

La variation morphologique de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae) dans les habitats forestiers et anthropisés du bassin-versant nord-est de Madagascar

Tamby N. RANAIVOSON^{1,2*}, James P. HERRERA³, Voahangy SOARIMALALA², Toky M. RANDRIAMORIA^{1,2} et Steven M. GOODMAN^{2,4}

1. Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Domaine Sciences et Technologie, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar.

2. Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar.

3. Duke Lemur Center, SAVA Conservation, Duke University, Durham, North Carolina 27705, USA.

4. Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA.

* Auteur correspondant ; tambyranaivoson@gmail.com

Manuscrit reçu le 14/10/2021, accepté le 07/08/2022, mis en ligne le 26/10/2022

Résumé

De par sa haute capacité d'adaptation et la plasticité de son alimentation, reflétée par une variation morphologique des individus, *Rattus rattus* s'est dispersé et a occupé un large éventail d'habitats à Madagascar après son introduction qui date du X^e siècle environ. Cette étude s'intéresse à la variation morphologique de cette espèce superposée à différents modes d'utilisation du paysage. Nous avons analysé des données morphométriques crânio-dentaires recueillies à partir de 333 spécimens capturés dans le bassin-versant de la rivière Manantenina sur la partie orientale du Massif de Marojejy. Les résultats des tests MANOVA comparant la morphologie crânio-dentaire et la taille des individus par sexe, classe d'âge et type d'habitat ont montré qu'il existe des différences significatives entre la forme du crâne et la taille des individus parmi les types d'habitat et la classe d'âge. Aucun dimorphisme sexuel n'a été trouvé sur la morphologie du crâne, par contre la taille des mâles est significativement plus grande par rapport à celle des femelles. Les individus vivant en dehors de l'habitat forestier ont des crânes nettement plus gros (Tukey HSD, $p = 0,004$). Comme anticipé, les jeunes individus ont un crâne plus petit que les adultes et les adultes plus âgés, mais la largeur de leur première molaire, la longueur de la rangée de dents de la mandibule et la longueur de la couronne de la rangée de molaire maxillaire sont plus grandes.

Mots-clés

Variation morphologique, *Rattus rattus*, sexe, habitat, Marojejy, Madagascar.

Morphological variation of *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 (Rodentia: Muridae) in forest and anthropogenic habitats of a watershed in northeastern Madagascar

Abstract

Due to their high adaptability and dietary plasticity, reflected by individual morphological variation, *Rattus rattus* has dispersed to and occupies a broad range of habitats on Madagascar after its introduction to the island, which dates towards the 10th century. This study focuses on morphological variation of this species overlaid on different human land use patterns. We analyzed cranio-dental morphometric data collected from 333 specimens captured in the Manantenina River valley on the eastern side of the Marojejy Massif. The results of the MANOVA tests comparing cranio-dental morphology and size of individuals by sex, age class, and habitat type showed that there are significant differences between skull shape and size of individuals among the habitat types and age classes. No sexual dimorphism based on cranio-dental morphology was found but we noted a significant difference between male and female body size between different habitats. Individuals living outside of native forest have distinctly larger skulls (Tukey HSD, $p = 0,004$). As anticipated, young individuals have a smaller skull than adults and old adults, however the breadth of their first molar, length of mandible toothrow, and crown length of maxillary molar row are proportionally larger.

Keywords

Morphological variation, *Rattus rattus*, sex, habitat, Marojejy, Madagascar.

Introduction

L'adaptation à un environnement local peut être reflétée par la variation morphologique chez les individus d'une population (LOSOS & MAHLER, 2010). Lorsque les populations locales d'organismes subissent des contraintes écologiques, elles peuvent diverger morphologiquement entre elles (HERREL *et al.*, 2008). Ce phénomène est généralement observé chez les espèces exotiques qui ont été introduites depuis des siècles et qui ont pu établir des sous-populations morphologiquement différentes de leur souche d'origine comme c'est le cas chez *Rattus rattus* (Rodentia : Muridae) dénommé communément sous le nom de rat noir (PERGAMS *et al.*, 2015). La population de ce rongeur constitue un modèle intéressant pour étudier ce genre de phénomène.

Rattus rattus est une espèce de rongeur originaire de la partie sud de la péninsule indienne (APLIN *et al.*, 2011), largement répandue dans les quatre coins du monde (APLIN *et al.*, 2003 ; MUSSER & CARLETON, 2005 ; WILSON *et al.*, 2017) et a envahi les 50 % des îles (INNES & RUSSEL, 2021). Sur la base des vestiges archéologiques, les premières preuves de ce genre à Madagascar datent du X^e siècle à Mahilaka dans la partie nord-ouest de l'île (RAKOTOZAFY, 1996 ; RADIMILAHY, 1998). Deux événements d'introductions sont présumés à l'origine des populations de *R. rattus* qui se trouvent presque partout sur l'île (BROUAT *et al.*, 2014). C'est une des espèces envahissantes largement distribuées à travers les îles (SHIELS *et al.*, 2014) et aussi connu pour être le réservoir de nombreuses maladies. À Madagascar par exemple, *R. rattus* est connu dans la transmission de zoonoses comme la peste, la leptospirose et divers helminthiases (MEEHAN, 1984 ; RAHELINIRINA *et al.*, 2010 ; RAMASINDRAZANA *et al.*, sous presse).

À Madagascar, de par sa haute capacité d'adaptation et la plasticité de ses habitudes alimentaires, *R. rattus* peut occuper une large gamme d'habitat (GOODMAN, 1995 ; DAMMHAHN *et al.*, 2017 ; RAMASINDRAZANA *et al.*, sous presse ; RANDRIAMORIA *et al.*, sous presse), allant des habitations humaines, en passant par les champs cultivés, les différents habitats anthropogéniques (ex., forêt secondaire, habitat secondaire non forestier comme le savoka), jusqu'à l'intérieur des forêts primaires relativement ou largement intactes. En exploitant les ressources disponibles dans ces différents types d'habitat, le régime alimentaire de ce rongeur change effectivement. Par exemple, dans la forêt humide à Madagascar, cette espèce est plutôt frugivore/granivore ou omnivore quand elle occupe la zone forestière ; par contre, dans la zone de bordure et en dehors de la forêt, elle a une tendance faunivore (CROWLEY *et al.*, 2018). Ce même modèle a été trouvé dans une forêt tropicale humide du Sarawak en Malaisie (NAKAGAWA *et al.*, 2007).

En dépit de l'expansion de *R. rattus* à travers les différents écosystèmes et ses impacts sur la biodiversité de Madagascar (RIBAUULT, 2016), les études s'intéressant à ce rongeur envahissant ont privilégié les aspects sanitaires (ex., la peste, la leptospirose et divers helminthiases), mais peu d'études sont consacrées sur les aspects d'adaptation écomorphologique alors qu'elles sont disponibles pour d'autres

régions où cette espèce a été introduite (ex. en Espagne, VENTURA & FUSTER, 2000 ; en Tunisie, BEN FALEH *et al.*, 2012 ; en Malaisie, IKBAL *et al.*, 2019). MILJUTIN & LEHTONEN (2008) ont fait une première étude écomorphologique de *R. rattus* à Madagascar pour estimer les probabilités de compétition avec les rongeurs endémiques (Nesomyidae) dans le Parc National de Ranomafana. Plus tard, WINKLER *et al.* (2016) ont fait des études sur le mo-dèle d'usure des dents de cette espèce par rapport au type d'habitat dans le plateau de Mahafaly. ANDRIANIAINA (2016) a noté aussi des informations sur la variation du poids et de taille de *R. rattus* suivant les différents types d'habitats (forêt et plantation) dans la région de Moramanga.

En se basant sur la taille et le poids des individus, du dimorphisme sexuel a été souvent rapporté chez *R. rattus* avec les mâles de plus grande taille que les femelles (AMORI *et al.*, 2008). MORI *et al.* (2017) tenta d'étudier quantitativement cet aspect de dimorphisme de taille mais ce phénomène n'était pas suffisamment supporté à cause du faible nombre de ses échantillons. Dans cette étude, en plus de la taille et du poids, l'analyse est basée sur un autre caractère qui est la morphologie crânio-dentaire. C'est un des caractères pertinents pour identifier les espèces de rongeur et aussi en déduire certains aspects de leur alimentation (MARTIN *et al.*, 2016). D'après les études de la morphologie crânienne de VENTURA & FUSTER (2000) et BEN FALEH *et al.* (2012), il n'existe pas de dimorphisme sexuel chez les populations de *R. rattus* d'Espagne et de Tunisie. Au contraire, selon IKBAL *et al.* (2019) ce dernier est présent chez les populations de *R. rattus* de Malaisie. Concernant le cas des populations de *R. rattus* de Madagascar, un dimorphisme sexuel par rapport à la taille et au poids du corps a été noté chez les populations de *R. rattus* par ANDRIANIAINA (2016) dans la région de Moramanga. Ces faits nous donnent encore l'intérêt d'étudier davantage le cas des populations de *R. rattus* à Madagascar vis-à-vis de la variation morphologique des traits crânio-dentaires et de la taille des individus par rapport au sexe, l'âge et le type d'habitat.

L'objectif de cette étude est de tester les effets du sexe, de l'âge et du type d'habitat sur la morphologie crânio-dentaire des individus de *R. rattus* vivant dans la forêt primaire et une gamme d'habitats anthropisés autour du bassin-versant dans la partie nord-est de l'île (Figure 1). Pour atteindre l'objectif, nous formulons les hypothèses suivantes :

- H01 : Il existe des différences de morphologie crânio-dentaire variables en fonction des populations, du sexe, des habitats ;
- H02 : Il existe un dimorphisme sexuel de taille et de forme du crâne chez les individus de même âge et de même type d'habitat ;
- H03 : Des modèles identiques de taille et de conformation crânio-dentaire se retrouvent chez des individus de même âge dans les mêmes types d'habitats.

Méthodologie

Localisation géographique et description du milieu d'étude

Les sites d'étude se trouvent à l'intérieur et à l'extérieur du Parc National de Marojejy au nord-est de Madagascar (14°26'S - 49°15'E) dans la région SAVA, district de

Sambava. Mandena est le village le plus proche de l'entrée sud-est du parc (Figure 1). L'aire protégée couvre une surface de 60 050 ha sur le massif du Marojejy, une chaîne de montagnes qui culmine jusqu'à 2 132 m d'altitude (GOODMAN *et al.*, 2018). Les pentes raides et la topographie caractérisant le massif ont formé une gamme d'habitat entre les forêts denses humides sempervirentes de basse altitude jusqu'au fourré éricoïde de montagne (termes pour les types de végétation suivant la classification de GAUTIER *et al.*, 2018) et qui varie successivement le long des versants en fonction de l'altitude et de l'orientation géographique. Les sites d'agroforesterie sont situés à l'extérieur du parc, tout au long de la piste qui relie le village de Mandena et l'entrée du parc, et dans les vallées bordant la rivière Manantenina.

Description de chaque site de capture

Forêt quasi-intacte (14° 27' 29,09"S -049° 47' 30,26"E, 240 m d'altitude)

Ce site est localisé dans le Parc National de Marojejy, à environ 700 m à vol d'oiseau de l'entrée du parc et à 3,3 km au nord-ouest du village de Mandena. C'est une forêt humide sempervirente de basse altitude relativement intacte avec une nette stratification. La canopée est largement fermée. Le sol est recouvert d'une litière assez épaisse composée de débris organiques qui sont essentiellement de feuilles mortes.

Forêt secondaire (14° 27' 48,5"S -049° 47' 41,6"E, 200 m d'altitude)

Ce site est situé dans la zone de lisière du parc à 2,1 km au nord-ouest du village de Mandena. Il comprend deux

parties bien distinctes adjacentes dont la première est une forêt sempervirente de basse altitude avec une formation secondaire, une stratification verticale et nettement dominée par *Ravenala* et un signe de dégradation de l'habitat avec des essences non forestières comme *Harungana madagascariensis*. Une autre partie s'agit d'une formation forestière exploitée en champ de vanille commençant juste après la limite du parc. À part cela, les signes de dégradations sont fréquemment observés et marqués par exemple par des souches d'arbres coupés et l'ouverture de la canopée.

Zone d'agroforesterie (savoka : 14° 27' 51,1"S -049° 47' 55,4"E, 130 m ; agriculture mixte : 14° 28' 9,2"S -049° 48' 12,1"E, 135 m ; rizière irriguée : 14° 28' 16,6"S -049° 48' 24,3"E, 115 m d'altitude)

La zone d'agroforesterie échantillonnée est localisée le long de la piste qui relie le village de Mandena et l'entrée du Parc National de Marojejy. Ce type d'habitat est un complexe de champs d'agriculture mixte et des champs de vanille boisés avec des parcelles de rizière en terrasse irriguée à côté. Des espèces d'arbres fruitiers introduites à Madagascar comme *Artocarpus altilis*, *A. heterophyllus*, *Litchi chinensis*, *Syzygium jambos* y sont souvent observées et aussi certaines espèces arbustives qui sont plantées pour servir de support aux vanilliers comme le caféier et *Jatropha*.

Village (14° 28' 40,2"S -049° 48' 40,1"E, 100 m d'altitude)

Le type local comprend les habitations humaines ainsi qu'une parcelle de terrain située à 150 m de la limite Ouest du village de Mandena. À part de quelques maisons construites en parpaing, la majorité des maisons dans ce village est construite en bois. À l'exception des rares maisons qui



Figure 1

Localisation du Parc National de Marojejy et les sites de capture dans le bassin versant de la rivière Manantenina.

(Source : Imagerie satellite du 19/10/2014 ; Maxar Technologies CNES/Airbus ; Google Earth.).

Location of the Marojejy National Park and the trapping sites in the Manantenina River watershed.

(Source: Satellite imagery 19/10/14; Maxar Technologies CNES/Airbus; Google Earth.)

ont des fleurs plantées dans la cour, la plupart ne possèdent pas de jardin. Les maisons construites en bois ont du plancher en ciment.

Concernant la parcelle adjacente au village, cette dernière comprend deux parties bien distinctes dont un champ de vanille et une zone recouverte de broussailles et d'arbrisseaux. Le champ de vanille occupe environ 75 % du site, c'est un champ déjà bien établi où poussent de nombreux pieds d'arbres fruitiers et d'arbustes. En plus de ce champ, une dizaine de foyer a été échantillonnée.

Méthode de capture et préparation des spécimens

Les techniques de capture adoptées dans cette étude ont été tirées des recherches similaires effectuées depuis des décennies à Madagascar.

Deux types de piège ont été utilisés pour la capture des petits mammifères vivants : le premier correspond aux pièges Sherman non perforés de dimension 7,6 x 8,9 x 22,9 cm et le second correspond aux pièges grillagés National de dimension 24 x 6 x 6 cm. Les pièges ont été disposés dans un quadrat de 100 x 100 m avec un intervalle de 10 m entre les pièges, c'est-à-dire qu'il y a 11 lignes de 11 pièges. Au total, 121 pièges ont été donc installés dont 97 pièges Sherman et 24 pièges National. Les captures ont été menées à trois reprises, la première a eu lieu pendant la saison sèche (octobre-novembre) ; la seconde durant la saison humide (mars-avril) et la troisième pendant la saison intermédiaire (juillet-août).

Chaque session de capture durait six nuits-pièges successives pour chaque type d'habitat. Les pièges sont appâtés avec du beurre d'arachide. Les appâts sont renouvelés tous les jours vers la fin de l'après-midi.

Les animaux capturés sont sacrifiés par la dislocation cervicale. À la suite viennent les séries de mensurations corporelles classiques (head body length = HB, total length = TL, tail length = TV, hindfoot length = HF, ear length = E) et le pesage, ensuite la dissection et les prélèvements d'organes pour les autres études en parallèle. Le crâne de chaque individu a été sauvegardé, étiqueté avec son numéro de terrain unique et conservé dans de l'éthanol 70 %. Une fois en laboratoire, les crânes sont rincés avec de l'eau avant de passer au nettoyage par une colonie de coléoptères (Dermestidae).

Après le nettoyage, les spécimens sont ensuite étiquetés avec un numéro de catalogue unique UADBA (Université d'Antananarivo Département de Biologie Animale) avant d'être déposés dans la salle de collection de la Mention Zoologie et Biodiversité Animale de l'Université d'Antananarivo.

Mensuration du crâne

Les différentes mensurations au niveau du crâne et la mâchoire inférieure ont été faites à l'aide d'un pied à coulisse électronique (modèle Mitutoyo) et à précision de 0,1 mm. Les variables crânio-dentaires considérées dans cette étude ont été tirées des travaux de MUSSER & NEWCOMB (1983) et MUSSER *et al.* (2006) et correspondent aux différentes parties du crâne suivantes :

– **Occipitonasal length (ONL)** : Longueur occipitonasale (longueur partant de la pointe du rostre jusqu'à l'occiput, mesure prise sur la face dorsale) ;

– **Zygomatic breadth (ZB)** : Largeur zygomatique (largeur maximale de l'arcade zygomatique, mesure prise sur la face dorsale) ;

– **Breadth of the braincase (BBC)** : largeur maximale de la boîte crânienne (la mesure est prise juste au-dessus de l'apophyse zygomatique du squamosal comprenant les petites crêtes latérales de la boîte crânienne) ;

– **Interorbital breadth (IB)** : largeur interorbitaire (largeur minimale entre l'orbite gauche et l'orbite droite), mesure prise à partir du centre de la paroi osseuse de l'orbite gauche jusqu'à celle du côté droite ;

– **Length of diastema (LD)** : longueur du diastème, (mesure commençant à l'extrémité postérieure du foramen palatin de l'incisive droit jusqu'à la petite cloison osseuse entre l'implantation des deux incisives) ;

– **Length of incisive foramen (LIF)** : longueur du foramen palatin de l'incisive (mesure prise sur le côté gauche en partant du bord antérieur jusqu'au bord postérieur du foramen) ;

– **Length of bony plate (LBP)** : longueur de la plaque osseuse du palais (mesure effectuée sur le côté gauche, commençant par le bord postérieur du foramen palatin de l'incisive jusqu'au bord antérieur de la fosse mesoptérygoïde) ;

– **Post palatal length (PPL)** : longueur de la partie postérieure du palais (mesure réalisée sur le côté gauche, commençant par l'extrémité postérieure de la plaque osseuse du palais jusqu'au trou occipital) ;

– **Length of auditory bulla (LB)** : longueur de la bulle tympanique (mesure faite sur le côté gauche, commençant devant l'apophyse para-occipitale jusqu'à l'extrémité opposée de la bulle tympanique) ;

– **Breadth of first upper molar (BM¹)** : largeur maximale de la première molaire maxillaire (mesure effectuée uniquement au niveau de la couronne dentaire excluant la partie racinaire) ;

– **Breadth across palate at first molars (BBP)** : largeur de l'os palatin au niveau des premières molaires, (mesure maximale prise juste entre les deux molaires) ;

– **Crown length of maxillary molar row (CLM₁₋₃)** : longueur maximale de la rangée de molaire maxillaire (mesure prise uniquement au niveau de la couronne des molaires maxillaires gauche) ;

– **Length of mandible toothrow (M₁₋₃)** : longueur maximale de la rangée de molaires mandibulaires (mesure effectuée au niveau de la rangée de molaires mandibulaires droites) ;

– **Length of mandible (ML)** : longueur maximale de la mandibule (commençant par l'extrémité antérieure de la mandibule juste à l'implantation de l'incisive jusqu'à l'extrémité postérieure de la mandibule).

Estimation de la classe d'âge des individus par les caractères crânio-dentaires

La classification d'âge adoptée dans cette étude est dérivée de celle de KARNOUKHOVA (1971). La classe d'âge rela-

tive des individus est estimée par l'examen des caractères crânio-dentaires suivantes : l'éruption de la troisième molaire, l'usure de la couronne et l'ossification du sphénoïde. Trois classes d'âge relatives ont été distinguées dont les critères de base sont présentés dans le Tableau 1.

Méthodes statistiques

Toutes les analyses ont été exécutées avec le logiciel de statistique R. version 3.6.2 (R CORETEAM, 2014). Pour corriger la taille dans cette analyse de variation morphologique, nous avons divisé les valeurs pour chaque mesure par leur moyenne géométrique, cela est une des approches d'ajustement les plus fiables disponibles pour ce genre d'étude phénotypique car elle permet de rendre indépendamment les différentes mesures à celle de la taille du corps afin de retrouver les allométries (JUNGERS *et al.*, 1995). Nous avons ainsi transformé toutes les mesures en z-score, en dehors de cela, aucune autre transformation n'a été nécessaire.

La distribution statistique des individus a été visualisée dans un espace multivarié en utilisant l'analyse en composantes principales (ACP) grâce à la fonction `prcomp` dans le package `stats` de R. Dans les analyses qui viennent après l'ACP, les axes orthogonaux représentant la forme du crâne et de la mandibule sont retenus comme variables dépendantes pour éviter la multicolinéarité avec les mesures originales. Les trois premières composantes (CP1, CP2 et CP3) ont été choisies en se basant sur la variance décroissante expliquée par les axes subséquents parce qu'elles expriment (65,2 de la variance totale). Pour tester les hypothèses, nous avons effectué une analyse de variance

multivariée ou MANOVA, à l'aide de la fonction « `manova()` » dans le package `stats` de R) en retenant les trois axes composants principaux comme variables dépendantes. Pour visualiser les effets d'interaction, nous avons utilisé la fonction « `interact_plot()` » dans les packages `interactions` (LONG, 2019) et `Rjtools` (LONG, 2020).

L'analyse avec les trois axes composants principaux considère la combinaison des variables qui maximise la variation dans les mesures. L'analyse a été dirigée dans le sens où le maximum de variation des mesures soit exprimé par les composantes principales. Nous avons testé si chacune des variables catégoriques suivantes : type d'habitat, sexe et classe d'âge affecte significativement la forme du crâne et de la mandibule. Nous avons inclus la moyenne géométrique des mesures corporelles comme une covariable continue représentant la taille isométrique. Nous avons testé l'interaction entre le type d'habitat et le sexe, et aussi les interactions entre le type d'habitat et la taille isométrique en utilisant la fonction `interact_plot` dans le package `Rjtools` et le package `interactions`. L'interaction entre la taille, le type d'habitat et la combinaison linéaire des trois composantes principales sera illustré par un graphe construit à partir de la fonction `ggqqplot` du package `ggpubr`. Pour mettre en relief les résultats significatifs du type d'habitat et la classe d'âge, nous avons utilisés le test *post-hoc* Tukey HSD pour déterminer lequel des types d'habitat et classe d'âge diffèrent. Les résultats du test *post-hoc* Tukey HSD seront représentés par des boîtes à moustaches qui sont construites à l'aide du package `ggpubr`.

Tableau 1

Classification d'âge relative de *Rattus rattus* selon les aspects crânio-dentaires (**M_x** : molaire inférieure ; **M^x**: molaire supérieure).
Relative age classification of *Rattus rattus* related to cranio-dental aspects (**M_x** : lower molar; **M^x**: upper molar).

Classe (C) d'âge	Limite minimale	Limite maximale
C1 (Juvénile)	M ₃ et M ³ ne sont pas encore en phase d'éruption. Le sphénoïde inférieur n'est pas encore ossifié	M ₃ et M ³ sont partiellement en phase d'éruption. Le sphénoïde inférieur n'est pas encore ossifié.
C2 (Adulte)	M ₃ et M ³ entièrement sorties jusqu'au même niveau que M2. Les molaires ont peu de trace d'usure. Le sphénoïde inférieur commence à se souder.	Les molaires commencent à s'user, on observe l'érosion des cuspides. Le sphénoïde inférieur est ossifié.
C3 (vieil adulte)	Molaire M ₁₋₃ et M ¹⁻³ toutes érodées. La couronne est réduite jusqu'à peu près la moitié de sa hauteur. Le sphénoïde inférieur est complètement soudé.	Molaires M ₁₋₃ et M ¹⁻³ toutes érodées jusqu'au niveau de la racine dentaire. Le sphénoïde inférieur est complètement soudé

Tableau 2

Répartition de *Rattus rattus* par sexe, classe d'âge et types d'habitats.
Distribution of individual *Rattus rattus* measured by sex, age class, and habitat types.

Type de Site	Classe d'âge	Mâle	Femelle	Total
Agroforesterie	C1	15	26	41
	C2	90	103	193
	C3	37	21	58
Forêt (quasi-intacte et forêt secondaire)	C1	3	5	8
	C2	14	11	25
	C3	6	2	8
Village	C1	4	0	4
	C2	10	7	17
	C3	6	4	10
Total		185	179	364

Résultats

Un total de 364 individus de *Rattus rattus* a été capturé dans les six sites d'études. Le nombre d'individus capturés par site par sexe et par classe d'âge est donné dans le tableau 2. Après l'omission des spécimens ayant des mesures manquantes sur certaines variables et l'exclusion des individus possédant des valeurs aberrantes, nous avons retenu et analysé les données obtenues à partir de 333 spécimens.

Dimorphisme sexuel

Les données des deux sexes, de toutes les catégories d'âge et de tous les habitats ont été résumées en utilisant l'analyse en composantes principales (ACP) (Tableau 3). Les trois premières composantes principales ont été maintenues parce qu'elles résument la majorité de la variance dans les données (CP1 = 0,47 ; CP2 = 0,09 ; CP3 = 0,09 ; les axes suivants, variance < 0,08 n'ont pas été retenus). CP1 résume largement la variation de BM₁, M₁₋₃, CLM₁₋₃, BBC et IB dans le sens positif, et LIF, LD, ML, PPL, ONL, LBP dans la direction négative. CP2 résume la variation de LBP, ZB et une variance résiduelle d'IB, et LIF dans une direction positive, et LB, LBP dans une direction négative. CP3 résume la variance résiduelle de LIF, BM₁ et LBP dans le sens positif, et de ZB, BBC, IB et ONL dans le sens négatif. D'après les résultats obtenus par le test MANOVA effectué sur les trois premières composantes principales avec les variables indépendantes suivantes : type d'habitat, âge, sexe, et la taille isométrique (moyenne géométrique des variables), et en combinant l'interaction entre la taille et l'habitat (Trace de Pillai = 0,01, p = 0,2), nous n'avons pas trouvé de

Tableau 3

La corrélation des variables originales avec chaque axe CP (eigenvectors).
The correlation of the original variables with each PC axis (eigenvectors).

Variable	CP1	CP2	CP3
ONL	-0,25	-0,09	-0,26
ZB	-0,08	0,13	-0,63
BBC	0,27	-0,02	-0,54
IB	0,19	0,16	-0,21
LD	-0,32	0,07	-0,08
LIF	-0,26	0,29	0,34
LBP	-0,12	-0,47	0,14
PPL	-0,30	-0,09	0,02
LB	0,04	-0,62	-0,05
BM ₁	0,36	0,02	0,14
LBP	-0,02	0,48	0,04
CLM ₁₋₃	0,40	-0,03	0,10
M ₁₋₃	0,39	-0,01	0,09
ML	-0,31	-0,07	-0,11
Valeurs propres & variance	5,14 (47,44%)	0,98 (9,05%)	0,94 (8,71%)

dimorphisme sexuel sur les caractères crânio-dentaires des individus au sein de la population de *Rattus rattus* du Bassin-versant de Manantena. Cependant, une différence significative de taille entre les sexes a été notée, les mâles étant significativement plus grands (moyenne géométrique moyenne des mesures = 9,42, sd = 0,60) que les femelles (9,18, sd = 0,63, analyse de variance à un facteur, F = 12,15, df = 1 331, p < 0,001).

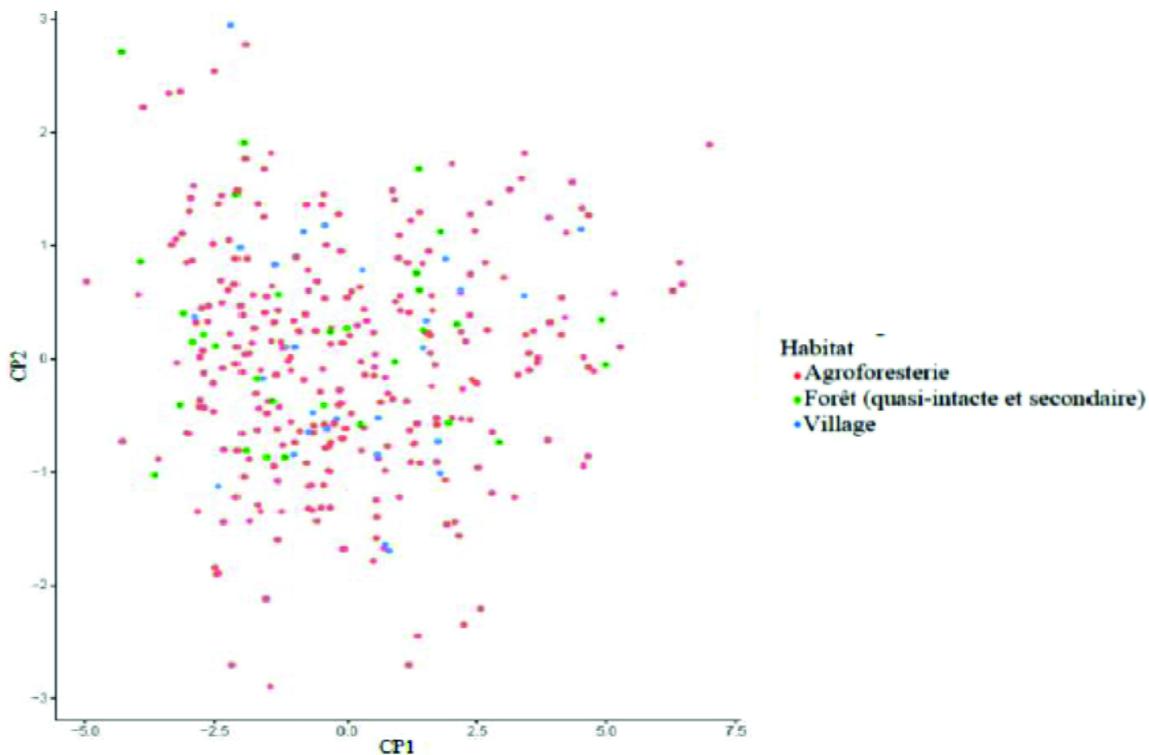


Figure 2

Représentation graphique des deux premières composantes principales de l'ACP, illustrant la distribution des individus sur ces axes (codée en couleur en fonction du type d'habitat dans lequel chaque individu a été capturé).

Plot of first two principal components, illustrating the distribution of individuals on these axes (color-coded based on the habitat type from which each individual was captured).

Variation morphologique liée à l'habitat et classe d'âge

Les individus capturés dans chaque type d'habitat ne montrent pas une répartition nette par rapport aux deux axes composants principaux (CP1 et CP2) (Figure 3). Cette répartition aléatoire des individus indique que le type d'habitat affecte faiblement la morphologie crânienne des individus.

Le MANOVA testant les effets de l'habitat, du sexe, de l'âge, de la taille sur les trois composantes principales a montré qu'il n'y a aucune différence statistique significative parmi les types d'habitats, le sexe et l'âge. Par contre, l'interaction de l'habitat et de la taille isométrique sur la combinaison des trois composantes principales montre une significativité (Tableau 4). L'interaction entre le type d'habitat et la morphologie crânio-dentaire indique qu'il y a une allométrie négative entre la morphologie crânienne et la taille des individus, aussi la pente de la ligne est forte dans la forêt par rapport aux autres types d'habitat (Figure 3).

Les analyses post-hoc ont montré que CP3 a varié à travers les types d'habitat tandis que CP1 et CP2 ont varié à travers les classes d'âge (Figure 4). Pour CP3 à travers les types d'habitats, les valeurs sont significativement inférieures dans la forêt par rapport à ceux des zones agroforestières (Tukey HSD avec valeur ajustée de $p = 0,004$) ainsi que dans le milieu villageois (valeur ajustée de $p = 0,03$). Pour CP1 à travers les classes d'âge, les valeurs ont décliné significativement depuis la classe I-3 (toutes les comparaisons « pairwise » ont un ajustement de $p < 0,001$), et les valeurs de CP2 sont inférieures chez les adultes (C2) par rapport aux vieux adultes à la classe (C3) ($p = 0,001$) (Figure 5). À mesure que la taille augmente, la combinaison

Tableau 4

Résultats du test MANOVA comparant la composante principale (CP) 1-3 par rapport aux types d'habitats, taille isométrique (moyennes géométriques des mesures), sexes et classe d'âge.

Results of MANOVA comparing principal components (CP) 1-3 across habitats, size (geometric mean of measurements), sex, and age classes.

Variable	Trace de Pillai	p
Type d'habitat	0,06	0,002
Taille	0,84	<0,001**
Sexe	0,01	0,20
Classe d'âge	0,03	0,01
Habitat * taille	0,05	0,01

linéaire des trois composantes principales (CP1-3) diminue et la diminution est la plus forte dans la forêt.

Discussion et conclusion

Dimorphisme sexuel

D'après les résultats des analyses, de cette étude, le dimorphisme sexuel de la morphologie crânio-dentaire ne se manifeste pas au sein des populations de *Rattus rattus*, par contre la taille des mâles est significativement plus grande que celle des femelles. L'absence de dimorphisme sexuel de la morphologie du crâne confirme les travaux de BEN FALEH *et al.*, (2012) et de VENTURA & FUSTER, (2000). Bien que le dimorphisme sexuel en faveur des mâles soit assez commun chez les mammifères (ANDERSSON, 1994), ce phénomène est peu prononcé, voir absent chez la plupart des petits mammifères (DI *et al.*, 2014) ; on y rencontre

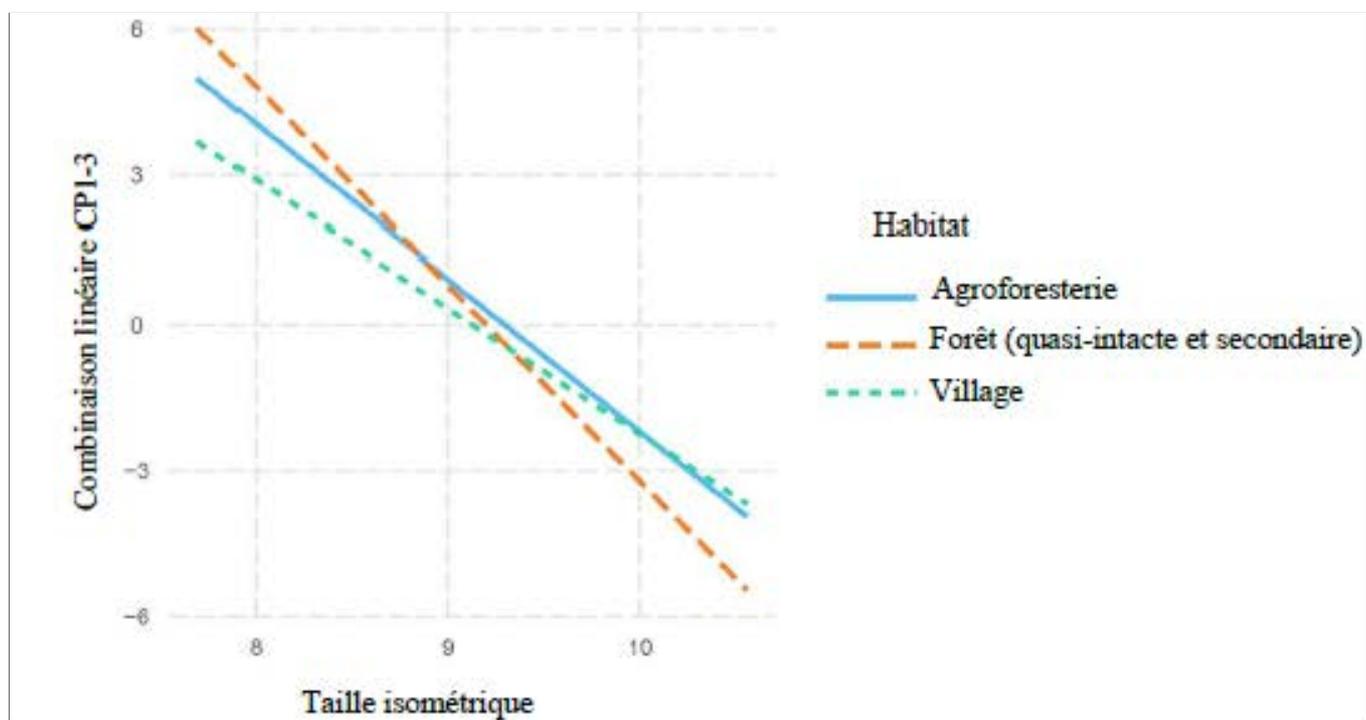


Figure 3

Effets de l'interaction entre la taille isométrique (moyenne géométrique des mesures) et le type d'habitat sur la combinaison linéaire des composantes principales (CP) 1-3.

Interaction effects between size (geometric mean of measurements) and habitat type on the linear combination of principal components (PCs) 1-3.

seulement environ 45 % de cas de dimorphisme de taille en faveur des mâles (LINDENFORS *et al.*, 2007). Par contre, il a été découvert que certains rongeurs peuvent montrer un dimorphisme sexuel (LALIS *et al.*, 2009, ABDELRAHMAN *et al.*, 2008), ainsi que des populations de *R. rattus* en Malaisie Péninsulaire (IKBAL *et al.*, 2019). Quant au dimorphisme de la taille des individus observé dans les

populations de cette étude, ce cas est en conformité avec les résultats découverts par ANDRIANIINA (2016) et par MORI *et al.* (2017).

En recoupant les résultats des études sur des populations de *R. rattus* provenant de différentes localités : l'archipel des Chafarinas en Espagne (VENTURA & FUSTER, 2000) ; dans trois régions (nord, centre et le sud) de la Tunisie (BEN

Tableau 5

Répartition de *Rattus rattus* par sexe, classe d'âge et types d'habitats.
Distribution of individual *Rattus rattus* measured by sex, age class, and habitat types.

Type de Site	Classe d'âge	Mâle	Femelle	Total
Agroforesterie	C1	15	26	41
	C2	90	103	193
	C3	37	21	58
Forêt (quasi-intacte et forêt secondaire)	C1	3	5	8
	C2	14	11	25
	C3	6	2	8
Village	C1	4	0	4
	C2	10	7	17
	C3	6	4	10
Total		185	179	364

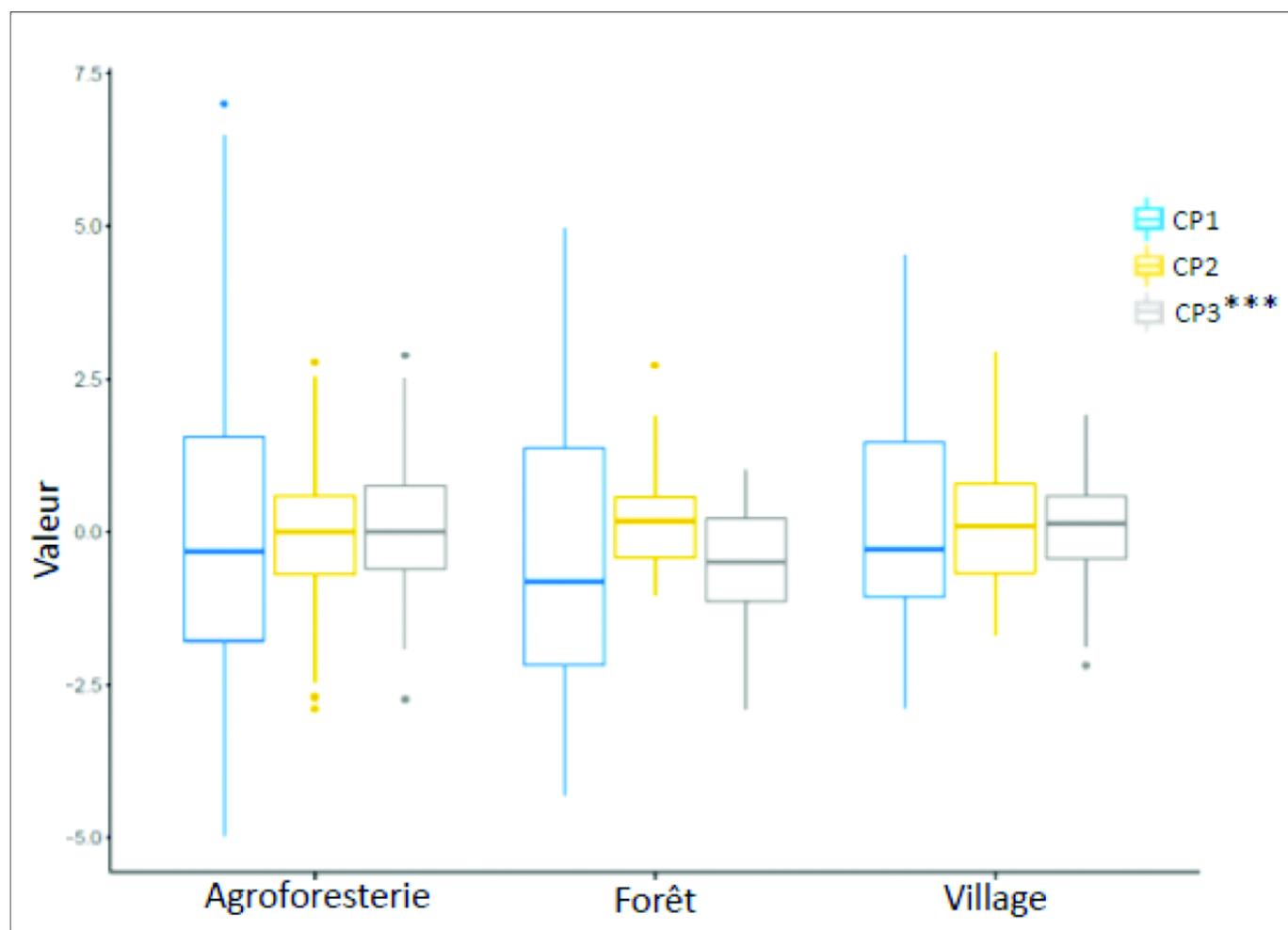


Figure 4

Boîte à moustache illustrant la variation des composantes principales CPI-3 à travers les types d'habitats.
Box plots illustrating the variation in principal components (PCs) 1-3 across habitat types.

FALEH *et al.*, 2012) ; dans 13 villes de la Malaisie Péninsulaire (IKBAL *et al.*, 2019) et ceux de la présente étude, lesquels ont montré un dimorphisme sexuel de la morphologie crânienne dans certaine localité (ex. au Malaisie Péninsulaire) tandis que cela est absent dans d'autres (ex. Espagne, Tunisie et notre site d'étude), cela nous amène à penser que l'expression du dimorphisme sexuel pourrait varier géographiquement.

Par ailleurs, ce phénomène est souvent interprété comme le résultat de la sélection sexuelle (ANDERSSON, 1994 ; DALE *et al.*, 2007). De plus, il faut tenir en compte qu'au niveau intraspécifique, l'ontogénie peut constituer une source majeure de variation morphologique chez certaines rongeurs (LAMMERS *et al.*, 2001 ; KILANOWSKI *et al.*, 2017). En outre, les comportements peuvent également influencer le dimorphisme sexuel chez les rats (BRONSON 1989 ; ISSAC, 2005). Dans ce sens, la raison pour laquelle le dimorphisme sexuel existe ou non (chez les populations de *R. rattus* de Madagascar) est encore difficile à admettre en raison de l'indisponibilité des données englobant l'écologie des populations *R. rattus* dans les diverses écorégions de Madagascar.

Variation de la forme du crâne des *Rattus rattus* entre les types d'habitat

D'après nos résultats, des différences significatives de la morphologie crânienne et de la taille isométrique des individus sont trouvées entre les types d'habitats. Les individus occupant les habitats en dehors de la forêt (agroécosystèmes et village) ont significativement un crâne plus large.

Cependant il faut tout de même tenir en compte que la comparaison des populations par rapport aux types d'habitats ne considèrerait pas l'égalité de la taille des échantillons. En effet, la structure des populations échantillonnées diffère au niveau de chaque type d'habitats (Tableau 2), de plus la taille de nos échantillons dans certains sites (forêt quasi-intacte et secondaires) n'était pas assez suffisante pour ressortir un modèle plus robuste, ce qui pourrait laisser des incertitudes derrière nos découvertes.

L'adaptation aux conditions auxquelles les individus sont confrontés, dans les types d'habitats (MILJUTIN & LEHTONEN, 2008) pourrait expliquer ces différences. En effet, les ressources disponibles ne sont pas effectivement les mêmes ainsi que les comportements alimentaires de *R. rattus* dans ces différents types d'habitats (CROWLEY *et al.*, 2018). De plus, il faut noter que la morphologie du crâne et la dentition reflètent effectivement les tendances alimentaires des mammifères terrestres (COX *et al.*, 2012 ; MAESTRI *et al.*, 2016 ; HEDRICK & DUMONT, 2018). D'après les études de SANTANA *et al.* (2012) sur les chauves-souris et de GINOT *et al.* (2020) sur la souris domestique *Mus musculus*, la dureté des aliments est un des facteurs qui façonne effectivement la morphologie du crâne du consommateur des aliments d'une dureté élevée requiert une mâchoire assez large produisant une plus grande force de morsure (YAMADA & KIMMEL, 1991 ; GREAVES, 2000 ; TSENG & FLYNN, 2015 ; MAESTRI *et al.*, 2016).

D'autre part, la dureté du substrat peut également être considérée comme un facteur qui engendre cette variation de la taille du crâne (BECERRA *et al.*, 2014). Tout comme les autres espèces de rongeur, *R. rattus* est dévoué à ronger

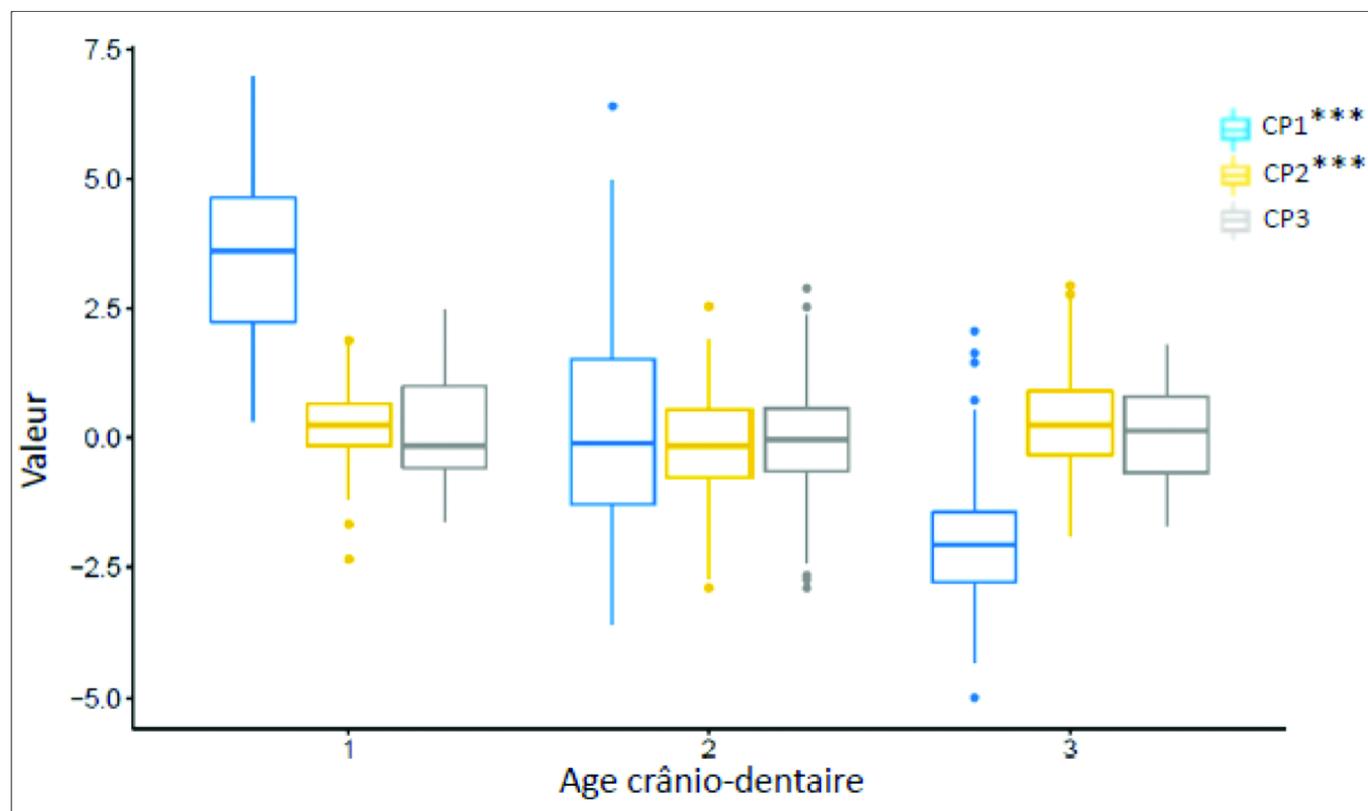


Figure 5

Boîte à moustache illustrant la variation des composantes principales CPI-3 par rapport à la classe d'âge crânio-dentaire.

Box plots illustrating the variation in principal components (PCs) 1-3 across cranio-dental age.

des matières compactes pour arrêter la croissance de ses incisives (INNES, 1977). Les individus provenant des milieux villageois auraient un crâne plus grand par rapport à ceux provenant des habitats forestiers. Ce crâne plus grand pourrait être expliqué par le fait que les individus ont dû développer une mâchoire plus grande et puissante pour percer le sol et les divers matériaux compacts (bois, brique) qu'ils trouvent dans le milieu villageois. De plus, il est envisageable que le substrat en dehors de la forêt soit plus abrasif du fait de l'humidité plus faible par rapport à celle de la forêt. Un cas similaire à ce dernier a été trouvé par BORGES *et al.* (2017) chez le genre *Ctenomys* (Hystricognathi : Ctenomyidae) dans laquelle la dureté du substrat influence aussi la morphologie crânienne et l'usure des dents. À part cela, les individus occupant les zones agroforestières peuvent avoir une plus large variété de nourriture comprenant les céréales, les tubercules et des fruits lesquelles figurent parmi les denrées alimentaires que *R. rattus* et *M. musculus* endommagent énormément dans différentes régions de Madagascar (SOARIMALALA *et al.*, 2019). WINKLER *et al.* (2016) ont également retenu l'abrasivité de l'aliment comme l'origine des variations de l'usure des dents chez les *R. rattus* du plateau de Mahafaly où les populations diffèrent significativement par l'usure de ces dents en fonction du type d'habitat. Toutefois, aucune donnée sur l'alimentation des populations de *R. rattus* dans le bassin-versant de Manantenina n'est encore disponible. Par conséquent, ces variations peuvent servir pour avoir une idée de la qualité des ressources notamment en termes de dureté et d'abrasivité dans les différents habitats.

Variation morphologique par rapport à la classe d'âge

Une variation morphologique des dents par rapport à la classe d'âge a été effectivement relevée au sein de la population de *Rattus rattus* du versant Manantenina et elle est marquée au niveau de BM^1 , M^{1-3} et CLM^{1-3} dont les valeurs sont plus faibles parmi les vieux adultes C3. Par contre, chez les jeunes C1, les mesures de LIF, LD, ML, PPL et ONL sont plus faibles par rapports à ceux des adultes et vieux adultes. Notons qu'il est difficile de savoir l'âge exacte des individus dans une population sauvage (MORRIS, 1972) aussi les différents méthodes de détermination de l'âge chez les mammifères montre chacun ses limites (PASCAL & DELATTRE, 1981), toutefois, il serait toujours plus cohérent d'interpréter ces variations comme les effets de la croissance avec l'âge et l'évolution de son alimentation au cours du développement. La mandibule et les dents s'accroissent durant le développement de l'individu ; cela a été bien observée lors des expériences sur *R. rattus* (YAMADA & KIMMEL, 1991 ; MAKI *et al.*, 2002 ; LEVRINI *et al.*, 2003) et *Mus musculus* (RENAUD & AUFRAY, 2010 ; GINOT *et al.*, 2020) en captivité. La vitesse de croissance de la mandibule se stabilise et diminue chez *R. rattus* vers l'âge de 30 mois (NISHIJIMA *et al.*, 2018). Dans ces expériences, la croissance de la mandibule et l'éruption des dents sont déterminées par l'alimentation (VEITCH, 2006 ; MARTIN *et al.*, 2016). En effet, les jeunes rongeurs âgés de zéro à trois semaines ne se nourrissent que du lait et ne requièrent donc pas une mâchoire puissante et leur dentition n'est pas encore complète. Ainsi, il est évident que les jeunes ont une mandibule

plus petite que les adultes et vieux adultes. Par contre, les molaires des rats adultes de cette étude semblent plutôt larges par rapport à celles des vieux adultes, ceci est probablement dû au fait que les dents des juvéniles et adultes n'ont pas encore été suffisamment usées.

Avec le passage à l'âge adulte, la mâchoire devient plus grande et puissante suite à l'ingestion d'aliments plus durs (GINOT *et al.*, 2020) puis l'usure des molaires s'accroît (CAI *et al.*, 2007). Cependant il arrive aussi que l'usure des dents commence avant même que la molaire soit totalement sortie (RENAUD & LEDEVIN, 2017), toutefois aucun cas correspondant à ce fait n'a pas été observé lors de cette étude. Dans le cas de certains individus de la population de cette étude, l'usure des molaires pouvait réduire remarquablement la largeur de la couronne dentaire jusqu'à sa moitié et même au niveau de la racine pour certains vieux adultes.

En conclusion, les individus de la population de *R. rattus* vivant dans le bassin versant de la rivière Manantenina, comprenant les sites dans la forêt de Marojejy et les zones anthropisées ne montrent aucun dimorphisme sexuel. Par ailleurs, des variations morphologiques significatives par rapport au type d'habitat et la classe d'âge ont été notées. La forme du crâne et la taille des individus provenant de la forêt sont significativement différentes de ceux occupant les zones d'agroforesterie et le milieu villageois. Les processus ontogéniques notamment la croissance, ajoutés aux conditions des milieux (ressources alimentaires et substrats) sont considérés comme les sources de la variation morphologique des individus de différentes classes d'âge. Bien que les informations sur les aspects écomorphologiques des populations de *R. rattus* à Madagascar nécessitent encore d'être approfondies, cette étude constitue un point de départ pour enrichir les connaissances sur cette espèce.

Remerciements

Ce travail a pu être réalisé grâce aux appuis financiers et l'implication de nombreuses entités, ainsi nous tenons à remercier la bourse du « National Institute of Health » attribuée à Dr. Charles Nunn de l'université de Duke, le comité d'éthique de l'université de Duke (IACUC) et les autorités malgaches (MEDD/DGEF/DGRNE) qui nous a délivré les autorisations de recherche.

Nos remerciements s'adressent également à « Madagascar National Parks » qui a bien voulu nous donner la permission de travailler au sein du Parc National de Marojejy. Nous tenons aussi à remercier sincèrement toute l'équipe de l'Association Vahatra et celle de l'université de Duke qui ont contribué dans la réalisation des travaux de terrain et au laboratoire.

Nos remerciements sont sincèrement adressés à tous les assistants locaux des différents sites qui nous ont fait profiter de leur connaissance et de leur appui lors des descentes sur terrain. Nous tenons également à remercier particulièrement le Professeur Christiane Denys d'avoir examiné ce manuscrit. Ses commentaires et remarques constructives nous ont permis d'apporter des améliorations sur ces travaux.

Références

- ABDEL-RAHMAN, E.H., TAYLOR, P.J., CONTRAFATTO, G., LAMB, J.M., BLOOMER, P. & CHIMIMBA, C.T. (2008).- Geometric craniometric analysis of sexual dimorphism and ontogenetic variation: A case study based on two geographically disparate species, *Aethomys ineptus* from southern Africa and *Arvicanthis niloticus* from Sudan (Rodentia: Muridae). *Mamm. Biol.*, **74**, 361-373.
- AMORI, G., CONTOLI, L. & NAPPI, A. (2008).- *Mammalia II. Erinaceomorpha, Soricomorpha, Lagomorpha, Rodentia. Fauna d'Italia*. Edizioni Calderin, Milan.
- ANDERSSON, M. (1994).- *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ANDRIANIAINA, A.F. (2016).- *Structure de la population, critères d'âge et prévalence des groupes d'ectoparasites de Rattus rattus Linnée, 1758*. Mémoire de Master en biologie de la conservation Animale. Université d'Antananarivo.
- APLIN, K.P., CHESSER, T. & HAVE, J.T. (2003).- Evolutionary biology of the genus *Rattus*: Profile of an archetypal rodent pest. *ACIAR Monogr. ser.*, **96**, 487-498.
- APLIN, K.P., SUZUKI, H., CHINEN, A.A., CHESSER, R.T., TEN HAVE, J., DONNELLAN, S.C., AUSTIN, J., FROST, A., GONZALEZ, J.P., HERBRETEAU, V., CATZEFIS, F., SOUBRIER, J., FANG, Y.P., ROBINS, J., MATISOO-SMITH, E., BASTOS, A.D.S., MARYANTO, I., SINAGA, M.H., DENYS, C., VAN DEN BUSSCHE, R.A., CONROY, C., ROWE, K. & COOPER, A. (2011).- Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. *PLOS ONE*, **6** (11), e26357, DOI:10.1371/journal.pone.0026357
- BECERRA, F., ECHEVERRIA, A.I., CASINOS, A. & VASSALLO, A.I. (2014).- Another one bites the dust: Bite force and ecology in three caviomorph rodents (Rodentia, Hystricognathi). *J. Zool. A. Ecol. Integr. Physiol.*, **321** (4), 220-232.
- BEN FALEH, A.R., ANNABI, A. & SAID, K. (2012).- Morphometric variation in black rat *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) from Tunisia. *Acta Zool. Bulg.*, **64**, 381-387.
- BORGES, L.R., MAESTRI, R., KUBIAK, B.B., GALIANO, D., FORNEL, R. & FREITAS, T.R.O. (2017).- The role of soil features in shaping the bite force and related skull and mandible morphology in the subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Hystricognathi: Ctenomyidae). *J. Zool.*, **301** (2), 108-117.
- BRONSON, F.H. (1989). *Mammalian Reproductive Biology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- BROUAT, C., TOLLENAERE, C., ESTOUP, A., LOISEAU, A., SOMMER, S., SOANANDRASANA, R. & DUPLANTIER, J.-M. (2014).- Invasion genetics of a human commensal rodent: The black rat *Rattus rattus* in Madagascar. *Mol. Ecol.*, **23** (16), 4153-4167.
- CAI, J., CHO, S.W., KIM, J.Y., LEE, M.J., CHA, Y.G. & JUNG, H.S. (2007).- Patterning the size and number of tooth and its cusps. *Dev. Biol.*, **304** (2), 499-507.
- COX, P.G., RAYFIELD, E.J., FAGAN, M.J., HERREL, A., PATAKY, T.C. & JEFFERY, N. (2012).- Functional evolution of the feeding system in rodents. *PLOS ONE*, **7**(4), e36299, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036299>
- CROWLEY, B.E., CASTRO, I., SOARIMALALA, V. & GOODMAN, S.M. (2018).- Isotopic evidence for niche partitioning and the influence of anthropogenic disturbance on endemic and introduced rodents in central Madagascar. *Sci. Nat.*, **105**, 1-13.
- DALE, J., DUNN, P.O., FIGUEROLA, J., LISLEVAND, T., SZEKELY, T. & WHITTINGHAM, L.A. (2007).- Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.*, **274** (1628), 2971-2979.
- DAMMHAHN, M., RANDRIAMORIA, T.M. & GOODMAN, S.M. (2017).- Broad and flexible stable isotope niches in invasive non-native *Rattus* spp. in anthropogenic and natural habitats of central eastern Madagascar. *BMC Ecol.*, **17** (1), 6. <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0125-0>.
- DI, L.U., ZHOU, C.Q. & LIAO, W.B. (2014).- Sexual size dimorphism lacking in small mammals. *North-West. J. Zool.*, **10** (1), 53-59.
- GAUTIER, L., TAHINARIVONY, J.A., RANIRISON, P. & WOHLHAUSER, S. (2018).- Végétation / Vegetation, pp. 207-242 In : Goodman, S.M., Raherilalao, M.J. & Wohlhauser, S. (eds), *Les aires protégées terrestres de Madagascar: Leur histoire, description et biote / The Terrestrial Protected Areas of Madagascar: Their History, Description, and Biota*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GINOT, S., HAUTIER, L., AGRET, S. & CLAUDE, J. (2020).- Decoupled ontogeny of in vivo bite force and mandible morphology reveals effects of weaning and sexual maturation in mice. *Biol. J. Linn. Soc.*, **129** (3), 558-569.
- GOODMAN, S.M. (1995).- *Rattus* on Madagascar and the dilemma of protecting the endemic rodent fauna. *Conserv. Biol.*, **9** (2), 450-453.
- GOODMAN, S.M., RAHERILALAO, M.J. & WOHLHAUSER, S. (eds). (2018).- *Les aires protégées terrestres de Madagascar: Leur histoire, description et biote / The Terrestrial Protected Areas of Madagascar: Their History, Description, and Biota*. Association Vahatra, Antananarivo.
- GREAVES, W.S. (2000).- Location of the vector of jaw muscle force in mammals. *J. Morphol.*, **243** (3), 293-299.
- HEDRICK, B.P. & DUMONT, E.R. (2018).- Putting the leaf-nosed bats in context: A geometric morphometric analysis of three of the largest families of bats. *J. Mammal.*, **99** (5), 1042-1054.
- HERREL, A., HUYGHE, K., VANHOOYDONCK, B., BACKELJAU, T., BREUGELMANS, K., GRBAC, I., VAN DAMME, R. & IRSCHICK, D.J. (2008).- Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **105** (12), 4792-4795.
- IKBAL, N.H.M., PATHMANATHAN, D. & BHASSU, S. (2019).- Morphometric analysis of craniodental characters of the House Rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) in Peninsular Malaysia. *Sains Malays.*, **48** (10), 2103-2111.
- INNES, J. (1977).- *Biology and ecology of the ship rat, Rattus rattus rattus (L.) in Manawatu (NZ) forests*. Thesis presented in a partial fulfilment of the requirements for the

- degree of Master of Science in Zoology, Massey University, New Zealand.
- INNES, J.G. & RUSSELL, J.C. (2021).- Ship rat *Rattus rattus*, pp 161–240. In: King, C.M. & Forsyth, D.M. (eds), *The handbook of New Zealand mammals*, 3rd edn. CSIRO Publishing, Melbourne.
- ISSAC, J.L. (2005).- Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mamm. Rev.*, **35**, 101-115.
- JUNGERS, W.L., FALSETTI, A.B. & WALL, C.E. (1995).- Shape, relative size, and size adjustments in morphometrics. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **38** (S21), 137-161.
- KARNOUKHOVA, N.G. (1971).- Age determination of brown and black rats. *Russ. J. Ecol.*, **2**, 144-147.
- KILANOWSKI, A.L. & KOPROWSKI, J.L. (2017).- Female-biased sexual size dimorphism: ontogeny, seasonality, and fecundity of the cliff chipmunk (*Tamias dorsalis*). *J. Mammal.*, **98** (1), 204-210.
- LALIS, A., EVIN, A. & DENYS, C. (2009).- Morphological identification of sibling species: The case of west African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry. *C. R. Biol.*, **332**, 480-488.
- LAMMERS, A.R., DZIECH, H.A. & GERMAN, R.Z. (2001).- Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae). *J. Mammal.*, **82** (1), 179-189.
- LEVRINI, L., DELI, R., SFONDRINI, F. & PANTANALI, F. (2003).- Consistency of diet and its effects on mandibular morphogenesis in the young rat. *Prog. Orthod.*, **4**, 3-7.
- LINDENFORS, P., GITTLEMAN, J.L. & JONES, K.E. (2007).- Sexual size dimorphism in mammals, pp. 16-26. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.V. & Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.
- LONG, J.A. (2019).- `interactions`: Comprehensive, User-Friendly Toolkit for Probing Interactions. R package version 1.1.0, <URL: <https://cran.r-project.org/package=interactions>>.
- LONG, J.A. (2020).- `jtools`: Analysis and Presentation of Social Scientific Data. R package version 2.1.0, <URL: <https://cran.r-project.org/package=jtools>>.
- LOSOS, J.B. & MAHLER, D.L. (2010).- Adaptive radiation: The interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation, pp. 381-420. In: Bell, M.A., Futuyma, J.D., Eanes, W.F. & Levinton, J.S. (eds.), *Evolution Since Darwin: The First, 150 Years*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MAESTRI, R., PATTERSON, B.D., FORNEL, R., MONTEIRO, L.R. & DE FREITAS, T.R.O. (2016).- Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *J. Evol. Biol.*, **29** (11), 2191-2204.
- MAKI, K., NISHIOKA, Z., SHIORI, E., TAKAHASHI, T. & KIMURA, M. (2002).- Effects of diet consistency on the mandible of rats at the growth stage: Computed x-ray densitometric and cephalometric analysis. *Angle Orthod.*, **72**, 468-475.
- MARTIN, S.A., ALHAJERI, B.H. & STEPPAN, S.J. (2016).- Dietary adaptations in the teeth of murine rodents (Muridae): A test of biomechanical predictions. *Biol. J. Linn. Soc.*, **119** (4), 766-784.
- MEEHAN, A.P. (1984).- *Rats and Mice. Their Biology and Control*. Rentokil Ltd., East Grinstead.
- MILJUTIN, A. & LEHTONEN, J.T. (2008).- Probability of competition between introduced and native rodents in Madagascar: An estimation based on morphological traits. *Estonian J. Ecol.*, **57** (2), 133-152.
- MORRIS, P. (1972).- A review of mammalian age determination methods. *Mammal Rev.*, **2**, 69-104.
- MORI, E., IACUCCI, A., CASTIGLIA, R. & SANTINI, L. (2017).- Sexual-size dimorphism in two synanthropic rat species: Comparison and eco-evolutionary perspectives. *Mamm. Biol.*, **83**, 78-80.
- MUSSER, G.G. & CARLETON, M.D. (2005).- Superfamily Muroidea, pp. 894-1531. In: Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- MUSSER, G.G. & NEWCOMB, C. (1983).- Malaysian murids and the giant rat of Sumatra. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **174** (4), 327-598.
- MUSSER, G.G., LUNDE, D.P. & SON, N.T. (2006).- Description of a new genus and species of rodent (Murinae, Muridae, Rodentia) from the tower karst region of northeastern Vietnam. *Am. Mus. Novit.*, **3517**, 1-41.
- NAKAGAWA, M., HYODO, F. & NAKASHIZUKA, T. (2007).- Effect of forest use on trophic levels of small mammals: An analysis using stable isotopes. *Can. J. Zool.*, **85** (4), 472-478.
- NISHIJIMA, K., OHNO, T., SAITO, R., SUMI, Y., AOYAMA, H. & TANAKA, S. (2018).- Age-dependent changes of the mandible bone throughout the lifespan in female F344/N rat. *J. Anat.*, **233** (4), 440-446.
- PASCAL, M. & DELATTRE, P. (1981).- Comparaison de différentes méthodes de détermination de l'âge individuel chez le vison (*Mustela vison* Schreiber). *Can. J. Zool.*, **59** (2), 202-211.
- PERGAMS, O.R.W., BYRN, D., LEE, K.L.Y. & JACKSON, R. (2015).- Rapid morphological change in black rats (*Rattus rattus*) after an island introduction. *PeerJ*, **3**, e812, DOI : 10.7717/peerj.812.
- RADIMILAHY, C. (1998).- *Mahilaka: An archaeological investigation of an early town in northwestern Madagascar*. Doctoral dissertation, Department of Archaeology and Ancient History, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala.
- RAHELINIRINA, S., LEON, A., HARSTSKEERL, R.A., SERTOUR, N., AHMED, A., RAHARIMANANA, C., FERQUEL, E., GARNIER, M., CHARTIER, L., DUPLANTIER, J.-M., RAHALISON, L. & CORNET, M. (2010).- First isolation and direct evidence for the existence of large small-mammal reservoirs of *Leptospira* sp. in Madagascar. *PLOS ONE*, **5** (11), e14111. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014111>
- RAKOTOZAFY, L.M.A. (1996).- Étude de la constitution du régime alimentaire des habitants du site de Mahilaka du XI^e au XIV^e siècle à partir des produits de fouilles archéologiques. Thèse de Doctorat de Troisième Cycle, Université d'Antananarivo, Antananarivo.

- RAMASINDRAZANA, B., RANDRIAMORIA, T.M., RAHELINIRINA, S., DUCHEMIN, J.-B., DUPLANTIER, J.-M., SOARIMALALA, V. & GOODMAN, S.M. (2022).- Introduced terrestrial small mammals, pp. 1872-1880. In: Goodman, S.M. (ed.), *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- RANDRIAMORIA, T.M., RAMASINDRAZANA, B., SOARIMALALA, V. & GOODMAN, S.M. (2022).- *Rattus*: ecology, invasiveness, and impacts, pp. 2006-2008. In: Goodman, S.M. (ed.), *The new natural history of Madagascar*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- RENAUD, S. & AUFRAY, J.-C. (2010).- Adaptation and plasticity in insular evolution of the house mouse mandible. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **48**, 138-150.
- RENAUD, S. & LEDEVIN, R. (2017).- Impact of wear and diet on molar row geometry and topography in the house mouse. *Arch. Oral Bio.*, **81**, 31-40.
- R CORE TEAM (2014).- R: A Language and Environment for Statistical Computing. In: *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <http://www.R-project.org/>.
- RIBAUT, E. (2016).- *Impact des rats noirs (Rattus rattus) sur les rongeurs endémiques de Madagascar : occupation de l'habitat et parasitisme*. Thèse de Doctorat, Université Claude-Bernard, Lyon I, France.
- SANTANA, S.E., GROSSE, I.R. & DUMONT, E.R. (2012).- Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, **66** (8), 2587-2598.
- SHIELS, A.B., PITT, W.C., SUGIHARA, R. T. & WITMER, G.W. (2014).- Biology and impacts of Pacific island invasive species. I. *Rattus rattus*, the black rat (Rodentia: Muridae). *Pac. Sci.*, **68** (2), 145-184.
- SOARIMALALA, V., RANDRIAMANANA, J.P., RAZAFINDRAMASY, O.G., ONINJATOVO, R.H., RAZAKAFAMANTANANTSOA, A., RANDRIANARISATA, M.D. M., BENJAMINA, G.S., RAHARINIRINA, D., JAO, N.M., RAHARISOA, D.M., RAKOTOVAO, F., RAFANO HARANA, J. & GOODMAN, S.M. (2019).- Les rats dans le monde rural du Centre-est et du Centre-sud de Madagascar : dommages causés et systèmes de contrôle. *Malagasy Nature*, **13**, 125-151.
- TSENG, Z.J. & FLYNN, J.J. (2015).- Are cranial biomechanical simulation data linked to known diets in extant taxa? A method for applying diet-biomechanics linkage models to infer feeding capability of extinct species. *PLOS ONE*, **10** (4), e0124020.
- VEITCH, D. (2006).- *Rattus rattus*. Global Invasive Species Database. Accessed 22 June 2022 at <http://www.iucn-gisd.org/gisd/speciesname/Rattus+rattus>.
- VENTURA, J. & FUSTER, M.J.L. (2000).- Morphometric analysis of the black rat, *Rattus rattus*, from Congreso Island (Chafarinas Archipelago, Spain). *Orsis: Organismes i Sistemes*, **15**, 91-102.
- WILSON, D.E., MITTERMEIER, R.A. & LACHER JR, T.E. (2017).- Muridae, pp. 536-884. In: Wilson, D.E. & Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World – Volume 7 Rodents II*. Lynx Edicions, Barcelona. DOI: <http://doi.org/10.5281/zenodo.6887260>.
- WINKLER, D.E., ANDRIANASOLO, T.H., ANDRIAMANDIMBIARISO, L., GANZHORN, J.U., RAKOTONDRA NARY, S.J., KAISER, T.M. & SCHULZ-KORNAS, E. (2016).- Tooth wear patterns in black rats (*Rattus rattus*) of Madagascar differ more in relation to human impact than to differences in natural habitats. *Ecol. Evol.*, **6** (7), 2205-2215, DOI: 10.1002/ece3.2048.
- YAMADA, K. & KIMMEL, D.B. (1991).- The effect of dietary consistency on bone mass and turnover in the growing rat mandible. *Arch. Oral Biol.*, **36**, 129-138.