans le complexe d'espèces *Peromyscus maniculatus* ($H = 0,117$ et $P = 44\%$) d'une part, et dans les genres *Proechimys* ($H = 0,153$ et $P = 45\%$), *Thomomys* ($H = 0,094$ et $P = 40\%$) et *Arvicola* ($H = 0,035$ et $P = 45\%$), d'autre part. Tous les autres genres de rongeurs présentent des valeurs bien inférieures. Ainsi dans le genre *Rattus*, les taux de polymorphisme varient selon les espèces de 0 à 25%, et les taux d'hétérozygotie de 0 à 0,09 (Patton *et al.*, 1975; Pasteur *et al.*, 1982; Cheylan, 1986). Britton-Davidian (1985) cite des taux de polymorphisme de 27% pour *Mus musculus domesticus* et de 19% pour *Mus spretus* ($H = 0,09$ et $0,07$, respectivement). Enfin, Bonhomme *et al.* (1984) indiquent des taux d'hétérozygotie de 0 à 0,08 pour les souris européennes du genre *Mus*. Le nombre de locus analysés par les divers auteurs est souvent plus élevé que le nôtre, mais cela ne suffit pas à expliquer les différences observées. En effet, nous avons indiqué qu'un certain nombre de locus difficilement interprétables ont été abandonnés après les premiers tests; or ces difficultés provenaient en partie d'une très forte variabilité de ces locus. Il est donc probable que l'augmentation du nombre de locus analysés chez *Mastomys* ne conduirait pas à une diminution sensible de la variabilité. En ce qui concerne cette variabilité, il semble finalement que le cas le plus proche des *Mastomys* du Sénégal soit celui décrit pour le genre *Nannomys* au Rwanda par Van Rompaey *et al.* (1984): là aussi, 3 espèces ont été étudiées sur 21 locus et elles présentent des taux de polymorphisme de 19%, 38% et 43% (contre 15%, 40% et 50% dans notre étude). De même, les taux d'hétérozygotie sont du même ordre: 0,076; 0,090 et 0,158 contre 0,07 et 0,18

Tableau 9. Distances de Nei entre espèces d'un même genre chez différents rongeurs africains (Muridés et Gerbillidés*).

Genre	Nb d'es-	Nb de-locus	D. Nei	Auteurs
<i>Acomys</i>	2	32	0,313	Iskandar, 1984
<i>Arvicanthis</i>	2	38	0,222	„
<i>Grammomys</i>	2	34	0,206	„
<i>Hybomys</i>	2	33	0,251	„
<i>Malacomys</i>	3	33	0,278 à 0,440	„
<i>Praomys</i>	3	42	0,316 à 0,511	„
<i>Gerbillus*</i>	2	33	0,126	„
<i>Hylomyscus</i>	2	33	0,428	Iskandar <i>et al.</i> 1988
<i>Nannomys</i>	2	30	0,380	Bonhomme <i>et al.</i> 1982
„	2	22	0,440	Bonhomme <i>et al.</i> 1984
„	3	21	0,222 à 0,769	Van Rompaey <i>et al.</i> 1984
<i>Lophuromys</i>	2	22	1,276	Verheyen <i>et al.</i> 1986
<i>Mastomys</i>	3	20	0,118 à 0,318	présente étude

(deux fois).

En ce qui concerne les distances génétiques, nous avons compilé dans le Tableau 9 les données existantes entre espèces congénériques de petits rongeurs africains. On voit que la distance entre *M. erythroleucus* et *M. huberti* est la plus faible de toutes, alors que la distance notée par Verheyen *et al.* (1986) entre deux espèces de *Lophuromys* est de très loin la plus forte; de ce fait, ces auteurs proposent d'attribuer chaque espèce à un sous-genre différent. Les valeurs obtenues dans le genre *Mastomys* entrent dans la gamme de celles rencontrées dans les autres genres africains. Si nous comparons le genre *Mastomys* à des genres nord-américains ou à répartition plus étendue, on trouve des distances génétiques du même ordre entre espèces: ainsi, sur 15 locus analysés, les distances de Nei vont de 0,0114 à 0,909 pour 4 espèces de *Peromyscus* (Patton *et al.*, 1981) et de 0,101 à 0,535 pour trois espèces de *Dipodomys* (Best *et al.*, 1986). Dans le genre *Rattus*, sur 28 locus, Pasteur *et al.* (1982) mesurent des distances de 0,130 à 0,338 entre 6 espèces. Pour les cinq espèces et semi-espèces européennes de *Mus*, au niveau de 22 loci analysés, Bonhomme *et al.* (1984) indiquent des valeurs de 0,060 à 0,340. Zimmerman *et al.* (1978), puis Graf (1982) ont tenté d'établir un parallèle entre les distances de Nei et le niveau taxinomique des entités comparées: si l'on considère les moyennes, on observe une augmentation de D en passant de la population locale à la sous-espèce, puis aux espèces jumelles et

enfin aux espèces bien différenciées, mais les gammes de distances observées pour différents rongeurs et aux différents niveaux se recoupent largement. De ce fait, il n'est pas possible à partir d'une valeur de D, de déduire la distance taxinomique qui sépare les deux groupes comparés. Ainsi, les valeurs que nous observons pour les *Mastomys*, tout en étant très faibles, entrent aussi bien dans le cadre d'une divergence entre formes chromosomiques, sous-espèces, espèces jumelles ou espèces bien différenciées.

Variabilité intraspécifique

M. erythroleucus

Les distances de Nei entre les populations de cette espèce sont en moyenne plus élevées que celles connues entre populations d'autres genres de rongeurs africains: D = 0,022 entre deux populations d'*Hylomyscus stella* (Iskandar *et al.*, 1988) et D = 0 à 0,006 pour trois populations de *Lophuromys flavopunctatus* (Verheyen *et al.*, 1986). A un niveau plus général, d'après les synthèses de Zimmerman *et al.* (1978) et Graf (1982), nos données entrent dans la gamme connue des comparaisons entre populations.

Il convient de souligner que la distance moyenne entre populations continentales de *M. erythroleucus* est plus faible que celle entre populations continentales de *M. huberti* (0,044 vs 0,110). Ceci est en accord avec les données écologiques (Duplantier & Granjon, 1988): *M. erythroleucus* est un généraliste occupant tous les milieux et de ce fait il y a, pour cette espèce, une relative continuité dans la répartition. En revanche, *M. huberti* occupant uniquement les milieux humides a une répartition plus morcelée.

De la même façon, la variabilité génétique des différents échantillons continentaux de *M. erythroleucus* est équivalente. La légère diminution observée à Simenti peut s'expliquer par le relatif isolement de cette station au milieu d'une zone forestière peu favorable à l'espèce. Sur l'île de la Madeleine, où l'isolement avec le continent est total, on note à la fois une baisse du taux de polymorphisme, du nombre moyen d'allèles par locus et de façon encore plus marquée du taux d'hétérozygotie (0,06 contre 0,17). Cette réduction de la variabilité sur les îles semble être la règle chez les mammifères, si l'on se réfère à la

synthèse de Kilpatrick (1981). Il existe cependant des exceptions notables qui permettent d'affiner cette vision globale. Ainsi, Navajas & Britton-Davidian (1989) n'observent pas de réduction de la variabilité sur les îles méditerranéennes chez *Mus musculus domesticus*, à l'exception d'un petit îlot présentant une diminution faible. Dans la même zone d'étude, Cheylan (1986) note une baisse de variabilité génétique chez *Rattus rattus* uniquement dans les îlots de superficie inférieure à quelques hectares, et au contraire une augmentation dans les îles de taille moyenne (10 à 100 ha). D'après Kilpatrick (1981), la réduction de la variabilité génétique en milieu insulaire peut provenir d'effet fondateur, de dérive génétique, de goulots d'étranglement, de changement dans les pressions sélectives ou de combinaisons de ces différents facteurs. Navajas & Britton-Davidian (1989) expliquent l'hétérozygotie semblable entre îles et continent par le fait que les populations insulaires de souris sont issues de voies de colonisation multiples. Ceci pourrait être également le cas pour les *R. rattus* des îles méditerranéennes de taille moyenne, tandis qu'effets fondateurs et goulots d'étranglement pourraient être à l'origine de la moindre variabilité sur les îlots (Cheylan, 1986).

Il convient donc de prendre en compte la taille de l'île (qui conditionne la taille de la population), son degré d'isolement (qui conditionne l'intensité du flux génique), et son ancienneté lors de comparaisons de variabilités génétiques entre îles et continent.

Dans le cas de l'île de la Madeleine, l'isolement daterait environ de 8000 ans mais une occupation humaine est connue de 3000 à 1000 BP de façon épisodique (Descamps, 1982). Quelques tentatives d'implantation ont eu lieu à l'époque coloniale, mais elles ont été brèves et le fait d'individus isolés. Si elles ont pu amener quelques rongeurs sur l'île, il s'agissait plus sûrement de *R. rattus* que de *Mastomys*. On peut donc estimer que le flux génique avec le continent est quasiment coupé depuis environ 1000 ans. Les densités de population de *M. erythroleucus* subissent sur l'île de la Madeleine des fluctuations, moins marquées que sur le continent, pouvant passer par des minima de l'ordre de 10 individus par hectare (Granjon, 1987). Plusieurs années successives de sécheresse, comme il s'en produit régulièrement dans le Sahel, peuvent sans doute abaisser encore ce seuil. Si l'on estime à 10 hectares la surface de l'île utilisable par les rongeurs,

on peut donc penser que la population passe par des goulots d'étranglement au cours desquels subsistent moins de 100 individus. Ceci reste un nombre relativement élevé, mais de tels faits se sont sans doute produits plusieurs dizaines de fois depuis 1000 ans et ont pu occasionner la disparition d'allèles.

M. huberti

Les résultats concernant cette espèce ont été en partie discutés par comparaison avec ceux de *M. erythroleucus*. La réduction de la variabilité génétique enregistrée dans l'échantillon des îles du Saloum est en accord avec l'isolement important des îles d'où proviennent les individus analysés, au milieu d'une région de mangrove peu favorable à l'espèce (Granjon & Duplantier, 1989). Par ailleurs, ces populations semblent subir d'importantes variations d'effectifs (données non publiées), l'ensemble pouvant expliquer la baisse du polymorphisme observée.

Par ailleurs, au vu des résultats des analyses multivariées (cf. Fig. 4), il apparaît une structuration génétique nette dans cette espèce. L'étirement des nuages 'Niayes' et 'Basse Casamance' est déjà un bon indicateur de l'absence de panmixie dans ces groupes. Ceci a été confirmé (Mathieu *et al.*, 1990) par des tests de rééchantillonnage: En comparant la collection réelle d'individus à des échantillons simulés obtenus par réassociations aléatoires des mêmes modalités (allèles), recréant ainsi des analogues panmictiques de l'urne gamétique de départ, il a été montré que *M. huberti* est complètement en dehors de la distribution de ces analogues panmictiques, alors que *M. erythroleucus* est beaucoup plus homogène. On pourrait tout d'abord penser que cela est dû au fait que nous avons regroupé plusieurs localités dans chaque échantillon, et que chacune correspondrait à une population bien individualisée, créant ainsi un effet Wahlund. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que la répartition de *M. huberti*, liée aux milieux humides, est très morcelée. Mais si l'on observe le plan 1 × 2 de l'AFC individu par individu (Figure 4), cette explication ne tient pas: en effet, dans le cas de l'échantillon de Basse-Casamance, les points extrêmes sur l'axe 2 appartiennent à des individus de la même localité, et dans celui des Niayes les points extrêmes sur l'axe 2 comme sur l'axe 1 proviennent aussi d'individus de la même localité. Cette dispersion génétique ne cor-

respond donc pas à une dispersion géographique. Notons que ce grand 'étirement' des populations, que nous n'avons jusqu'à ce jour rencontré dans aucune autre espèce de rongeur, correspond à des 'tensions' génétiques importantes. Ce fort écart à la panmixie, même locale, ne peut être expliqué que par des flux de gènes très intenses, ou bien par une subdivision extrême des entités reproductrices avec de nombreux croisements entre individus fortement apparentés, ou bien encore, mais cela est peu crédible, par des sélections zygotiques diversifiantes.

L'AFC réalisée sur les centres de gravité des mêmes individus, en projetant en éléments supplémentaires les centres de gravité des deux autres espèces (Fig. 5) permet cependant d'étayer la première hypothèse (flux géniques): Le centre de gravité de l'espèce *M. erythroleucus* se situe dans le nuage de points des *M. huberti*

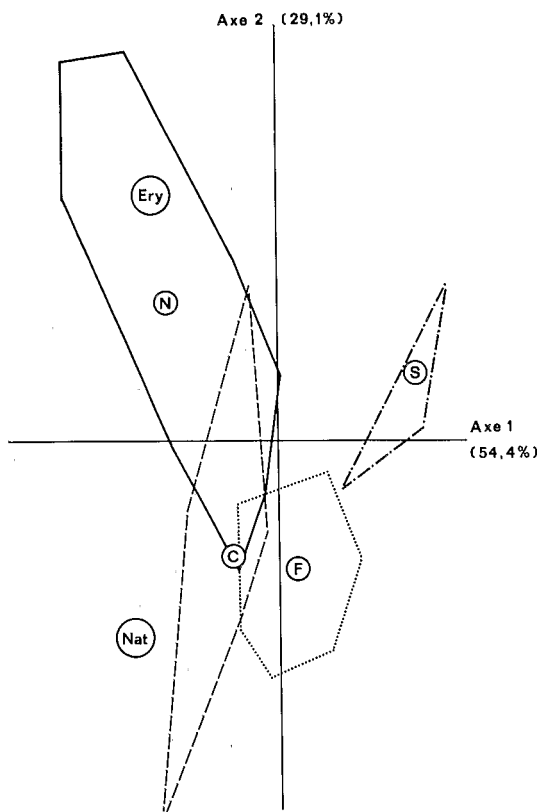


Fig. 5. AFC réalisée à partir des génotypes d'individus des 4 groupes de *M. huberti* (cf. Fig. 4), avec en éléments supplémentaires les centres de gravité de *M. erythroleucus* (Ery) et de *M. cf. natalensis* (Nat). Centres de gravité des *M. huberti* (C) de Casamance, (F) du Fleuve, (N) des Niayes, et (S) des îles du Saloum.

des Niayes, tandis que celui de l'espèce *M. cf. natalensis* est voisin de celui des *M. huberti* de Casamance. Ceci pourrait signifier qu'il y a introgression entre *M. erythroleucus* et *M. huberti* d'une part, entre *M. cf. natalensis* et *M. huberti* d'autre part. Dans le premier cas, l'hypothèse est plausible puisque les deux espèces se trouvent en sympatrie et même en syntopie dans la région des Niayes. Il faut cependant rappeler que l'étude caryologique (Duplantier *et al.*, sous presse) ne nous a pas permis de déceler d'hybrides naturels entre ces deux espèces. En revanche, le deuxième cas paraît beaucoup plus douteux. Tout d'abord, si la proximité génétique entre *M. cf. natalensis* et *M. huberti* de Casamance est évidente sur le plan 1 × 2 de l'AFC, ceci est moins net sur le plan 1 × 3. Ensuite l'introgression suppose contact, or il n'y a pas de *M. cf. natalensis* en Casamance, les plus proches étant à plus de 300 km de là (Duplantier & Granjon, 1988).

Conclusions

L'électrophorèse des protéines sur l'échantillon de locus choisis nous a donc permis de distinguer relativement bien les trois espèces en présence (et en particulier *M. cf. natalensis*, cf. Fig. 1). Cette discrimination est toutefois moins nette que celle obtenue par la caryologie, montrant que ces espèces sont bien individualisées (Duplantier *et al.*, sous presse). De même, *M. huberti* semble ici plus proche de *M. erythroleucus* que de *M. cf. natalensis* (10 *M. erythroleucus* sont pris pour des *M. huberti* et 13 *M. huberti* pour des *M. erythroleucus* alors que seulement 2 *M. huberti* sont pris pour des *M. cf. natalensis* par l'AFD), alors qu'un schéma différent semble ressortir des résultats de la caryologie. La bonne concordance entre données électrophorétiques et caryologiques dans l'établissement de liens de parenté entre espèces ne se trouve d'ailleurs vérifiée que dans un petit nombre de cas chez les rongeurs (Cothran & Smith, 1983; Robbins *et al.*, 1985).

Par ailleurs, les taux de polymorphisme et d'hétérozygotie rencontrés chez *M. huberti* et *M. erythroleucus* sont parmi les plus élevés connus à ce jour chez des rongeurs (cf. Nevo *et al.*, 1984). Cette forte variabilité reste pour le moment inexpliquée. En revanche, la relativement faible variabilité génétique enregistrée

chez *M. cf. natalensis* peut correspondre au fait que cette espèce se trouve au Sénégal en limite d'aire de répartition.

Enfin, les résultats obtenus à l'échelle des populations de *M. erythroleucus* et *M. huberti* sont en accord avec les données écologiques concernant ces deux espèces. Les distances de Nei supérieures trouvées entre les populations continentales de *M. huberti* correspondent bien à la répartition plus morcelée de cette espèce par rapport à *M. erythroleucus*. De plus, la réduction de la variabilité dans les populations insulaires des deux espèces, ainsi que les distances génétiques importantes entre ces populations et leurs homologues continentales apparaissent comme des conséquences logiques de l'isolement insulaire, indiquant que les flux génétiques en direction de ces populations sont effectivement très réduits. L'hétérogénéité génétique apparaît beaucoup plus forte chez *M. huberti* que chez *M. erythroleucus*. Ceci pourrait être lié à la différence de structuration des populations dans ces deux espèces, mais également à d'éventuels phénomènes d'introgession, phénomènes qu'il ne faut pas écarter *a priori* à cause de la grande proximité génétique des espèces étudiées. Il faut noter d'ailleurs qu'à cause de cette proximité, seules des techniques performantes d'analyses des données comme l'AFC peuvent permettre de mettre en lumière les différenciations inter- et intra-spécifiques alors même qu'il n'y a pas d'allèle diagnostique.

Enfin, d'un point de vue écologique, il convient de souligner la coexistence de trois espèces congénériques génétiquement peu différenciées (et donc probablement d'origine relativement récente). Cette situation peut être à relier à la complexité environnementale des milieux tropicaux, permettant une différenciation très fine des niches écologiques (Mac Arthur, 1972).

Résumé

Une analyse par électrophorèse des protéines à 20 locus a été réalisée sur trois espèces du genre *Mastomys* au Sénégal. Malgré l'absence de locus diagnostique, une approche multivariée par analyses factorielles (AFC et AFD) permet néanmoins de reconnaître de façon sûre une des espèces en présence (*M. cf. natalensis*, 100% d'individus bien classés par l'AFD) et

d'attribuer correctement les individus des deux autres espèces (*M. erythroleucus* et *M. huberti*) dans 92% et 77% des cas respectivement. Bien qu'écologiquement nettement différenciées, ces deux dernières espèces apparaissent très proches génétiquement ($D_{Nei} = 0,12$) et montrent par ailleurs de hétérozygoties très élevées. Les faibles distances génétiques entre les trois espèces contrastent avec la forte différenciation chromosomique observée par ailleurs. Chez *M. erythroleucus* et *M. huberti*, les distances génétiques observées entre populations continentales ne sont pas corrélées avec les distances géographiques alors que les populations insulaires présentent une nette baisse de variabilité, en relation probable avec leur isolement géographique important. Par ailleurs, chez *M. huberti*, plusieurs populations s'écartent fortement de la panmixie. Ces tensions génétiques pourraient résulter de phénomènes d'introgession avec *M. erythroleucus*.

Remerciements

Nous tenons à remercier G. Berrebi pour son aide lors des électrophorèses, et F. Catzeflis pour ses commentaires sur le manuscrit.

Références

- Autem, M., Mathieu, E. & Bonhomme, F., 1987. Entre l'individu et l'espèce toute entière, les panmixions existent-ils? Les problèmes de l'analyse de l'organisation de l'espèce. Act. Colloque natn. C.N.R.S. 'Biologie des populations', Lyon 4-6 Sept. 1986.
- Benzécri, J. P., 1973. Analyse des données, Tome 1 & 2, Dunod, Paris.
- Best, T. L., Sullivan, R. N. & Cook, J. A., 1986. Chromosomal, genic and morphologic variation in the agile Kangaroo rat, *Dipodomys agilis* (Rodentia, Heteromyidae). Syst. Zool. 35: 311-324.
- Bonhomme, F., Catalan, J., Gautun, J. C., Petter, F. & Thaler, L., 1982. Caractérisation biochimique de souris africaines référables au sous-genre *Nannomys* Peters, 1876. Mammalia 46: 110-113.
- Bonhomme, F., Catalan, J., Britton-Davidian, J., Chapman, V. M., Moriwaki, K., Nevo, E. & Thaler, L., 1984. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. Biochem. Genet. 22: 275-303.
- Bonhomme, F., Iskandar, D., Thaler, L. & Petter, F., 1985. Electromorphs and phylogeny in muroid rodents, in 'Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary approach.' W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, Eds, Nato ASI series, Plenum Press: 671-683.

- Britton-Davidian, J., 1985. Différenciation génique et chromosomique chez les souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*; relation avec la distribution spatiale des populations. Thèse d'Etat, U.S.T.L. Montpellier, 168p.
- Cheylan, G., 1986. Facteurs historiques et génétiques de l'évolution de populations méditerranéennes de *Rattus rattus* (L.); Discussion des modèles de spéciation. Thèse d'Etat, U.S.T.L. Montpellier, 94p.
- Cothran, E. G. & Smith, M. H., 1983. Chromosomal and genic divergence in mammals. *Syst. Zool.* 32: 360-368.
- Descamps, C., 1982. Notes sur l'archéologie et l'histoire des îles de la Madeleine. *Mém. Inst. fr. Afr. noire* no. 92: 49-66.
- Duplantier, J. M., 1988. Biologie évolutive de populations du genre *Mastomys* au Sénégal. Thèse d'Etat, U.S.T.L. Montpellier, 215p.
- 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.
- Duplantier, J. M., Britton-Davidian, J. & Granjon, L. (sous presse). Chromosomal characterization of three species of the genus *Mastomys* in Senegal. *Z. syst. Zool. EvolForsch.*
- Gordon, D. H., 1978. Distribution of sibling species of the *Praomys* (*Mastomys*) *natalensis* group in Rhodesia (Mammalia, Rodentia). *J. Zool. Lond.* 186: 397-401.
- Graf, J. D., 1982. Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Rev. suisse Zool.* 89: 749-787.
- Granjon, L., 1987. Evolution allopatrique chez les Muridés: mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez *Mastomys* et *Rattus*. Thèse de Doctorat, U.S.T.L. Montpellier, 163p.
- Granjon, L. & Duplantier, J. M., 1989. Biogéographie insulaire et contraintes écologiques: le cas des Rongeurs des îles du Saloum (Sénégal). *Acta oecologica (Oecol. Gener.)* 10: 135-147.
- Green, C. A., Gordon, D. H. & Lyons, N. F., 1978. Biological species in *Praomys* (*Mastomys*) *natalensis* (Smith), a rodent carrier of Lassa virus and bubonic plague in Africa. *Am. J. trop. Med. Hyg.* 27: 627-629.
- Green, C. A., Keogh, H., Gordon, D. H., Pinto, M. & Hartwig, E. K., 1980. The distribution, identification and naming of the *Mastomys natalensis* species complex in southern Africa (Rodentia, Muridae). *J. Zool. Lond.* 192: 17-23.
- Hubert, B., 1982. Ecologie des populations de deux rongeurs sahélo-soudaniens à Bandia (Sénégal). Thèse d'Etat, Univ. Paris-Sud, 448p.
- Hubert, B., Adam, F. & Poulet, A., 1973. Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia* 37: 78-87.
- Iskandar, D., 1984. Evolution génétique de la superfamille des Muroïdés révélée par électrophorèse classique et électrophorèse séquentielle. Thèse de 3^{ème} cycle, U.S.T.L. Montpellier, 90p.
- Iskandar, D., Duplantier, J. M., Bonhomme, F., Petter, F. & Thaler, L., 1988. Mise en évidence de deux espèces jumelles sympatriques du genre *Hylomyscus* dans le Nord-Est du Gabon. *Mammalia* 52: 126-130.
- Jacquart, T., 1986. Etude de la variabilité des gènes nucléaires et mitochondriaux chez l'espèce *Mus spretus* (Lataste, 1883) sur l'ensemble de son aire de répartition. Thèse de 3^{ème} cycle, U.S.T.L. Montpellier, 122p.
- Kaminski, M. & Petter, F., 1984. Variabilité électrophorétique des protéines et enzymes sanguins comparée chez quelques Muridés africains: *Arvicanthis niloticus*, *Mastomys erythroleucis* et *Mastomys huberti*. *Bull. Soc. zool. Fr.* 110: 399-409.
- Kaminski, M., Sykiotis, M., Duplantier, J. M. & Poulet, A. R., 1987. Electrophoretic variability of blood proteins among populations of two genera of african rodents: *Arvicanthis* and *Mastomys* from Senegal. Genetic polymorphism and geographic differences. *Bioch. Syst. Ecol.* 15: 149-165.
- Kilpatrick, W. C., 1981. Genetic structure of insular populations, in: *Mammalian population genetics*, M. H. Smith & J. Joule Eds, Georgia Press, Athens.
- Mac Arthur, R. H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New-York.
- Mathieu, E., Autem, M., Roux, M. & Bonhomme, F., 1990. Epreuves de validation dans l'analyse multivariée de structures génétiques: comment tester l'équilibre panmictique. *Rev. Stat. appl.* 38: 47-66.
- Navajas, Y., Navarro, M. & Britton-Davidian, J., 1989. Genetic structure of insular Mediterranean populations of the house mouse. *Biol. J. Lin. Soc.* 36: 377-390.
- Nevo, E., Beiles, A. & Ben Shlomo, R., 1984. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates, in: *Evolutionary dynamics of genetic diversity*, G. S. Moni, Ed., *Lecture notes in biomathematics* 53: 13-213.
- Pasteur, N., Worms, J., Thohari, M. & Iskandar, D., 1982. Genetic differentiation in Indonesian and French rats of the subgenus *Rattus*. *Bioch. Syst. Ecol.* 10: 191-196.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J. & Britton-Davidian, J., 1987. *Manuel d'électrophorèse appliquée à la génétique des populations*. Ed. Lavoisier, Techniques et Documentations, Paris.
- Patton, J. L., Yang, S. Y. & Myers, P., 1975. Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations (*Rattus rattus*) of the Galapagos archipelago, Ecuador. *Syst. Zool.* 24: 296-310.
- Patton, J. L., Baker, R. J. & Avise, J. C., 1981. Phenetic and cladistic analysis of biochemical evolution in *Peromyscus* rodents, in: *Mammalian population genetics*, M. H. Smith & J. Joule Eds, Georgia Press, Athens.
- Petter, F., 1977. Les rats à mamelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: *Mastomys erythroleucis* (Temminck, 1853) et *Mastomys huberti* (Wroughton, 1908). *Mammalia* 41: 441-444.
- Robbins, C. B., Krebs, J. W. & Johnson, K. M., 1983. *Mastomys* (Rodentia, Muridae) species distinguished by hemoglobin pattern differences. *Am. J. trop. Med. Hyg.* 32: 624-630.
- Robbins, L. W., Smith, M. H., Wooten, M. C. & Selander, R. K., 1985. Biochemical polymorphism and its relationship to chromosomal and morphological variation in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus gossypinus*. *J. Mamm.* 66: 498-510.
- Roux, M. & Lebreton, J. D., 1988. Progiel BIOMEKO, Groupe de Biométrie, CEPE, C.N.R.S., Montpellier.
- She, J. X., Autem, M., Kotulas, G., Pasteur, N. & Bonhomme, F., 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleosts, Soleidae). *Biol. J. Lin. Soc.* 32: 357-371.
- Van Rompaey, J., Verheyen, W. & Selens, M., 1984. Genetic differences between three species of pigmy mice in Rwanda (Africa). *Rev. zool. afr.* 98: 886-894.
- Verheyen, W., Michels, M. & Van Rompaey, J., 1986. Genetic differences between *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888

and *Lophuromys woosmani* Thomas, 1906 in Rwanda (Rodentia, Muridae). Cimbebasia, ser. A, 8: 141-145.

Zimmerman, E. G., Kilpatrick, C. W. & Hart, B. J., 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*. Evolution 32: 565-579.