

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'UNIVERSITE MONTPELLIER II

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE
Et de l'unité de recherche ISEM-UMR5554

Spécialité : Evolution, Ecologie, Ressources Génétiques,
Paléontologie

Présentée par **Claire DUFOUR**

**Écologie de la divergence et de la
coexistence :**

**Étude empirique chez deux espèces du
genre *Rhabdomys***

Soutenue le 15/12/2014 devant le jury composé de

Dr Guila GANEM	CNRS Montpellier	Directrice de thèse
Dr Carsten SCHRADIN	CNRS Strasbourg	Rapporteur
Dr Jean-Louis CHAPUIS	MHN Paris	Rapporteur
Pr Patrick GIRAUDOUX	Univ. Franche-Comté	Examinateur
Dr Jean-Marc DUPLANTIER	IRD Montpellier	Examinateur
Dr Simon BENHAMOU	CNRS Montpellier	Examinateur
Pr Joan van BAAREN	CNRS Rennes I	Examinatrice
Pr Neville PILLAY	Univ. Witwatersrand	Invité

Remerciements

Par où commencer ? J'avoue que les sentiments se bousculent en cette fin de thèse et ces trois années ont été très riches. Mais plus que la thèse, je crois qu'il faut regarder plus loin en arrière pour apprécier le chemin parcouru et les événements moteurs de ma passion pour ce métier, que je découvre petit à petit. Je commence donc par ma famille, mes parents, ma sœur, présents en toutes circonstances et qui m'ont toujours soutenue, ils ont su me transmettre l'envie des découvertes, tant artistiques que scientifiques, et je pense que cette envie est la clef de voûte pour s'épanouir en recherche. Merci à Aurore pour avoir relu toute ma thèse aussi. Je ne vais pas m'étendre sur tout ce que ma famille m'a apporté, ce serait beaucoup trop long, mais je tiens particulièrement à les remercier pour TOUT!

Je tiens aussi à souligner l'implication extraordinaire de certains professeurs dans la transmission de leur passion, que ce soit à l'université de Reims où j'ai découvert la biologie en Licence, ou même à Rennes où mes envies se sont précisées vers l'écologie et l'évolution.

Mais tout ceci ne m'avait donné qu'un aperçu de la recherche et j'ai pu y découvrir d'autres aspects passionnants durant mon stage de master à Rennes et à mon arrivée à Montpellier. En effet, la recherche ne se résume pas seulement à des questionnements et des études, c'est aussi et surtout un travail d'équipe, et, il faut le dire, je suis tombée sur une équipe « sexe et spéciation », dite « équipe souris », juste extraordinaire, où le premier mot d'ordre est « entraide et amitié ». Bien sûr, merci à Guila, avec qui j'ai partagé cette aventure pendant trois ans et qui s'investit à 300% dans tout ce qu'elle entreprend. Je tiens aussi à remercier tout particulièrement Carole, Etienne et Janice (et ses pauses « coffee ») pour leur aide précieuse en toutes circonstances. En arrivant au labo, j'ai aussi découvert des amis : Marco, Paul, Pascal, Jeanne B, Jeanne T, Julien, Arnaud (qui a partagé mes délires, même de force !!), et surtout YASMIN. Yasmin, c'est plus qu'une collègue de bureau, ou qu'une amie, c'est une véritable sœur, un pilier central qui m'a comprise, soutenue, aidée et avec qui j'ai beaucoup, beaucoup ri.

Cette thèse, ça a été aussi pour moi la découverte du « monde » et de la nature extraordinaire présente en Afrique du Sud. Je suis réellement tombée amoureuse de ce pays, pays de tous les contrastes et qui a su garder une nature brute. C'est en Afrique du Sud, pendant plus de 7 mois, que j'ai découvert les joies des études de terrain avec une équipe de choc. En effet, comment remercier convenablement mon père africain Johan Watson qui a toujours été là et qui a suivi toutes mes frasques de terrain (« mais si on peut radiotracker 20 souris en même temps, il faut juste courir entre les sites ! »). Merci aussi à Nico, Jury, Camille, Léa, Julie, encore Guila bien sûr et les autres volontaires pour cette aide indispensable à la bonne avancée de toutes les études de terrain de cette thèse. Même si les conditions ont pu être difficiles (car il faut se transcender sur le terrain), j'ai dégusté chaque seconde passée dans cette nature sauvage, conditions exceptionnelles pour développer des idées et se questionner sur l'évolution et l'écologie des espèces. J'espère que toutes ces questions ont enrichi ma thèse et je tiens aussi à remercier toutes les personnes m'ayant aidée dans ces études : Neville, les membres de mon comité de thèse et toutes les interactions que j'ai eues avec l'équipe « souris ». Merci aussi aux rapporteurs et examinateurs qui ont accepté de prendre le temps d'examiner cette thèse.

Enfin, je garde le meilleur pour la fin : je remercie du fond du cœur Aymeric, ma moitié depuis plus de 8 ans et qui m'a accompagnée dans toute la France et même dans le monde afin que je puisse poursuivre mon aventure dans la recherche et avec lui !! Il a même trouvé un super moyen de « dédramatiser » ma dernière semaine de rédaction en tombant de 10 mètres d'une

falaise dans un accident d'escalade, l'immobilisant, par miracle, juste un mois. Là encore, la mobilisation des amis et collègues a été une aide plus que précieuse !

Je dois certainement oublier quelqu'un, mais pour toutes les personnes qui ont, de près ou de loin, participé à cette aventure, je tiens à leur dire MERCI !!!!!

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	9
I/ La niche écologique et les mécanismes de son évolution	10
I.1 Historique et généralités sur la niche écologique.....	10
I.2 Dynamique de la niche et échelle considérée.....	12
I.3 Mécanismes d'évolution de la niche écologique.....	12
I.3.1 Niche fondamentale/ niche réalisée.....	13
I.3.2 Sélection naturelle : adaptation phénotypique et plasticité phénotypique adaptative	14
I.3.3 Importance du caractère multi-dimensionnel de la niche.....	17
II/ Radiation écologique et divergence entre espèces en limites d'aires de distributions	18
II.1 Processus de la radiation écologique.....	18
II.2 Divergence entre espèces et dynamique de la radiation écologique	19
II.3 Divergence en limites de distributions des espèces	20
III/ Mécanismes de coexistence entre espèces sœurs issues d'une radiation écologique.....	22
III.1 Compétition écologique ou hétérogénéité environnementale?	23
III.2 Système de reconnaissance sexuelle et isolement sexuel.....	24
IV/ Problématique, modèle d'étude et objectifs.	27
IV.1 Problématique générale.....	27
IV.2 Système étudié : deux espèces issues de la radiation écologique du genre <i>Rhabdomys</i>	27
IV.3 Objectifs et plan de la thèse.....	34
CHAPITRE 1 Importance de l'hétérogénéité environnementale et de la compétition interspécifique sur la sélection des habitats et le comportement spatial.....	37
Article 1 : Space use variation in co-occurring sister species: response to environmental variation or competition? <i>PlosOne</i>	43
CHAPITRE 2 Niche alimentaire : comparaison entre <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i> le long d'un gradient environnemental et en zones de coexistence.....	49
Article 2 : Diet niche responses to environmental variation and species interference: the case of two sister species of <i>Rhabdomys</i> . <i>En preparation</i>	55

CHAPITRE 3 Réponse de la niche sociale aux contraintes liées à l'environnement et à la coexistence.....	83
Article 3 : Constraints on evolution of sociality: the role of environment and coexistence in two <i>Rhabdomys</i> species <i>En preparation</i>	89
CHAPITRE 4 Evolution de barrières sexuelles entre <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i>	125
Article 4: An exceptional case of ventro-ventral copulation in a rodent: a female initiative? <i>En révision Journal of Mammalogy</i>	147
DISCUSSION	169
I/ Divergence et coexistence entre <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i>	172
I.1 Etat de la divergence en allopatrie.....	172
I.2 Mécanismes de coexistence et isolement reproducteur.....	174
I.2.1 Isolement écologique ou chevauchement de niche ?	174
I.2.2 Isolement sexuel: divergence du système de reconnaissance sexuelle.....	176
II/ Implications de ces études micro-évolutives dans la compréhension de la divergence écologique : importance du comportement	179
PERSPECTIVES : QUESTIONS SOULEVEES	181
I/ Radiation écologique : étude du genre entier à échelle alpha.....	181
II/ Dimension morphologique	183
III/ Approfondir l'étude de la coexistence entre <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i> :complexité de la niche sociale.....	184
IV/ Système de reconnaissance sexuelle et environnement.....	185
V/ Evolution des positions sexuelles.....	186
ANNEXE 1 : Généralités sur les analyses isotopiques et analyse de fractionnement isotopique chez <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i>	187
REFERENCES	192

TABLE DES FIGURES ET ENCADRES

Figure 1. Représentation de la niche écologique fondamentale et réalisée et des pressions de sélection.....	14
Figure 2. Adaptée de Lande (2009) : Evolution des normes de réaction d'un trait étudié suite à un changement environnemental.....	16
Figure 3. Représentation schématique des différents patrons observables lors d'une radiation écologique après isolement des populations ancestrales	21
Figure 4. Exemples de mécanismes permettant la coexistence entre deux espèces	22
Figure 5. Phylogénie et distribution de <i>Rhabdomys</i> en Afrique du Sud	29
Figure 6. Niche environnementale des cinq clades de <i>Rhabdomys</i> à échelle beta.....	30
Figure 7. Biomes et distribution de <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i> dans le Free State.....	31
Figure 8. Extrait et traduit de Sexton et al. (2009). Différences potentielles entre les populations centrales et de bordure.	39
Figure 9. Résumé des principaux résultats de la thèse par chapitre.....	171
Figure 10. Mécanismes de divergences écologiques et sexuelles, ainsi que les mécanismes de coexistence possibles entre <i>R.bechuanae</i> et <i>R.d.dilectus</i>	177
Figure 11. Adaptée de Lande (2009) : évolution et synergie des dimensions de la niche.....	180
Figure 12. Issue de Ganem et al. (2012) : probabilités d'occurrences de <i>R.d.chakae</i>	182
Encadré 1. Définitions des principales notions abordées dans la thèse.....	26
Encadré 2. Généralités, conditions écologique et historique sur la classification de <i>Rhabdomys</i>	32

INTRODUCTION

Les changements environnementaux sont un agent d'évolution puissant comme en témoignent les études phylogéographiques révélant la diversification (l'extinction aussi) de nombreux groupes taxonomiques lors de changements climatiques majeurs (e.g. Davis and Shaw 2001). Comprendre les mécanismes évolutifs impliqués dans la réponse des organismes aux variations environnementales est un enjeu important pour la communauté scientifique en écologie et évolution, mais aussi pour la société en général, particulièrement dans le contexte actuel de changements climatiques globaux, d'altération des habitats et d'exploitation extensive en place depuis les dernières décennies (Parmesan 2006; Van der Putten 2012).

Face aux changements de leur milieu, les organismes peuvent i) éviter les nouvelles pressions environnementales par déplacement de leur aire de distribution (Sexton et al. 2009; Van der Putten 2012), ou répondre à cette nouvelle pression par ii) plasticité phénotypique et iii) adaptation (Ghalambor et al. 2007; Gienapp et al. 2008), une combinaison de ces réponses étant possible (Davis and Shaw 2001).

L'étude des mécanismes de diversification des espèces dans des environnements contrastés permet d'appréhender comment ces processus favorisent le maintien des populations lors de variations environnementales. La radiation écologique est un exemple de diversification des espèces sous pressions de l'environnement et correspond à la diversification, à partir d'un ancêtre commun, de plusieurs taxa frères dans des environnements différents.

En contexte de radiation écologique, les distributions des différentes espèces peuvent se rencontrer (population parapatrique) et former des zones de coexistence (population sympatrique). Ces limites de distributions des espèces peuvent constituer un véritable laboratoire naturel où l'état de la divergence écologique des espèces peut être étudié au travers l'estimation du caractère plastique ou adaptatif de plusieurs dimensions de la niche écologique dans un même macro-environnement (en parapatrie). De la même façon, les zones de coexistence permettent l'étude de l'impact de la compétition versus de l'environnement sur les différences écologiques et sexuelles entre espèces.

Au cours de ma thèse, j'ai appréhendé ces mécanismes de diversification chez deux espèces sœurs (du genre *Rhabdomys*) issues d'une radiation écologique, en comparant leurs caractéristiques écologiques et leur isolement reproducteur en limites de distribution (i.e. parapatrie et sympatrie). Afin d'avoir une vision intégrative des mécanismes mis en jeu, j'ai étudié un ensemble de traits (ou dimensions) de la niche écologique des deux espèces et estimé les comportements sexuels ainsi que l'isolement sexuel (lors de tests d'appariements). En effet, les mécanismes écologiques de divergence des espèces sont complexes car ils peuvent impliquer l'évolution d'adaptations et/ou de plasticité phénotypique se produisant en parallèle ou non sur les différentes dimensions de la niche et sur le système de reconnaissance sexuelle (Ghalambor et al. 2007).

J'ai pu ensuite tester le devenir des divergences écologiques et de l'isolement reproducteur au travers l'étude des mécanismes de coexistence entre les deux espèces. La nécessité de prendre en compte les implications relatives de l'hétérogénéité environnementale et de la compétition interspécifique dans l'étude des divergences entre espèces, m'a conduit à déterminer la niche écologique à fine échelle.

I/ La niche écologique et les mécanismes de son évolution

I.1 Historique et généralités sur la niche écologique

Root (1967): *“The niche concept remains one of the most confusing, and yet important, topics in ecology”*

Real et Levin (1991): *“No concept in ecology has been more variously defined or more universally confused than “niche””*.

La définition de la niche écologique est en perpétuelle évolution et est encore controversée. Le terme « niche » a été introduit par le naturaliste américain Joseph Grinnell en 1917, faisant référence à l'ensemble des ressources abiotiques et biotiques exploitables par une espèce. On pourrait résumer la niche de Grinnell par : « *what a species needs* », niche principalement déterminée via des expériences en milieu contrôlé mesurant les performances d'une espèce sur un gradient environnemental et la diversité des ressources utilisées (Devictor et al. 2010; Pocheville 2010).

Cependant, c'est un écologiste, Charles Sutherland Elton, qui a proposé en 1927 une première définition formelle de la niche écologique en s'intéressant initialement à la place d'une espèce dans la chaîne trophique. Il précise que la niche est la place qu'occupe une espèce à l'intérieur d'un écosystème et définit chaque dimension comme la fonction de l'espèce dans son environnement. La niche d'Elton se résume alors par l'impact biotique (souvent), mais aussi abiotique d'une espèce sur son environnement, soit : « *what a species does* ». La détermination de la niche Eltonienne se fait par des mesures de traits fonctionnels ou morphologiques d'une espèce et ses liens dans une communauté (Devictor et al. 2010; Pocheville 2010).

Malgré une utilisation dichotomique de ces deux définitions dans la plupart des études (Devictor et al. 2010), les concepts de Grinnel et Elton se rejoignent dans le sens où ils considèrent, tous deux, la niche écologique comme une propriété de l'environnement. En cela, la niche écologique est « un espace disponible » occupé par une espèce, suggérant un pattern « figé », déterminé par les caractéristiques environnementales. Les deux concepts soulignent alors l'importance de l'exclusion compétitive (Gause 1934) : deux espèces ne peuvent pas coexister dans une même niche.

Une « révolution » dans le concept de la niche a vu le jour en 1957 ; lorsque Hutchinson a considéré la niche non plus comme une propriété de l'environnement, mais comme une caractéristique propre de l'espèce. Pour cela, il définit la niche écologique comme un hypervolume (une « enveloppe ») où chaque dimension de l'espace représente une ressource (alimentaire, spatiale, substrats etc.) ou une condition (température, précipitation, acidité, etc.) de l'environnement, l'ensemble étant dynamique. La quantité de ressources variant dans l'espace et dans le temps en fonction de l'activité, notamment de l'espèce, les conditions et les ressources limitantes peuvent être hiérarchisées pour estimer la vulnérabilité de l'espèce dans l'environnement. Ainsi, Hutchinson souligne le caractère dynamique de la niche des espèces, pouvant s'ajuster, à fine échelle, aux changements de l'environnement et aux pressions de compétition en sympatrie.

Dans cette thèse, la niche d'une espèce est définie au sens d'Hutchinson (1957), comme une entité dynamique dans le temps et l'espace, et pouvant varier entre populations et individus (au sens de Van Valen 1965, encadré 1). Une originalité de mon approche est de considérer, en sus des dimensions classiques (e.g. morphologiques), des

dimensions comportementales souvent ignorées dans les études sur la niche telle que le comportement social.

I.2 Dynamique de la niche et échelle considérée

L'échelle d'étude est un paramètre important à prendre en compte car elle peut déterminer les pressions de sélection appliquées sur la niche écologique et révéler ou non son caractère dynamique. En effet, alors que la niche écologique peut présenter un fort signal phylogénétique, conduisant à une similarité entre espèces dites « sœurs » à large échelle (i.e. conservation de la niche, Peterson, Soberon, & Sanchez-Cordero, 1999; Violle, Nemergut, Pu, & Jiang, 2011), les niches des espèces peuvent diverger lorsqu'elles se retrouvent localement en contact. En cela, deux échelles d'étude de la niche écologique ont été décrites : alors que l'échelle dite « beta » de la niche permet d'étudier la distribution des espèces dans des biomes et climats (présentant souvent un fort signal phylogénétique donc), l'échelle « alpha », beaucoup plus fine, considère les habitats, les ressources alimentaires et les interactions inter-individuelles au sein et entre les espèces pouvant influencer notamment les mécanismes de coexistence (Ackerly, Schwilk, and Webb 2006).

Afin d'appréhender les variations des différentes dimensions au niveau populationnel et individuel (Van Valen 1965) en réponse à des pressions fines de l'environnement (ex. hétérogénéité locale des habitats) et de compétition, c'est avec l'échelle alpha que j'ai déterminé la niche écologique des espèces dans cette thèse. La partie suivante s'intéresse aux mécanismes pouvant sous-tendre les variations de la niche écologique en réponse à l'environnement abiotique et biotique, témoignant du caractère dynamique de la niche.

I.3 Mécanismes d'évolution de la niche écologique

Alors qu'une alternative à la théorie de la niche (la théorie de la niche neutre) suggère que les niches des espèces sont identiques et varient uniquement par dérive et par effets stochastiques (les espèces pouvant répondre de façon identique aux changements environnementaux et coexister sans variation de leur niche, Hubbell 2001; Leibold and

McPeck 2006), je teste l'hypothèse de l'évolution de la niche écologique en réponse aux contraintes de l'environnement (sous sélection naturelle). La niche écologique peut être représentée par une courbe de tolérance reflétant les performances de l'espèce sur un gradient environnemental, et la variation de la niche correspond aux variations de la largeur et/ou de la position de cette courbe sur le gradient (Figure 1).

I.3.1 Niche fondamentale/ niche réalisée

Il est courant de différencier la niche fondamentale d'une espèce décrivant les potentialités de l'espèce en l'absence de limites extrinsèques, de sa niche réalisée, c'est-à-dire ajustée aux contraintes biotiques et abiotiques de l'environnement. Ainsi la niche fondamentale correspond à la gamme des conditions dans lesquelles la survie et la reproduction sont possibles (pouvant être déterminée notamment en conditions contrôlées), alors que la niche réalisée révèle les ajustements de l'espèce aux caractéristiques particulières rencontrées dans différents environnements (biotique et abiotique). La niche réalisée est généralement plus étroite que la niche fondamentale, en raison notamment des conditions environnementales existant dans le milieu, et des pressions de sélection induites par la compétition intra et interspécifique (Figure 1a).

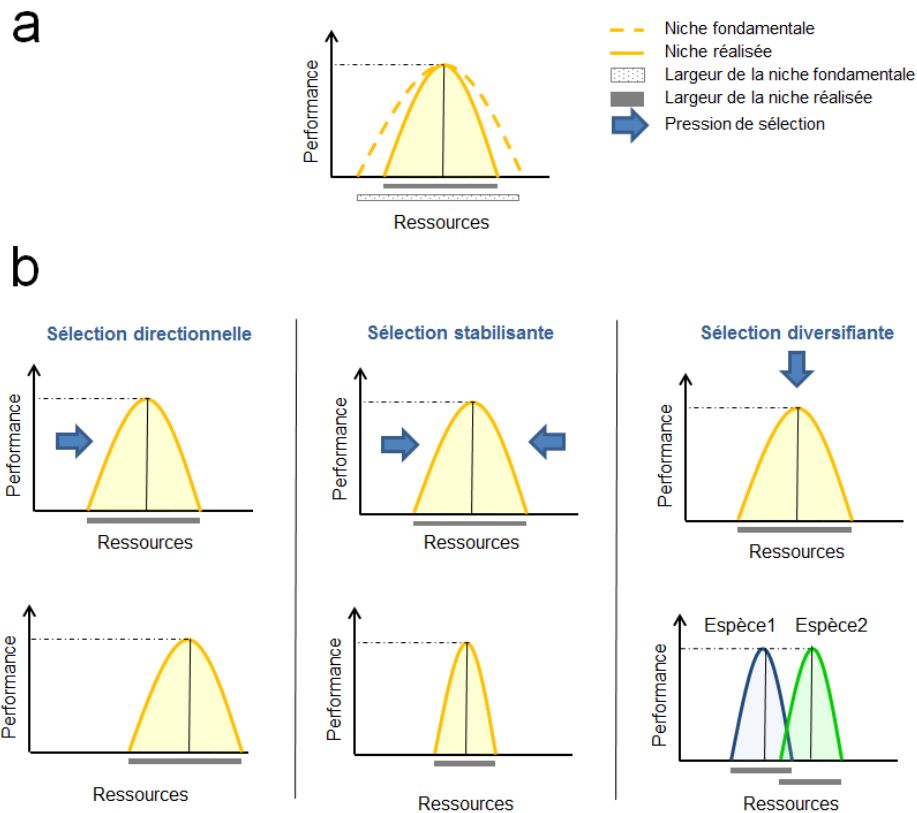


Figure 1 : Représentation de la niche écologique fondamentale et réalisée (a) et les variations de niche (largeur et/ou position) en réponses aux différentes pressions de sélection (b). La largeur de la niche est représentée en trait plein gris pour la niche réalisée et en points pour la niche fondamentale. Le niveau de performance (ligne pointillée) et le niveau de ressource optimale (trait noir plein) sont donnés. Le résultat d'une sélection diversifiante peut être l'apparition de deux espèces (ici en bleu et vert).

I.3.2 Sélection naturelle : adaptation phénotypique et plasticité phénotypique adaptative

La largeur et/ou la position de la niche réalisée sont soumises à différentes pressions de sélection (directionnelle, stabilisatrice ou diversifiante, Figure 1b) et reflètent l'adaptation ou la plasticité phénotypique de chaque dimension en réponse aux variations environnementales biotiques et/ou abiotiques. La capacité de variation d'un trait de la niche, ou plasticité phénotypique, est représentée par sa norme de réaction qui décrit l'ensemble des différents phénotypes qu'un même génotype peut exprimer en fonction des conditions environnementales.

L'adaptation est le processus héréditaire (génétique ou épigénétique) permettant le maintien des populations en réponse à un changement environnemental. Par exemple, chez la phalène du bouleau, le phénotype « foncé » du trait « couleur du corps » est une adaptation locale rapide par sélection directionnelle suite à l'accroissement de la pollution, rendant les bouleaux plus foncés (et donc le phénotype "clair" plus visible aux prédateurs, Majerus, 2008).

Traditionnellement, le processus d'évolution adaptative est perçu comme initié par la sélection des allèles les plus performants dans une population ; sélection exercée sur les individus en raison des phénotypes exprimés par ces allèles. Or, la plasticité phénotypique peut aussi jouer un rôle important dans le processus d'évolution (Lande, 2009; West-Eberhard, 2003). West-Eberhard (2003) propose le terme "d'accommodation génétique" pour décrire le processus par lequel la plasticité d'un ou plusieurs traits phénotypiques (induite par l'environnement) devient fixée génétiquement (par sélection). Cette accommodation génétique peut être adaptative (i.e. plasticité adaptative) ou non adaptative (i.e. compensation génétique) et être suivie d'une canalisation de la plasticité (i.e. assimilation génétique).

Je vais illustrer le processus d'accommodation génétique adaptative à travers la combinaison d'un exemple empirique, proposé par West-Eberhard (2003), et d'un modèle réalisé par Lande en 2009. Prenons alors l'exemple d'une plasticité phénotypique adaptative sur le trait « vivacité des couleurs » d'un poisson (West-Eberhard, 2003). Les poissons d'une population expriment des couleurs très vives lorsqu'ils sont soumis à une faible pression de prédation (environnement « 0 » du modèle de Lande, Figure 2a), les génotypes de cette population présentent des normes de réaction variables mais expriment le phénotype ancestral « A » dans l'environnement initial « 0 » (Figure 2a).

Lors d'un changement brutal de cette pression de prédation (passage à l'environnement « δ » Figure 2a), seuls les individus présentant une grande norme de réaction (axe rouge, Figure 2a) et pouvant alors exprimer des couleurs cryptiques (phénotype « $A+B\delta$ » Figure 2a) sont sélectionnés (vont survivre et se reproduire). Ainsi, la sélection directionnelle a favorisé les individus présentant une forte plasticité, entraînant une substitution allélique dans la population (i.e. accommodation génétique, phase 1 Figure 2b).

Peut venir ensuite une seconde étape où cette plasticité va être canalisée par sélection stabilisatrice : la capacité à exhiber des couleurs vives va être perdue, tous les individus pouvant présenter que des couleurs cryptiques : c'est l'assimilation génétique (Figure 2b, phase 2). Ainsi, la norme de réaction suit une dynamique d'alternance du caractère plastique puis canalisé d'un trait soumis à diverses pressions de sélection.

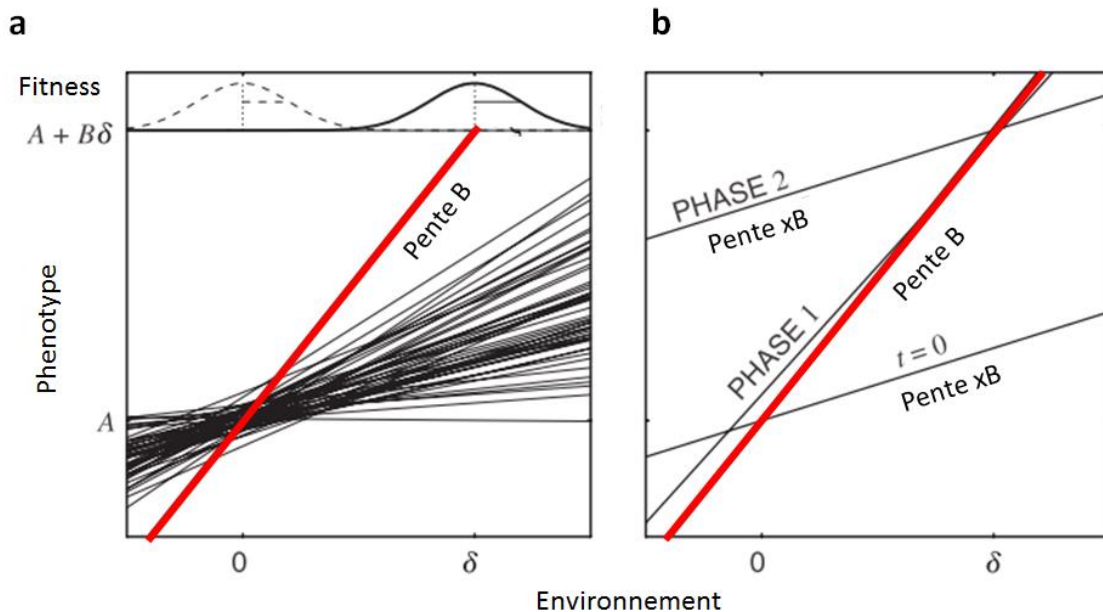


Figure 2 adaptée de Lande (2009) : Evolution des normes de réaction d'un trait étudié suite à un changement environnemental (de 0 à δ). La ligne rouge représente le génotype le plus plastique (pente B). Le graphique de gauche (a) représente les normes de réaction de 50 génotypes d'une population. La plasticité du trait est représentée par la pente de chaque génotype. La population dans l'environnement initial « 0 » présente des variances phénotypiques minimales, tous les génotypes présentent le même phénotype ancestral « A » (canalisation phénotypique par sélection stabilisante) et la plasticité n'est donc corrélée à la fitness associée à ce trait (même fitness pour tous les génotypes). Lors du changement brutal d'environnement (passage de 0 à δ), seuls les génotypes présentant une pente élevée (norme de réaction importante, en rouge) ont pu répondre à la sélection directionnelle (phase 1). Dans le graphique de droite (b) est représentée la canalisation par sélection stabilisatrice, dans un second temps, de la norme de réaction moyenne de la population centrée sur le nouveau phénotype « $A+B \delta$ » (phase 2).

Alors que le dernier exemple illustre le caractère adaptatif de la plasticité, l'origine même de la plasticité est plus difficile à déterminer. La norme de réaction actuelle d'un trait pourrait être induite par une sélection passée. En effet, une expérience sur une herbacée (*Ranunculus flammula*) de Cook et Johnson (1968), souligne

l'importance des conditions passées (terrestre et/ou aquatique) sur l'étendue de la norme de réaction : les populations s'étant développées à la fois en milieux terrestres et aquatiques présentaient la plus grande plasticité adaptative. Ainsi, la capacité et l'étendue de la réponse d'un trait à un changement environnemental pourrait dépendre des conditions passées dans lesquelles il a évolué.

Cependant, la plasticité peut être aussi sélectionnée sans être adaptative : c'est le processus de « compensation génétique » proposé par Grether (2005) où le phénotype ancestral est restauré dans la population dérivée en présence de stimulus environnementaux délétères. L'optimalité de la plasticité est donc proportionnelle à la prédictibilité des fluctuations spatio-temporelles de l'environnement (Lande 2009).

I.3.3 Importance du caractère multi-dimensionnel de la niche

Les différents traits constituant la niche écologique peuvent répondre de façons différentes aux variations environnementales, certains étant plus plastiques que d'autres (Carroll, Dingle, and Klassen 1997; Price, Qvarnström, and Irwin 2003; Parsons and Robinson 2006).

Le caractère multi-dimensionnel de la niche est donc important à prendre en compte, notamment les dimensions impliquant le comportement, souvent ignorées, mais dont la plasticité peut faciliter la divergence d'autres dimensions de la niche (ex morphologique, physiologique, Losos, Schoener, and Spiller 2004; Duckworth 2008), en laissant le temps à la sélection d'agir. Mayr disait déjà en 1963 : *'A shift into a new niche or adaptive zone is almost without exception initiated by a change in behaviour. The other adaptations to the new niche, particularly the structural ones, are acquired secondarily'*.

Prenons l'exemple d'une espèce de lézard du groupe des *Anoles* (*Anolis sagrei*) pour laquelle il a été montré expérimentalement qu'une augmentation de la pression de prédation entraînait un changement du comportement spatial : les individus, normalement au sol, sélectionnaient davantage des perches hautes (Losos, Schoener, and Spiller 2004). Cependant, parce que cette espèce a continué, même sous pression de prédation, à utiliser le sol (quoique de façon plus sporadique), le changement d'utilisation d'habitat n'a pas

été suffisant pour éviter un fort taux de mortalité des individus au sol, donnant l'opportunité à la sélection naturelle d'agir. En effet, la pression de prédation a favorisé une augmentation de la taille du corps et des membres permettant au individus de courir plus vite et d'être moins préhensibles par le prédateur (Losos, Schoener, and Spiller 2004). Cet exemple est l'un des rares à considérer la multi-dimensionnalité de la niche et à démontrer le rôle de la plasticité comportementale sur la persistance d'une population, laissant le temps à la sélection naturelle d'agir sur d'autres dimensions.

Ainsi, la prise en compte d'une échelle d'étude fine et du caractère multi-dimensionnel de la niche écologique est indispensable pour avoir une vision plus complète de sa dynamique et donc des réponses des espèces aux changements environnementaux. La radiation de différentes espèces dans des environnements contrastés permet d'étudier ces processus et patterns évolutifs impliquant l'environnement.

II/ Radiation écologique et divergence entre espèces en limites d'aires de distributions.

II.1 Processus de la radiation écologique

La radiation écologique suppose l'apparition de nouvelles opportunités écologiques pour les populations, lors de la colonisation d'un nouvel environnement ou d'un changement de l'environnement existant (Gavrilets and Losos 2009).

La radiation « adaptative » est un cas particulier de la radiation écologique, induisant une « explosion » de la diversité spécifique suite au processus de spéciation écologique. Schluter (2000) propose quatre conditions à rassembler pour démontrer le processus de radiation adaptative : 1) les espèces considérées doivent présenter un ancêtre commun, 2) le phénotype doit être corrélé à l'environnement et les variations phénotypiques doivent présenter une base génétique, 3) le phénotype doit présenter un pic de fitness dans l'environnement où l'espèce s'est adaptée et 4) la spéciation doit être rapide (révélée notamment par des études phylogénétiques). Ainsi, des exemples de radiations adaptatives avérées sont rares, et donc emblématiques : c'est le cas des pinsons

de Darwin au Galápagos (Grant and Grant 2006), des lézards *Anoles* des Caraïbes (Losos et al. 1998) et des cichlidés des grands lacs africains (Kocher 2004).

Alternativement, la radiation écologique peut impliquer l'adaptation des espèces à des environnements contrastés sans nécessairement être le moteur de leur spéciation. Dans ce cas, la radiation écologique correspond à un nombre plus restreint d'espèces occupant des environnements contrastés et de nombreuses études illustrent ce processus d'évolution lors, par exemple, des grands changements paléo-climatiques (e.g. Mouline et al. 2008; Tolley, Chase, and Forest 2008; du Toit et al. 2012). Dans cette thèse, je me place dans un contexte de radiation écologique des espèces ayant évoluées dans des environnements contrastés, sans faire d'hypothèse sur les mécanismes de spéciation sous-tendant la radiation.

II.2 Divergence entre espèces et dynamique de la radiation écologique

Les études micro-évolutives empiriques permettent d'appréhender les processus sous-tendant une radiation écologique. En effet, lors d'une diversification écologique (e.g. une radiation écologique), certains événements micro-évolutifs sont attendus selon le schéma suivant: 1) les espèces divergent tout d'abord dans des macro-habitats différents, 2) cette divergence se retrouve ensuite dans le choix des micro-habitats ; puis 3) les espèces divergent sur d'autres traits affectant le degré d'adaptation locale et de reproduction homogame et, enfin, 4) les espèces présentent des traits divergents liés à la survie et à la reproduction (Gavrilets and Losos 2009). Par exemple, la radiation écologique des cichlidés dans les grands lacs africains a commencé par une étape de ségrégation des habitats, suivie d'une divergence du régime alimentaire puis des traits sexuels (Kocher 2004).

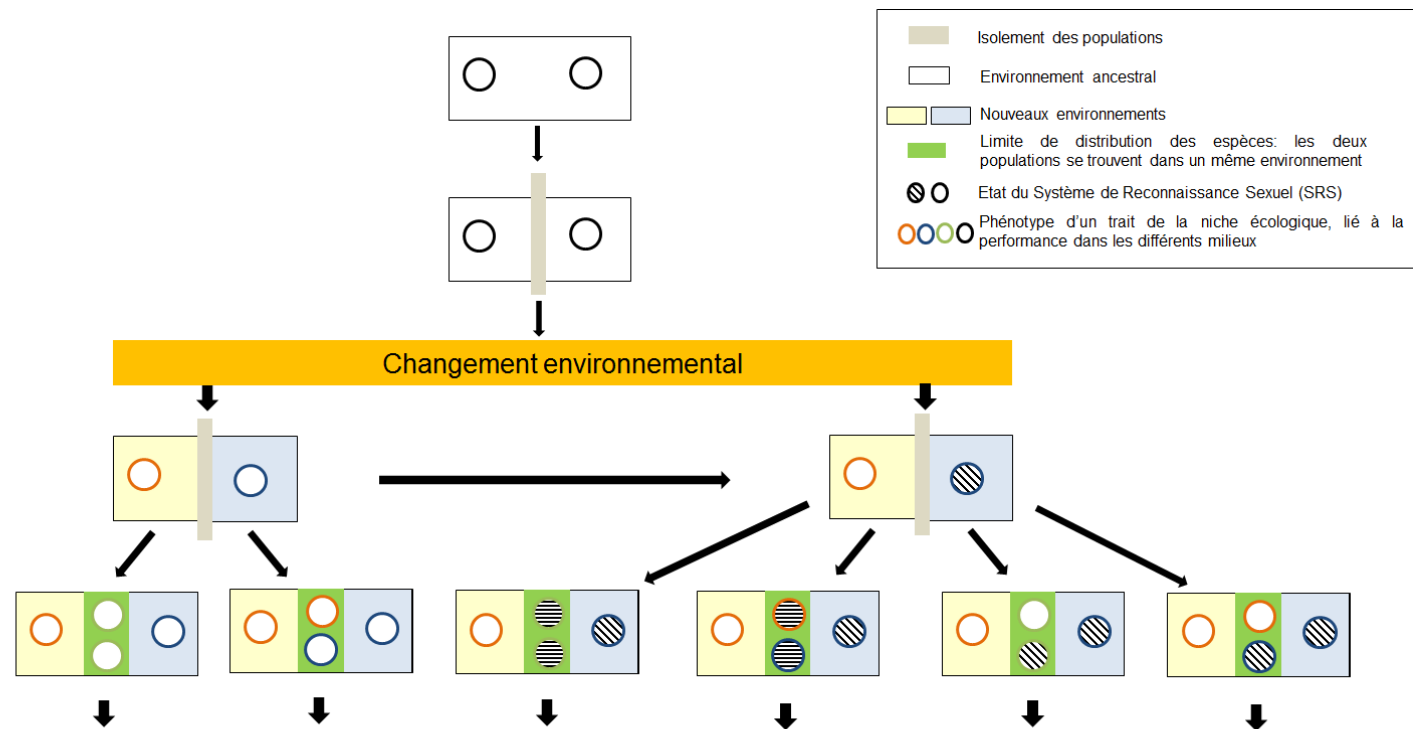
Ce schéma permet ainsi de déterminer, suivant les étapes observées sur le terrain, la dynamique du processus de radiation en identifiant les dimensions les plus importantes dans l'initiation de la divergence : celles sur lesquelles les pressions de sélection sont les plus fortes, ainsi que les interactions possibles dans l'évolution des différentes dimensions.

Cependant, les pressions de sélection peuvent être différentes suivant que l'on se trouve au centre ou en limites de distribution des espèces (Sexton et al. 2009), et les traits

plastiques peuvent présenter des variations phénotypiques entre les populations centrales et périphériques. Une telle dynamique de la niche écologique ne peut être révélée qu'à fine échelle (échelle alpha), considérant cette hétérogénéité spatiale. Ainsi, alors que la comparaison entre espèces peut révéler des divergences écologiques sur de nombreux traits si l'on considère des populations centrales, la nature de ces divergences (i.e. plasticité ou adaptation) peut être testée dans les populations périphériques de ces espèces, particulièrement lorsqu'elles sont en parapatrie et sympatrie (zones dans lesquelles les traits plastiques vont converger, Case and Taper 2000).

II.3 Divergence en limites de distributions des espèces

Les zones où les distributions des espèces se rencontrent sont de véritables laboratoires naturels pour étudier les mécanismes de divergence spécifique à fine échelle, plaçant les espèces dans un même macro-environnement. De telles zones de rencontres entre espèces existent, par exemple, lorsqu'une radiation écologique se produit sur un gradient environnemental (Gavrilets & Losos, 2009) et permettent d'appréhender le stade de la divergence entre les espèces issues de la radiation, en estimant le caractère plastique ou adaptatif de plusieurs traits écologiques via leur comparaison entre espèces. Ainsi, des traits écologiques, tels que la sélection de micro-habitats ou le régime alimentaire, peuvent être comparés, mais aussi des caractéristiques sexuelles comme le système de reconnaissance sexuelle qui permettent aussi l'estimation de la divergence entre les espèces (Figure 3). En effet, c'est au niveau de ces limites de distributions que des zones de sympatrie peuvent se former : situation où peut être évalué le degré d'isolement reproducteur (écologique et/ou sexuel), ainsi que l'importance de la divergence spécifique dans les mécanismes de coexistence (Bridle and Vines 2007).



Mécanismes d'évolution du trait écologique	Plasticité	Adaptation	Plasticité	Adaptation	Plasticité	Adaptation
Etat du SRS	Ancestral	Ancestral	Plasticité	Plasticité	Adaptation	Adaptation
Si coexistence: mécanismes possibles	> pas d'isolement reproducteur	> isolement écologique	> pas d'isolement reproducteur	> isolement écologique	> isolement sexuel	> isolement écologique et sexuel
	DCE Variations spatiotemporelles Compétition intra>interspécifique	Partitionnement de la niche	DCE Variations spatiotemporelles Compétition intra>interspécifique	Partitionnement de la niche	DCE Variations spatiotemporelles Compétition intra>interspécifique	Partitionnement de la niche
	DCR ou présence d'hybride	Si rencontre: DCR ou présence d'hybride	DCR ou présence d'hybride	Si rencontre: DCR ou présence d'hybride	Isolement sexuel	Isolement sexuel

Figure 3 : Représentation schématique des différents patrons observables lors d'une radiation écologique après isolement des populations ancestrales, pour un trait donné de la niche. La divergence spécifique est aussi estimée par l'évolution du Système de reconnaissance sexuelle (SRS) pouvant entraîner un isolement reproducteur sexuel. Les mécanismes permettant la coexistence sous différents *scenarii* d'évolution sont indiqués dans le tableau (DCE : Déplacement de Caractère Ecologique, DCR : Déplacement de Caractère Reproducteur). Les définitions des principaux concepts abordés se trouvent dans l'encadré 1.

III/ Mécanismes de coexistence entre espèces sœurs issues d'une radiation écologique

L'étude des mécanismes de coexistence dans un contexte de radiation écologique permet d'estimer les niveaux de divergence et la dynamique de la niche écologique des espèces ainsi que leur isolement reproducteur. En effet, si les divergences écologiques et/ou sexuelles entre les espèces sont à un stade avancé, on s'attend à ce que leur coexistence soit possible sans ajustement supplémentaire, la compétition n'ayant pas lieu. Cependant, si la divergence entre les espèces est incomplète, la compétition interspécifique peut être à l'origine de pressions de sélection (Figure 3). Dans ce cas, différents mécanismes permettant la coexistence peuvent être observés à l'échelle alpha de la niche (Figures 3 et 4).

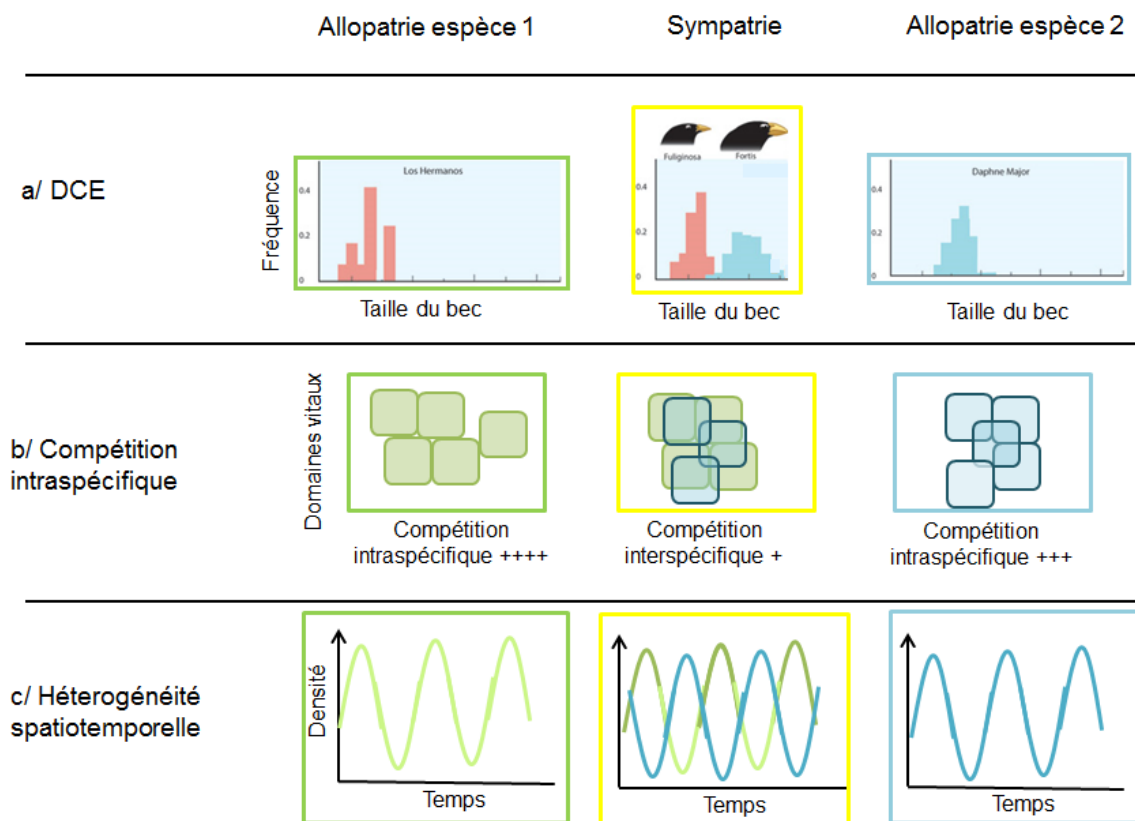


Figure 4 : Exemples de mécanismes permettant la coexistence entre deux espèces (vert/bleu) caractérisés par la comparaison de leur niche en allopatrie et sympatrie (jaune). Les mécanismes sont illustrés par a/ le Déplacement de Caractère Ecologique (DCE) sur un trait morphologique, b/ une compétition intraspécifique supérieure à la compétition interspécifique au niveau des domaines vitaux des individus et c/ l'hétérogénéité spatio-temporelle (ici exemple d'une variation temporelle de la densité des deux espèces, montrant que leurs pics d'occurrences dans un même espace sont décalés dans le temps).

III.1 Compétition écologique ou hétérogénéité environnementale ?

La cooccurrence entre espèces peut se produire avec ou sans interférence spécifique selon l'abondance des ressources en sympatrie et le degré de divergence entre les espèces étudiées.

En effet, la coexistence peut se produire sans compétition inter-spécifique si, par exemple, les espèces sélectionnent des micro-habitats différents. Dans ce cas, l'évitement de la compétition inter-spécifique n'est possible que par l'hétérogénéité locale de l'environnement. Toutefois, cette hétérogénéité environnementale ne peut être décelée qu'à une échelle alpha (Figure 3, Stuart and Losos 2013) comme c'est le cas des espèces de fauvettes (*Dendroica spp*) considérées comme présentant la même niche à échelle beta en sympatrie, alors qu'en réalité, les espèces sélectionnaient des micro-habitats différents à échelle alpha, limitant ainsi la compétition inter-spécifique (MacArthur and Pianka 1966).

Un autre mécanisme pouvant donner l'illusion d'une coexistence possible est celui décrit dans la figure 4c et présenté par Hutchinson (1961) comme le « paradoxe du plancton », pour lequel l'environnement est favorable alternativement à la présence de l'une puis de l'autre espèce, minimisant la compétition entre les espèces.

Toutefois, il arrive que la compétition inter-spécifique soit effective (i.e. induit une pression de sélection sur la niche des espèces), et peut être directe (compétition par interférence), ou indirecte (via l'exploitation d'une même ressource, pouvant être écologique : alimentaire et/ou sexuelle : partenaire sexuel). En effet, alors que des espèces sœurs peuvent présenter des niches fondamentales similaires (Wiens and Graham 2005; Violle et al. 2011), les niches réalisées de ces espèces peuvent évoluer, et diverger sous les pressions de compétition en sympatrie, réduisant leur chevauchement (i.e. déplacement de caractère écologique). Cependant, certaines études confondent la variation d'un caractère dans des environnements hétérogènes avec le déplacement de caractère en réponse à la compétition (Goldberg and Lande 2007; Stuart and Losos 2013). En effet, un trait peut varier entre l'allopatrie et la sympatrie juste en raison d'une hétérogénéité de l'environnement, sans effet de la compétition et de nombreuses études ont négligé cet aspect spatial (Stuart and Losos 2013).

La notion de déplacement de caractère est encore débattue (Dayan and Simberloff 2005) et peut être définie comme le processus par lequel les populations répondent à la compétition interspécifique par variation de leurs traits via une adaptation (Chesson 2000; Pfennig and Pfennig 2009). Par exemple, le recouvrement de niche peut être diminué par partitionnement des ressources alimentaires (spécialisation morphologique) en sympatrie chez des espèces d'épinoches à la suite d'un Déplacement de Caractère Écologique (DCE, Schluter & Mcphail, 1992, voir aussi Figure 4a).

Enfin, la coexistence peut être maintenue si la compétition intra-spécifique est plus importante que la compétition inter-spécifique, même si cette dernière est présente, comme chez des espèces d'oiseaux de prairies pour lesquels la compétition intra-spécifique entre mâles pour l'accès aux femelles est plus forte que la compétition inter-spécifique, entraînant un chevauchement des domaines vitaux entre les mâles, plus important entre hétérospécifiques qu'entre conspécifiques (Figure 4b, O. Mikami, Kohda, and Kawata 2004).

La coexistence est un processus complexe où chaque dimension de la niche peut être plus ou moins sujette à la compétition inter-spécifique et répondre indépendamment (ou non) par différents mécanismes. Par exemple, deux espèces sœurs de tamia (*Eutamias townsendii* et *E.amoenus*) coexistent avec un chevauchement de leur régime alimentaire et de leur habitat mais présentent un déplacement de caractère sur la taille de leur domaine vital, plus petits en sympatrie (Trombulak 1985). Dans cet exemple, la dimension comportementale de la niche est la première à répondre à la compétition inter-spécifique et il est ainsi important d'étudier ces différentes dimensions afin d'avoir une vision intégrative des mécanismes permettant la coexistence entre espèces sœurs.

III.2 Système de reconnaissance sexuelle et isolement sexuel

En zones de coexistence, l'isolement reproducteur entre espèces peut être dû i) à la divergence écologique et/ou ii) à une divergence du système de reconnaissance sexuelle. Ainsi, lors de la rencontre entre espèces, des mécanismes i) de non reconnaissance de l'hétérospécifique comme partenaire potentiel, ou ii) de préférence homogame (l'hétérospécifique étant moins attractif) peuvent permettre l'établissement de barrières sexuelles pré-copulatoires.

La reconnaissance et la préférence sexuelles reposent sur l'existence d'un système de reconnaissance sexuelle qui comprend les signaux sexuels caractéristiques de partenaires potentiels et la capacité d'identifier et de répondre à ces signaux (Ryan, Phelps, and Rand 2001, encadré 1). Parce que l'environnement peut fortement impacter la production et propagation du signal, ainsi que les propriétés sensorielles du récepteur et le choix sexuel, la sélection naturelle peut avoir un rôle important dans l'évolution du système de reconnaissance sexuelle (Maan and Seehausen 2011). Ainsi, les différents environnements sensoriels peuvent générer des préférences sexuelles divergentes qui peuvent être maintenues en allopatrie et sympatrie (Schluter 2000; Schluter 2001). Par exemple, chez les épinoches *Gasterosteus spp*, la variation de la perception visuelle des femelles est soumise à la sélection naturelle le long d'un gradient de turbidité. Cette variation de la perception des femelles a induit une divergence du signal visuel des mâles par sélection sexuelle, sélectionnant le signal (couleur) le plus visible par la femelle suivant son système de perception (Boughman 2001).

L'étude des signaux et/ou des préférences sexuels des espèces dans un environnement similaire permet, comme pour les traits écologiques, d'appréhender la divergence et l'isolement reproducteur entre ces espèces. Si les systèmes de reconnaissance sexuelle n'ont pas divergé en allopatrie et que la différenciation de niche est faible entre espèces sœurs, un déplacement de caractère dit « reproducteur » peut être observé. Prenons l'exemple de deux espèces de grenouilles (*Litoria ewingi* et *L. verreauxi*) qui présentent le même signal sexuel (même fréquence du chant d'appel) en allopatrie. On observe, chez les deux espèces, que la sélection sexuelle contre les hybrides entraîne une divergence de la fréquence du chant en sympatrie, caractéristique d'un déplacement de caractère reproducteur (Littlejohn 1965).

Enfin, si le système de reconnaissance sexuelle n'a pas divergé suffisamment entre les espèces, ni en allopatrie, ni en sympatrie (de par une sélection faible en allopatrie et un contact secondaire très récent) et si les deux espèces se rencontrent, l'accouplement interspécifique peut engendrer des hybrides et entraîner ou non un processus de renforcement (Servedio and Noor 2003). L'étude du système de reconnaissance sexuelle permet ainsi de déterminer si l'isolement reproducteur sexuel est effectif entre les espèces sœurs issues d'une radiation écologique, étape clef pour le maintien de la coexistence lorsque les espèces se rencontrent.

Encadré 1 : Définitions des principales notions abordées dans la thèse

Accommodation génétique : Processus par lequel la plasticité d'un ou plusieurs traits phénotypiques (induite par l'environnement) devient fixée génétiquement (par sélection). Cette accommodation génétique peut être adaptative (i.e. plasticité adaptative) ou non adaptative (i.e. compensation génétique) et être suivie d'une canalisation de la plasticité (i.e. assimilation génétique)

Adaptation : Processus héréditaire (génétique ou épigénétique) permettant notamment le maintien des populations en réponse à un changement environnemental.

Allopatrie : Zone où l'espèce considérée est « seule », absence d'espèces sœurs, par opposition à la zone où les espèces sœurs se rencontrent (sympatrie)

Déplacement de caractère : Processus par lequel les populations répondent à la compétition interspécifique par variation de leurs traits via une adaptation

Echelles de la niche écologique : L'échelle beta de la niche considère la distribution des espèces dans des biomes et climats. L'échelle alpha, beaucoup plus fine, considère les habitats, les ressources alimentaires et les interactions inter-individuelles au sein et entre les espèces pouvant influencer les mécanismes de coexistence (échelle utilisée dans la thèse)

Niche écologique : Dans cette thèse, la niche d'une espèce est définie comme l'ensemble des dimensions, ainsi que les interactions dynamiques entre elles dans le temps et dans l'espace, dans lesquelles les organismes évoluent, croissent, survivent et se reproduisent. Cette définition considère des dimensions classiques (e.g. morphologiques ou physiologiques) mais aussi des dimensions comportementales souvent ignorées dans les études sur la niche tel que le comportement social.

Plasticité phénotypique ou norme de réaction : Ensemble des différents phénotypes qu'un même génotype peut exprimer en fonction des conditions environnementales.

Radiation écologique : Distribution et évolution de plusieurs espèces sœurs dans des environnements contrastés.

Système de reconnaissance sexuelle : Ensemble des signaux sexuels et des récepteurs permettant la reconnaissance d'un partenaire sexuel potentiel, ainsi que les réponses à ces signaux

IV/ Problématique, modèle d'étude et objectifs.

IV.1 Problématique générale

L'évaluation de la capacité et des mécanismes de réponse des organismes face aux changements environnementaux nécessite la considération de la multi-dimensionnalité de leur niche écologique et peut être abordée par l'étude de la diversification des espèces dans des environnements contrastés.

De tels contextes sont offerts par des espèces ayant divergé en allopatrie dans des environnements contrastés et dont les distributions se rencontrent, formant des populations parapatriques (i.e. allopatriques dans la suite du manuscrit) et sympatriques. C'est dans ce contexte (dans ces régions climatiques homogènes) que j'ai confronté à fine échelle les mécanismes de divergence écologique et d'isolement reproducteur entre deux espèces sœurs.

Les objectifs de ma thèse sont 1) d'estimer la divergence entre les espèces en étudiant différentes dimensions de la niche, 2) d'estimer le niveau de plasticité ou adaptation (variation intra-spécifique) à échelle alpha sur ces dimensions, 3) de tester le rôle de la compétition dans les mécanismes de coexistence et 4) d'évaluer leur isolement reproducteur.

Mon hypothèse de travail étant que les organismes peuvent répondre de façon inégale aux changements environnementaux abiotiques et/ou biotiques (plasticité ou adaptation) selon les différentes dimensions de la niche écologique considérées : certaines dimensions ayant un rôle plus important que d'autres dans l'évolution et la divergence des espèces dans des environnements contrastés.

IV.2 Système étudié : deux espèces issues de la radiation écologique du genre

Rhabdomys

Lors de cette thèse, je me suis intéressée à la radiation du genre *Rhabdomys* (rongeur *Muridae* diurne, communément appelé « souris striée africaine », encadré 2) amorcée lors des changements majeurs du Pliocène caractérisés par des variations climatiques majeures et une importante fragmentation des habitats (Rambau, Robinson,

and Stanyon 2003). La souris striée est endémique des pays Sud et Est de l'Afrique (Tanzanie, Kenya, Uganda, République Démocratique du Congo, Angola, Zambie, Malawi, Namibie, Botswana, Zimbabwe, Mozambique, Swaziland, Lesotho et enfin en Afrique du sud, Skinner & Chimimba, 2005).

La phylogéographie actuelle du genre révèle qu'il se compose d'au minimum cinq taxa en Afrique du Sud (gènes mitochondriaux, du Toit et al., 2012; Rambau et al., 2003, Figure 5), mais la diversité des haplotypes de *Rhabdomys dilectus dilectus* observés en Afrique de l'Est suggère que ce nombre pourrait être plus important (Castiglia et al., 2012, encadré 2). Le plus ancien fossile de *Rhabdomys* (ancêtre commun) est daté de 5 millions d'années et est originaire de la pointe Sud-Ouest de l'Afrique (Langebaanweg, Denys, 1999), suggérant un axe de colonisation à partir de la pointe Sud-Ouest vers le Nord et l'Est de l'Afrique (Ganem et al. 2012), hypothèse de colonisation renforcée par la diversification relativement récente de *Rhabdomys dilectus dilectus* dans l'Est de l'Afrique (Castiglia et al. 2012).

De précédentes études ont révélé, à l'aide d'analyse de niche à échelle beta associant des données d'occurrences des souris avec des caractéristiques macro-environnementales (« niche modelling », Figure 6), que les différents clades se distribuaient le long d'un gradient principalement d'humidité, de température, de couvert végétal et de saisonnalité (Meynard et al. 2012; du Toit et al. 2012).

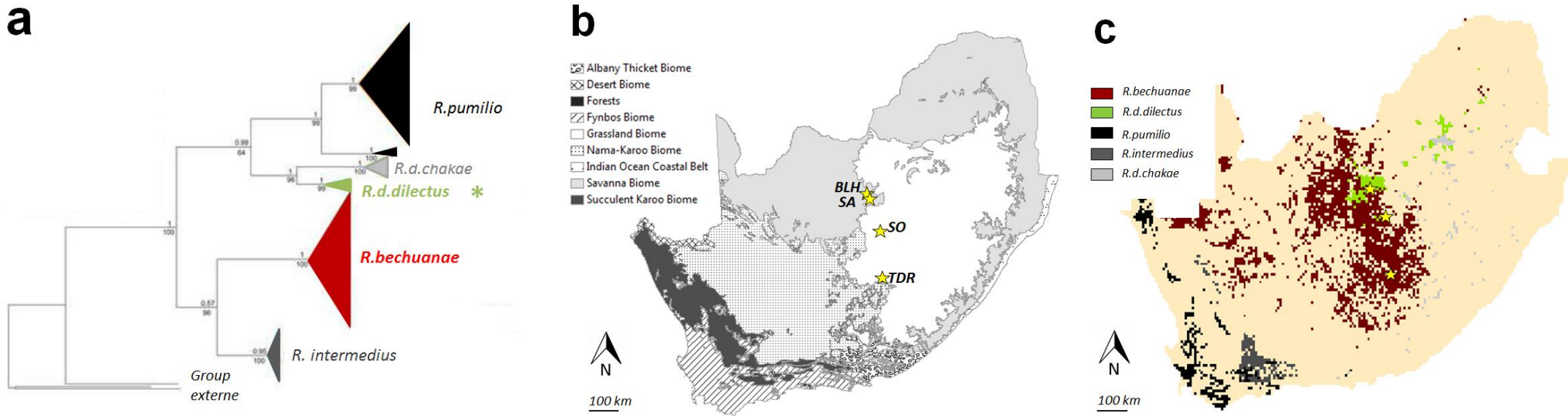


Figure 5 : a) Phylogénie actuelle de *Rhabdomys* en Afrique du Sud, basée sur le gène mitochondrial Cytochrome Oxydase I (en rouge et vert, les deux espèces étudiées dans cette thèse, modifié de du Toit et al. 2012). L'étendue des triangles est proportionnelle à la taille des échantillons analysés. * *R. d. dilectus* est en fait un complexe de taxons (voir Figure 6, encadré 2) b) Distributions des biomes et c) distributions attendues (sur la base de la niche environnementale) des cinq taxa du genre *Rhabdomys* en Afrique du Sud (modifié de Meynard et al. 2012). Les étoiles jaunes (b et c) représentent les quatre réserves étudiées dans la thèse (Bloemhof Dam BLH, Sandveld SA, Soetdoring SO et Tussen die riviere TDR).

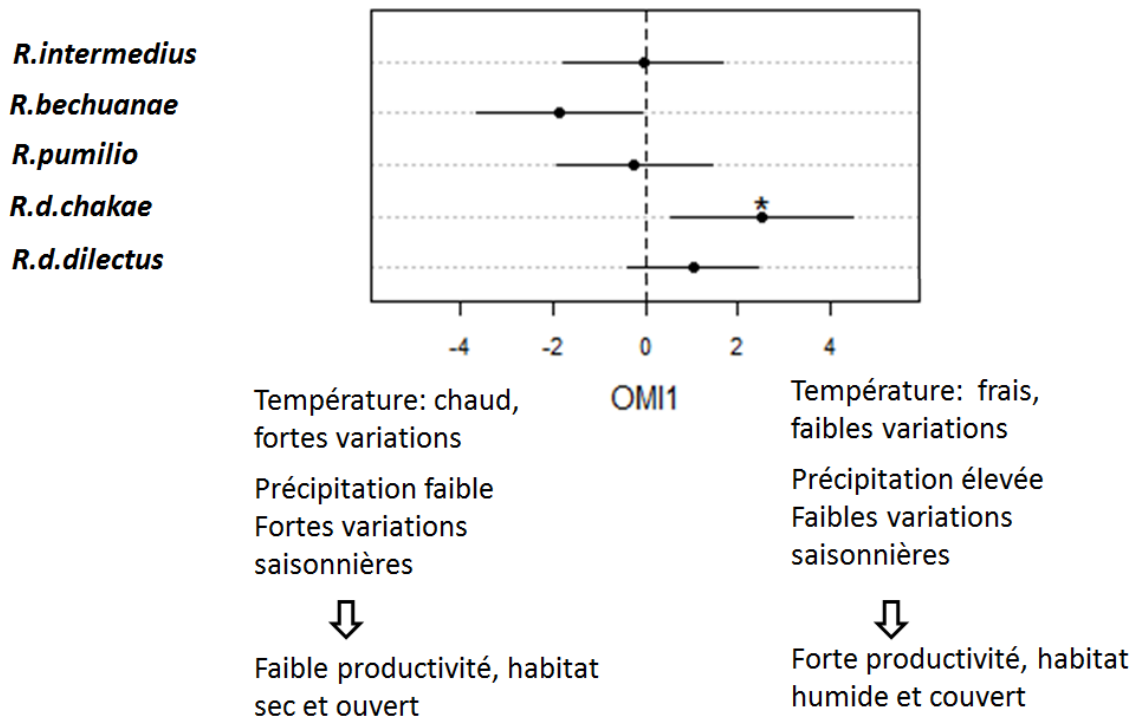


Figure 6 : Position (point) et largeur (trait) de la niche écologique estimée à l'échelle de la distribution entière (beta) pour les cinq clades présents en Afrique du Sud (échelle beta) le long du premier axe de l'analyse OMI1 (Outlying Mean Index) représentant 62% de la variation. Les valeurs proches de 0 indiquent des conditions environnementales correspondant aux conditions disponibles moyennes dans l'environnement. (*) indique que la position de la niche est significativement différente de celle attendue de façon aléatoire pour le même nombre d'occurrences (test de bootstrap, $p < 0.05$). Les caractéristiques des environnements expliquant la niche sont données pour les valeurs négatives et positives de l'axe OMI1. Voir Meynard et al. (2012) pour le principe de l'analyse OMI.

Même si la systématique du genre n'est pas encore clarifiée, la divergence entre les deux taxa étudiés dans cette thèse (*Rhabdomys dilectus dilectus* et *Rhabdomys bechuanae*) est estimée à 2.9 millions d'années et révèle un niveau de différenciation attendu pour des espèces différentes (> 4.3 % de divergence sur l'ADN mitochondrial COI, et divergence sur des introns nucléaires, du Toit et al., 2012, Figure 5), je les considérerai donc comme "espèces" dans la suite de ma dissertation.

Les distributions des deux espèces étudiées sont principalement allopatriques et se rencontrent en Afrique du Sud, et plus particulièrement dans la province du Free State où plusieurs zones de contacts ont été décrites (Ganem et al. 2012; du Toit et al. 2012 et cette thèse). C'est donc dans le Free State et à sa frontière avec la province du « North West »

que j'ai étudié plusieurs populations des deux espèces, en allopatrie et en sympatrie dans quatre réserves naturelles (Bloemhof Dam BLH, Sandveld SA, Soetdoring SO et Tussen die riviere TDR, Figures 5 et 7). Une précédente étude de la niche, toujours à échelle beta mais au niveau de la région du Free State, a confirmé le pattern de divergence macro-écologique entre *R. bechuanae* et *R. d. dilectus* observé à l'échelle de leur distribution sud-africaine, à savoir : *R. d. dilectus* est présent dans des environnements caractérisés de « grassland », plutôt humides et avec une couverture végétale importante, alors que *R. bechuanae* occupe des environnements davantage arides, ouverts avec la présence de ligneux (i.e « savanna » et « open bushland », Figures 6 et 7, Ganem et al. 2012).

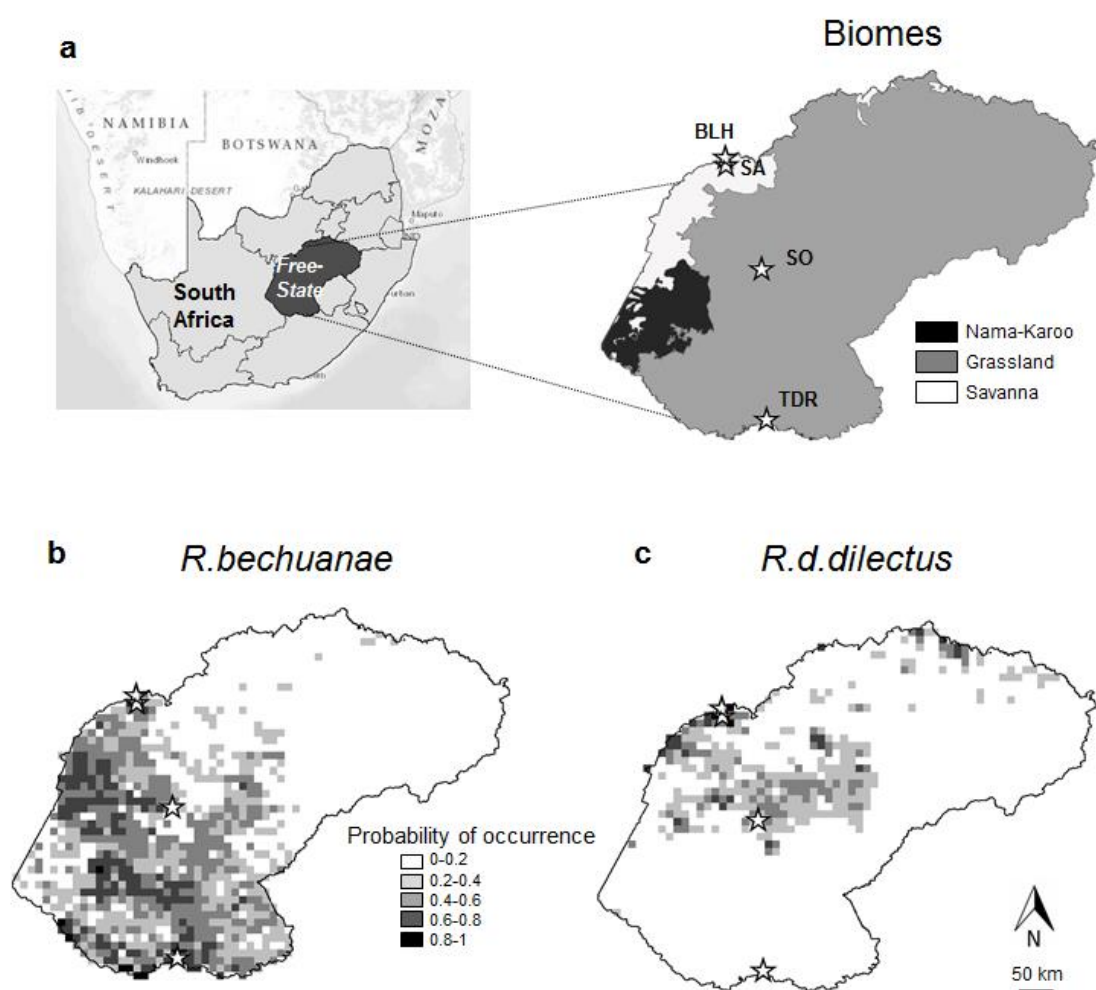
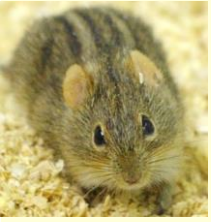


Figure 7 : Distribution des biomes (a) et distributions attendue de *R. bechuanae* (b) et *R. d. dilectus* (c) dans la province du Free State et sa bordure sur la base de la modélisation de leur niche environnementale. Les quatre réserves d'étude sont identifiées par les étoiles (Bloemhof Dam BLH, Sandveld SA, Soetdoring SO et Tussen die riviere TDR).

Encadré 2 : Généralités, conditions écologiques et historique de la classification de *Rhabdomys*



La souris striée africaine : quelques caractéristiques

Distribution: Large dans tous les types d'environnements présents au Sud et Est de l'Afrique

Masse adulte: $\approx 30-60g$

Longévité: ≈ 2 ans

Taille de portée: $\approx 5-6$

Diurne \rightarrow prédateurs diurnes, terrestres et aériens

Régime alimentaire: granivore avec apport d'insecte et omnivore

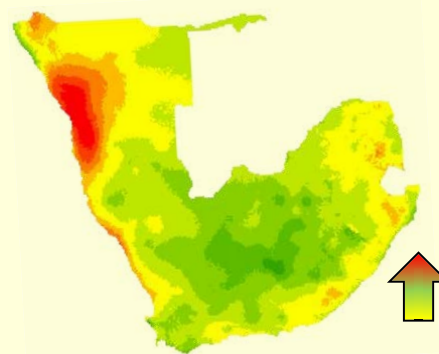
Socialité : deux formes décrites : une solitaire (*R.d.chakae*) et une sociale (*R.pumilio*),

les individus se regroupant dans des nids nocturnes (e.g. buisson)

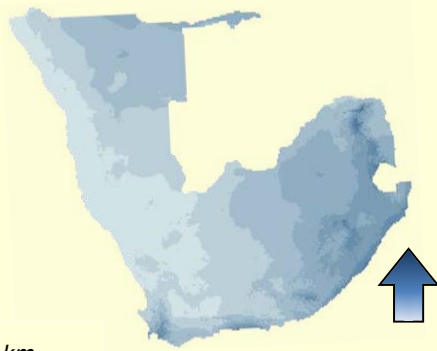
Gradient écologique au Sud de l'Afrique



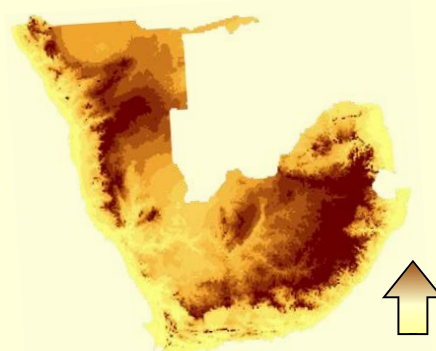
Température



Saisonnalité



Précipitation



Altitude



300 km

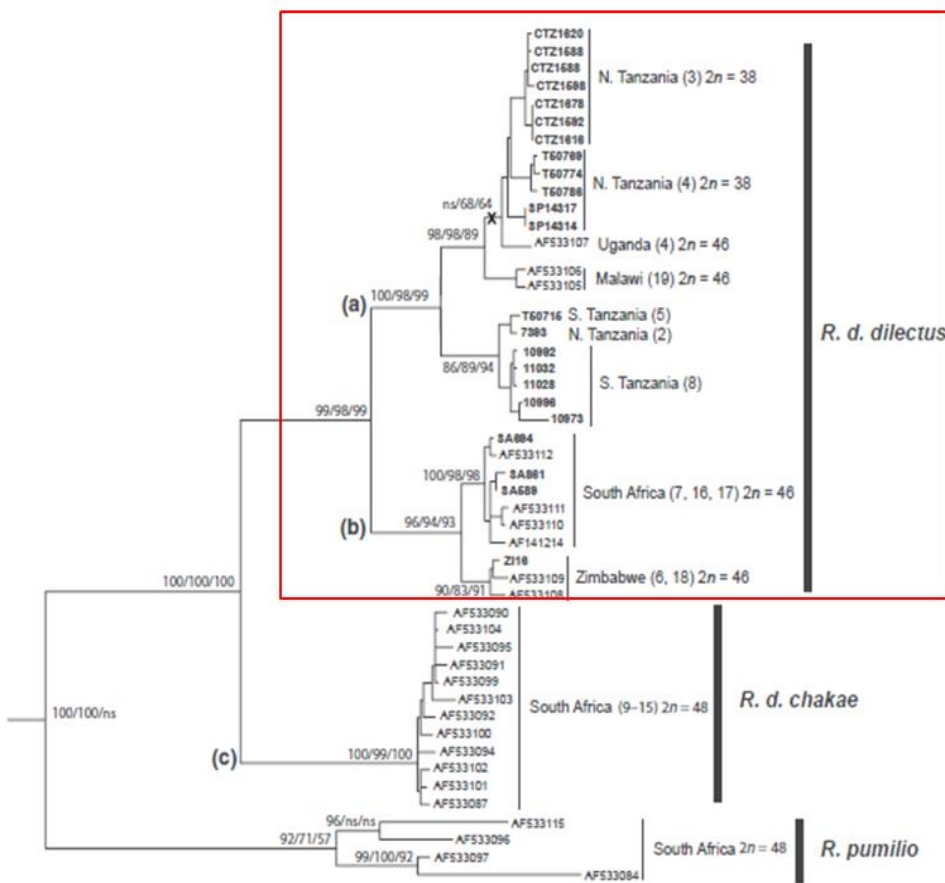
Meynard et al., 2011

Classification de *Rhabdomys*

Avant les années 2000, le genre *Rhabdomys* était considéré comme composé d'une unique espèce: *R. pumilio* et de deux races chromosomiques avec un caryotype de $2n=48$ (le plus répandu) et $2n=46$ suite à une fusion Roberstonienne (Rambau, Robinson, and Stanyon 2003).

En 2000, l'étude de Pillay amorçait l'idée d'un genre pluri-spécifique: certaines populations allopatriques de *Rhabdomys* (Goegap, Alice, Irene) présentant entre elles un isolement sexuel pré-zygotique (agressivité) et post-zygotique (stérilité). La systématique initiale a donc été révisée par Rambau et ses collaborateurs en 2003. Ces derniers ont proposé une classification basée sur l'ADN mitochondrial du cytochrome B et suggèrent que le genre *Rhabdomys* se compose de trois principaux clades: *R. pumilio* ($2n=48$), *R. dilectus dilectus* ($2n=46$) et *R. dilectus chakae* ($2n=48$).

Plus récemment, des analyses sur un plus grand nombre d'échantillons ont permis d'affiner la classification proposée par Rambau et ses collaborateurs. Le clade *R. pumilio* se révèle être paraphylétique et composé d'au moins trois clades (du Toit et al. 2012), alors que *R. d. dilectus* ayant radié en Afrique de l'Est serait composé d'au moins plusieurs sous-espèces (ADN mitochondrial du cytochrome B) et races chromosomiques (Castiglia et al. 2012).



Extrait de Castiglia et al., 2012. Arbre phylogénétique du genre *Rhabdomys* en Afrique de l'est, basé sur l'ADN mitochondrial du cytochrome b. Les caryotypes sont donnés à côté des localités.

IV.3 Objectifs et plan de la thèse

L'état de la divergence écologique entre les espèces peut être appréhendé grâce à une approche empirique micro-évolutive selon les quatre étapes proposées par Gavrilets et Losos (2009). Tout d'abord, pour qu'il y ait évolution écologique (par exemple en contexte de radiation écologique), les espèces doivent être distribuées dans des macro-habitats différents (comme c'est le cas pour le genre *Rhabdomys*) et ensuite maintenir cette divergence écologique par sélection de micro-habitats spécifiques.

Dans le chapitre 1, j'ai donc abordé la question de la divergence sur la sélection de micro-habitats entre les deux espèces *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, ainsi que sur la divergence d'un autre trait spatial : le domaine vital. Ces deux traits peuvent être intimement liés, comme en témoignent de précédentes études sur deux autres taxa de *Rhabdomys* (*R.pumilio* et *R.d.chakae*) interprétant les variations de la taille des domaines vitaux comme dues à la différence des habitats sélectionnés (Schradin and Pillay 2005; Schradin et al. 2010). J'ai estimé le caractère adaptatif ou plastique de la sélection des habitats chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* via le couplage de données de piégeage et de radiotracking des souris avec des données de caractérisation des habitats, et au travers de la comparaison de nos résultats avec ceux obtenues lors des études précédentes à échelle beta. De plus, l'importance de l'hétérogénéité environnementale et de l'interférence spécifique dans les mécanismes spatiaux de coexistence est prise en compte grâce aux comparaisons des populations allopatriques (ici parapatricque) et sympatriques à l'échelle alpha.

Le second chapitre de cette thèse concerne l'estimation de la divergence entre les deux espèces sur la dimension alimentaire de la niche, souvent intimement liée à la sélection des habitats. En effet, *Rhabdomys* est considéré comme un rongeur présentant un régime alimentaire principalement granivore mais pouvant varier en fonction des ressources disponibles. Ainsi, la dimension alimentaire de la niche pourrait répondre rapidement aux changements environnementaux (abiotiques et de coexistence) par plasticité. Alternativement, une spécialisation alimentaire pourrait témoigner d'une divergence importante entre ces espèces. J'ai estimé la divergence alimentaire via l'analyse des signatures isotopiques en carbone et azote des poils des souris. J'ai ensuite comparé ces signatures isotopiques entre populations allopatriques et sympatriques le long du gradient d'habitats au sein de nos zones d'étude, déterminé par la structure des

habitats utilisés par chaque souris. Enfin, j'ai estimé le potentiel de compétition inter-spécifique pour la ressource alimentaire via l'étude des comportements lors de rencontres dyadiques intra et inter-spécifiques en condition de nourriture limitante.

Le troisième chapitre de cette thèse concerne le trait « comportement social » de la niche pouvant aussi refléter la divergence spécifique liée à l'environnement. En effet, même si aucune étude, à ma connaissance, ne considère le comportement social comme partie intégrante de la niche écologique des espèces, il en respecte néanmoins tous les critères (influence la survie, la croissance et la reproduction des individus). De plus, on s'attend à ce que le comportement social présente de grandes variations en fonction de l'environnement, et soit, chez certaines espèces, la première réponse à un changement environnemental (Emlen 1982). Ainsi, les deux espèces pourraient présenter des niveaux d'organisation sociale différents si l'hypothèse de l'impact de l'environnement sur l'évolution de la socialité est validée. De très nombreuses études chez *R.pumilio* ont révélé le caractère plastique de ce trait (Schradin and Pillay 2003; Schradin 2005; Schradin, König, and Pillay 2010; Schradin and Lindholm 2011; Schoepf and Schradin 2012) mais aucune (sur *Rhabdomys* en particulier et sur les autres espèces en général) n'a étudié l'effet des pressions de sélection dues à la coexistence sur son évolution.

Enfin, le quatrième chapitre de la thèse concerne l'estimation de la divergence entre les espèces par l'étude du système de reconnaissance sexuelle au travers de la caractérisation d'éventuelles préférences homogames et de l'isolement sexuel lors de la rencontre entre hétérospécifiques. En effet, le système de reconnaissance sexuelle des deux espèces a pu diverger sous sélection naturelle et/ou sexuelle diversifiante en allopatrie et/ou sympatrie. Les rencontres inter-sexuelles ont révélé que les souris pouvaient s'accoupler dans une position ventro-ventrale, position exceptionnelle chez les mammifères terrestres autres que les primates. Je discute donc des hypothèses sur l'évolution de cette position et ses conséquences dans le dernier article de ma thèse.

Les réponses des organismes aux variations environnementales (plasticité ou adaptation) devraient différer selon les traits de la niche écologique étudiés (« sélection d'habitat », « régime alimentaire », « utilisation de l'espace : domaine vital » et « comportement social »). Ce dynamisme de la niche écologique au sein et entre les espèces me permet d'estimer, avec l'étude du système de reconnaissance sexuelle, l'état

de la divergence entre les espèces et l'importance relative de chaque dimension dans cette divergence.

Enfin, je discuterai des résultats principaux de la thèse qui m'ont permis d'estimer l'évolution de la divergence entre les deux espèces dans des environnements contrastés, dans la perspective d'étudier la radiation écologique du genre entier. J'insisterai sur l'importance relative des différentes dimensions de la niche et de leur synergie, ainsi que du système de reconnaissance sexuelle dans l'évolution écologique des espèces et donc dans leur réponse face aux changements environnementaux.

Chapitre 1 :

Importance de l'hétérogénéité environnementale et de la compétition interspécifique sur la sélection des habitats et le comportement spatial

La divergence écologique entre les espèces suppose que ces dernières occupent des environnements contrastés, à large (échelle beta : biome, climat) et fine échelle (échelle alpha : habitat). Cependant, la grande majorité des études investiguant ces questions à une échelle alpha, considère une ou plusieurs populations situées plus ou moins au centre de la distribution spécifique et généralise le pattern observé à la distribution entière. Or, les pressions de sélection varient suivant que les individus soient issus des populations au centre ou en périphérie de la distribution, pouvant amener à une différence de la niche écologique, et plus particulièrement de la sélection des habitats entre ces populations. Sexton et collaborateurs (2009) illustrent ces variations de pressions sur un gradient environnemental le long d'une distribution spécifique (Figure 9). En effet, les populations en bordure (périphérie) sont souvent soumises à des pressions de sélection directionnelle alors que celles situées au centre de la distribution sont davantage sous sélection stabilisante (Hoffmann and Blows. 1994; Sexton et al. 2009).

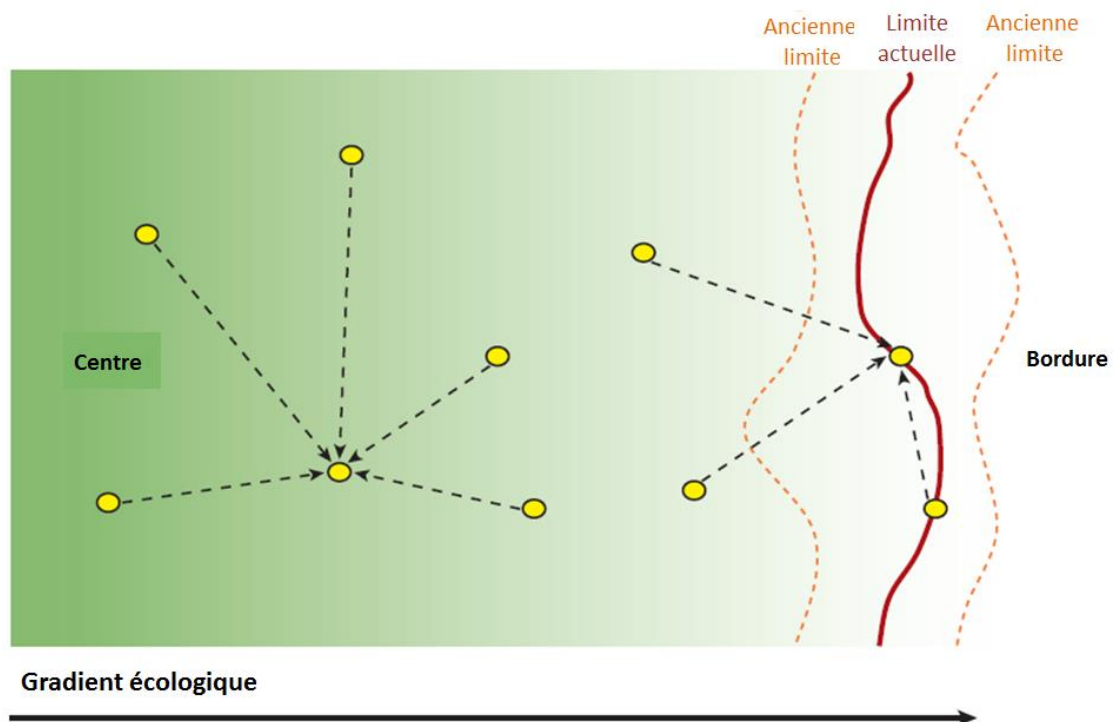


Figure 8: Extrait et traduit de Sexton et al. (2009). Différences potentielles entre les populations centrales et de bordure. Les populations sont distribuées de façon homogène sur un gradient écologique important (e.g. température, précipitations, densité des prédateurs) le long de la distribution spécifique. Des exemples de populations centrales et de bordures sont montrés avec leurs sources potentielles de flux de gènes (flèche) et comment le flux de gènes en bordure peut être limité par le nombre et la diversité des populations sources. Les populations centrales sont davantage sujettes à recevoir des immigrants de tous les côtés du gradient de sélection, alors que les

populations de bordures sont plus sujettes à recevoir des immigrants d'un seul côté. Ainsi, le contraste entre les populations dont sont issues les immigrants est plus faible en bordure qu'au centre de la distribution. La position spatiale de la limite de la distribution spécifique peut varier avec le temps, due à d'importantes variations temporelles des habitats dont la qualité peut être critique en bordure.

La rencontre entre les distributions de deux espèces dans un même macro-environnement, permet d'estimer si la divergence écologique entre ces espèces observée entre populations allopatriques lointaines (i.e. centre de la distribution) est maintenue entre populations parapatriques (i.e. en bordure de la distribution) et ainsi d'estimer le caractère plastique ou non des traits étudiés (ici, la sélection des habitats, Brown, Stevens, Kaufman, Kaufman, & Brown, 1996; Sexton et al., 2009). L'hypothèse est que, si un trait est plastique à échelle beta pour les deux espèces, une convergence devrait être observée en zones où les aires de distributions se rencontrent (Case and Taper 2000).

Considérant les deux espèces d'étude de cette thèse : *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, ce chapitre explore si la différence du trait « sélection de l'environnement » décrite entre ces deux espèces à échelle beta (Ganem et al. 2012; Meynard et al. 2012) correspond à une adaptation de ce trait et est maintenue en limites de distribution et/ou si les espèces présentent des variations de ce trait à l'échelle alpha. En effet, les aires où les distributions spécifiques se rencontrent sont généralement des écotones ou environnements similaires, permettant ainsi de comparer et d'estimer les différences des niches des espèces en s'affranchissant des variations macro-environnementales. Ce contrôle des variations à échelle beta, ainsi que la prise en compte de l'hétérogénéité environnementale à échelle alpha sont essentiels lorsque l'on aborde la question de la coexistence entre espèces. En effet, la coexistence implique que les niches des espèces ont divergé en allopatrie ou en réponse à l'interférence spécifique en sympatrie, et l'ignorance de l'hétérogénéité environnementale pourrait entraîner de fausses interprétations des mécanismes impliqués en coexistence (Goldberg and Lande 2006).

Dans ce chapitre, l'objectif premier est d'estimer la divergence écologique entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* et de distinguer le rôle de l'hétérogénéité environnementale du rôle de la compétition inter-spécifique dans la coexistence entre ces deux espèces. Pour cela, j'ai comparé des populations allopatriques en bordures d'aire de distribution (i.e. parapatriques ici) et sympatriques et en s'affranchissant des variations macro-environnementales. J'ai alors étudié le trait « sélection des habitats » en associant les

occurrences des espèces (déterminées par le piégeage et le radio-tracking des souris) avec les caractéristiques des habitats occupés (structure et couverture de la végétation).

Le comportement d'utilisation de l'espace a aussi été considéré via la détermination de la taille des domaines vitaux et leurs chevauchements entre individus grâce à la méthode des kernels. En effet, le domaine vital est intimement lié à la sélection des habitats car il détermine l'accès aux ressources et peut ainsi avoir une influence directe sur le succès reproducteur et la survie de l'individu (Begon *et al.* 1996; Powell & Mitchell 2012). Ainsi, l'utilisation de l'espace dépend des conditions environnementales abiotiques (Schoener 1974; Godsall, Coulson, and Malo 2013), mais aussi biotiques (tel que la compétition, MacArthur, Recher & Cody 1966; Arakaki & Tokeshi 2011), rendant ce trait de la niche très intéressant pour tester le rôle de l'hétérogénéité versus de la compétition dans les mécanismes de coexistence.

Les résultats du chapitre montrent que la sélection d'environnements différents entre les deux espèces est maintenue à échelle alpha en allopatrie, divergence retrouvée sous forme de tendance en sympatrie : *R.d.dilectus* sélectionne des habitats composés en majorité d'herbacées et présentant une couverture végétale importante alors que *R.bechuanae* occupe des habitats ouverts et composés de buissons et autres ligneux. De plus, les domaines vitaux de *R.bechuanae* sont toujours significativement plus grands que ceux de *R.d.dilectus* (en allopatrie et en sympatrie). Malgré le fait que la structure des habitats sélectionnés n'ai pas d'effets significatifs sur la taille des domaines vitaux, elle peut avoir un effet indirect : le domaine vital plus grand chez *R.bechuanae* pourrait être dû au caractère hétérogène de son habitat, les souris devant aller de buisson en buisson pour s'approvisionner en nourriture.

Malgré le partitionnement des habitats entre les espèces, celui-ci est incomplet en sympatrie et laisse apparaître une interférence spécifique révélée par le comportement d'utilisation de l'espace : les deux espèces présentent un domaine vital plus grand en sympatrie via un déplacement de caractère écologique et des chevauchements spatiaux restreints lorsqu'ils concernent des hétérosécifiques.

Les habitats disponibles en sympatrie sont plus proches de ceux de *R.bechuanae*, suggérant que les zones de contact sont formées par l'arrivée de *R.d.dilectus*. Cette hypothèse est renforcée par nos observations sur le terrain, soulignant la labilité des zones de contact : la coexistence existant uniquement par la venue de *R.d.dilectus* lorsque les

conditions sont favorables à son arrivée (fortes précipitations et température modérée Meynard et al., 2012).

Ce chapitre souligne alors le caractère adaptatif de la sélection des habitats, divergente entre les espèces, ce qui renforce l'hypothèse d'une évolution écologique survenue en allopatrie. Cependant, cette divergence est incomplète en sympatrie et laisse apparaître une compétition interspécifique révélée par la plasticité du comportement spatial. Nos résultats soulignent alors la complexité des mécanismes mis en jeu en coexistence et l'importance de considérer l'échelle alpha de la niche dans ces études.

**Article 1 : Space use variation in co-occurring sister species:
response to environmental variation or competition?**

PlosOne

RESEARCH ARTICLE

Space Use Variation in Co-Occurring Sister Species: Response to Environmental Variation or Competition?

Claire M. S. Dufour^{1,2*}, Christine Meynard^{3a}, Johan Watson⁴, Camille Rioux¹, Simon Benhamou⁵, Julie Perez¹, Jurie J. du Plessis⁶, Nico Avenant⁶, Neville Pillay², Guila Ganem^{1,2*}

1 Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier UMR5554 (UM2, CNRS, IRD, EPHE), Université Montpellier 2, CC065, 34095 Montpellier, France, **2** School of Animal, Plant and Environmental Science, University of the Witwatersrand, P/Bag 3, 2050 Wits, South Africa, **3** INRA UMR CBGP, (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988 Montpellier-sur-Lez cedex, France, **4** Department of Economic Development, Tourism and Environmental Affairs, Biodiversity Research, P/Bag X20801 9300 Bloemfontein, South Africa, **5** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175 (CNRS, UM2), Montpellier, France, **6** Department of Mammalogy, National Museum, and Centre for Environmental Management, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa

✉ Current address: Virginia Institute of Marine Science, College of William & Mary, P.O. Box 1346, Gloucester Point, VA 23062, United States of America

* claire.dufour@univ-montp2.fr (CMSD); guila.ganem@univ-montp2.fr (GG)



OPEN ACCESS

Citation: Dufour CMS, Meynard C, Watson J, Rioux C, Benhamou S, Perez J, et al. (2015) Space Use Variation in Co-Occurring Sister Species: Response to Environmental Variation or Competition?. PLoS ONE 10(2): e0117750. doi:10.1371/journal.pone.0117750

Academic Editor: Danilo Russo, Università degli Studi di Napoli Federico II, ITALY

Received: August 29, 2014

Accepted: December 18, 2014

Published: February 18, 2015

Copyright: © 2015 Dufour et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: The data are available in FigShare (<http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.1281368>).

Funding: This work was supported by Free State DTEEA, SIBAGHE, the French CNRS/SA NRF agreements through PICS (n°4841 and n°81859) and GDRI (n°191) programs. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abstract

Coexistence often involves niche differentiation either as the result of environmental divergence, or in response to competition. Disentangling the causes of such divergence requires that environmental variation across space is taken into account, which is rarely done in empirical studies. We address the role of environmental variation versus competition in coexistence between two rodent species: *Rhabdomys bechuanae* (*bechuanae*) and *Rhabdomys dilectus dilectus* (*dilectus*) comparing their habitat preference and home range (HR) size in areas with similar climates, where their distributions abut (allopatry) or overlap (sympatry). Using Outlying Mean Index analyses, we test whether habitat characteristics of the species deviate significantly from a random sample of available habitats. In allopatry, results suggest habitat selection: *dilectus* preferring grasslands with little bare soil while *bechuanae* occurring in open shrublands. In sympatry, shrubland type habitats dominate and differences are less marked, yet *dilectus* selects habitats with more cover than *bechuanae*. Interestingly, *bechuanae* shows larger HRs than *dilectus*, and both species display larger HRs in sympatry. Further, HR overlaps between species are lower than expected. We discuss our results in light of data on the phylogeography of the genus and propose that evolution in allopatry resulted in adaptation leading to different habitat preferences, even at their distribution margins, a divergence expected to facilitate coexistence. However, since sympatry occurs in sites where environmental characteristics do not allow complete species separation, competition may explain reduced inter-species overlap and character displacement in HR size. This study reveals that both environmental variation and competition may shape species coexistence.

Introduction

The concept of character displacement is the subject of regular debate in ecology [1–4]. Ecological character displacement is defined as a process where populations respond to competition by modifying their resource-use traits through phenotypic plasticity or genetic adaptation [5]. This response to competition plays an important role in generating and maintaining biodiversity as well as shaping the mechanisms of coexistence [1,6,7], particularly between species sharing similar niches [8]. However, solid empirical evidence demonstrating the process of character displacement is rare (shown in only 9 out of 144 studies reviewed in [4]), partly due to confusion between character variation and character displacement [4,9]. Character variation due to ecological heterogeneity could occur when species adapt to distinct environments in allopatry, and may not be interpreted as character displacement when the same species are found to be divergent in sympatry [9]. Moreover, when species occur along a gradient of environmental conditions, their traits may converge in sympatry despite competition [10]. In such conditions, ecological heterogeneity across space has been argued to be a more convincing cause of character variation than competition [4].

Our study aims to test the role of adaptation to distinct environments versus competition leading to character displacement in shaping coexistence between two sister species of the African four striped mouse: *Rhabdomys bechuanae* (sensu [11], hereafter *bechuanae*) and *Rhabdomys dilectus dilectus* (sensu [12], hereafter *dilectus*). We focus here on space use, an important dimension of the niche [13] because it determines access to resources, and hence could directly influence reproductive success and survival [14]. Further, the evolution of this complex trait could be shaped both by environmental conditions [15,16] and competitive interference in areas of coexistence [17,18].

Space use, or the spatial dimension of a species niche, can be described at beta and alpha scales [19]. The beta scale considers the climate and environmental conditions over the entire range of the species defining its environmental niche. The alpha scale considers niche variation between individuals and populations (i.e. “the niche variation hypothesis”, [20]) and allows for a more detailed assessment of niche characteristics.

We studied the spatial niche of the two striped mouse species at an alpha scale by analyzing their habitat use and home range (HR) characteristics. The striped mouse shows marked differentiation across climate and vegetation along an east-to-west gradient in southern Africa [11,21]. Large scale studies, modelling the two species’ niches over South Africa and Namibia suggested environmental divergence, *dilectus* being found in the wetter areas of the north-eastern parts of South Africa where grassland vegetation dominates, while *bechuanae* occupies warmer and drier regions and penetrates into the more mesic central part of South Africa within areas where open shrubland vegetation dominates [11,21]. Such a divergence could either be the result of adaptation in distinct environmental conditions, or reflect a large range of plastic responses to the environmental gradient occupied by the two species. Here, we test the role of adaptation versus plasticity in this divergence and disentangle the role of ecological heterogeneity versus competition in shaping species coexistence in the field.

The distribution of the two species abuts in areas with similar environmental conditions, where pockets of sympatric populations exist [22]. To distinguish habitat selection from character displacement, we compared habitat preference and HR characteristics of the two species at their distribution margins where allopatric and sympatric populations are found. We made the following predictions: first, if environmental niche divergence resulted from adaptation in allopatry, as suggested by the beta scale study, populations at the margins of the two species distribution, occurring in similar environments, would select different habitats. Second, if environmental heterogeneity in areas of sympatry is sufficient to allow species segregation, we

would expect little competition, if any, on the spatial dimension of the species niche. Alternatively, if environmental heterogeneity does not allow complete habitat separation, competition is expected to induce character displacement, even if sympatry is only temporary, because the trait studied here, HR size, is expected to respond rapidly to interference competition [23].

Material and Methods

Ethics statement

Permits to work and handle animals in the field were obtained from the Free State and North West Province reserve ethics authorities (n°01/15700, 01/11262). Animals handling was performed under permissions from the French agriculture ministry to GG (C34–265), and Wits university ethics committee for CMSD (AESC n°: 2012/13/2A).

Study species

Rhabdomys sp. individuals forage alone during the day and rest at night in a nest either alone or in groups [24]. All *Rhabdomys* species are morphologically very similar, requiring genotyping for their identification. In our study, species identity was assessed by genotyping their Cytochrome Oxidase I mitochondrial gene (described in [22]).

Study area

Mice were studied in four nature reserves located within the savanna and grassland biomes (sensu [25]) of central South Africa: three reserves in the Free State Province and one at its boundary with the North West Province (Fig. 1). The reserves occur along a north-south axis, from Bloemhof Dam (BLH; S27° 38' E25° 40') and Sandveld (SA; S27° 43' E25° 45'), to Soetdoring (SO; S28° 50' E26° 03') and Tussen die Riviere (TDR; S30° 28' E26° 09'). In these reserves, *dilectus* and *bechuanae* occur in different geographic settings, either as monospecific populations (hereafter: allpatric sites) or as regular but temporary mixed species populations (hereafter: sympatric sites, S1 Fig.). In sympatric sites mice of the two species could be trapped in the same traps (although not together).

We sampled a total of 22 sites across the four reserves, among which 11 were sampled at 2 to 3 occasions (Table 1). The HRs of the mice studied never overlapped between sites during the study period (which lasted roughly two weeks per site).

Although we did not monitor predation and competition with other species, we observed the presence of snakes, birds of prey and carnivore small mammals in all sites. Other rodent species were present in the trapping sites: the most frequent ones were *Gerbiliscus sp.* and *Nanomys minutoides*.

Trapping procedure

Trapping took place during the austral spring: October–November 2011 (SA), October–November 2012 (SA, SO, TDR, BLH), and autumn: April–May 2012 (SA, SO) and April–May 2013 (SA, TDR, BLH). Our trapping strategy aimed to sample most vegetation types available within the area. Small mammal live traps (Sherman and PVC traps of equivalent size) were baited with a mixture of oats, salt and peanut butter, and were provided with a piece of cotton wool as bait and to reduce thermal stress. The number of trap lines varied with the site size, and distance between traps was roughly 10m (10 to 30 traps/line). Traps were checked 2–3 times a day regularly between 7am and 7pm (mean±SD: 79.5±50.89 traps per day per site). Upon capture, each mouse was sexed, weighed, measured (body length) and individually marked with two ear tags (7mm, 0.17g; National Band and Tag Co., Newport, KY-USA). We

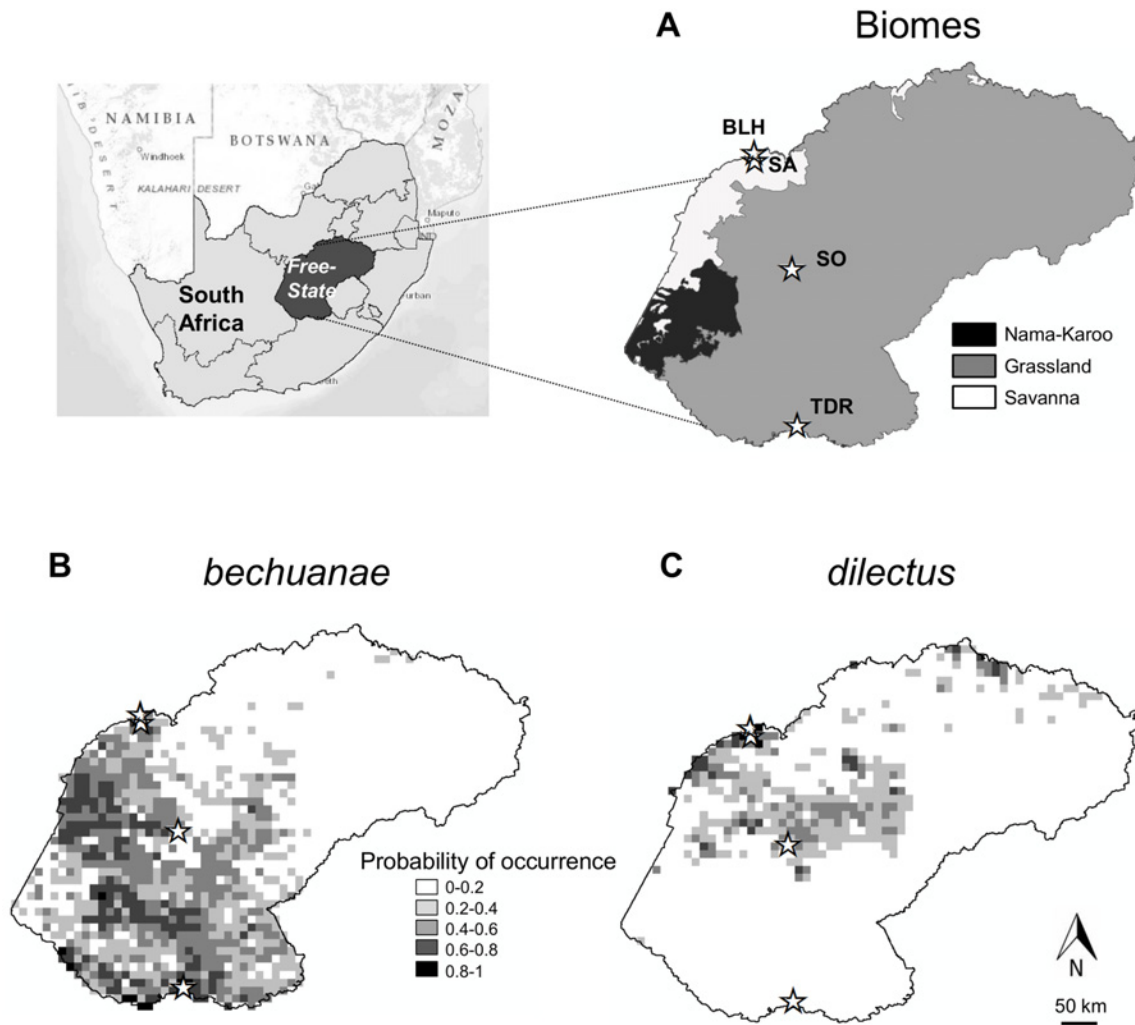


Fig 1. Study area and species occurrence probability. Details on biomes (A) and probabilities of occurrence of *dilectus* and *bechuanae* (B, C) (modified from Ganem *et al.* 2012). Star symbols indicate position of Bloemhof (BLH), Sandveld (SA), Soetdoring (SO) and Tussen die Riviere (TDR) Nature reserves.

doi:10.1371/journal.pone.0117750.g001

also collected a piece of tail (≈ 1 cm) for species identification. Overall, we trapped and genotyped 599 mice. Following [26], we estimated relative density within each site by computing the total number of striped mice captured during the first five trapping days divided by the total length of trap lines accounting for a 60 m buffer around the trap lines (roughly the average diameter of a mouse HR, Table 1).

Habitat characterization

Earlier studies addressing beta scale niche analysis [21,22] suggested that the two species could have different requirements in terms of vegetation cover and structure (i.e. grass versus woody vegetation). Here we aimed to test this hypothesis at an alpha scale, and characterized the vegetation structure of mouse habitats by measuring the percentage of trees, bushes, grass and bare soil over 60x60m quadrats, centred on a trap line (the first and last traps were at the centre of, respectively, the first and last quadrats on a given trap line). Furthermore, vegetation cover was determined within 1x1m metal square thrown to the right and left of a trap line at every second trap. Within these 1x1m quadrats, we evaluated the percentage of grass versus woody plants (small

Table 1. Characteristics of studied sites across the four nature reserves.

Reserve	Year	Season	Site	Geography	Radio-tracking	Total number of		Area (m ²)	Percentage of area characterized with the 60x60 quadrats	Density index
						<i>Bechuanae</i>	<i>dilectus</i>			
BLH	2012	spring	BLH1	allopatry	yes	0	8	30113	75	0.03
BLH	2012	spring	BLH2	allopatry	yes	0	17	50319	31	0.04
BLH	2012	spring	BLH3	allopatry	yes	0	13	85622	20	0.01
SA	2012	spring	SA1	allopatry	yes	18	0	193027	49	0.01
SA	2011	spring	SA1	sympatry	yes	96	43	193027	49	0.06
SA	2011	spring	SA2	sympatry	yes	7	10	45531	19	0.05
SA	2012	spring	SA3	allopatry	yes	4	0	44151	31	0.01
SO	2012	spring	SO1	allopatry	yes	14	0	28150	52	0.02
SO	2012	spring	SO2	allopatry	yes	4	0	17907	53	0.01
SO	2012	spring	SO3	allopatry	yes	0	51	88514	64	0.05
SO	2012	spring	SO4	sympatry	yes	1	10	107895	42	0.01
TDR	2012	spring	TDR1	allopatry	yes	68	0	119527	48	0.07
BLH	2013	autumn	BLH3	allopatry	no	0	3	85622	20	
BLH	2012	spring	BLH4	allopatry	no	0	3	16763	52	
SA	2012	autumn	SA1	sympatry	no	25	8	193027	49	
SA	2012	autumn	SA3	allopatry	no	12	0	44151	31	
SA	2013	autumn	SA3	allopatry	no	8	0	44151	31	
SA	2013	autumn	SA4	allopatry	no	0	1	37110	48	
SA	2012	autumn	SA4	sympatry	no	4	7	37110	48	
SA	2012	spring	SA4	sympatry	no	1	2	37110	48	
SA	2012	autumn	SA5	allopatry	no	17	0	19462	45	
SA	2012	spring	SA5	allopatry	no	1	0	19462	45	
SA	2013	autumn	SA5	allopatry	no	1	0	19462	45	
SA	2012	autumn	SA6	allopatry	no	8	0	12751	71	
SA	2012	autumn	SA7	sympatry	no	7	6	124315	29	
SA	2012	spring	SA7	sympatry	no	5	1	124315	29	
SA	2012	autumn	SA8	allopatry	no	4	0	7659	70	
SA	2012	autumn	SA9	allopatry	no	18	0	43011	34	
SA	2013	autumn	SA9	allopatry	no	5	0	43011	34	
SO	2012	autumn	SO1	allopatry	no	4	0	28150	52	
SO	2012	autumn	SO3	allopatry	no	0	52	88514	64	
SO	2012	autumn	SO4	allopatry	no	0	11	107895	42	
SO	2012	autumn	SO5	allopatry	no	7	0	18942	33	
SO	2012	autumn	SO6	allopatry	no	0	1	6537	47	
SO	2012	autumn	SO7	sympatry	no	1	1	9503	64	
TDR	2013	autumn	TDR1	allopatry	no	4	0	119527	48	
TDR	2012	spring	TDR2	allopatry	no	3	0	17701	57	

BLH: Bloemof, SA: Sandveld, SO: Soetdoring and TDR: Tussen Die Riviere nature reserves.

doi:10.1371/journal.pone.0117750.t001

shrubs), the percentage of bare soil and an estimate of mouse visibility (an index ranging from 1, i.e. completely visible, to 5, i.e. completely hidden, a value determined by averaging the visibility of a dummy mouse that we placed in four different locations inside the metal square). Altogether we used 136 60x60m quadrats (5.9±6.31 per site) and 229 1x1m quadrats (10.4±15.37 per site).

Radiotracking

A total of 101 adult mice (body mass ≥ 23 grams), were equipped with VHF collars (MD 2C Holohil, Carp, Ontario, Canada) in October–November 2011 and 2012 in 11 distinct sites on the four reserves. Radiotracking was performed on foot with a wide-range receiver (AOR 8000) and a hand-held Telonics R4–14K antenna. Localization of a collared mouse followed the standard triangulation technique and its precise location was confirmed with the receiver cable used without the antenna. The receiver volume was set to 0 during the triangulation to reduce mice disturbance. The GPS coordinates of radio-collared individuals were recorded five times during the day (at about 7, 9, 11 am and 2 and 4 pm) and once at sunset (roughly 7 pm).

Home range size and overlap estimations

HRs were defined as the areas encompassed within the 0.95 cumulative isopleth of the Utilization Distributions (UDs), estimated using the fixed kernel method with the reference smoothing parameter [27]. Our sampling regime was chosen after a calibration session where we followed 30 individuals for more than seven days (from 40 to 69 relocations). The estimated HR size of our controls stabilized after 27 relocations and a paired comparison of the HR size at 27 and 41 regular relocations did not show a significant difference (Wilcoxon test, $V = 306$, $p = 0.14$). Following [28], we chose a strategy maximizing the number of mice radiotracked with a sampling regime standardized to a minimum of 27 independent relocations, collected over five consecutive days.

We compared HR overlaps in a sympatric site between pairs of mice of the same species versus different species. We computed the overlap between each pair of HRs using their UD-based volume of intersection [29]. Because UD tails are truncated at the 0.95 cumulative isopleth (excluding the poorly estimated UD tails), overlap values were normalized to 1 by dividing them by 0.95 (see [30] for details).

Statistical analyses

Statistical analysis was conducted with R-v2.15 [31]. Normality and heteroscedasticity of distributions were checked with a Shapiro test and visualized with the plot of the model's residuals. When these conditions were not met even after data transformation, non-parametric tests were used. Significance level was set to 0.05, and adjusted for multiple comparisons with the sequential Bonferroni procedure when necessary. UD, overlap computations, and permutation tests (see below) were performed using home-made programs in Pascal.

Mice-habitat relationship assessed with trapping data

A total of 599 trapped mice were used in these analyses. A mouse was considered as potentially using a 60x60m quadrat when it was trapped within it, and a 1x1m quadrat when it was trapped less than 10m from it. Each quadrat was then assigned to one or the other species, to both species, or to none. A total of 89 60x60m quadrats and 227 1x1m quadrats were assigned to one or the two species.

We performed an Outlying Mean Index multivariate analysis to characterize the environmental niche of each species (i.e. OMI) [32]. Briefly, the OMI procedure generates ordination axes corresponding to the combination of environmental variables (here vegetation structure and cover) that are most relevant for the species under study, and provides a measure of the habitat conditions occupied by the species. Our two habitat parameters (vegetation structure and cover) were obtained at different sampling scales, hence, we carried out an OMI analysis at each scale (i.e. 60x60m and 1x1m). Each analysis produced a habitat niche position value (i.e. the mean habitat characteristics of species occurrence) and breadth (i.e. variance) for each of the four categories studied here, i.e. the two species in allopatric versus sympatric sites. We

assessed marginality (i.e. deviation from a random sample of available conditions) of niche position and breadth of a given category on an OMI axis through comparisons with distributions obtained performing 1000 random permutations followed by bootstrap two-tailed tests.

The niche positions of the four population categories (two species in allopatry versus in sympatry) on the first OMI axis (OMI1) were compared with linear mixed ANOVAs (package nlme), with the category as a fixed effect and site as a random effect, followed by Tukey post-hoc tests when relevant (package mulcomp, glht function). The same procedure was applied on a subsample of the data comprised of only sympatric sites, to test whether excluding allopatric habitats from the analyses would detect species divergence in sympatry.

Mice-habitat relationships assessed with home range data

Habitat at the HR scale was characterized with the 60x60m quadrats that covered an area corresponding to at least 70% of the HR. Such a coverage was reached for 80 of the estimated HRs (S1 Table). The four vegetation structure variables measured within a quadrat were weighted by the relative proportions of the HR UD covered. These data were then analyzed following the same procedure as described above.

Determinants of home range size variation

For the purpose of this analysis, we reduced the four variables describing vegetation structure into one corresponding to the first axis of a Principal Component Analysis (PCA). This axis represented 76% of total variance. We tested the influence of body size, sex, population density, habitat (i.e. PCA1), geography (i.e. allopatry vs sympatry) and species on log-transformed HR size. Our data showed spatial autocorrelation (Moran test, $p < 0.001$, library “spdep”), hence we applied the spatial simultaneous autoregressive error model estimation (sarlm model) in subsequent ANCOVA analyses. Our initial ANCOVA model comprised all factors as main effects and second and third order interactions with “species”, except for density which was included as a co-variable in the model. Preliminary analyses showed that density did not vary between species (KW, DF = 2, $\chi^2 = 1.72$, $p = 0.42$) or with the habitat parameter of the model (Spearman, $\rho = 0.06$, $p = 0.58$), and that body size did not differ between our sample of males and females (Anova, DF = 1,97, $F = 0.61$ $p = 0.44$). The most parsimonious model was obtained after sequential elimination of factors with non-significant effects (following [33]), and post-hoc checking that its AICc was significantly smaller to that of the initial model.

HR overlaps in a sympatric site

Because we did not know the species identity of mice during our field study, our selection of radiotracked mice could not be balanced. The between-species HR overlap analysis could eventually be performed for only one sympatric site (SA1), in which 6 *dilectus* (3 females and 3 males) and 14 *bechuanae* (9 females and 5 males) were radiotracked. Other sympatric sites contained too few radiotracked individuals of one species or the other to enable us to perform statistical tests. We computed three observed values: the mean overlap between any two *dilectus* HRs, the mean overlap between any two *bechuanae* HRs and the mean overlap between HRs of any two mice belonging to different species. To test the null hypothesis: “random overlap between species”, we determined all the possible partitions of 20 mice in a group of 6 (G6) and a group of 14 (G14). Because the degree of HR overlap between two mice could also depend on sex, we kept only the 12320 partitions (out of 38760) showing the observed sex ratios (i.e. 3 females and 3 males in G6 and 9 females and 5 males in G14). For each partition, we computed the mean overlap between two mice belonging to the same group (G6xG6 and G14xG14) or to different groups (G6xG14). Mean values are based on 15 (G6xG6), 91 (G14xG14) or 84 (G6xG14) observations. In this way, by considering the whole set of partitions, we built up three

theoretical distributions expected under the null hypothesis, to which we compared the three observed values mentioned above. As in any permutation test, the probability to reject the null hypothesis, i.e. obtaining a value equal to or more extreme than the observed value in each of the three tests, was computed as $P = 2(n_e+1)/n$ (bilateral test), where n_e is the number of these most extreme values and n is the total number of values ($n = 12320$).

Results

Variation of habitat preference within and between species

We compared the habitat characteristics of allopatric and sympatric mice of the two species at the population (site) and individual (HR) levels with three distinct OMI analyses. The first axes (i.e. OMI1) always captured a significant proportion of the habitat variation (>94%, Fig. 2), and results were consistent across analyses. These three axes had positive values for presence of grass and mouse visibility, and negative values for the presence of woody type vegetation and bare soil (Fig. 2). The habitat niche positions of the two species in allopatric sites were significantly different from a random sample of available habitats ($p < 0.05$), and from each other (respectively, at the site level, vegetation structure and cover, and at the HR level vegetation structure: $z = -4.41$, $z = -7.69$ and $z = 5.28$, $p < 0.001$). The niche position of allopatric *bechuanae* showed significant negative values (i.e. habitat characterized by more woody vegetation and presence of bare soil than that in a random sample of available habitats), while those of *dilectus* were significantly positive (i.e. habitats characterized by the presence of more grass and cover than in a random sample). Unlike allopatric sites, the niche position of individuals of the two species in sympatry did not differ from random expectations ($p > 0.05$). However, their positions differed from that of their allopatric counterparts. Indeed, in sympatry, *bechuanae* occurred in a habitat with higher mouse visibility and cover values (vegetation cover, $z = 3.39$, $p = 0.003$), but with similar values of vegetation structure (at the site and HR levels, Fig. 2) compared to its habitat in allopatry. In contrast, habitat characteristics of *dilectus* in allopatry and sympatry differed in the three analyses, as its habitat in sympatry was characterized by lower values of mouse visibility, cover and presence of grass than in allopatry (respectively, at the site level the vegetation structure and cover, at the HR level the vegetation structure: $z = -3.88$ $z = -3.84$ $z = -4.29$ $p < 0.001$, Fig. 2).

Considering only sympatric sites, the first OMI axes captured most of the data variation (>88%), and described a habitat gradient ranging from high values of bare soil and presence of trees (negative values of OMI1) to high values of grass, mouse visibility and presence of bushes (positive values of OMI1, Fig. 3). Despite the reduced power due to a smaller sample size (particularly for the HR level analysis), the results indicate that *bechuanae* occurs in micro-habitats characterized by more bare soil, woody vegetation and less mouse visibility than that of *dilectus*, although these differences (respectively at the site level, the vegetation structure and cover: $p = 0.03$ $p = 0.05$) were not strong (significance level adjusted for multiple testing $\alpha' = 0.025$; Fig. 3).

Variation of HR size within and between species

None of the first and second order interactions with species were significant predictors of HR size variation, indicating that the patterns described below were consistent across species. Males had larger HRs than females ($z = 2.37$, $p = 0.02$, Fig. 4, S2 Table) and population density and habitat did not significantly affect HR size (respectively, $z = -0.89$, $p = 0.37$ and $z = 1.66$, $p = 0.10$, S2 Table). Further, *bechuanae* had larger HRs than *dilectus* ($z = 3.40$, $p < 0.001$) both in allopatry and sympatry, although the HRs of both species were smaller in allopatry than in sympatry ($z = 2.82$, $p < 0.01$, Fig. 4, S2 Table).

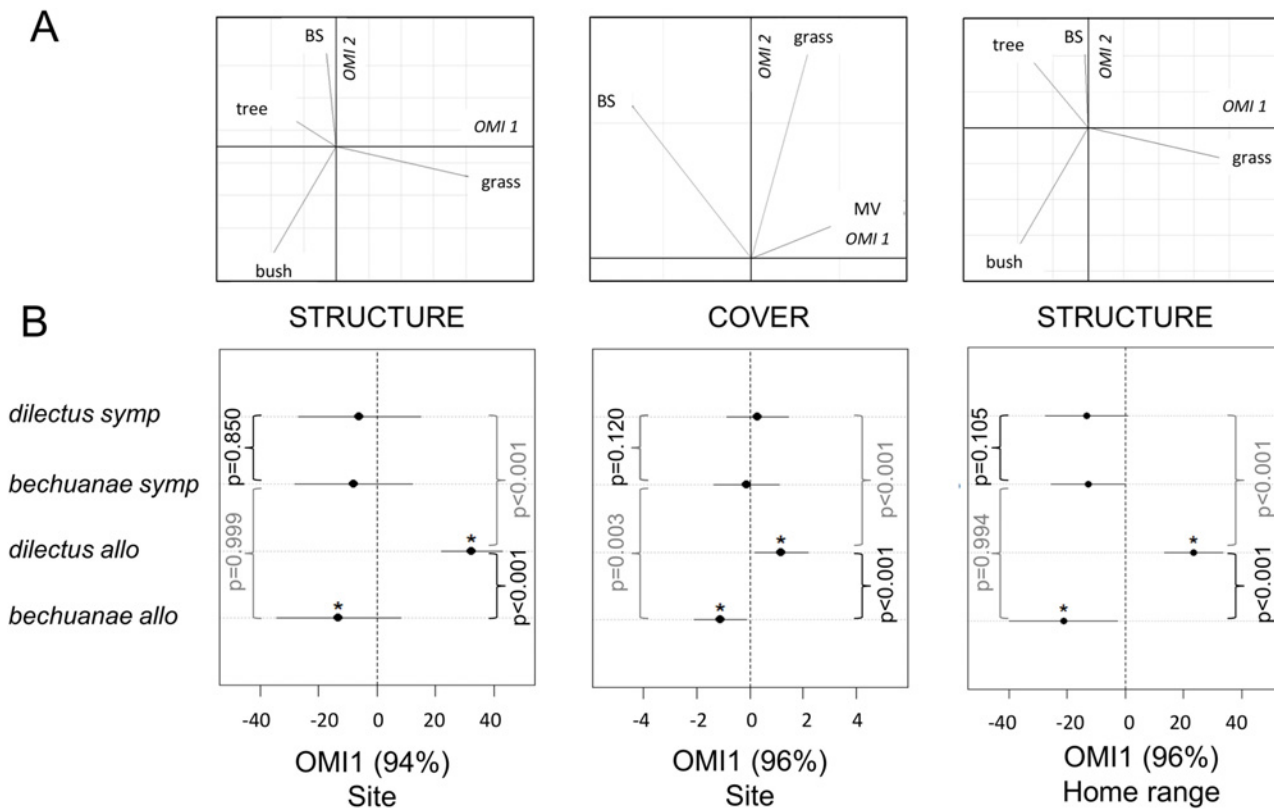


Fig 2. Habitat niche divergence in sympatry and allopatry. Habitat divergence between allopatric (allo) and sympatric (symp) populations of the two species as assessed with Outlying Mean Index (OMI) analyses. The upper row (A) shows the relative contribution of the different habitat variables: vegetation structure (tree, grass, bush and bare soil (BS)) and cover (bare soil (BS), grass and mouse visibility (MV)) to the first two OMI axes. The lower row (B) indicates the position (dot) and breadth (line) of each species niche along the first OMI axis (* when significantly different from random expectation). The p-values of Tukey tests are given for every pair comparison (black: inter-specific, grey: intra-specific).

doi:10.1371/journal.pone.0117750.g002

Patterns of overlap in a sympatric site

Overlaps of HRs between the two species were significantly lower than random expectations (observed value: 0.011 ± 0.048 ; permutation test $p < 0.01$), while they were higher than expected within *bechuanae* (observed value: 0.057 ± 1.265 ; $p < 0.01$), and not different from random within *dilectus* (observed value: 0.023 ± 0.052 ; $p > 0.5$, [S2 Fig](#)).

Discussion

Our study is among very few that attempted to disentangle the complex interaction between environment and competition in shaping character variation [23]. We focused on the spatial niche (i.e. habitat selection and HR size) of two sister species of striped mice whose distributions are mostly allopatric and characterized by distinct environmental conditions [11,12]. We assessed the influence of environmental variation and competition on habitat selection and HR size variation in an area where the distributions of the two species abut and where allopatric and sympatric populations can be compared under similar climatic conditions [22].

Earlier large scale investigations indicated that the environmental niche of the two studied species diverged: the habitats of *bechuanae* are dominated by warmer climates and drier open shrubland vegetation, while those of *dilectus* are characterized by wetter climates and grassland

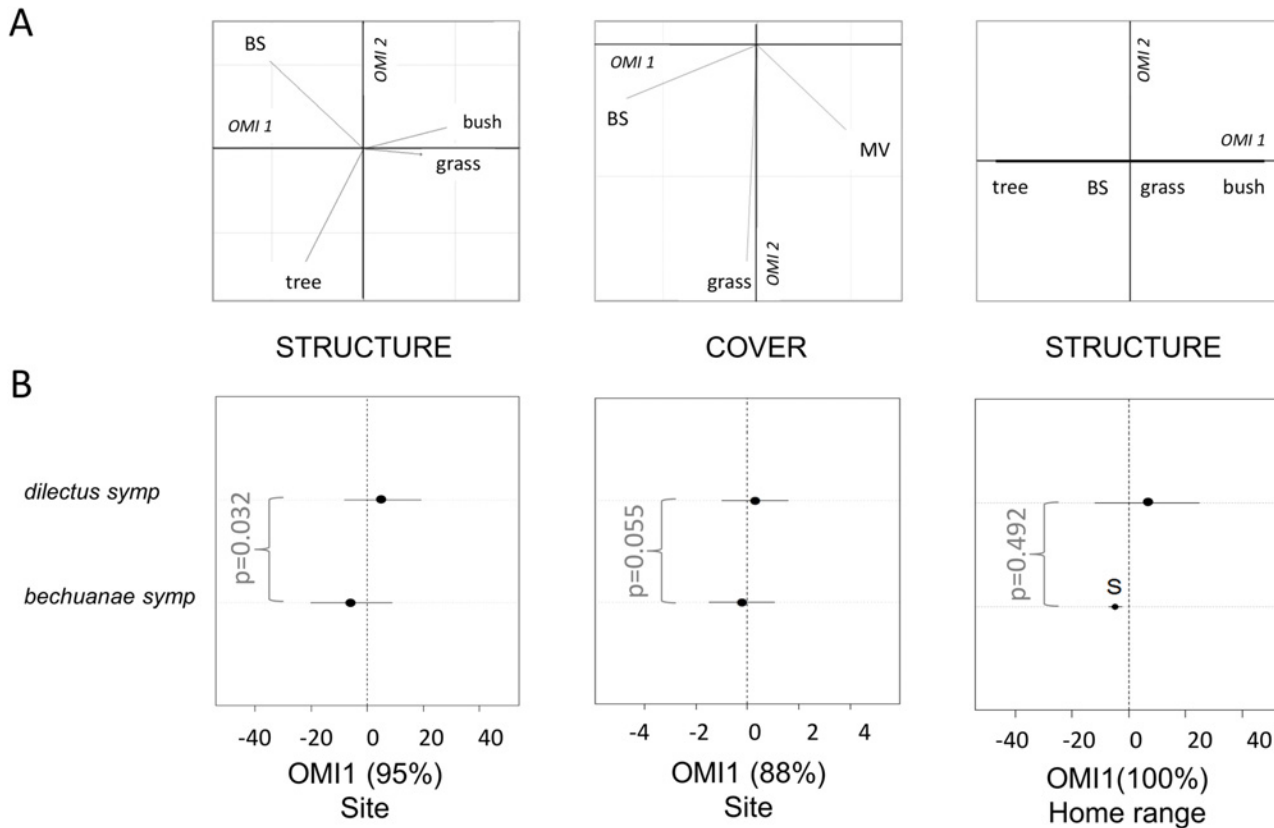


Fig 3. Details on habitat niche divergence in sympatry. Habitat divergence of the two species in sympatric sites assessed with Outlying Mean Index (OMI) analyses. See legend in Fig. 2. The p-values follow Wilcoxon tests.

doi:10.1371/journal.pone.0117750.g003

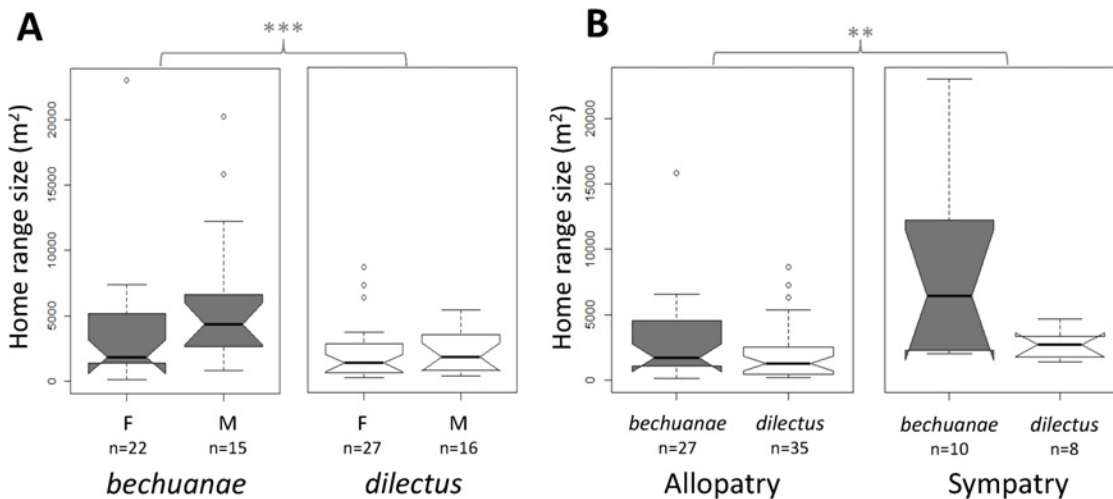


Fig 4. Home range size estimates. Home range size estimates (isopleth 0.95) across species (grey: *bechuanae*, white: *dilectus*), A: sex (F females and M males) and B: “geography” (** p<0.01, *** p<0.001 refers to Ancova results in S2 Table). Box-plots show the median (thick line), first and third quartiles. Non-overlapping notches are roughly equivalent to 95% confidence intervals.

doi:10.1371/journal.pone.0117750.g004

type vegetation, providing more cover [11,21,22]. Such beta scale studies are particularly relevant to address species niche characteristics over their entire range; however, they could suffer from confounding effects due to spatial autocorrelation of large scale environmental variables and are not expected to reveal micro-environmental heterogeneity [34], but see [35]. Nevertheless, using an alpha approach, the present study confirms habitat niche divergence at a fine scale and highlights a role for both environmental variation and competition in shaping the spatial niche of *bechuanae* and *dilectus* in sympatry.

Niche divergence

Habitat

Sister species are expected to have similar niches if they retain ancestral characteristics (niche conservatism, [36]), or when they evolve under similar conditions [37]. In all cases, contact or secondary sympatry between species sharing similar niches are expected to trigger character displacement [8,35]. Earlier studies of the striped mouse environmental niche indicated that evolution in allopatry took place under different environmental conditions [11,21], and that divergent adaptation may facilitate coexistence. The present study confirms divergence in habitat selection by the two species at the margins of their distributions but also indicates that the available habitat in sympatry is more similar to that of *bechuanae* in allopatry (i.e. less cover and more woody vegetation) than that of *dilectus*. Nevertheless, the latter still selects micro-habitats with more cover and less woody vegetation than *bechuanae*, confirming micro-habitat partitioning in sympatry as suggested by preliminary observations [22]. Such differences in habitat preference, consistent over the entire species range including its margins and sympatric zones, together with the largely allopatric distribution of the species, support evolution under different selective pressures in allopatry (i.e. adaptation), and a more recent secondary contact where these preferences are still expressed. Partition of the habitat niche could thus result in lower interspecific competition pressures facilitating co-existence [38,39]. Nevertheless our study indicates that habitat divergence in sympatry is tenuous compared to that in allopatry. Further, the habitat available in sympatry differed significantly from that in allopatry for *dilectus*, suggesting that the latter invaded the range of *bechuanae* and that coexistence occurs in areas to which *dilectus* might be less adapted.

Home Range

Lesser habitat partition in sympatry is expected to induce competition which we assessed comparing HR size variation, a trait known to be influenced by habitat features [16] and interspecific interference [40]. We found differences in HR size between the species: *dilectus* having smaller HRs than *bechuanae*. These differences exist despite sexual dimorphism in HR size (i.e. larger in males than females), in both species, that could relate to behavioural [41,42] and physiological [16,43] sex differences.

Our study did not address the precise mechanisms of HR divergence; however, based on inference from the literature, we may expect that, like other species, striped mice adjust their HR size to available cover or shelter (e.g. [16] on the wood mouse) or to visibility of potential predators (e.g. [44] on roe deer). Such patterns are consistent with our observations that, the species showing preference for habitats with cover, *dilectus*, also has smaller HRs compared to *bechuanae* which selects habitats with more wood and less cover. Larger HRs may also provide access to patchily located shelters from predators [45], which may be the case for *bechuanae* which selects open shrubland type habitats. Differences in HR size may also indicate differences in food distribution, since smaller HRs were proposed to reflect more concentrated food distribution in other studies [44,46–49]. Surprisingly, we did not detect a significant influence of vegetation

structure on HR size variation. Possible explanations might be that, either this variable only has an indirect effect on HR size (see above), or to lower resolution due to small sample size.

Character displacement

Differences in habitat preferences may facilitate coexistence between *bechuanae* and *dilectus*. However, as indicated above, sympatry occurs in habitats that are less favorable for *dilectus* and our study suggests that species segregation in sympatry may not be complete. Patterns of HR size variation in allopatry versus sympatry also suggest that competition may occur. Indeed, both species had a significant increase in their HR size in sympatry as compared to allopatry. Although we cannot exclude that such variation could be consistent with habitat variation as far as *dilectus* is concerned, this argument may not hold for *bechuanae* whose preferred habitat in allopatry and sympatry is similar.

A larger HR size in sympatry may reveal inter-species intolerance and competition [17,23,40]. In our study, larger HRs in sympatry compared to allopatry, at least in *bechuanae*, could be a response to competition and a strategy aimed at limiting costly interactions with the other species through character displacement [40]. Alternatively, it could be a strategy to occupy most of the available resources (e.g. nest sites). Patterns of HR overlap in our study suggest that our first hypothesis may be true, as *bechuanae* showed more HR overlaps than expected with members of the same species, while between species overlaps were lower than expected under random predictions.

Micro-habitat selection and space partition are expected to be adaptive responses to reduce competition [17,18,50]. Here, despite different habitat preferences, habitat segregation is tenuous in sympatry, resulting in *bechuanae* enlarging its HR possibly to avoid *dilectus*, making detours, or to control a larger number of shelters to outcompete *dilectus*.

Conclusion

It was argued that ecological complexity was not considered often enough in assessments of mechanisms of coexistence [9], and that evidence for character displacement resulting from species interference is rare [4]. Our study provides valuable field data in an interesting study model allowing to compare the spatial niche characteristics of two species in a relatively homogeneous sympatric and allopatric environment (a common garden setting). Furthermore, the alpha scale investigation, together with an earlier beta scale one [11,21,22], provides a comprehensive picture of how environmental heterogeneity and interference competition could shape the spatial niche of two sister species and influence patterns of coexistence. Future studies should include mechanistic experimental approach to address competition between the two species and determine the proximal mechanisms (e.g. the impact of competition on the species fitness) shaping the species range limits and patterns of co-existence.

Supporting Information

S1 Fig. Experimental design. A: An example of distribution of allopatric and sympatric sites (SO1-SO6) within Soetdoring Nature Reserve. B: Distribution of the quadrats used for habitat assessment (vegetation structure and cover) around the trap lines.

(TIF)

S2 Fig. Three theoretical distributions of the mean volumes of interaction within HR overlaps. From left to right: distributions of intra-species overlap values within *dilectus* (A) and *bechuanae* (B) and between the species (C). The red lines indicate position of observed mean values.

(TIF)

S1 Table. HR estimates sample size. Number of HR estimates per species and sex in allopatric and sympatric sites, and size of the subsample for which the habitat was characterized. (XLSX)

S2 Table. Factors influencing HR size variation. Results of the initial and minimal ANCOVA models. The models (sarlm residual, see text), testing factors that may influence HR size variation: habitat (PCA 1), sex, geography (allopatry vs sympatry), body size and population density. Bold p-values indicate significant effects. (XLSX)

Acknowledgments

We are grateful for discussion with or help from: P. Caminade, M. Perriat-Sanguinet, the Succulent Karoo Research Station team, Y. Latour, O. Gimenez, L.-M. Chevin, S. Chamaille, J. Britton-Davidian, the reserve personnel, and FreePascal compiler (www.freepascal.org). This study was performed with permits from the Free State and North West Province reserve authorities (n°01/15700, 01/11262). ISEM 2014/216.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: CMSD GG. Performed the experiments: CMSD GG JW CR JP JJP NA. Analyzed the data: CMSD GG CM SB. Contributed reagents/materials/analysis tools: CMSD GG NP JW NA. Wrote the paper: CMSD GG CM NP. Conceived and wrote the general project and raised funding: NP GG.

References

1. Dayan T, Simberloff D (2005) Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8: 875–894. Available: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x>. Accessed 2013 August 6.
2. Brown W, Wilson E (1956) Character displacement. *Systematic Zoology* 5: 49–64.
3. Grant PR (1972) Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 39–68.
4. Stuart YE, Losos JB (2013) Ecological character displacement: glass half full or half empty? *Trends in Ecology & Evolution* 28: 402–408. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23537690>. Accessed 7 August 2013. doi: [10.1111/1365-2656.12336](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12336) PMID: [25637388](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25637388/)
5. Pfennig DW, Pfennig KS (2012) Evolution's wedge competition and the origins of diversity Berley, California. doi: [10.1016/S2214-109X\(15\)70024-0](https://doi.org/10.1016/S2214-109X(15)70024-0) PMID: [25638812](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25638812/)
6. Grant PR, Grant BR (2006) Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313: 224–226. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16840700>. Accessed 2012 November 6. PMID: [16840700](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16840700/)
7. Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31: 343–358. Available: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/221736>. Accessed 2013 August 23.
8. Violle C, Nemergut DR, Pu Z, Jiang L (2011) Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters* 14: 782–787. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21672121>. Accessed 2013 December 14. doi: [10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x) PMID: [21672121](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21672121/)
9. Goldberg EE, Lande R (2006) Ecological and reproductive character displacement on an environmental gradient. *Evolution* 60: 1344–1357. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16929652>. PMID: [16929652](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16929652/)
10. Case TJ, Taper ML (2000) Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the co-evolution of species' borders. *The American Naturalist* 155: 583–605. PMID: [10777432](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10777432/)
11. Du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthee CA (2012) Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 75–86. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/221736>

- nlm.nih.gov/pubmed/22728170. Accessed 2012 November 7. doi: [10.1016/j.ympcv.2012.05.036](https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2012.05.036) PMID: [22728170](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22728170/)
12. Rambau RV, Robinson TJ, Stanyon R (2003) Molecular genetics of *Rhabdomys pumilio* subspecies boundaries: mtDNA phylogeography and karyotypic analysis by fluorescence in situ hybridization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 564–575. Available: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1055790303000587>. Accessed 2012 November 16. PMID: [12927139](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12927139/)
 13. Lopez-Darias M, Schoener TW, Spiller DA, Losos JB (2012) Predators determine how weather affects the spatial niche of lizard prey: exploring niche dynamics at a fine scale. *Ecology* 93: 2512–2518. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23431582>. PMID: [23431582](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23431582/)
 14. Powell RA, Mitchell MS (2012) What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93: 948–958. Available: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-S-177.1>. Accessed 2012 November 4.
 15. Schoener T (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27–39. PMID: [17779277](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17779277/)
 16. Godsall B, Coulson T, Malo AF (2013) From physiology to space use: energy reserves and androgenization explain home-range size variation in a woodland rodent. *Journal of Animal Ecology* 83: 126–135. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23931095>. Accessed 2013 December 16. doi: [10.1111/1365-2656.12116](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12116) PMID: [23931095](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23931095/)
 17. Arakaki S, Tokeshi M (2011) Analysis of spatial niche structure in coexisting tidepool fishes: null models based on multi-scale experiments. *Journal of Animal Ecology* 80: 137–147. doi: [doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01749.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01749.x) PMID: [20796205](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20796205/)
 18. MacArthur R, Recher H, Cody M (1966) On the relation between habitat selection and species diversity. *The American naturalist* 100: 319–332.
 19. Ackerly D, Schwilk D., Webb C. (2006) Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology* 87: 50–61. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16922302>.
 20. Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99: 377–390.
 21. Meynard CN, Pillay N, Perrigault M, Caminade P, Ganem G (2012) Evidence of environmental niche differentiation in the striped mouse (*Rhabdomys* sp.): inference from its current distribution in southern Africa. *Ecology and Evolution* 2: 1008–1023. Available: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3399166&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>. Accessed 2012 November 26. doi: [10.1002/ece3.219](https://doi.org/10.1002/ece3.219) PMID: [22837845](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22837845/)
 22. Ganem G, Meynard CN, Perrigault M, Lancaster J, Edwards S, et al. (2012) Environmental correlates and co-occurrence of three mitochondrial lineages of striped mice (*Rhabdomys*) in the Free State Province (South Africa). *Acta Oecologica* 42: 30–40. Available: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X12000045>. Accessed 2012 December 19.
 23. Mikami OK, Kawata M (2002) The effects of individual interactions and habitat preferences on spatial structure in a grassland bird community. *Ecography* 25: 200–214. Available: <http://www.blackwell-synergy.com/links/doi/10.1034/j.1600-0587.2002.250208.x>.
 24. Schradin C (2004) Territorial defense in a group-living solitary forager: who, where, against whom? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 439–446. Available: <http://www.springerlink.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1007/s00265-003-0733-x>. Accessed 2012 November 2.
 25. Mucina L, Rutherford M (2006) *The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria, South Africa.
 26. Stapp P, Van Horne B (1997) Response of Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) to shrubs in short-grass prairie: linking small-scale movements and the spatial distribution of individuals. *Functional Ecology* 11: 644–651.
 27. Worton BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164–168.
 28. Börger L, Franconi N, De Michele G, Gantz A, Meschi F, et al. (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology* 75: 1393–1405. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17032372>. Accessed 2013 August 8. PMID: [17032372](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17032372/)
 29. Seidel K (1992) *Statistical properties and applications of a new measure of joint space use for wildlife*. University of Washington, Seattle, USA.
 30. Benhamou S, Valeix M, Chamaillé-Jammes S, Macdonald DW, Loveridge AJ (2014) Movement-based analysis of interactions in African lions. *Animal Behaviour* 90: 171–180. Available: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347214000645>. Accessed 2014 March 21.
 31. R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. doi: [10.1016/j.neuroimage.2011.01.013](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.01.013) PMID: [21238596](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21238596/)

32. Doledec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81: 2914–2927.
33. Zar J (1999) *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Ryu T, Snaveley S, editors. Prentice-Hall. Upper Saddle River, USA.
34. Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17850335>. Accessed 2014 May 23. PMID: 17850335
35. McCormack JE, Zellmer AJ, Knowles LL (2010) Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation? Insights from tests with niche models. *Evolution* 64: 1231–1244. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19922442>. Accessed 2014 May 23. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00900.x PMID: 19922442
36. Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265–1267. Available: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.285.5431.1265>. Accessed 2014 May 26. PMID: 10455053
37. Losos JB (2011) Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution* 65: 1827–1840. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21729041>. Accessed 2014 June 3. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01289.x PMID: 21729041
38. Schluter D, Mcphail JD (1992) Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American naturalist* 140: 85–108. doi: 10.1086/285404 PMID: 19426066
39. Lira A, Souza A, Silva Filho A, Albuquerque C (2013) Spatio-temporal microhabitat use by two co-occurring species of scorpions in Atlantic rainforest in Brazil. *Zoology* 116: 182–185. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23664851>. Accessed 2013 November 1. doi: 10.1016/j.zool.2013.01.002 PMID: 23664851
40. Trombulak SC (1985) The influence of interspecific competition on home range size in chipmunks (*Eutamias*). *Journal of Mammalogy* 66: 329–337.
41. Clutton-Brock TH (1989) Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London* 236: 339–372. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2567517>. PMID: 2567517
42. Schradin C (2006) Whole-day follows of striped mice (*Rhabdomys pumilio*), a diurnal murid rodent. *Journal of Ethology* 24: 37–43. Available: <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10164-005-0158-2>. Accessed 2012 December 19.
43. Schradin C, Scantlebury M, Pillay N, König B (2009) Testosterone levels in dominant sociable males are lower than in solitary roamers: physiological differences between three male reproductive tactics in a sociably flexible mammal. *The American Naturalist* 173: 376–388. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19199528>. Accessed 2012 November 12. doi: 10.1086/596535 PMID: 19199528
44. Tufto J, Andersen R, Linnell J (1996) Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* 65: 715–724.
45. Holmes W (1991) Predator risk affects foraging behaviour of pikas: observational and experimental evidence. *Animal Behaviour* 42: 111–119.
46. Schradin C, Pillay N (2005) Intraspecific variation in the spatial and social organization of the african striped mouse. *Journal of Mammalogy* 86: 99–107.
47. Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, et al. (2010) Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour* 79: 195–203. Available: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347209004965>. Accessed 2012 November 4.
48. Stradiotto A, Cagnacci F, Delahay R, Tioli S, Nieder L, et al. (2009) Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *Journal of Mammalogy* 90: 704–714.
49. Jonsson P, Hartikainen T, Koskela ESA (2002) Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation. *Evolutionary Ecology* 16: 455–467.
50. Hawes ML (1977) Home range, territoriality, and ecological separation in sympatric shrews, *Sorex vagrans* and *Sorex obscurus*. *Journal of Mammalogy* 58: 354–367.

Appendix

Figure S1

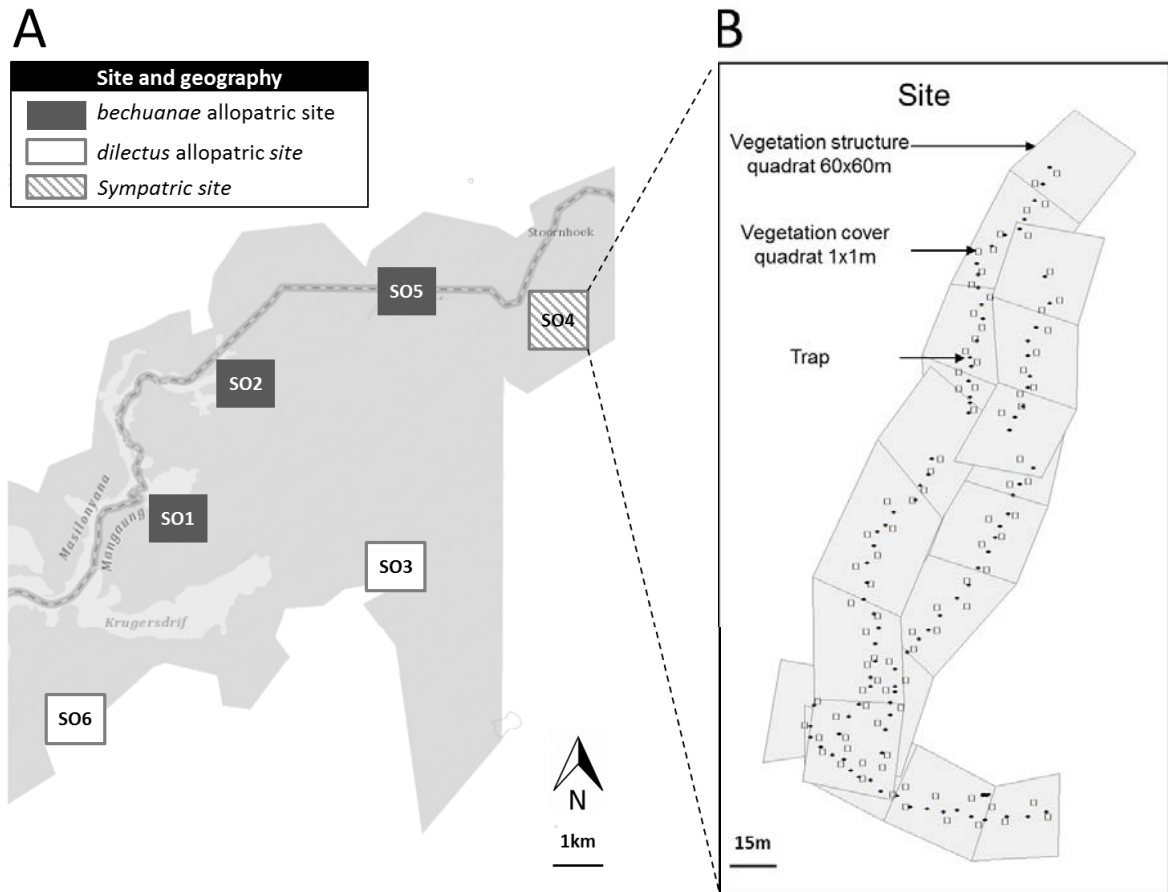


Figure S1. Experimental design.

A: An example of distribution of allopatric and sympatric sites (SO1-SO6) within Soetdoring Nature Reserve. B: Distribution of the quadrats used for habitat assessment (vegetation structure and cover) around the trap lines

Figure S2

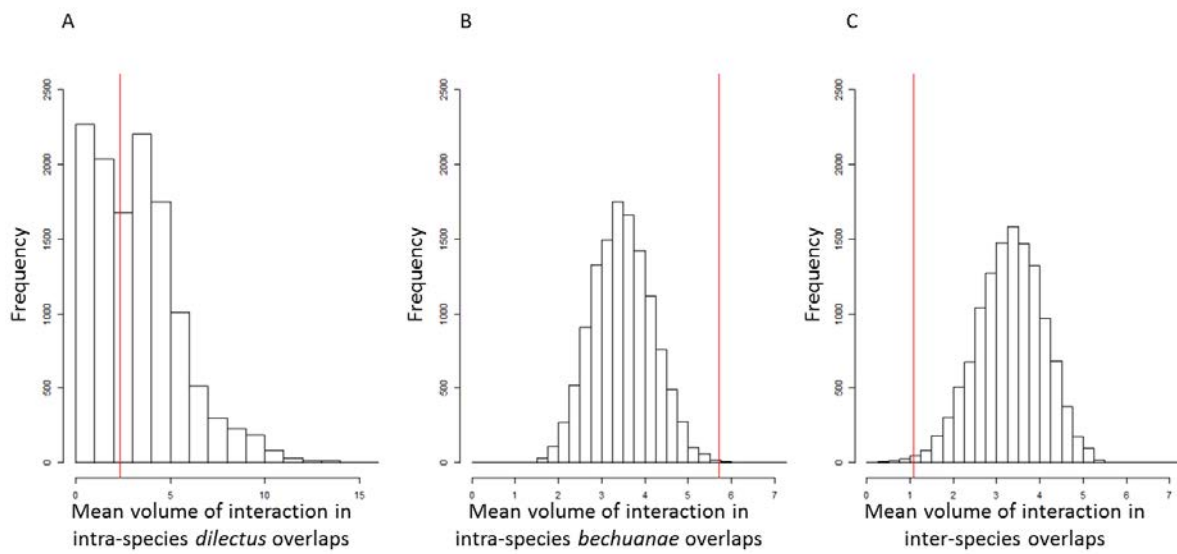


Figure S2. Three theoretical distributions of the mean volumes of interaction within HR overlaps.

From left to right: distributions of intra-species overlap values within *dilectus* (A) and *bechuanae* (B) and between the species (C). The red lines indicate position of observed mean values.

Table S1

Table S1. HR estimates sample size.

Number of HR estimates per species and sex in allopatric and sympatric sites, and size of the subsample for which the habitat was characterized.

		number of home ranges estimated			
		<i>bechuanae</i>		<i>dilectus</i>	
geography	sex	total	with habitat characterization	total	with habitat characterization
allopatry	M	15	12	14	12
	F	19	15	25	23
sympatry	M	6	3	5	4
	F	11	7	6	4
	sum	51	37	50	43

Table S2

Table S2. Factors influencing HR size variation.

Results of the initial and minimal ANCOVA models. The models (sarlm residual, see text), testing factors that may influence HR size variation: habitat (PCA 1), sex, geography (allopatry vs sympatry), body size and population density. Bold p-values indicate significant effects.

Model		Explanatory variable	Effect type	Estimate	SE	Wald's Z	p-value
initial model	log(HR)~	intercept		6.15	1.46	4.20	<0.001
AICc:232.02		species	categorical (2 levels)	-1.18	2.23	-0.53	0.598
df: 15		sex	categorical (2 levels)	0.28	0.23	1.23	0.218
R ² : 0.48		habitat	continuous	0.02	0.02	1.28	0.202
n=80		geography	categorical (2 levels)	1.14	0.70	1.62	0.105
		body size	continuous	0.07	0.16	0.41	0.679
		density	continuous	-6.45	8.57	-0.75	0.452
		species x body size	mixt	0.29	0.24	1.2	0.229
		species x sex	categorical (4 levels)	0.16	0.35	0.47	0.639
		species x habitat	mixt	0.003	0.02	0.14	0.892
		species x geography	categorical (4 levels)	-0.88	0.79	-1.11	0.265
		species x geography x habitat	mixt	-0.02	0.04	-0.58	0.563
minimal model	log(HR)~	intercept		6.72	0.27	25.32	<0.001
AICc:216.87		species	categorical (2 levels)	1.2	0.35	3.40	<0.001
df: 7		sex	categorical (2 levels)	0.4	0.17	2.37	0.018
R ² : 0.44		habitat	continuous	0.01	0.01	1.66	0.096
n=80		geography	categorical (2 levels)	0.85	0.30	2.82	0.005

Chapitre 2

**Niche alimentaire : comparaison entre
R.bechuanae et *R.d.dilectus* le long
d'un gradient environnemental et en
zones de coexistence**

1/ Sélection des habitats, comportement spatial et niche alimentaire

Dans le chapitre précédent, nous avons souligné le caractère adaptatif de la sélection différentielle des habitats entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, sélection maintenue à fine échelle et pouvant expliquer les comportements spatiaux des individus. Or, la sélection des habitats et le comportement spatial d'une espèce peuvent être intimement liés à la dimension alimentaire (i.e. régime alimentaire et comportement d'approvisionnement). En effet, l'abondance et la qualité de la ressource alimentaire sont des facteurs prépondérants dans la distribution spécifique (exemple de la distribution dans le temps et dans l'espace des fauvettes en fonction de l'abondance d'arthropodes Johnson & Sherry, 2001).

A plus fine échelle, les individus peuvent ajuster leur comportement spatial en fonction de leurs besoins physiologiques et de leurs stratégies d'approvisionnement en nourriture. Ainsi, la disponibilité et la qualité de la ressource alimentaire déterminent la taille du domaine vital chez le chevreuil (Tufto, Andersen, and Linnell 1996) ou encore chez l'élan pour lequel les individus augmentent leur domaine vital à la recherche de nourriture abondante mais peu nutritive en hiver (van Beest et al. 2011). Chez *R.bechuanae* et *R.d.dielctus*, nous avons suggéré, dans le chapitre 1, l'importance (indirecte) de la sélection des habitats dans les différences spécifiques de la taille du domaine vital, pouvant révéler des stratégies d'approvisionnement en nourritures différentes. Ainsi, le petit domaine vital *R.d.dilectus* (comparativement à *R.bechuanae*) pourrait s'expliquer par la présence de nourriture abondante distribuée de façon homogène dans le grassland.

2/ Plasticité de la dimension alimentaire ?

Dans ce chapitre, je m'intéresse à la dimension alimentaire de la niche (ou niche alimentaire) qui, malgré une stabilité supposée au sein des niveaux trophiques (e.g. herbivores versus carnivores), peut présenter des variations à plus fine échelle (Boecklen et al. 2011). Par exemple chez les espèces omnivores se nourrissant d'une large gamme de ressources, des différences alimentaires peuvent être décrites entre populations, comme chez l'homme, où les différences du régime alimentaire entre populations peuvent entraîner des différences physiologiques de par un changement de la flore intestinale (Gerbault et al. 2011). Cette plasticité à fine échelle peut avoir de lourdes conséquence

sur la survie et le succès reproducteur des individus (Maklakov et al. 2008; Boecklen et al. 2011).

3/ Régime alimentaire et coexistence : partitionnement de la niche ou compétition?

Le contact entre deux espèces sœurs après une radiation écologique en allopatrie peut entraîner une compétition interspécifique (si la divergence n'est pas suffisante, Chesson, 2000; Grant, 1972, Chapitre 1). La ressource alimentaire étant un facteur essentiel à la survie et la reproduction des individus, elle est l'une des dimensions de la niche la plus étudiée dans un contexte de compétition. En effet, la coexistence peut être maintenue par un partitionnement de la niche alimentaire (e.g. déplacement de caractère écologique sur le régime alimentaire chez les « parrot tits » , Hogstad 1978), parfois associé à des changements morphologiques (e.g. changement de la taille et forme du bec chez les pinsons de Darwin, Grant and Grant 2006) et/ou comportementaux (Husar 1976).

Cependant, le partitionnement de la niche alimentaire peut être incomplet, entraînant un chevauchement du régime alimentaire entre espèces sœurs en sympatrie (e.g. pinsons de Darwin, De León et al., 2014). Dans ce cas, la coexistence des espèces peut être maintenue via des variations spatio-temporelles de l'environnement : l'hypothèse étant que le chevauchement de la niche alimentaire ne s'effectue que lorsque les ressources alimentaires sont abondantes (dans le temps et/ou dans l'espace), tandis que lorsque les ressources sont limitantes, les espèces se spécialisent, réduisant ainsi le chevauchement de niche (Miyazaki, Tainaka, Togashi, Suzuki, & Yoshimura, 2006 mais voir Robinson and Wilson 1998). Ainsi, même si un déplacement de caractère sur le régime alimentaire se produit (accompagné ou non d'un déplacement de caractère morphologique), ce dernier peut être temporaire (e.g. à une saison) et il est important de prendre en compte les variations spatio-temporelles dans les mécanismes de coexistence (De León et al. 2014).

4/ Etude chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*

Le but de ce chapitre est de déterminer si la niche alimentaire est différente entre les deux espèces sœurs, ainsi que d'appréhender le rôle de l'environnement (habitat et saison) à fine échelle et de la sympatrie sur les variations possibles de cette niche. Le genre *Rhabdomys* est décrit comme étant omnivore : les souris se nourrissant

principalement de graines mais aussi de fruits, racines, herbes et parfois d'insectes et petits invertébrés (Abu Baker and Brown 2011). Le caractère généraliste du régime alimentaire chez *Rhabdomys* suggère une variation importante de cette dimension le long d'un gradient environnemental.

J'ai estimé le régime alimentaire des deux espèces via l'analyse isotopique (isotopes du carbone $\delta^{13}\text{C}$ et de l'azote $\delta^{15}\text{N}$) des poils d'individus provenant de plusieurs populations à deux saisons et le long d'un gradient environnemental (déterminé par la structure des habitats occupés pour chaque individu). Cette méthode est non-invasive et, même si elle ne permet pas de décrire avec précision le régime alimentaire, elle permet néanmoins d'appréhender la proportion de plantes C3 et C4 (de par l'isotope $\delta^{13}\text{C}$) ainsi que le niveau trophique des individus testés (via la valeur de l'isotope $\delta^{15}\text{N}$). En effet, les plantes C3 sont caractéristiques des arbustes et ligneux alors que les C4 sont des herbacées, cette différence nous rappelant bien la sélection différentielle des habitats entre nos espèces du chapitre 1.

Si le régime alimentaire des souris est variable en fonction des ressources disponibles (C3/C4) le long du gradient environnemental, les deux espèces sœurs pourraient présenter le même régime alimentaire en sympatrie. Si tel est le cas, et si la nourriture est limitante, la compétition interspécifique devrait être importante, qu'elle soit par exploitation ou par interférence directe (comportements agonistiques). J'ai donc aussi étudié le potentiel de compétition des deux espèces via des rencontres intra-sexuelles, entre homospécifiques et hétérospécifiques issues de populations allopatriques.

Les principaux résultats de ce chapitre soulignent l'importance de l'environnement dans i) la différence en allopatrie et ii) la similitude en sympatrie des signatures isotopiques entre les deux espèces. En cohérence avec les habitats sélectionnés par les deux espèces en allopatrie, la signature isotopique en carbone et azote est plus élevée chez *R.d.dilectus*, occupant des habitats herbacées, humides, caractéristiques des plantes C4, alors que *R.bechuanae* se nourrit davantage de plantes C3 caractéristiques des ligneux composant son habitat. De plus, l'article suivant souligne la plasticité de ce trait, variable avec la saison chez *R.bechuanae* et chez les femelles en général, ainsi qu'avec la géographie pour *R.d.dilectus* chez lequel il est observé un changement des signatures $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$, les rendant similaires à celles de *R.bechuanae* en sympatrie (zones dans lesquelles les plantes C4 sont plus rares qu'en allopatrie pour *R.d.dilectus*). Malgré un

chevauchement de la niche alimentaire en sympatrie, je n'ai pas décelé de changement comportemental significatif entre des rencontres hétérospécifiques et homospécifiques en conditions de compétition alimentaire. Plusieurs mécanismes peuvent alors expliquer ce chevauchement de la niche alimentaire en zones de coexistence : par exemple, une variation spatio-temporelle de la ressource alimentaire, non limitante par endroits (peut-être due à la ségrégation spatiale montrée dans le chapitre 1) et/ou période, pourrait permettre la persistance des deux espèces sans laisser le temps d'une exclusion compétitive. Enfin, il est important de bien considérer les limites de la méthode choisie, ne permettant pas une description complète du régime alimentaire. Ainsi, les souris pourraient présenter une même signature isotopique tout en présentant une différence fine de leur régime alimentaire, non décelable ici.

Article 2 : Diet niche responses to environmental variation and species interference: the case of two sister species of *Rhabdomys*.
En preparation

Diet niche responses to environmental variation and species interference: the case of two sister species of *Rhabdomys*.

Claire M.S Dufour^{1,2,+}, Léa Fontaine¹, Neville Pillay², Guila Ganem^{1,2,+}

¹ Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier UMR5554 (Université Montpellier, CNRS, IRD, EPHE), Campus Triolet, CC065, 34095 Montpellier, France

² School of Animal, Plant and Environmental Science, University of the Witwatersrand, P/Bag 3, 2050 Wits, South Africa

+ Corresponding authors

claire.dufour@univ-montp2.fr

guila.ganem@univ-montp2.fr

Introduction

How organisms respond to environmental changes is one of the main questions in ecology and evolution (Parmesan 2006; Van der Putten 2012). Environmental change may directly influence resource availability and/or quality, and the food resource is among the most important ones (e.g. plants, basal resource of animal food web; Burkle & Alarcón, 2011).

The diet of an organism is composed of preferred and less preferred items and may depend on temporal variation in availability and/or quality of these items. For example lions feed massively on nutritionally rich and easy to catch termite alates when available (Robinson and Wilson 1998), and rodent females may supplement their diet with snails or arthropods during the reproduction phase (Skinner and Chimimba 2005). These diet variations may have important repercussions on the survival and the reproduction of organism (Maklakov et al. 2008; Boecklen et al. 2011). Hence, diet requirements might influence species distribution and abundance (Johnson and Sherry 2001) as well as individual space use (Tufto, Andersen, and Linnell 1996; van Beest et al. 2011). For example, predators follow their prey migration, as lions follow buffalos or gnus, bird abundance and occupation of certain sites would vary with arthropod biomass (Johnson and Sherry 2001), while, at a finer scale, home range size can increase when food quality decreases (such as for the moose *Alces alces*, van Beest et al., 2011).

Further, diet divergence under environmental change might lead to speciation processes, often in parallel with habitat (Nosil, Harmon, and Seehausen 2009), morphological (Hori 1993; Grant and Grant 2006) and/or behavioral (Husar 1976) divergences. For example, considering the adaptive radiation in cichlid fishes, the different species present a specialization of their diet, associated with habitat segregation

and a diversification of their feeding apparatus in sympatry (Hori 1993; Kocher 2004). In this example, species with overlapping diet diverged in sympatry through an ecological character displacement to avoid competition (Chesson 2000; Kocher 2004).

Despite the large number of studies on diet niche partitioning, diet overlap between sister species may occur in sympatry. Such overlap in sympatry could induce competition by exploitation (as shown in the previous example) and/or by interference for limited resources (agonistic behaviors Pieman & Robinson, 2011) or can be maintained by spatiotemporal variation in food abundance and/or quality (Robinson and Wilson 1998; De León et al. 2014).

Species interference for a limited food resource could induce direct agonistic interactions between species (reviewed in Pieman & Robinson, 2011). For example, when the herring gulls and the great black-backed gulls co-occurred, the two species shared the same diet niche (consuming especially crabs) resulting in species competition and aggressive interactions initiated by the great black backed gulls (Rome and Ellis 2004). Such aggressive interference suppresses the ability of herring gulls to feed in foraging zones of the great black-backed gulls resulting in spatial segregation between the species (Rome and Ellis 2004). The interspecific competition may then lead to the exclusion of the subordinate species or changes in its diet (Amarasekare 2002).

Following the hypothesis of Tilman & Pacala (1993), the diet niche overlap between sister species may also be maintained in sympatry due to spatial (Miyazaki et al. 2006) and/or temporal variation of the food resource. Indeed, under a high rate of temporal and/or spatial variation of the food resource, the two species densities are maintained at a relative low level that does not allow a competitive exclusion. For example, the Darwin finches radiation is the most famous to illustrate diet based radiation, associated with beak size and shape divergence in sympatry (Grant and Grant

2006); however, a recent study revealed that four sympatric species present a plastic diet niche that overlaps to a large extent when the preferred resource is abundant (in space and/or in time, De León et al. 2014). Hence, the coexistence between these “imperfect generalist” species is facilitated by temporal (or spatial) variation of the abundance and quality of the food, that lead alternating of specialist and more generalist diets (Robinson and Wilson 1998). This counterintuitive effect of the shared diet performed by species whose present divergence in their phenotype linked to diet (i.e. Liem’s paradox) was discussed by Robinson & Wilson (1998).

To sum up, the consideration of only one time or space window is not sufficient to estimate the reaction norm of the diet niche. Furthermore, even if a species presents a morphological specialization linked to a diet, these specializations of certain traits do not allow characterizing precisely its diet niche which may vary with the abundance and the accessibility of the resource (Robinson and Wilson 1998).

The estimation of the diet niche has evolved thanks to the development of new technics. Indeed, while the observation of the feces did not allow individual identification, the stomatal identification needed to kill the individuals, and the direct foraging behavior observations on the field did not allow to consider a lot of replicated; the arrival of the isotopic analysis revolutionized the diet niche studies over the past decade (Boecklen et al. 2011). The isotopic analysis is a non-invasive method that allows individual identification as well as a high number of tested individual (this number is limited “only” by the number of trapped individuals and the price of the analysis, Boecklen et al. 2011). This method is based on the isotopic signature of the carbon and the nitrogen ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) contained in any tissue (hair, teeth, organ ect) following the principle of “you are what you eat (plus a few per mil)” of DeNiro (1976). The isotopes

are incorporated in organism tissue from the food characterized by a particular isotopic signature (i.e. the proportion of heavy and light isotope). Even if the isotopic signature of the tissue (e.g. hair) may not allow to determine precisely the diet of the individuals (because it gives a signature of a mixture of food resources that may be ingested in different proportions and digested at different rates), it allows to determine the trophic level of the individual (e.g. herbivorous, carnivorous) due to a difference in the nitrogen signature (the proportion of insect versus plant, $\delta^{15}\text{N}$). Moreover, for a precise trophic level (e.g. herbivorous), the isotopic analysis allows one to determine the proportion of C3 and C4 plants ($\delta^{13}\text{C}$) that composed the diet.

This study aims to investigate diet niche variation between sister species along an environmental gradient and to study the impact of interspecies interference, considering habitat heterogeneity and seasonality. We study the diet of two sister species of the African striped mice: *Rhabdomys bechuanae* and *Rhabdomys dilectus dilectus*. The distribution of the two species abuts and forms pockets of sympatry. These two species occur in contrasted habitats at a large and fine scale: *R.d.dilectus* occupies mainly grassland habitats, and seems to strongly rely on the presence of cover, while *R.bechuanae* occurs in open bushland habitats, and strongly relies on the presence of woody vegetation (Meynard et al. 2012; du Toit et al. 2012, Chapter 1).

The diet niche was estimated with the analysis of the isotopic signature of the hairs of mice. Indeed, this method allows to determine the proportion of C3 versus C4 plants, proportion which corresponds to the characterization of the habitats used by the two species: *R.d.dilectus* selects habitats with grass (C4 plants) while *R.bechuanae* selects more woody habitat (C3 plants).

The diet of *Rhabdomys* in general has been described as seeds, herbs and roots but also insects in relation to the food resource availability (Nel 1975; Abu Baker and Brown 2011). Hence, concerning *R.bechuanae* and *R.d.dilectus*, if the diet is flexible, the diet niche variation should follow to the habitats of the two species. In sympatric areas which are more similar to *R.bechuanae* habitats (open shrubland, Chapter 1), if the diet niche is plastic, the diet of *R.d.dilectus* may be more similar to the one of *R.bechauane* that could lead to inter-specific competition. This potentiality of competition was estimated by studying the behaviors performed by allopatric individuals of same sex during intra-specific and inter-specific encounters under limited food condition. Considering the potential effect of habitat selection and species interference on the variation of the diet niche, we propose, below, several evolutionary scenarios to the diet niche variation at intra and interspecies levels.

1) The diet niche diverged between the two species in allopatry, according to the specific habitat selection: the two species present specialized diets in allopatry and sympatry. Under this condition, the potential of competition for food resource is expected to be low (i.e. we will not detect behavioral difference during heterospecific and homospecific encounters concerning aggressive and/or food exploitation behaviors).

2) The diet niche is plastic and varies along the fine environmental gradient. Under abundant food resource condition, the diet niche of the two species may be similar in sympatry but not lead to a potential of interference competition.

3) The diet niche is plastic and varies along the fine environmental gradient but the resource is limited in sympatry: interspecific competition is expected to lead either to a diet niche partitioning (and hence difference between allopatric and sympatric populations due to a character displacement) or agonistic species interference. Under this

condition, interspecific interference may be revealed with a difference in aggressive and/or food exploitation behaviors between heterospecific and homospecific encounters.

Material & Methods

Study areas

The study took place in four South African nature reserves within the savanna and grassland biomes (sensu Mucina and Rutherford 2006). Three reserves are in the Free State Province : Sandveld (SA; S27° 43' E25° 45'), Soetdoring (SO; S28° 50' E26° 03') and Tussen die Riviere (TDR; S30° 28' E26° 09') and one is in the North West Province : Bloemhof Dam (BLH; S27° 38' E25° 40', see Chapter 1 for more details). We sampled a total of 22 sites (or populations, Table 1), each of them was characterized as allopatric (*R.bechuanae* or *R.d.dilectus*) or sympatric according to the presence of one or both species. This study was conducted at two seasons: during the austral spring (i.e. November 2011 and 2012) and autumn (i.e. May 2012).

Trapping procedures, hair sampling and habitat characterization

Mice were captured in small mammal live traps (Sherman and equivalent PVC traps) set along lines roughly every 10m and each trapping line was set so as to represent the habitat diversity of each site (for details see Chapter 1). Upon capture, each mouse was sexed and marked individually with two ear tags (7mm, 0.17g; National Band and Tag Co., Newport, KY, USA) and a small hair sample was cut with a scissor just above the mouse thigh. For species identification, a piece of tail (\approx 1cm) was collected for

genotyping purposes using the Cytochrome Oxidase I mitochondrial gene (as described in Ganem et al. 2012). A total of 239 hair samples were analyzed (Table. 1).

Table 1: Sample size of analyzed hair samples.

	Allopatry				Sympatry			
	<i>R.d.dilectus</i>		<i>R.bechuanae</i>		<i>R.d.dilectus</i>		<i>R.bechuanae</i>	
Date of collection	male	female	male	Female	male	female	male	female
May 2012	8	8	12	13	9	11	12	19
November 2011	0	0	0	0	15	21	22	20
November 2012	15	14	12	13	0	0	12	3
Total	23	22	24	26	24	32	46	42

Habitat characteristics were assessed in an earlier study (Chapter 1) through vegetation structure analyses based on measures of relative percentage of trees, bushes, grass and bare soil over 60x60m quadrats, centered on a trap line. We extracted the quadrats coordinates on the first axis of an Outlying Mean Index (OMI) analysis of the vegetation data (explaining 94% of the variance, see Chapter 1 for more details). All mice were ascribed the OMI value of the quadrat within which they were first trapped (see details in Chapter 1).

Stable isotope analyses

The isotopic signature of the mice diet was assessed from the isotopic signature in carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of their hairs (see Annex 1 for more details). The isotopic ratio was determined proportionally to the international standard (Ratio standard (R std): Pee Bee Belemnite for the carbon and atmospheric nitrogen) as:

$$\delta X = \frac{R \text{ sample} - R \text{ std}}{R \text{ std}} \times 1000$$

The isotopic signature was estimated with mass spectrometry at thermic ionization. Hairs were weighed with a precision balance (to the nearest 1µg), put in an aluminum cap, burned at >900°C and transformed in gaz. This gas was accelerated, ionized and deviated following their mass and harvested in faraday cup.

Preliminary study: repeatability

To estimate measure repeatability, 10 samples were measured three times (i.e from five females of each species), and following the method described in Lessells and Boag (1987), we obtained a really good repeatability: 0.99 for the carbon and 0.98 for the nitrogen, then all the others samples were tested once.

Behavioral test protocol

In November 2012, we performed 40 within sex dyadic encounters (19 in interspecific and 21 in intraspecific dyads). After capture of allopatric *R.bechuanae* (in SA) and allopatric *R.d.dilectus* (in BLH), mice were maintained for two days isolated and fed with two Epol^R mouse cube per day and a small piece of apple. We kept only the individuals who performed both the intraspecific and interspecific encounters for the analyses (17 allopatric *R.d.dilectus* (10 males and 7 females) and 14 allopatric *R.bechuanae* (7 males 7 females) for the 40 dyads). Each individual performed both inter-specific and intra-specific dyadic encounters in a random order.

The behavioral tests were performed in the field, in a dedicated room and took place in a glass box (50x34x35 cm) whose the soil was covered with herb. Five to ten sunflower seeds (representing a limited food resource) and cotton resource were placed in a small cup at the center of the glass box.

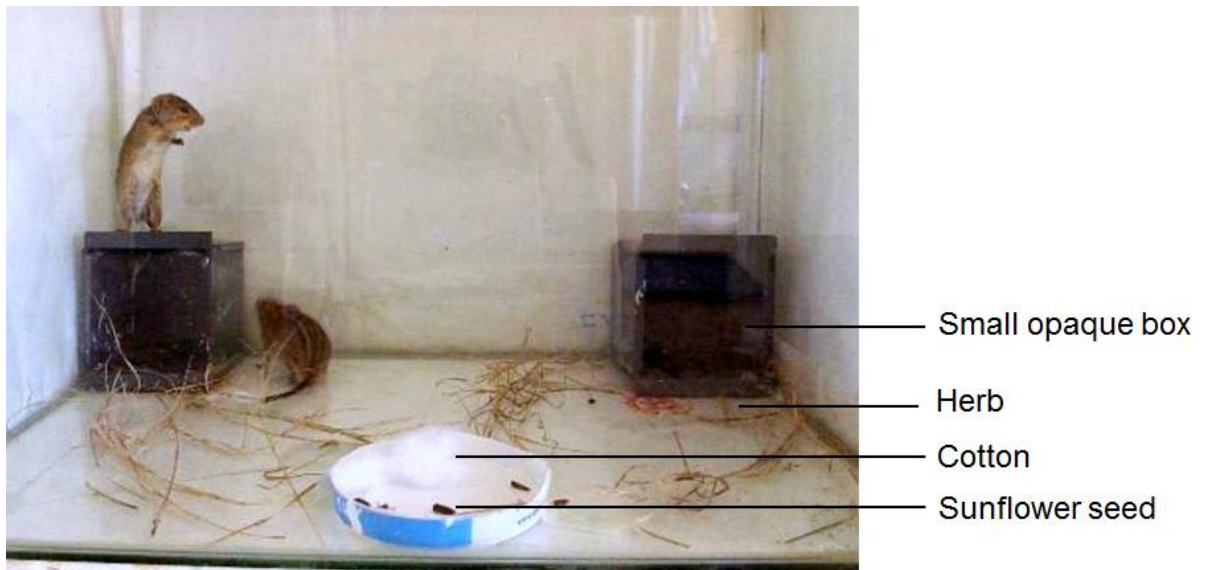


Figure 1: Picture of the scene from a male-male dyadic encounter, showing the experimental setting.

The two individuals of the dyad were placed in small opaque box, five minutes before the beginning of the test to reduce stress (Figure. 1). The test started when the doors of the stated small opaque boxes were removed and lasted roughly 20 minutes. The tests were filmed (Sony, HDR-CX130E) and the duration of 22 behavioral items were recorded with the Observer v3.0 software package (description is available in Table. 2). We grouped the different items into six categories: non-interactive (mobile and immobile), approach, non-aggressive, resource utilization (in and out the cup) and agonistic behaviors. The behaviors of the two mice in a dyad were recorded independently.

Table 2: Description of behavioral items recorded and grouped in the six behavioral categories.

Behavioral classes	Behaviors	Descriptions
Non-interactive immobile	Box	The mouse is in the small start opaque box
	Groom	Self-grooming
	Immobile	The mouse does not move
Non-interactive mobile	Explore	The mouse explores the entire box,
Approach	Approach	The mouse walks toward the other
Non-aggressive interaction	Sniff	The mouse sniffs any part of the other mouse body (except the nose).
	Nose	The mouse sniffs the nose of the other
	Follow	The mouse walks behind the other
	Crawl up/down	The mouse crawls below or above the other
	Side by side	The two mice are in close proximity
Aggressive interaction	Avoid	The mouse diverts its path to avoid the other or is rapidly withdrawn after contact
	Tense	The mouse does not move after contact with the other
	Menace/defence	The mouse is in semi-upright posture with opened mouth, rattle, cry
	Attack	The mouse tries or manages to bite the other
	Chase	The mouse pursuits the other
	Flee	The mouse runs to avoid the other
	Fight	Both mice fight and bite
Forage	Eat	The mouse eats the seeds directly in the cup
	Transport	The mouse transports the seeds outside the cup
	Eat outside the cup	The mouse eats seeds outside the cup
	Monitors	The mouse is on alert near the central area of food and watch the other
	Cotton	The mouse transports the cotton and/or searches for seed in the cotton

Statistical analyses

Statistical analysis was conducted with R-v2.15 (R Development Core Team 2012) and JMP (Version 10.0. SAS_Institute). Normality and heteroscedasticity of

distributions were checked with a Shapiro test and visualized with the plot of the model's residuals.

Isotopic analyses

Values of $\delta^{13}\text{C}$ and values of log transformed $\delta^{15}\text{N}$ were analyzed separately with a mixed model considering “sex”, “geography”, “species”, “season” and their interactions as factors; and the OMI coordinates as a co-variable for which we included its interactions with all factors except season (because the habitat structure does not vary with the season: tested on 30 quadrates characterized in May and November $W = 120$, $p = 0.391$). The population (i.e. the site) was put as random effect. The final models were obtained after sequential simplification based on the F and p value of each variable.

Behavioral analyses

In order to assess if competition occurred, we compared behavior display during intra-specific versus inter-specific encounters. For that, we subtracted, for each individual, the duration spent displaying each behavioral category during the inter-specific encounter to the one during the intra-specific encounter. An Anova assessed whether differences existed between the species and the sexes. A Student test allowed to assess deviation of mean values from a theoretical value of 0 (H_0 : behavior during intraspecific encounters is similar to behavior during interspecific encounters).

Results

Isotopic analyses

All the statistical results are available in Table 3.

General variation in $\delta^{13}C$

The $\delta^{13}C$ isotopic signature of the two species were significantly different: *R.bechuanae* showing lower values than *R.d.dilectus* ($F_{1,55.8}=7.75$, $p=0.007$, Figure 2). A seasonal pattern of variation was detected in *R.bechuanae* ($F_{1,45.81}=16.62$, $p<0.001$, Supplementary. 1) and in females in general ($F_{1,213.7}=7.01$, $p=0.009$), having a higher $\delta^{13}C$ in May. Our measure of habitat variation also shows a trend ($F_{1,187.7}=3.60$, $p=0.059$) with a positive correlation with $\delta^{13}C$: the higher the value of $\delta^{13}C$, the higher the cover and grass in the habitat.

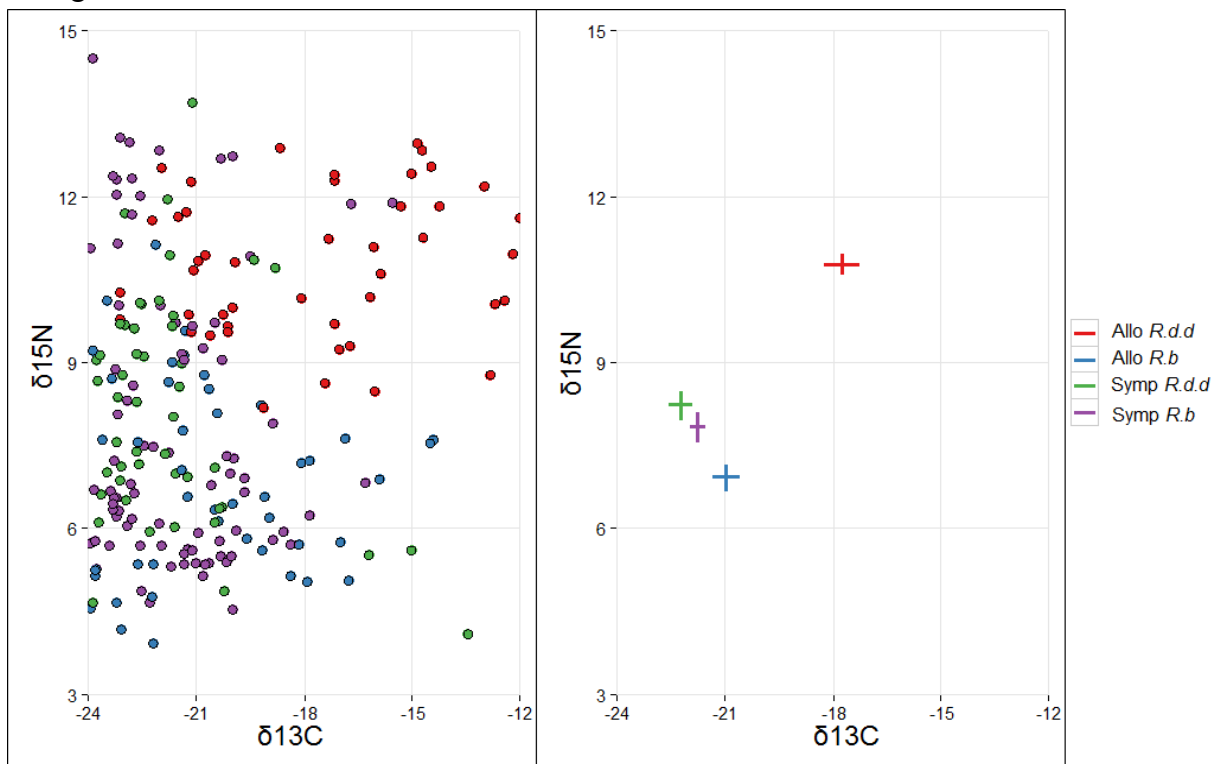


Figure. 2: Isotopic signature of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ according to the species (*R.bechuanae* (*R.b*) and *R.d.dilectus* (*R.d.d*)) and the geography (i.e. allopatry (allo) and sympatry (symp)). Left: all the data set, right: mean and SE.

General variations in $\delta^{15}\text{N}$

Habitat significantly influenced variation in $\delta^{15}\text{N}$, showing a positive correlation with $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1,218}=37.13$, $p<0.001$, a high value of OMI correspond to habitats with high cover and percentage of grass), and a marginal pattern of interaction with species ($F_{1,233}=3.12$, $p=0.08$) *R.d.dilectus* showing a stronger correlation with habitat than *R.bechuanae* (respectively for the two species spearman, $r=0.54$ and $r=0.30$, $p<0.05$).

Coexistence and variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$:

Variations in both $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signatures were explained by geography, although not in the two species. *R.d.dilectus* in allopatry showed higher values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ than in sympatry unlike *R.bechuanae* that did not show geographical differences (species x geography: $\delta^{13}\text{C}$ $F_{1,49,28}=5.28$, $p=0.03$, $\delta^{15}\text{N}$ $F_{1,23,33}=4.62$, $p=0.04$ Figure. 2). Seasonal variation only concerned $\delta^{13}\text{C}$: *R.bechuanae* showing a consistent pattern of seasonal variation in sympatry and allopatry (higher values in May than in November) while *R.d.dilectus* showed the same pattern of seasonal variation in sympatry, but none (values of $\delta^{13}\text{C}$ remaining low) in allopatry (species x geography x season : $F_{1,45,07}=12.83$, $p<0.001$, Supplementary. 1, Table. 3).

Table 3: Factors influencing $\delta^{13}\text{C}$ (on the left) and $\delta^{15}\text{N}$ (on the right) isotopic signature variations: species, habitat (OMI1), sex, season and geography (allopatry vs sympatry), site as random effect. Bold p-values indicate significant or nearly significant effects

Tested variable	Model	Explanatory variable	ddl	F	p-value	Tested variable	Model	Explanatory variable	ddl	F	p-value		
$\delta^{13}\text{C}$	initial model	intercept	10.07		<0.001	log($\delta^{15}\text{N}$)	initial model	intercept	8.73		<0.001		
	Random= site	species	19.53	4.9612	0.0379		AICc:211.47	species	18.59	2.9963	0.1		
	AICc:1092.3	sex	193	2.5252	0.1137		R ² adjusted: 0.51	sex	193.5	1.1603	0.2827		
	R ² adjusted: 0.66	species x sex	193	1.524	0.2185		n=239	species x sex	193.6	1.5151	0.2199		
	n=239	geography	10.1	1.4428	0.2571		Random= site	geography	8.792	4.5471	0.0625		
		species x geography	19.53	3.946	0.0612			species x geography	18.59	5.0993	0.0362		
		sex x geography	193	1.6431	0.2014			sex x geography	193.5	0.5846	0.4454		
		species x sex x geography	193	1.3085	0.2541			species x sex x geography	193.6	0.0082	0.9281		
		habitat	42.76	3.8084	0.0576			habitat	39.1	30.3204	<0.001		
		species x habitat	50.47	0.0162	0.8991			species x habitat	52.32	0.9247	0.3407		
		sex x habitat	195	0.0879	0.7672			sex x habitat	195.9	0.1472	0.7017		
		species x sex x habitat	194.9	0.089	0.7657			species x sex x habitat	195.7	0	0.9995		
		geography x habitat	42.76	0.2695	0.6063			geography x habitat	39.1	2.9823	0.0921		
		species x geography x habitat	50.47	0.0763	0.7835			species x geography x habitat	52.32	0.0964	0.7574		
		sex x geography x habitat	195	0.6445	0.4231			sex x geography x habitat	195.9	0.2446	0.6215		
		species x sex x geography x habitat	194.9	0.0214	0.884			species x sex x geography x habitat	195.7	0.6168	0.4332		
		season	9.707	0.8826	0.3703			season	8.272	0.0066	0.9374		
		species x season	19.13	14.1063	0.0013			species x season	17.16	0.8193	0.3779		
		sex x season	197	7.9175	0.0054			sex x season	193.3	0.0046	0.9462		
		species x sex x season	196.6	0.9487	0.3312			species x sex x season	197.8	2.2953	0.1314		
		geography x season	9.707	2.3401	0.158			geography x season	8.272	0.0526	0.8242		
		species x geography x season	19.13	10.4478	0.0044			species x geography x season	17.16	1.4463	0.2455		
		sex x geography x season	197	0.8854	0.3479			sex x geography x season	198.3	0.2751	0.6005		
		species x sex x geography x season	196.6	0.6889	0.4076			species x sex x geography x season	197.8	0.0042	0.9481		
		minimal model	intercept	15.01			<0.001		minimal model	intercept	14.53		<0.001
		Random= site	species	55.18	7.7458		0.0074		AICc:36.54	species	24.6	1.6006	0.2177
		AICc:998.25	sex	213	2.5193		0.1139		R ² : 0.53	geography	15.88	0.5859	0.4552
		R ² : 0.67	geography	14.93	1.6951		0.2127		n=239	species x geography	23.33	4.6193	0.0422
		n=239	species x geography	49.28	5.2787		0.0259		Random= site	habitat	218	37.1339	<0.001
			habitat	187.7	3.6045		0.059			species x habitat	233	3.1138	0.0789
		season	14.99	1.1793	0.2947								
		species x season	45.81	16.6179	<0.001								
		sex x season	213.7	7.0051	0.0087								
		geography x season	15.05	2.219	0.157								
		species x geography x season	45.07	12.8288	0.0008								

Behavioral analyses

Subtracting the behavioral display of each individual during intraspecies and interspecies encounters we expected significant deviation from zero if discriminatory display occurred. Our results show high variance and no significant deviation from zero of behavioral display of any of the sexes and species (Figure. 3, and Student t tests all non-significant).

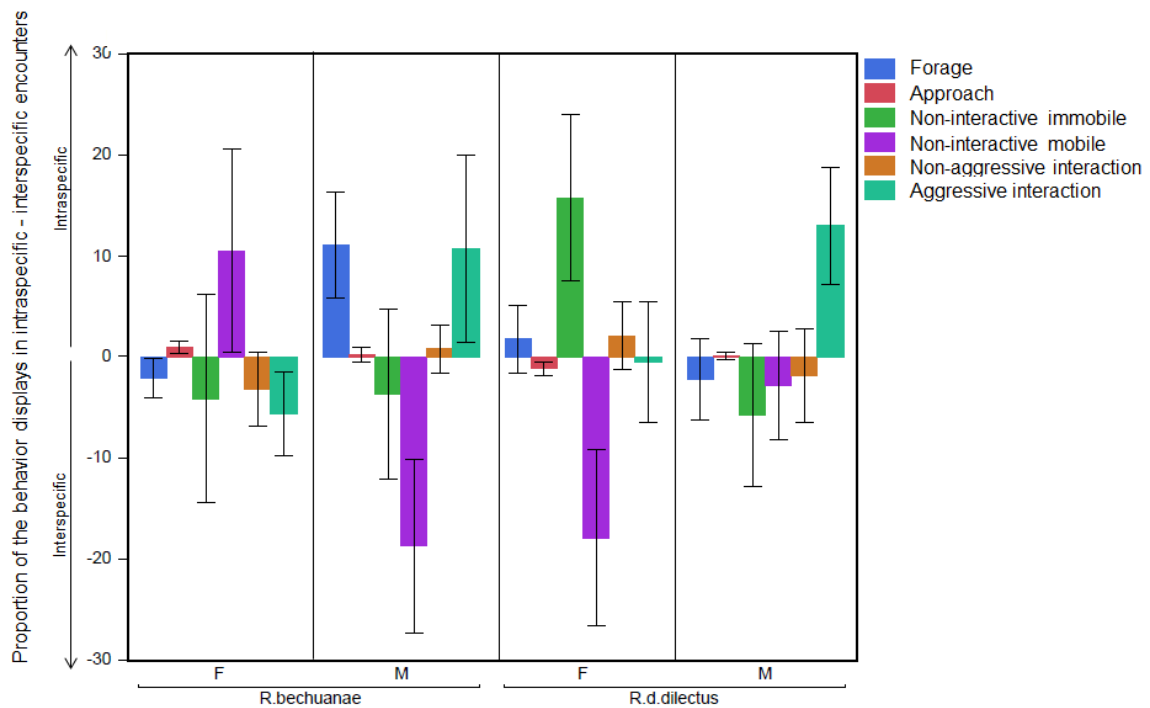


Figure. 3: Representation of the proportion (%intraspecies - %interspecies) of the six behavioral categories tested with the species and the sex (means \pm SE). None of these values differed from 0 (student t tests all non-significant)

Discussion

The aims of this study were to compare diet characteristics between sister species and assess their responses to both environmental variation and to species interference (when in sympatry), as well as investigate behavioral intra-sexual competition in a controlled context. We studied two sister species of African striped mice: *R. bechuanae* and *R. d. dilectus*, for which we estimated the diet niche considering several populations in allopatry and sympatry in areas where their distributions abut. To access to the diet niche, we analyzed the isotopic signature of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of the hair of the mice, keeping in mind that this method does not allow to describe precisely the diet, but give an indication of the trophic level (i.e. increase in $\delta^{15}\text{N}$ for each higher trophic level) and the relative proportion of C3/C4 plants (invested with the $\delta^{13}\text{C}$ value, DeNiro and Epstein 1976; Boecklen et al. 2011).

The isotopic signatures of the two species are different in allopatry and vary along the micro structural-habitat gradient as well as, to some extent, with the season. A similar isotopic signature is observed in sympatry, suggesting a diet niche overlap between the two species. Diet niche overlap in sympatry is rarely observed (Stewart, Bowyer, and Biology 2003), and may induce inter-specific competition by exploitation and/or interference. Due to high variability of the behavioral response, we did not observed behavioral differences for the two species between intra- specific and inter-specific encounters. We will hereby discuss our results on isotopic signature similarity and propose scenarios of coexistence.

1) Diet niche difference between the species in allopatry...

We revealed differences in isotopic signatures between the species in allopatry: *R.d.dilectus* presents higher $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values than *R.bechuanae*. This species difference could be related to the divergence of the habitat selection between the two species. This diet-related-habitat hypothesis is reinforced by the positive correlation between the isotopic signatures and the structure of habitat (trend for $\delta^{13}\text{C}$ and significant for $\delta^{15}\text{N}$). The structure habitat gradient goes from open shrubland habitats characterized by C3 plants, to cover grassland with C4 plants for higher values on the gradient (Chapter 1). Indeed, the higher $\delta^{13}\text{C}$ of *R.d.dilectus* corresponds to a higher consumption of C4 plants (O’Leary 1988), as suggests the grassland habitat selection in this species (compared to the open shrubland habitat selected by *R.bechuanae*). Moreover, even if it is not significant, higher values of $\delta^{15}\text{N}$ in *R.d.dilectus* may be related to a higher consumption of insect and/or plants close to the water (increase of $\delta^{15}\text{N}$ of five per mile for plants close to water, Heaton, 1987) as suggested by the wetter characteristics of the habitats selected by this species (Ganem et al., 2012; Meynard et al., 2012).

The variation of the isotopic signature with the habitat in the two *Rhabdomys* species suggests that these species may be diet-generalists. Even their diet may vary with the structural habitat gradient in space, it may also vary with habitat seasonal variations. Indeed, the food supply may vary seasonally and influences the diet of various species (e.g. brachiopods Peck, Barnes, and Willmott 2005; and rodent Cassaing et al. 2007). In our study, *R.bechuanae*, and the females of the two species, showed a seasonal pattern of variation with higher value of $\delta^{13}\text{C}$ in May, suggesting a shift in their diet towards grass (C4) plants in May. In fact, we observed a shift in the vegetation with more green grass in May, especially in dry habitats after the rainy season (personal observation). The seasonal

change in isotopic signature in females of the two species may reveal a shift in food resource needs during the reproduction season (Skinner and Chimimba 2005).

In omnivorous species, the diet results in a trade-off between the benefits to ingest preferred food and the cost to find it, which depend on the availability and quality (in space and time) of the food resource (Kauhala, Kaunisto, and Helle 1993). Hence, variation in abundance and quality of food resource may induce foraging behavioral variation. For example, home range size may reflect foraging behaviors and might be directly linked to food distribution, since smaller home ranges were proposed to reflect more concentrated food distribution (Tufto, Andersen, and Linnell 1996; Jonsson, Hartikainen, and Koskela 2002; Schradin and Pillay 2005; Stradiotto et al. 2009; Schradin et al. 2010). The two *Rhabdomys* species also present home range size differences in allopatry: *R.bechuanae* displays large home ranges, probably due to food patchiness in his open shrubland habitats; alternatively, *R.d.dilectus* displays small home ranges may be due to the food homogeneity and abundance in his habitats.

2) ... and similarity in sympatry

Because diet niche might be directly linked to survival and reproduction (Maklakov et al. 2008), diet overlap between sister species is rarely observed in sympatry (Robinson and Wilson 1998). However, the isotopic signatures of the species are similar in sympatry, due to a shift in *R.d.dilectus* with a decrease of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values. We then proposed below several hypotheses to explain this pattern.

The first hypothesis that may explain the presence of diet niche overlap between the two species in sympatry, is the presence of abundant food resource. In this condition,

competition for food is expected to be low (Robinson and Wilson 1998), even though inter-species interference may occur for other niche dimensions. Indeed, even if the present study did not detect significant behavioral variation between intra- species and inter-species encounters (which may be due to the high variability of behavioral responses and the small sample size), interspecific competition was revealed by a character displacement on the home range size and inter-specifics spatial overlap avoidance in a previous study (Chapter 1). Under abundant resource conditions, this interspecific spatial overlap avoidance might partition the space and hence the food resource, as observed between the herring gulls and the great black-backed gulls for which the two species present different foraging areas (Rome and Ellis 2004). The abundance of the food may be variable such as in Darwin's finches for which the coexistence is facilitated by spatial and temporal heterogeneity of the resource availability: the species diets diverged during periods (or in areas) of food limitation that prevent competitive exclusion (De León et al. 2014). In our study, the spatial and temporal heterogeneity of the food availability may be illustrated by the patchiness of the sympatric areas (the coexistence occurring only in habitats similar to *R.bechuanae* allopatric habitats) and/or by the seasonality.

The second hypothesis suggests that under limited food conditions, diet overlap and inter-species competition may occur if the contact between the species is new. Indeed, if the contact is really new or dynamic, the competitive exclusion, or the diet specialization, could be in progress but the two species may co-occur during a short period with niche overlap and interspecific competition. The transient nature of the contact zones may be illustrated by our long term survey of one of the largest sites (SA1) indicates that they are highly variable in time. Between 2009 and 2013, mice abundance showed strong fluctuations: e.g. in November 2011 and May 2012, when SA1 had the largest number of mice, *R.d.dilectus* represented only a third of the population, followed

by the disappearance of *R.d.dilectus* from this contact site probably due to lower rainfall (unpublished data). This disappearance of *R.d.dilectus* may suppose that this species is less adapted in sympatry and that *R.bechuanae* could be the dominant ones, as suggested the larger home range in *R.bechuanae* maybe to monopolize more resource (Chapter 1). More studies need to investigate the dominant state of the two species, maybe during encounters tests under more deprived conditions.

Finally, as mentioned above, we cannot determine the real diet of the mice but just have an estimate of which kind of food they eat. The third hypothesis suggests that isotopic signatures may hide diet niche divergence: the two species can eat different plant species, in different proportion and present the same isotopic signature. This bias could be controlled by the observation of the preferred food of the two species during cafeteria experiment on the field and by the isotopic analyses of all the food resource present.

To conclude, we revealed differences of the isotopic signatures between the two species in allopatry, differences that might be explained by the species divergence in the habitat selection (Ganem et al., 2012; Meynard et al., 2012, Chapter 1). Moreover, to access the food resource, individuals seems to adapt their space use behavior. Isotopic signature varies also with the geography for *R.d.dilectus* with a shift towards lower value of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ leading similarity between the two species in sympatry. Several scenarios may explain diet overlap in sympatry but all of them need to take into account the spatiotemporal variation of the habitats as well as the transitory nature of the contact zones.

Acknowledgments

We are grateful for discussion or help from: Céline Martin, Ilham Bentaleb, Janice Britton-Davidian, Yasmin Latour, Johan Watson, Nico Avenant and the reserve personnels. This study was performed with permits from the Free_State and North West Province, reserve authorities (n°01/15700, 01/11262). Acknowledged for their financial support are: Free_State DTEEA, SIBAGHE, the French/SA agreements through PICs (n°4841, n°81859) and GDRI (n°191).

References

Abu Baker M a., Brown JS. 2011. Variation of within-day foraging costs in the striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 76:654–656. [accessed 2012 Nov 16]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1616504711000280>

Amarasekare P. 2002. Interference competition and species coexistence. *Proc. Biol. Sci.* 269:2541–50. [accessed 2014 Sep 21]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1691191&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Van Beest FM, Rivrud IM, Loe LE, Milner JM, Mysterud A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *J. Anim. Ecol.* 80:771–85. [accessed 2014 Aug 1]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21388373>

Boecklen WJ, Yarnes CT, Cook B a., James AC. 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42:411–440. [accessed 2012 Nov 1]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>

Burkle L a, Alarcón R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *Am. J. Bot.* 98:528–38. [accessed 2014 Aug 16]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21613144>

Cassaing J, Derré C, Moussa I, Cheylan G. 2007. Diet variability of Mediterranean insular populations of *Rattus rattus* studied by stable isotope analysis. *Isotopes Environ. Health Stud.* 43:197–213. [accessed 2012 Dec 20]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17786666>

- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:343–358. [accessed 2013 Aug 23]. <http://www.jstor.org/stable/10.2307/221736>
- DeNiro M, Epstein S. 1976. You are what you eat (plus a few per mile): the carbon isotope cycle in food chains. *Geol. Soc. Am.* 8:834–835.
- Ganem G, Meynard CN, Perrigault M, Lancaster J, Edwards S, Caminade P, Watson J, Pillay N. 2012. Environmental correlates and co-occurrence of three mitochondrial lineages of striped mice (*Rhabdomys*) in the Free State Province (South Africa). *Acta Oecologica* 42:30–40. [accessed 2012 Dec 19]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X12000045>
- Grant PR, Grant BR. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* (80-.). 313:224–226. [accessed 2012 Nov 6]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16840700>
- Hori M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* (80-.). 260:216–219.
- Husar S. 1976. Behavioral Character Displacement: Evidence of Food Partitioning in Insectivorous Bats. *J. Mammal.* 57:331–338.
- Johnson MD, Sherry TW. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *J. Anim. Ecol.* 70:546–560.
- Jonsson P, Hartikainen T, Koskela ESA. 2002. Determinants of reproductive success in voles : space use in relation to food and litter size manipulation. *Evol. Ecol.* 16:455–467.
- Kauhala K, Kaunisto M, Helle E. 1993. Diet of the raccoon dog, *Nyctereutes Procyonoides*, in Finland. *J. Mamm. Biol.* 58:129–136.
- Kocher TD. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nat. Rev. Genet.* 5:288–98. [accessed 2014 Jul 15]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15131652>
- De León LF, Podos J, Gardezi T, Herrel a, Hendry a P. 2014. Darwin's finches and their diet niches: the sympatric coexistence of imperfect generalists. *J. Evol. Biol.* 27:1093–104. [accessed 2014 Sep 11]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24750315>
- Lessells CM, Boag PT. 1987. Unrepeatable Repeatabilities: A Common Mistake. *Auk* 104:116–121.
- Maklakov A a, Simpson SJ, Zajitschek F, Hall MD, Dessmann J, Clissold F, Raubenheimer D, Bonduriansky R, Brooks RC. 2008. Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan. *Curr. Biol.* 18:1062–6. [accessed 2014 Aug 22]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18635354>
- Meynard CN, Pillay N, Perrigault M, Caminade P, Ganem G. 2012. Evidence of environmental niche differentiation in the striped mouse (*Rhabdomys* sp.): inference from its current distribution in southern Africa. *Ecol. Evol.* 2:1008–23. [accessed 2012 Nov 26].

<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3399166&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Miyazaki T, Tainaka K, Togashi T, Suzuki T, Yoshimura J. 2006. Spatial coexistence of phytoplankton species in ecological timescale. *Popul. Ecol.* 48:107–112. [accessed 2014 Sep 21]. <http://link.springer.com/10.1007/s10144-006-0256-1>

Mucina L, Rutherford M. 2006. *The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria, South Africa.

Nel J a. J. 1975. Aspects of the Social Ethology of Some Kalahari Rodents. *Z. Tierpsychol.* 37:322–331.

Nosil P, Harmon LJ, Seehausen O. 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends Ecol. Evol.* 24:145–56. [accessed 2012 Nov 2]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19185951>

O’Leary M. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience* 38:328–336.

Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:637–669. [accessed 2014 Jul 9]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>

Peck LS, Barnes DK a., Willmott J. 2005. Responses to extreme seasonality in food supply: diet plasticity in Antarctic brachiopods. *Mar. Biol.* 147:453–463. [accessed 2014 Sep 24]. <http://link.springer.com/10.1007/s00227-005-1591-z>

Pieman K, Robinson B. 2011. Ecology and Evolution of Resource-Related Heterospecific Aggression. *Q. Rev. Biol.* 85:133–158.

Van der Putten WH. 2012. Climate Change, Aboveground-Belowground Interactions, and Species’ Range Shifts. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43:365–383. [accessed 2012 Nov 6]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423>

Robinson BW, Wilson DS. 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem’s paradox. *Am. Nat.* 151:223–35.

Rome MS, Ellis JC. 2004. Foraging Ecology and Interactions between Herring Gulls and Great Black-backed Gulls in New England. *Int. J. Waterbird Biol.* 27:200–210.

Schradin C, Pillay N. 2005. Intraspecific variation in the spatial and social organization of the african striped mouse. *J. Mammal.* 86:99–107.

Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, Brenner J, Bleeker M, Schubert M, König B, Pillay N. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Anim. Behav.* 79:195–203. [accessed 2012 Nov 4]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347209004965>

Skinner J, Chimimba C. 2005. The mammals of the southern African subregion. Cambridge .

Stewart KM, Bowyer RT, Biology A. 2003. Niche partitioning among mule deer , elk , and cattle : Do stable isotopes reflect dietary niche ? *Ecoscience* 10:297–302.

Stradiotto A, Cagnacci F, Delahay R, Tioli S, Nieder L, Rizzoli A. 2009. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *J. Mammal.* 90:704–714.

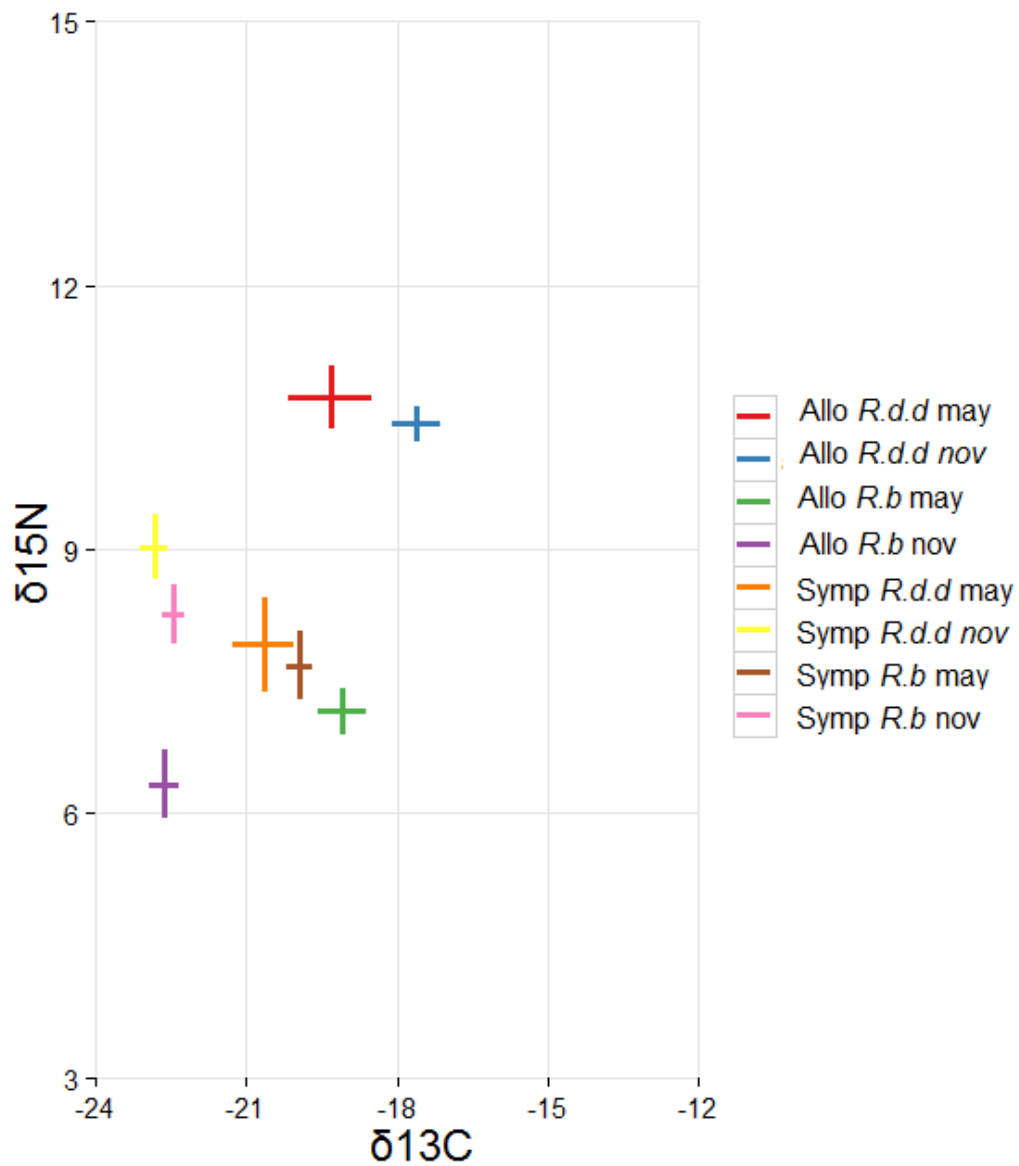
Tilman D, Pacala S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. University.

Du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthee CA. 2012. Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65:75–86. [accessed 2012 Nov 7]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22728170>

Tufto J, Andersen R, Linnell J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid : the roe deer. *J. Anim. Ecol.* 65:715–724.

Supplementary

Supplementary. 1: Isotopic signature of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ according to the species (*R.bechuanae* (*R.b*) and *R.d.dilectus* (*R.d.d*)), the geography (i.e. allopatry (allo) and sympatry (symp)) and the season (May and November (nov)), mean and SE.



Chapitre 3 :

Réponse de la niche sociale aux contraintes liées à l'environnement et à la coexistence

L'objectif de ce chapitre est d'appréhender la réponse spécifique aux conditions environnementales et de coexistence sur l'un des comportements les plus complexes du monde animal : le comportement social. Le système social d'une espèce comprend l'organisation sociale (la taille et la composition des groupes), la structure sociale (liens entre les individus d'un groupe) ainsi que le système reproducteur (Whitehead 2008; Schradin 2013). Malgré de très nombreuses études sur l'évolution de la socialité en réponse aux changements environnementaux (Lacey and Wiczorek 2003; Lacey and Sherman 2007; Schradin 2013), la socialité semble échapper à la notion de la niche écologique, à l'exception de l'étude de Bergmüller et Taborsky (2010) qui propose, pour la première fois, le terme de « niche sociale ». Cependant, même si l'initiative d'intégrer la socialité en tant que dimension de la niche semble évidente dans leur étude, les deux auteurs considèrent la niche à une échelle individuelle et non spécifique, en comparant les niveaux de personnalités (ou spécialisation). En effet, ils définissent la niche sociale comme étant « l'ensemble des conditions sociales dont un individu a besoin pour pratiquer son mode de vie », mais sans étudier les variations populationnelles et spécifiques pouvant avoir lieu.

Pourquoi la socialité n'est-elle pas considérée comme une dimension de la niche (au sens spécifique), au même titre que le comportement d'approvisionnement alimentaire ou que la sélection des habitats ? Cela est d'autant plus surprenant que de nombreuses études soulignent le rôle des différentes dimensions de la niche (e.g. régime alimentaire, sélection d'habitat) dans l'évolution de la socialité (Lacey and Sherman 2007; Whitehead 2008). Or, la socialité est bien une condition des organismes influençant leur évolution, croissance, survie et reproduction, au même titre que les autres dimensions de la niche, et nous allons la traiter comme telle. De plus, la dimension sociale de la niche peut être, comme les autres dimensions, non-adaptative ou adaptative et présenter une norme de réaction plus ou moins canalisée (Schradin 2013). En effet, même si la socialité ne peut être, à proprement parler, une adaptation car c'est un trait non héritable (car non-individuel), la tendance à acquérir ce trait par un individu peut être héritable principalement via des mécanismes d'apprentissage : c'est l'effet Baldwin (1896).

Si la socialité est déterminée par les conditions environnementales, on s'attend à ce que les espèces qui se trouvent dans un même environnement expriment un même niveau social, et ce, d'autant plus si les espèces sont sœurs de par l'hypothèse de

conservatisme de leurs niches fondamentales (voir introduction, Violle, Nemergut, Pu, & Jiang, 2011; Webb, Ackerly, McPeck, & Donoghue, 2002). Par exemple, chez la souris à pattes blanches, deux espèces sœurs (*Peromyscus.leucopus* et *P.maniculatus*) présentent le même pattern de socialité (i.e. extension du groupe familial et nid commun) en réponse aux conditions de dispersion similaires dans le même macro-environnement (Wolff, Freeberg, and Dueser 1983). Dans ce chapitre, je compare la niche sociale (ou dimension sociale) entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* en limites de leurs distributions et, pour la première fois à ma connaissance, en zone de sympatrie. Je considère ainsi la coexistence entre ces espèces comme une pression supplémentaire pouvant influencer cette dimension.

L'étude du système social est difficile sur le terrain, particulièrement chez des espèces discrètes comme les rongeurs dont le comportement est souvent cryptique. C'est pourquoi, beaucoup d'études de terrain, dont la nôtre, n'abordent qu'une partie du système social, souvent l'organisation sociale (i.e. taille et composition du groupe) car elle est plus facilement mesurable dans la nature et est un bon proxy de la structure sociale et du système reproducteur (Schradin 2013). L'organisation sociale peut être estimée par une approche spatiale sur le terrain : les interactions spatiales telles que les chevauchements des domaines vitaux et le partage de nids nécessitent une tolérance vis-à-vis de congénères (Santos and Lacey 2011; VanderWaal et al. 2013). Cependant, il est nécessaire de démêler le rôle des interactions sociales et celui d'une agrégation aléatoire due à une ressource commune lors de groupements entre individus (VanderWaal et al. 2013), en déterminant les périodes de réelles interactions de celles d'affouragement par exemple.

Dans ce chapitre, j'ai donc considéré l'organisation sociale de *R. bechuanae* et *R. d. dilectus* par une approche spatiale de radio-tracking et de piégeage des souris pendant la journée (lors de leur approvisionnement en nourriture) et pendant la nuit (durant leur phase de repos dans les nids nocturnes) afin d'estimer : i) si l'habitat à échelle alpha (e.g. nature des nids et structure des habitats) impacte l'organisation sociale (e.g. taille et cohésion du groupes, fidélité aux nids), ii) si les deux espèces présentent une organisation différente en allopatrie, iii) si la coexistence est une pression influençant la socialité, et enfin iv) si le comportement spatial diurne (comportement d'approvisionnement alimentaire) est corrélé au comportement nocturne (comportement social ou solitaire).

Les résultats principaux révèlent i) une sélection spécifique des nids nocturnes en allopatrie et partiellement en sympatrie (*R. bechuanae* monopolisant les nids de meilleur qualité en sympatrie), ii) une différence de l'organisation sociale entre les espèces en allopatrie (i.e. *R. bechuanae* présente une plus grande cohésion de groupe et une fidélité aux nids nocturnes supérieure à celle de *R. d. dilectus*), iii) une complexification de l'organisation sociale en sympatrie chez *R. d. dilectus* (i.e. augmentation de la fidélité au nids et de la cohésion de groupe) mais sans pouvoir révéler d'effet direct de la coexistence et iv) pas de lien direct entre comportement spatial diurne et nocturne. L'ensemble de ces résultats suggère l'importance de la structure des habitats et de la nature même des nids nocturnes sur l'organisation sociale: *R. bechuanae* semble présenter une organisation sociale plus complexe par rapport à *R. d. dilectus*, peut-être due aux ressources alimentaires plus limitantes et à la rareté des nids dans les habitats *R. bechuanae*. De plus, nous avons pu mettre en lumière une certaine plasticité de l'organisation sociale chez *R. d. dilectus*, plus complexe en sympatrie mais des études plus approfondies sur l'importance de la compétition interspécifique par exploitation et interférence sur la socialité sont nécessaires.

Article 3 : Constraints on evolution of sociality: the role of environment and coexistence in two *Rhabdomys* species
En preparation

Constraints on evolution of sociality: the role of environment and coexistence in two *Rhabdomys* species

Claire M.S Dufour^{1,2,+}, Johan Watson³, Nico Avenant⁴, Neville Pillay², Guila Ganem^{1,2,+}

¹ Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier UMR5554 (UM2, CNRS, IRD, EPHE), Université Montpellier 2, CC065, 34095 Montpellier, France

² School of Animal, Plant and Environmental Science, University of the Witwatersrand, P/Bag 3, 2050 Wits, South Africa

³ Department of Economic Development, Tourism and Environmental Affairs, Biodiversity Research, P/Bag X20801 9300 Bloemfontein, South Africa

⁴ Department of Mammalogy, National Museum, and Centre for Environmental Management, University of the Free State, Bloemfontein, South Africa

+ Corresponding authors

claire.dufour@univ-montp2.fr

guila.ganem@univ-montp2.fr

Introduction

Environmental variations influence evolution of behavior and the capacity of such traits to respond (e.g. plasticity, adaptation) to new ecological challenges (Ghalambor et al. 2007). Social behavior, among others, is influenced by environmental contingencies (Lacey and Sherman 2007), and understanding the mechanisms of its evolution may help make predictions as for species capacity to respond to recent acceleration of environmental changes.

The nature and quality of behavioral interactions among members of a population define their social system which may vary from gregarious, solitary or subsocial to eusocial (Whitehead 2008). Sociality involves behavioral interactions between individuals that could result in hierarchical interactions and possibly unequal access to reproduction (Hamilton 1964; Trivers 1985). Social group size, composition and cohesion varies with the type of social organization (Armitage 1999; Whitehead 2008), and may be particularly sensitive to environmental variations (Couzin 2006; Silk 2007; Maher and Burger 2011; Raynaud and Schradin 2013). Indeed the payoff of being social could be influenced by environmental conditions, and group size and composition as well as individuals' tolerance vary according to the benefits and costs of their association with conspecifics (Jarvis et al. 1994; Emlen 1995; Ganem 1998; Ganem and Bennett 2004; Silk 2007; Schradin 2013). Such sensitivity to extrinsic variations results in species (Hayes 2000) or populations (Maher and Burger 2011; Schradin 2013) social organization being dynamics across space and time through, for example fusion-fission processes (Couzin 2006). Such fission-fusion process would allow individuals to form larger groups if, e.g., antipredator, reproductive, physiological (e.g. thermoregulation), or foraging benefits are higher than the cost of competition within such groups (Hayes 2000; Lacey and Sherman 2007). The dynamics and flexible nature of social organization were

described in many animal species among which: guppies (Kelley et al. 2011), insects (Couzin and Laidre 2009) terrestrial (Couzin 2006; Schradin et al. 2011) and marine mammals (Pearson 2009).

Among the ecological factors that were shown to constrain group living are food aggregation (Jarvis et al. 1994; Schradin and Pillay 2005), habitat saturation (Lacey and Wieczorek 2003; Lacey and Sherman 2007), rarity (Schoepf & Schradin, 2012) or patchy distribution of potential mates (Emlen 1995; Dufour et al. 2012), reproductive systems (e.g. Clutton-Brock 1989), and predation (Kelley et al. 2011). However, species interference could also influence social organization and may deserve being considered in studies of mechanisms shaping social organization.

The presence of a sister species may be important because co-occurrence of two species sharing similar niche characteristics could induce competition for e.g. territories through agonistic encounters (competition by interference), or for e.g. nest sites (competition by exploitation), and hence might indirectly impact the social organization of one or both protagonists. Indeed, social tolerance might evolve as a byproduct of agonistic character displacement following species competition by interference (sensu Grether et al. 2009) which in turn might facilitate group formation, or the other way round (i.e. reduced tolerance hindering group formation). Theoretically, testosterone may be a good candidate trait for such character displacement (Soma et al. 2008) and it is known to have an important effect on tolerance to conspecifics and hence on group living (Raynaud, Müller, and Schradin 2012; Schradin et al. 2013; Raynaud and Schradin 2014). Hence, even though such hypothesis was never tested, sociality may be a trait that could be influenced by species interference in areas of coexistence.

Unraveling the social organization of a species and its variations in the wild is challenging, especially for small species which direct behavioral interactions are difficult to observe. Nevertheless, results obtained in the field may be more accurate than observations made in laboratory conditions (Wolff 2003). Further, coupling spatial and social approaches may allow to collect important proxies of sociality in the field (Schradin and Pillay 2005; Lacey and Sherman 2007; Santos and Lacey 2011; Schradin 2013), and to identify spatial artifact that could be wrongly interpreted as social organization (VanderWaal et al. 2013). For example, simultaneous home range (hereafter HR) overlaps relate to direct interactions within social groups in female giraffes but not in their male counterparts (VanderWaal et al. 2013). Further, fidelity to a nest site (hereafter NS) could also be a spatial indicator of social grouping. Indeed, it seems intuitive that social grouping would induce fewer NS switching because of the cost incurred by individuals of the group in changing NS (Bulmer 1984), which may not be the case for solitary species (Weislo, Low, and Karr 1985).

This study aims are to test whether evolution in contrasted environments has resulted in divergence of the social organization of two African four striped mice *Rhabdomys dilectus dilectus* (sensu Rambau, Robinson, & Stanyon, 2003) and *Rhabdomys bechuanae* (sensu Du Toit, van Vuuren, Matthee, & Matthee, 2012), as suggested in earlier studies (Nel 1975). If such divergence was confirmed, we sought to address its nature (plasticity or adaptation), and its fate in sympatry. Indeed, the two species present distinct distribution ranges which limits abut and form pockets where they occur in sympatry, providing a study system where parapatric populations of the two species can be compared in a relatively homogeneous environment, and the impact of species interference can be tested (Chapter 1).

Studies involving two other *Rhabdomys* species (*R.pumilio* and *R.d.chakae*) pointed out differences in their social organization that the authors related to variation in habitat conditions: grassland relatively warm and humid for the solitary *R.d.chakae* versus Succulent karoo dry habitat for the social *R.pumilio* (Schradin and Pillay 2005). The striped mouse is diurnal and occupies NS at night. Both social (*R.pumilio*) and solitary (*R.d.chakae*) species appear to forage alone (Schradin and Pillay 2004; Schradin 2006), while only the social species was described to share NS with several individuals (Schradin and Pillay 2005; Schoepf and Schradin 2012a; Schoepf and Schradin 2012b). Empirical evidence pointed out that survival to nocturnal low temperatures could have favored NS sharing and grouping (huddling) in *R.pumilio* (Scantlebury et al. 2006). Group formation is also expected to be beneficial due to increased group defense and vigilance for predators (Schradin 2005).

Further longer term studies involving the social species (*R.pumilio*) revealed social flexibility according to reproductive and ecological constraints (Schradin and Pillay 2005; Schoepf and Schradin 2012a; Schradin 2013). In this species, social groups are composed of one breeder male, two to four breeding females and their adult offsprings (Schradin and Pillay 2004). However, under high resource availability (e.g. food and NS) and competition among groups for access to reproduction (Schradin, Schneider, and Yuen 2009) groups may split resulting solitary social systems (Schoepf and Schradin 2012a; Schoepf and Schradin 2012b).

The present study addressed the social organization of *R.bechuanae* and *R.d.dilectus* using field proxies describing both diurnal and nocturnal social interactions. Diurnal interactions were assessed comparing HR overlaps (Burt 1943; Mitchell and Powell 2012; VanderWaal et al. 2013), while nocturnal ones were assessed from NS

sharing and fidelity (e.g. Hayes 2000; Revilla and Palomares 2002). Group size, composition and cohesion were approached from trapping, radiotracking, and assessment of NS network sharing. We considered the NS as a critical resource, particularly in the context of interspecies competition, and hence characterized their quality in terms of protection from predation, resource availability and capacity to host more than one individual. Our predictions were as follows:

1) If climatic conditions (e.g. nocturnal temperature) are important to *Rhabdomys* social organization, we expected the two species not to show differences in parapatric areas where climate conditions did not differ (Cortés-Avizanda et al. 2011).

2) If habitat conditions are important to the social organization (Schradin and Pillay 2005), given our earlier findings that the two species preferred different habitats, i.e. *R.bechuanae* preferring open-shrubland while *R.d.dilectus* preferring habitats offering more continuous cover (Chapter 1), we expected that if NS selection followed the same pattern, the two social organization would differ, with the former living in groups and the later solitarily.

3) We expected that if adaptation explains social organization variation in the two species, differences evidenced in parapatry should be maintained in sympatry to some extent, and limit competition. Alternatively, if this trait was plastic, and NS quality (e.g. protection from predator) varied, we expected competition to result in character displacement in sympatry.

Material and methods

Study area

The study took place in four South African provincial nature reserves within the savanna and grassland biomes (sensu Mucina and Rutherford 2006): Sandveld (SA; S27° 43' E25° 45'), Soetdoring (SO; S28° 50' E26° 03') and Tussen die Riviere (TDR; S30° 28' E26° 09') in the Free State, and Bloemhof Dam reserve (BLH; S27° 38' E25° 40') in the North West province. The study was conducted during the austral spring (October-November 2011, 2012 and 2013), which corresponds to the breeding season in our study area. All together we sampled 14 striped mice populations (i.e. one per site, several sites per reserve, Table 1), which were characterized either as allopatric (i.e. *R.bechuanae* or *R.d.dilectus*) or sympatric (i.e. when both species were present).

Table 1: Data description (* spatial group was assessed as the number of mice trapped within a 4m radius around the NS).

		Allopatry <i>R. bechuanae</i>	Allopatry <i>R. d. dilectus</i>	Sympatry	Total/Average
Sites	Number	7	4	3	14
	Radiotracking days (mean \pm SD)	12.17 \pm 2.61	11.19 \pm 0.96	14.9 \pm 2.58	12.3 \pm 2.76
Nest Sites (NS)	Total number	121	117	84	322
	Number with structure characterised	112	106	58	276
	Number involved in spatial group size assessment*	17	13	5	35
Radiotracked individuals	Number min. 2 days	59	45	39	143
	Number min 5 days	44	39	28	111
	Number of dyads involved in calculation of web of NS	31	32	11	74
	Number of groups (\geq 2 mice) sharing the same web of NS	10	13	7	30
	Pairs of HR overlaps (number of mice involved)	94 (38)	86 (30)	15 inter-specific ; 47 intra-specific (14 <i>R. b</i> & 6 <i>R. d. d</i>)	242
Trapped individuals	Number of adults	91	56	82	229
	Density per hectare (means \pm SE)	205 \pm 83	307 \pm 79	405 \pm 168	277 \pm 59

Trapping procedures and animal handling

Mice were live trapped with Sherman and equivalent PVC traps. Traps were set every 10m and roughly distributed linearly (so that to represent the habitat diversity of each site, for details see Chapter 1). Mice were marked individually with two ear tags (7mm, 0.17g; National Band and Tag Co., Newport, KY, USA), sexed, and their body size measured to the nearest millimeter. Males were considered as adults when their body size was ≥ 7.8 cm (i.e. size of the smallest scrotal male), and the females when their body size was ≥ 7.5 cm (i.e. size of the smallest pregnant female), smaller animals were categorized as juveniles. Species identification was done post hoc to our study, and was based on genotyping the Cytochrome Oxidase I mitochondrial gene (as described in Ganem et al. 2012), for this purpose a piece of tail (≈ 1 cm) was collected on each animal.

Radiotracking

A total of 140 mice (mass ≥ 23 grams) were equipped with VHF collars (MD_2C Holohil, Carp, Ontario, Canada), and radiotracked as described in Chapter 1. The procedure was aimed to assess home range (HR) overlap, and to identify the mice nesting site (NS, where the mouse presence was confirmed at sunset and dawn).

HR was calculated for mice for which we had at least 27 GPS locations obtained in at least five days ($n=111$) and presenting a stabilized home ranges (Kernel method as described in Chapter 1). Based on these HR estimates, we calculated the volume of intersection (VI) of all pairs of HR in a given site, and considered those with $VI > 0$, which corresponded to an average of 29%. For sympatric locations, we distinguished intraspecific (*R. bechuanae*, *R. d. dilectus*) from interspecific overlaps (Table 1).

NS occupancy and characterization

All together we identified and characterized 276 NS corresponding to 140 distinct mice radiotracked for 78 nights in total.

Spatial distribution of NS

We assessed distance between NS for all mice followed for at least for five days and that occupied at least two NS during that period (n= 107 mice, mean distance between NS used by a given mouse: 26.06 ± 24.26 m (mean \pm SD unless stated otherwise)).

NS characteristics

NS habitat characteristics were assessed from photos taken in the field. The following characteristics were deduced from their analysis: type (i.e. grass, bushy, bushy with grass and bare soil), state of vegetation (i.e. alive, mixt, dead or none), predator accessibility (i.e. yes, intermediate or difficult) and tunnel entry visibility (i.e. yes or no; Table. 2).

Table 2: Nest Site (NS) characteristics determined from photos analysis with description of each measured variable and the rationale behind variable choice.

Rationale	Variables measured	Modalities	Description
The structure of the NS may be more or less favorable to group living	Structure	Grass	the main vegetation around is grass or reeds
		Bushy	the main vegetation is woody (bush or tree)
		Bushy/Grass	A mixture of grass and wood
		Bare sol	no vegetation (a hole surrounded by bare soil, or a hole in a termite mound)
The vegetation around the NS could provide food ressource of different quality	State	Dead	The surrounding vegetation is dead, dry and/or unrooted
		Alive	All vegetation is alive
		Mixt	Mixed dead and alive vegetation
		None	Only bare soil
NS entrance visibility may indicate intense movements: an indication of attractivity?	Entrance visibility	Yes	The entrance of the NS is visible on the picture
		No	The entrance of the NS is not visible on the picture
Safer NS expected to be of higher quality and hence more attractive	Predator accessibility	Yes	Birds , small mammals and snakes could access the NS
		Intermediate	Some of the predator categories could have no access
		Difficult	Predator proof

NS group size and composition

“Nest group” size and composition were estimated for each NS by the number and the sex of radiotracked individuals sharing the same NS simultaneously (Table 3). We considered only nights where at least three individuals were radiotracked simultaneously in a given site. We also estimated a “spatial group” size and its composition considering the total number of mice trapped or radiotracked within a 4 meter radius circle surrounding each NS (i.e. a subsample of the total number of NS identified), considering i) that the average distance between NS in a given site was 11.4 ± 11.08 meters and ii) the GPS precision (± 4 m). This approach allowed to take into account mice not radiotracked among which the juveniles.

NS fidelity

Fidelity to a NS was assessed from the calculation of the number of different NS used by a given individual divided by the number of nights it was radiotracked. We considered only individuals who were radiotracked for at least five nights ($n=111$ mice).

Social network size, cohesion and composition based on NS sharing

Social networks were determined by estimating NS sharing between the 111 radiotracked individuals involved in fidelity assessment. For that an Association Strength (AS) index was calculated for each pair of radiotracked mice within each site as the number of NS shared by individuals i and j (i.e Y_{ij}) divided by the sum of Y_{ij} plus the number of NS occupied either by i or j without the other (VanderWaal et al. 2013). From this matrix, we also deduced group size as the number of individuals sharing the same web of NS (Supplementary 1). Group cohesion was assessed considering AS values for

all pairs of individuals sharing at least one NS (i.e. $AS > 0$ corresponds to 17.5% of all possible pairs of individuals in a given site).

Statistical analyses

Statistical models were developed and tested with R-v2.15 software (R_Development Core Team 2012) and JMP, Version 10.0. (SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007).

Categorical analyses were performed for each of the four NS characteristics to assess whether their rates were the same across the sexes, species and geography. Statistical significance of differences in NS characteristics between the three categories was assessed with a Chi-square test on likelihood ratios. Nest group size and composition were analyzed with χ^2 tests.

Analysis involving continuous data (VI, NS fidelity, group size and composition, individual network size and cohesion and distance between NS) involved non-parametric tests (Kruskal-wallis followed by MannWitney pairwise post hoc tests) given that normality and heteroscedasticity conditions were not met even after data transformation. Significance level was set to 0.05, and adjusted for multiple testing with the sequential Bonferroni procedure when necessary. Overlap computations were performed with home-made Pascal programs.

Results

HR overlaps

Patterns of overlap varied significantly between the five categories (the two species, in allopatry and sympatry and intra versus interspecies overlaps, KW with χ^2 approximation, $\chi^2 = 24.21$, $df = 4$, $p < 0.001$, Figure. 1). Allopatric *R.d.dilectus* showed higher overlaps than allopatric *R.bechuanae* (MW, $W = 5012$, $p = 0.005$), while the pattern

of conspecific overlaps in sympatry was not significantly different between the two species (MW, $W=217.5$, $p=0.08$). In sympatry, heterospecific overlaps were lesser than conspecific overlaps for *R.d.dilectus* (MW, $W=17$, $p=0.006$) and tended to be lesser for *R.bechuanae* (MW, $W=191.5$, $p=0.05$, corrected alpha = 0.0125). Finally, patterns of overlaps with conspecifics were similar in sympatry and allopatry, for both *R.bechuanae* (MW, $W=1847$, $p=0.365$) and *R.d.dilectus* (MW, $W=381$, $p=0.955$, Figure 1).

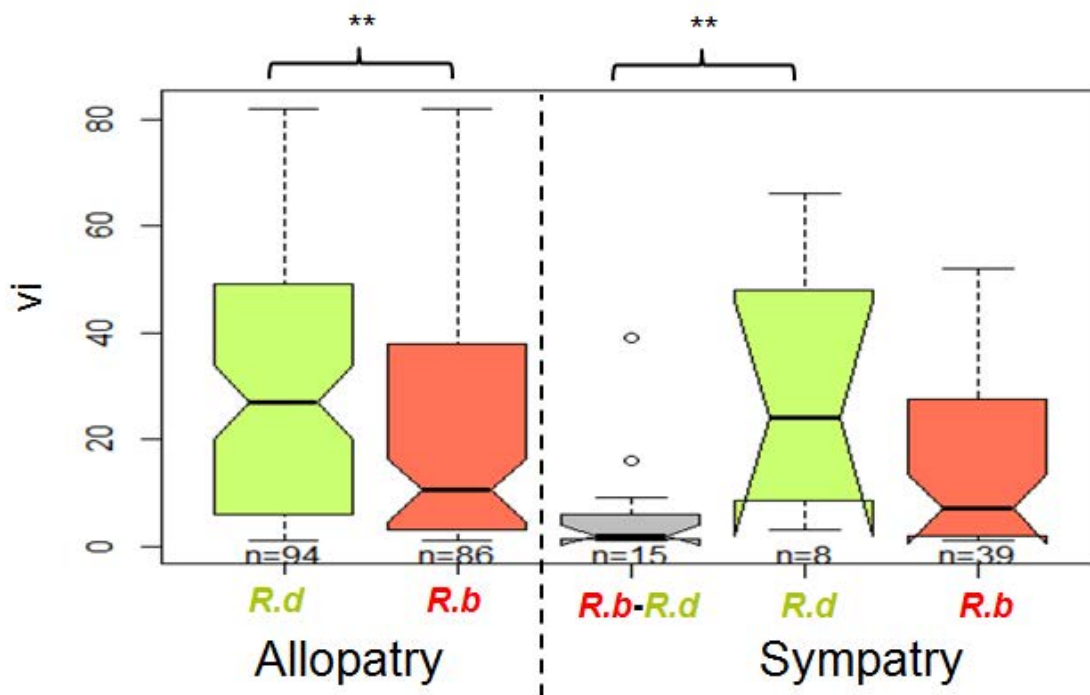


Figure. 1: Volume of interaction among geography and species *R.bechuanae* (R.b in red) and *R.d.dilectus* (R.d in green) and heterospecific overlaps (grey, n=number of overlaps), **, $p<0.01$.

Spatial distribution of NS

Average distance between NS within a mouse NS network was compared between species and geography (KW, $n=107$, $\chi^2 = 10.22$, $df=3$, $p=0.02$, Figure. 2). Significance mainly relates to species differences. *R.bechuanae* NS were more distant from each

other's than *R.d.dilectus* ones in allopatry (MW, $W = 565$, $p = 0.016$) and trendily in sympatry (MW, $W = 43$, $p = 0.041$, adjusted alpha= 0.025). While within each species, average distance between NS did not vary with geography (*R.bechuanae*, MW, $W = 290$, $p = 0.858$; *R.d.dilectus*, MW, $W = 183$, $p = 0.352$, Figure. 2).

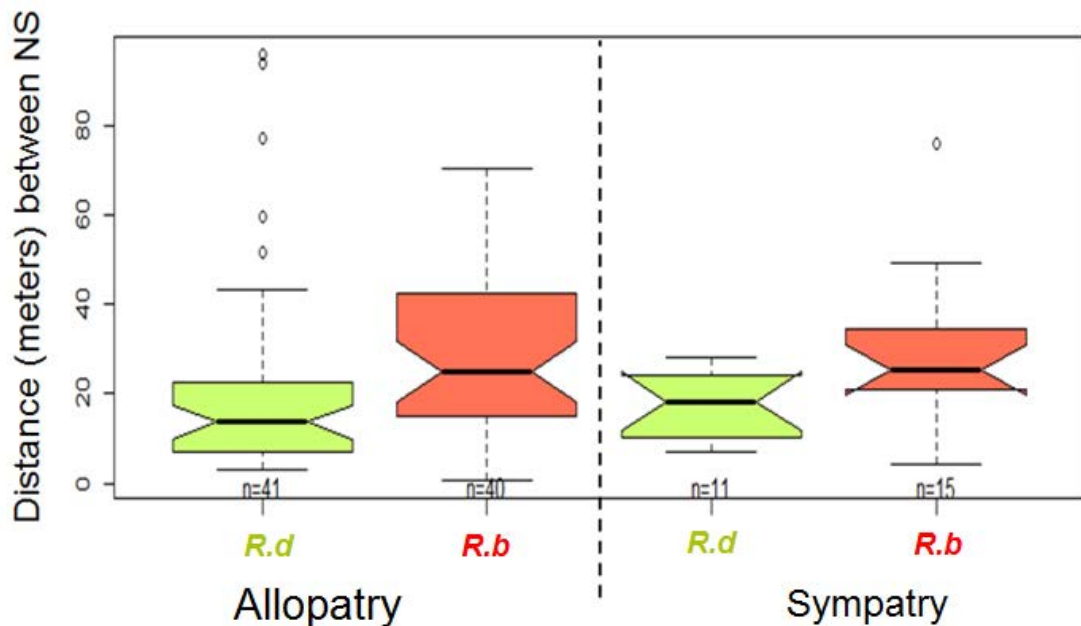


Figure. 2: Distance (meters) between NS within an individual NS network averaged across species (*R.bechuanae* (R.b in red) and *R.d.dilectus* (R.d in green)) and geography (n=sample).

NS characteristics

The sexes did not show detectable differences in their NS characteristics, hence, they were grouped in further comparisons. We tested variation with geography within and between species. Comparison within species pointed out fewer differences among *R.bechuanae* than among *R.d.dilectus*. In allopatry, *R.bechuane* used more often dead material ($\chi^2=20.4$, $p=0.0001$), and their tunnel entrance is more visible ($\chi^2=11.2$, $p=0.008$)

than in sympatry. As far as *R.d.dilectus* was concerned all NS characteristics differed in sympatry as compared to allopatry: chosen vegetation was less alive ($\chi^2=88.6$, $p<0.0001$), the tunnel entrance more visible ($\chi^2=4.75$, $p=0.03$), they offered less protection from predation ($\chi^2=63.8$, $p<0.0001$), and they occurred less often in the grass (100% grass in allopatry, $\chi^2 = 49.7$, $p<0.0001$, Figure. 3).

Comparing the NS of the two species in sympatry: *R.bechuanae* occupied more often alive vegetation and less mixt vegetation than *R.d.dilectus* ($\chi^2=13.9$, $p=0.001$); *R.bechuanae* NS offered more protection ($\chi^2=17.1$, $p=0.0002$); *R.bechuanae* NS were more often in bushes and less often in grass than *R.d.dilectus* ($\chi^2=28.11$, $p<0.0001$). The characteristics of the two species NS differed even more in allopatry (all comparisons $p<0.0001$, Figure. 3): *R.bechuanae* NS were less in alive vegetation and more in mixt vegetation, their tunnels entrances were more visible, and less protected than *R.d.dilectus* NS, *R.bechuanae* NS occurring more in bushes while *R.d.dilectus* NS were exclusively in grass (Figure. 3).

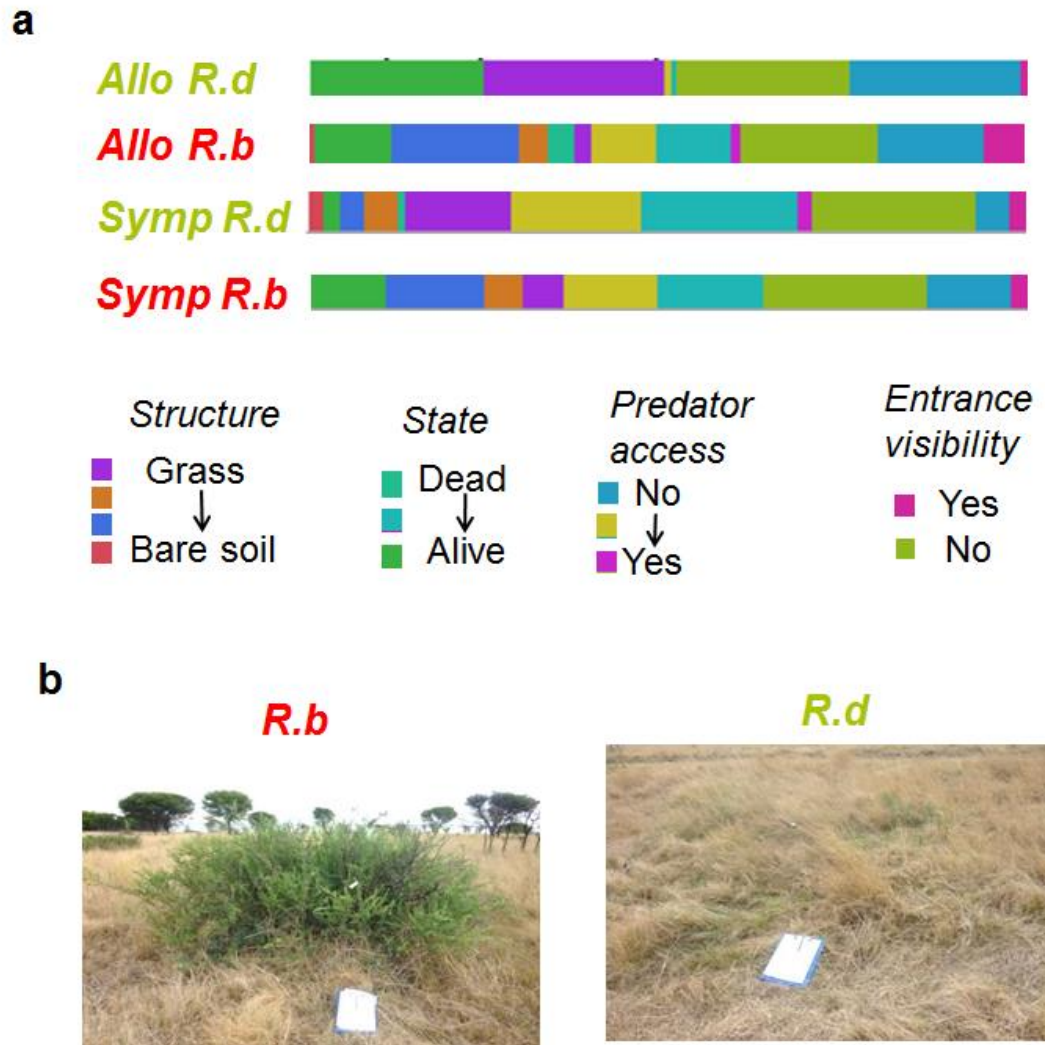


Figure 3: a) Share chart comparing NS characteristics according to species (*R.d*=*R.d.dilectus* *R.b*= *R.bechuanae*) and geography (allo= allopatry, symp= sympatry). b) Pictures of NS types.

Group size and composition estimations

- Nest group size (radiotracked mice)

Table 3: Contingency table showing the distribution of “nest group size” according to species, geography and the sex ratio.

Number of NS/night	1 individual		2 individuals			>2 individuals		
Sex Ratio (♂♂ + ♀)	0	1	0	1	0.5	0	1	mixt
Allo <i>R.d.dilectus</i>	97	68	4	2	23	0	0	2
Allo <i>R. bechuanae</i>	74	114	5	4	28	0	0	9
Symp <i>R.d.dilectus</i>	11	12	0	0	0	0	0	0
Symp <i>R.bechuanae</i>	42	26	1	0	9	0	0	1
Total	224	220	10	6	60	0	0	12

NS sharing as assessed by radiotracking yielded the results described in Table 3. As very few groups were composed of more than two individuals they were pooled with the groups of two mice for analyses purposes. Group nesting was mainly heterosexual, in all categories (Table 3). However, our radiotracked mice were found to rarely share a NS with one or more other radiotracked mice a pattern that did not differ between the two species in allopatry (n=430 NS/night, χ^2 1.1, p=0.3). “Solitary” nesting varied between the sexes and the geography (χ^2 =17.5, p<0.001), in allopatry solitary nesting was more frequent among the males in *R.bechuanae*, while it did not differ between the sexes for *R.d.dilectus* (n= 353, χ^2 = 13.36, p<0.001). This pattern was not observed in sympatry (n=91, χ^2 =1.36, p=0.24). Finally, in sympatry, *R.bechuanae* radiotracked mice were found to share their NS with a conspecific more often than *R.d.dilectus* (n=93 NS_night, χ^2 =5.99, p=0.01), while in allopatry we did not detected difference on the group size between the species.

➤ Spatial group size (radiotracked and trapped)

All groups comprised at least two individuals when we pooled trapping and radiotracking data. Spatial group size did not vary with species or geography (KW, χ^2 =3.80, df=3, p=0.28, average group size (\pm SE) 3.6 \pm 0.4, n=35 NS) and the sex ratio within the groups was also balanced (W=-70, p=0.17, testing deviation from balanced

sex-ratio). The ratio of juveniles varied significantly across geography and species (KW, $\chi^2=12.56$, $df=3$, $p=0.006$), however sample sizes were very unbalanced (Table 4) : the ratio tending to be higher in sympatry than in allopatry, the lowest in *R.d.dilectus* allopatry (no juvenile), and the highest in *R.bechuanae* sympatry (0.37 ± 0.2 (SE)).

Table 4: “Spatial groups” composition with reference to geography and species. Figures within brackets refers to numbers of groups identified in each category.

Number of "spatial groups"		Composition			
		Groups with juveniles	Heterosexual groups	Only males	Only females
Allopatry	<i>R.d.dilectus</i> (17)	0	12	2	3
	<i>R.bechuanae</i> (13)	2	9	1	3
Sympatry	<i>R.d.dilectus</i> (2)	1	0	1	1
	<i>R.bechuanae</i> (3)	2	3	0	0

Fidelity to the NS

NS fidelity differed among species and geography (KW, $\chi^2 =34.28$, $df=3$, $p<0.001$, Figure. 4). *R.bechuanae* showed higher NS fidelity than *R.d.dilectus* in allopatry (MW, $W=1438$, $p<0.001$) but the two did not differ in sympatry (MW, $W=97$, $p=0.75$). Moreover, NS fidelity of *R.d.dilectus* was higher in sympatry than in allopatry (MW, $W=313.5$, $p=0.003$) while it was high both in sympatry and in allopatry for *R.bechuanae* (MW, $W=433.5$, $p=0.56$).

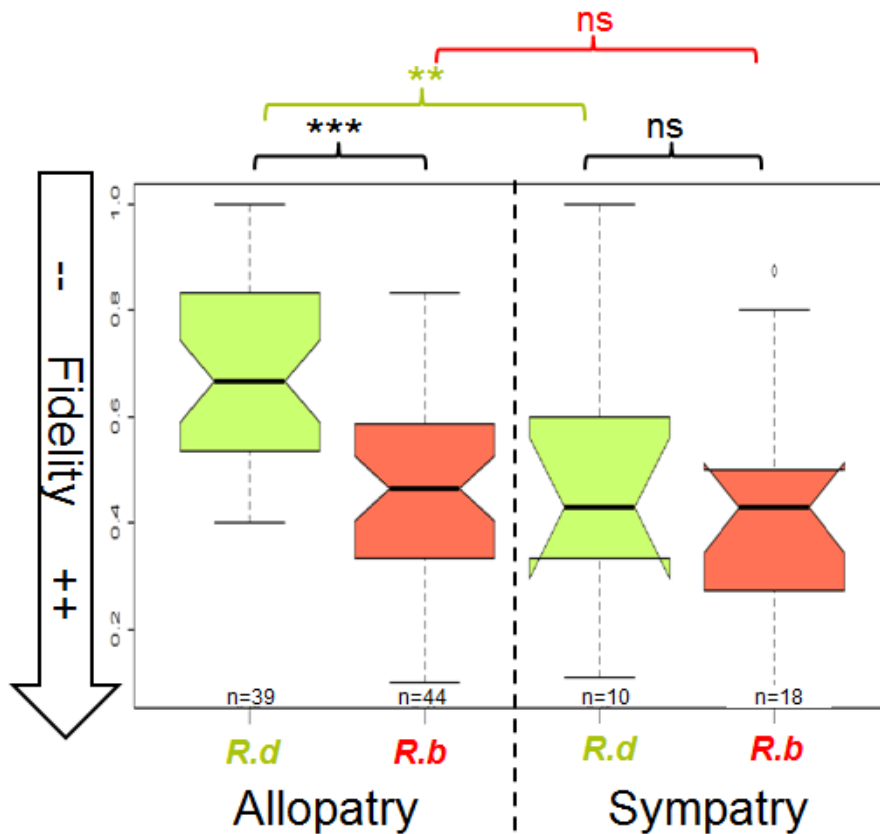


Figure. 4: Fidelity to the NS of a given individual averaged across geography and species : *R.bechuanae* (R.b in red) and *R.d.dilectus* (R.d in green). Significance levels of Mann Whitney tests: ** $p < 0.005$, *** $p < 0.001$ (n= number of individuals).

NS network size and group cohesion

The number of radiotracked mice sharing the same NS network (i.e. network group size) did not differ with geography if we considered the entire sample size, i.e. including “solitary” mice (KW, $\chi^2 = 5.006$, $df = 3$, $p = 0.171$), or a subsample comprising network groups of at least two individuals (KW, $\chi^2 = 0.262$, $df = 3$, $p = 0.967$, Figure. 5).

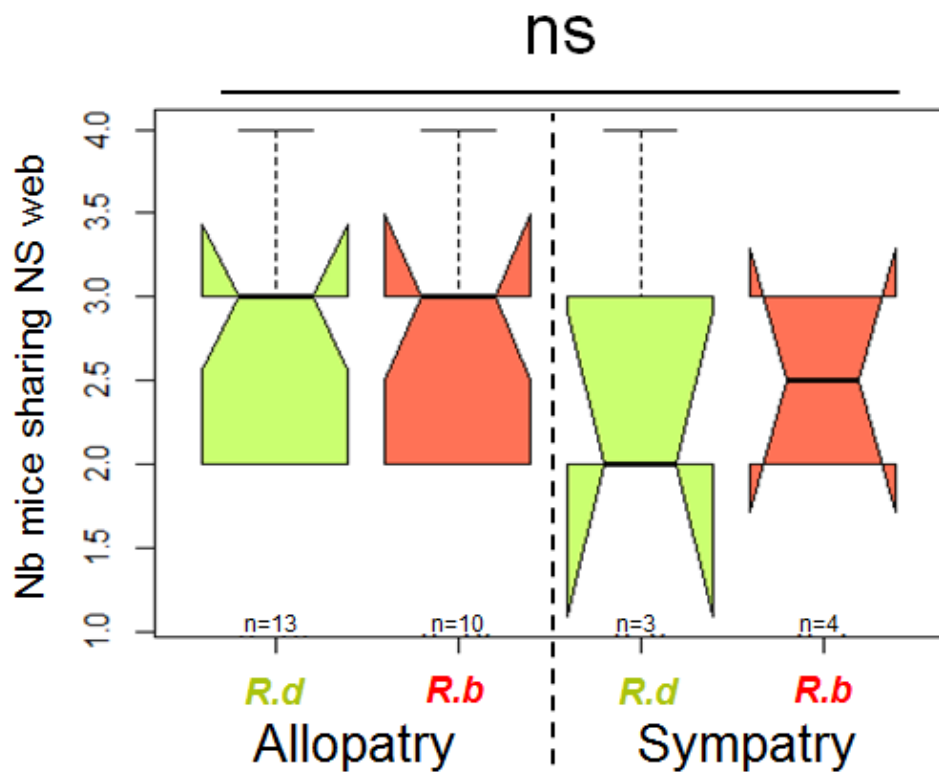


Figure 5: Size of groups (≥ 2 mice) sharing the same network of NS among species and geography (*R.bechuanae* (R.b in red) and *R.d.dilectus* (R.d in green), n= number of groups).

Association Strength differed significantly with geography and species (KW, $\chi^2 = 6.608$, $df = 2$, $p = 0.037$, Figure. 6). In allopatry, values of AS were higher for *R.bechuanae* than *R.d.dilectus* (MW, $W=321.5$, $p=0.016$). For *R.d.dilectus* AS tended to be higher in sympatry than in allopatry (MW, $W = 4.5$, $p= 0.047$, adjusted alpha= 0.0175), while *R.bechuanae* did not show geographic variations (MW, $W=229$, $p=0.095$).

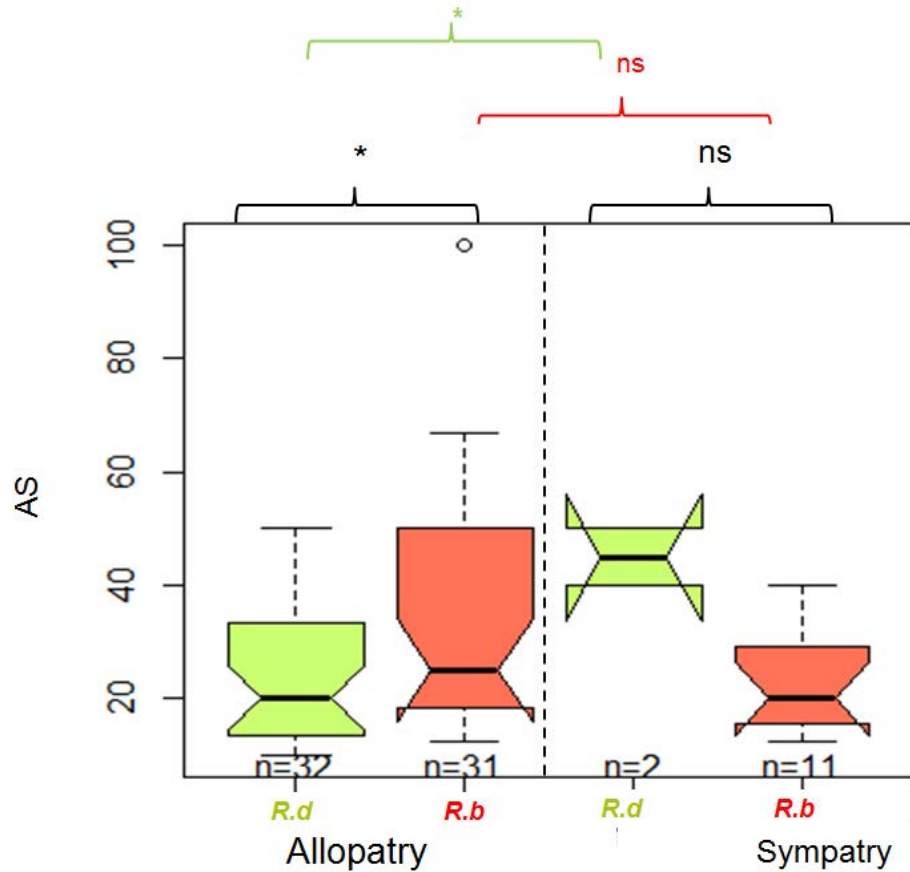


Figure. 6: Variation of association strength (AS) within species and geography : *R.bechuanae* (R.b in red) and *R.d.dilectus* (R.d in green) (n=number of pair).

Discussion

This study aimed to characterize the social organizations of two African striped mice species and to evaluate whether environmental variation and species interference may have shaped these organizations. The setting of the two studied species (*R.bechuanae* and *R.d.dilectus*) provided an interesting framework to investigate these hypotheses. We used spatial proxies of sociality and predicted that large group size, high association strength between individuals and high fidelity to the nest site (i.e. NS) should reflect higher sociality (Schradin and Pillay 2005; Lacey and Sherman 2007; Schradin 2013; VanderWaal et al. 2013).

We assessed group size in different ways: NS or network sharing and spatial proximity, and did not detect differences between the two species. However, although adding to the radiotracked animals trapping data revealed that groups were of larger size than suggested by the analysis of only radiotracked mice, this group size estimation was still relatively small (in average 2 to 3 mice), and we cannot exclude that we may have not trapped all group members, and hence may not be able to fully conclude as for the group size characteristics of the two species. Having said that, unlike described earlier in the literature (Brooks. 1982; Skinner and Chimimba 2005), *R.d.dilectus* does not appear as a solitary species rather it can forms heterosexual groups (possibly family groups), like *R.bechuanae* (Nel 1975), at least during the breeding season and in our study geographical areas. Moreover, a previous study revealed cases of multiple trappings (i.e. male and female adults with subadults) in *R.d.dilectus* (Ganem et al. 2012), reinforcing the fact that this species does not appeared solitary. In line with what preceeds, NS sharing within sex was observed in the two species, a pattern often described in the social species *R.pumilio* (Schradin and Pillay 2004; Schradin and Pillay 2005; Schradin, Schubert, and Pillay 2006) but not in *R.d.chakae*, the solitary species (Schradin and Pillay 2005).

Association strength was assessed between pairs of radiotracked mice, and appeared to be stronger among *R.bechuanae* than among *R.d.dilectus*. Further, NS fidelity also appeared to be higher in *R.bechuanae* than in *R.d.dilectus*, despite the fact that NS within a network were significantly more dispersed in the former. However, the latter patterns seem to strongly relate to NS characteristics, suggesting a strong influence of micro-environmental conditions on social behavior (see below).

Our characterization of the two species NS aimed to capture its quality in terms of protection from predator and availability of food resource, and its structure in terms of capacity to host more than one mouse. We also made the hypothesis that tunnel entrance visibility could be a proxy of intensive occupation (either by a group or by an individual). Our results indicate differences in the NS characteristics of the two species underlying differences in their nature, in line with our earlier study pointing out divergence in habitat preference and partition between the two species (Chapter 1), and further suggest that species interference could influence NS selection (see below).

Divergence in habitat and NS selection and its consequences for sociality

Rhabdomys is expected to forage alone during the day (Schradin 2006), nevertheless, earlier studies pointed out that individuals among a social group would tend to show higher HR overlaps than solitary individuals or individuals pertaining to distinct social groups (Schradin and Pillay 2005; Schoepf and Schradin 2012a). Our study pointed out higher overlaps within *R.d.dilectus* than within *R.bechuanae*. Hence, although we did not distinguish overlaps within from overlaps between groups, the average values suggest either that our sample of *R.d.dilectus* is composed of more social groups than that of *R.bechuanae*, or that the HR size, different between the species (Chapter 1), has an effect of the overlap, or that HR overlap may not be a good proxy of sociality in our species and/or the habitats where they occur. Indeed, earlier studies concerned *R.pumilio* in the Succulent karoo arid biome, where resource is relatively rare and predation risks may be higher than in our study areas resulting in the differences observed (Schradin et al. 2010; Schradin, König, and Pillay 2010). Further, as far as *R.d.dilectus* is concerned high dependence to presence of cover (Chapter 1, Ganem et al. 2012), and the clumped

distribution (at large scale) of this cover in our study area may explain higher overlaps in this species with no relation to the intensity of their social interactions.

Rhabdomys is expected to group only during the resting phase in NS (Schradin 2006). Further, NS characteristics could influence the social organization of a population, depending on the availability and the quality of the NS: for example, a structure that would allow to host a group of individuals (Lacey and Sherman 2007). Earlier study (Chapter 1) pointed out that although open bush-land type's habitats were available in *R.d.dilectus* allopatric study area, they mostly occurred in dense grass type (e.g. reeds) vegetation, with proximity to water. The present study revealed that they spent the night (i.e. selected NS) strictly in green grass type vegetation, and their NS were characterized by extremely reduced visibility of tunnel entrances, and high protection from potential predators unlike *R.bechuanae*. Indeed *R.bechuanae* occurred mainly in mixed vegetation type NS with both higher visibility of tunnel entrances and exposure to predators (two parameters that were not necessarily correlated).

High tunnel entrance visibility in *R.bechuanae* may be an indication of higher frequentation. In this species, high average distance between NSs used by an individual may reflect their rarity, in accordance with large HRs observed in *R.bechunanae* (Chapter 1). Although high turnover of NS may be a costly strategy (Bulmer 1984), a larger NS network with high fidelity to this network, might be a beneficial strategy against predation (Holmes 1991). Besides, considering the nature of the vegetation used by *R.d.dilectus*, low visibility of NS entrance may not be interpreted as lower activity, but rather more cryptic activity that we cannot assess in our study.

Our results point out that, despite relatively similar group sizes between the species and higher distance between NS in *R.bechuanae* networks as compared to

R.d.dilectus, both NS fidelity and association strength was significantly higher in *R.bechuanae* than in *R.d.dilectus* in allopatric conditions, suggesting stronger social interactions in the former species than in the second. Indeed, the difference between random aggregation among individuals with same requirements and social group formation resides in the strength and sustainability of individual's link (Whitehead 2008). For example, random aggregation of female parasitoid wasps in host patch is a gregarious pattern that could not be consider as real social group formation, contrary to the colony formation and organization in bees (Lin and Michener 1972).

To conclude, differences in environmental contingencies may explain differences in patterns of overlap, and some aspects of NS quality (protection from predation), and in some extent, differences in strength of association and NS fidelity suggesting higher sociality in *R.bechuanae* than in *R.d.dilectus*.

Disentangling the influence of environmental contingencies versus species interference on social organization?

Based on diurnal space use (i.e. HR size and overlaps), a previous study pointed out character displacement resulting from interference between *R.d.dilectus* and *R.bechuanae* in sympatry (Chapter 1). Both *R.bechuanae* and *R.d.dilectus* increased their HR size in sympatry as compared to allopatry and showed significantly less interspecific than homospecific overlaps, as we confirmed in this study. Such data suggested that species interference occurs and could have also impacted the two species social organization.

Evidence for such potential interference is suggested from our comparisons of NS selection between sympatric and allopatric populations of each of the species. NSs of *R.d.dilectus* in sympatry were found to be extremely different from allopatric ones, being more similar to *R.bechuanae* in their characteristics. If we consider the influence of NS selection on the social organization as suggested above, this important shift in NS selection in *R.d.dilectus* may explain the increase of the fidelity to the NS and the cohesion among individuals in sympatry for this species. *R.d.dilectus* might select *R.bechuanae* type NS in sympatry possibly because it had invaded *R.bechuanae* range where such NS types they are more abundant. Notwithstanding, when we compared the characteristics of the two species NS in sympatry, *R.bechuanae* still occupied more frequently bushy type NS as compared to grass type NS occupied by *R.d.dilectus*. Interestingly *R.bechuanae* NS in sympatry offered, in comparison to *R.d.dilectus*, more protection from predation and comprised more live vegetation than *R.d.dilectus*. Considering NS preferences of *R.d.dilectus* in allopatry, our results may indicate that although *R.d.dilectus* invaded *R.bechuanae* areas it may be outcompeted by *R.bechuanae* that manages to keep NS of highest quality. If our interpretation is confirmed, with further more detailed investigation of the mechanisms involved in competition between the two species, competition with *R.bechuanae* may limit access of *R.d.dilectus* to high quality NS, resulting in higher NS fidelity and group cohesion of this species in sympatry as compared to allopatry.

As far as *R.bechuanae* response to interference with *R.d.dilectus* is concerned, the only geographical difference found within this species concern tunnel visibility of their NSs, and use of dead vegetation as NSs higher in sympatry than in allopatry. Further studies are needed to assess whether higher tunnel visibility could indicate larger group

size, or more frequent NS checking (possibly for presence of competitor), and if nesting in dead vegetation as compared to live vegetation impact the species fitness.

Altogether, our study suggests that both environmental heterogeneity and competition may impact the social organization of the two species, and particularly in *R.d.dilectus*, even if more investigations are needed.

Conclusion & perspectives:

To conclude, this study is the first to investigate the social organization of two sister species in their limits of distribution and to consider the interspecific interference as a potential constraint to evolution of sociality. Even-though our spatial proxies do not allow us to determine precisely the social organization of the two species because the entire group could not be determine with our data, it give us indications of species difference revealing that *R.bechuanae* presents a more complex social organization in general with high NS quality, fidelity and group cohesion. The monopolization of the highest quality NSs by *R.bechuanae* in sympatry may indicate that this species could be the dominant one, but more studies are needed to conclude. However, even the existence of interspecific interference on space use in the two species and keeping in mind our small sample size in sympatry, we detected small variation on the social organization with the geography for *R.bechuanae* and the variation occurring in *R.d.dilectus* may present confounding effects with the available habitats in sympatry. Considering the ecological divergence between the two species, this study suggests the importance of habitat and NS selection in the variation of the social organization. Further, we need to investigate more the social response of these two sister species during the non-breeding season, when the group formation is expected to peak and to evaluate the fitness consequence of social

response on our two sister species by using genetic tools as microsatellites to reveal the paternity link within and between groups.

Acknowledgments

We are grateful for discussion or help from: Yasmin Latour, Camille Rioux, Julie Perez and the reserve personnels. This study was performed with permits from the Free_State and North West Province, reserve authorities (n°01/15700, 01/11262). Acknowledged for their financial support are: Free_State DTEEA, SIBAGHE, the French/SA agreements through PICs (n°4841, n°81859) and GDRI (n°191).

References

- Armitage KB. 1999. Evolution of Sociality in Marmots. *J. Mammal.* 80:1–10.
- Brooks. P. 1982. Aspects of the reproduction , growth and development of the four-striped field mouse , *Rhabdomys pumilio* (Sparrman , 1784). *Mammalia* 46.
- Bulmer MG. 1984. Risk avoidance and nesting strategies. *J. Theor. Biol.* 106:529–535.
- Burt WH. 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *J. Mammal.* 24:346–352.
- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. London* 236:339–72.
- Cortés-Avizanda A, Almaraz P, Carrete M, Sánchez-Zapata J a, Delgado A, Hiraldo F, Donázar J a. 2011. Spatial heterogeneity in resource distribution promotes facultative sociality in two trans-Saharan migratory birds. *PLoS One* 6:e21016. [accessed 2014 Aug 20].
<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3120827&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Couzin I. 2006. Behavioral Ecology : Social Organization in Fission – Fusion societies. *Curr. Biol.* 16:169–171.
- Couzin I, Laidre ME. 2009. Fission – fusion populations. *Curr. Biol.* 19:633–635.
- Dufour CM-S, Louâpre P, van Baaren J, Martel V. 2012. When parasitoid males make decisions: information used when foraging for females. *PLoS One* 7:e46706. [accessed 2013 Jan 8].

<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3463545&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Emlen ST. 1995. Review An evolutionary theory of the family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92:8092–8099.

Ganem G. 1998. Evolution of pacism may have followed similar paths in *Spalax* and in the bathyergid mole-rats : a reply to H . Burda. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:365–367.

Ganem G, Bennett NC. 2004. Tolerance to unfamiliar conspecifics varies with social organization in female African mole-rats. *Physiol. Behav.* 82:555–62. [accessed 2014 Oct 24]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15276822>

Ganem G, Meynard CN, Perrigault M, Lancaster J, Edwards S, Caminade P, Watson J, Pillay N. 2012. Environmental correlates and co-occurrence of three mitochondrial lineages of striped mice (*Rhabdomys*) in the Free State Province (South Africa). *Acta Oecologica* 42:30–40. [accessed 2012 Dec 19]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X12000045>

Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21:394–407. [accessed 2014 Jul 9]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>

Grether GF, Losin N, Anderson CN, Okamoto K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84:617–35. [accessed 2012 Nov 14]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19681844>

Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I. *J. Theor. Biol.* 7:1–16.

Hayes L. 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim. Behav.* 59:677–688. [accessed 2014 Mar 19]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10792923>

Holmes W. 1991. Predator risk affects foraging behaviour of pikas : observational and experimental evidence. *Anim. Behav.* 42:111–119.

Jarvis J, O’Riain J, Bennett N, Sherman P. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *Science* (80-.). 9:1–5.

Kelley JL, Morrell LJ, Inskip C, Krause J, Croft DP. 2011. Predation risk shapes social networks in fission-fusion populations. *PLoS One* 6:e24280. [accessed 2014 Aug 25]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3166168&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Kral M, Jarvi T, Bickl V. 1988. Inter-specific aggression between the Collared Flycatcher and the Pied Flycatcher: the selective agent for the evolution of light- coloured male Pied Flycatcher populations? *ornis Scand.* 4:287–289.

- Lacey E a, Sherman P. 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: *Rodent Societies An ecological and Evolutionary Perspective*. p. 243–254.
- Lacey E, Wieczorek J. 2003. Ecology of Sociality in Rodents : A Ctenomyid Perspective. *J. Mammal.* 84:1198–1211.
- Lin N, Michener CD. 1972. Evolution of Sociality in Insects. *Q. Rev. Biol.* 47:131–159.
- Maher C, Burger JR. 2011. Intraspecific variation in space use, group size, and mating systems of caviomorph rodents Christine. *J. Mammal.* 92:54–64.
- Mitchell MS, Powell R. 2012. Foraging optimally for home ranges. *J. Mammal.* 93:917–928. [accessed 2012 Oct 30]. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-S-157.1>
- Mucina L, Rutherford M. 2006. *The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria, South Africa.
- Nel J a. J. 1975. Aspects of the Social Ethology of Some Kalahari Rodents. *Z. Tierpsychol.* 37:322–331.
- Pearson HC. 2009. Influences on dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) fission-fusion dynamics in Admiralty Bay, New Zealand. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63:1437–1446. [accessed 2014 Aug 17]. <http://link.springer.com/10.1007/s00265-009-0821-7>
- Rambau R V., Robinson TJ, Stanyon R. 2003. Molecular genetics of *Rhabdomys pumilio* subspecies boundaries: mtDNA phylogeography and karyotypic analysis by fluorescence in situ hybridization. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28:564–575. [accessed 2012 Nov 16]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1055790303000587>
- Raynaud J, Müller K, Schradin C. 2012. Experimental increase of testosterone levels in free-ranging juvenile male African striped mice (*Rhabdomys pumilio*) induces physiological, morphological, and behavioral changes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 178:108–115. [accessed 2014 Apr 11]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22565164>
- Raynaud J, Schradin C. 2013. Regulation of male prolactin levels in an opportunistically breeding species, the African striped mouse. *J. Zool.* 290:287–292. [accessed 2013 Jul 18]. <http://doi.wiley.com/10.1111/jzo.12040>
- Raynaud J, Schradin C. 2014. Experimental increase of testosterone increases boldness and decreases anxiety in male African striped mouse helpers. *Physiol. Behav.* 129C:57–63. [accessed 2014 Apr 3]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24534177>
- Revilla E, Palomares F. 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*. *J. Anim. Ecol.* 71:497–512.
- Santos JW a., Lacey E a. 2011. Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. *J. Mammal.* 92:3–11. [accessed 2014 Oct 4]. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/09-MAMM-S-389.1>

Scantlebury M, Bennett NC, Speakman JR, Pillay N, Schradin C. 2006. Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. *Funct. Ecol.* 20:166–173. [accessed 2012 Dec 9]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2006.01074.x>

Schoepf I, Schradin C. 2012 a. Better off alone! Reproductive competition and ecological constraints determine sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *J. Anim. Ecol.* 81:649–56. [accessed 2014 Mar 26]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22220746>

Schoepf I, Schradin C. 2012 b. Differences in social behaviour between group-living and solitary African striped mice, *Rhabdomys pumilio*. *Anim. Behav.* 84:1159–1167. [accessed 2014 Apr 3]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347212003685>

Schradin C. 2005. Nest-site competition in two diurnal rodents from the Succulent karoo of South Africa. *J. Mammal.* 86:757–762.

Schradin C. 2006. Whole-day follows of striped mice (*Rhabdomys pumilio*), a diurnal murid rodent. *J. Ethol.* 24:37–43. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10164-005-0158-2>

Schradin C. 2013. Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors Carsten. *Philos. Trans. R. Soc. London* 368.

Schradin C, Kenkel W, Krackow S, Carter CS. 2013. Staying put or leaving home: endocrine, neuroendocrine and behavioral consequences in male African striped mice. *Horm. Behav.* 63:136–43. [accessed 2014 Mar 30]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23079108>

Schradin C, König B, Pillay N. 2010. Reproductive competition favours solitary living while ecological constraints impose group-living in African striped mice. *J. Anim. Ecol.* 79:515–21. [accessed 2012 Nov 12]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20059610>

Schradin C, Lindholm AK, Johannesen J, Schoepf I, Yuen C-H, König B, Pillay N. 2011. Social flexibility and social evolution in mammals: a case study of the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Mol. Ecol.* 21:541–53. [accessed 2012 Nov 21]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21883591>

Schradin C, Pillay N. 2004. The striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) from the succulent karoo, South Africa: a territorial group-living solitary forager with communal breeding and helpers at the nest. *J. Comp. Psychol.* 118:37–47. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15008671>

Schradin C, Pillay N. 2005. Intraspecific variation in the spatial and social organization of the african striped mouse. *J. Mammal.* 86:99–107.

Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, Brenner J, Bleeker M, Schubert M, König B, Pillay N. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Anim. Behav.* 79:195–

203. [accessed 2012 Nov 4].
<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347209004965>

Schradin C, Schneider C, Yuen CH. 2009. Age at puberty in male African striped mice: the impact of food, population density and the presence of the father. *Funct. Ecol.* 23:1004–1013. [accessed 2012 Nov 12]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2009.01569.x>

Schradin C, Schubert M, Pillay N. 2006. Winter huddling groups in the striped mouse. *Can. J. Zool.* 84:693–698. [accessed 2014 Jul 3].
<http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/z06-048>

Silk JB. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 362:539–59. [accessed 2014 Mar 19].
<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2346516&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Skinner J, Chimimba C. 2005. *The mammals of the southern African subregion.* Cambridge .

Soma KK, Scotti M-AL, Newman AEM, Charlier TD, Demas GE. 2008. Novel mechanisms for neuroendocrine regulation of aggression. *Front. Neuroendocrinol.* 29:476–89. [accessed 2014 Oct 24]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18280561>

Du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthee CA. 2012. Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65:75–86. [accessed 2012 Nov 7]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22728170>

Trivers R. 1985. *Social evolution.* CA: Benjam. Menlo Park.

VanderWaal KL, Wang H, McCowan B, Fushing H, Isbell L a. 2013. Multilevel social organization and space use in reticulated giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Behav. Ecol.* 25:17–26. [accessed 2014 Apr 3].
<http://www.beheco.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/beheco/art061>

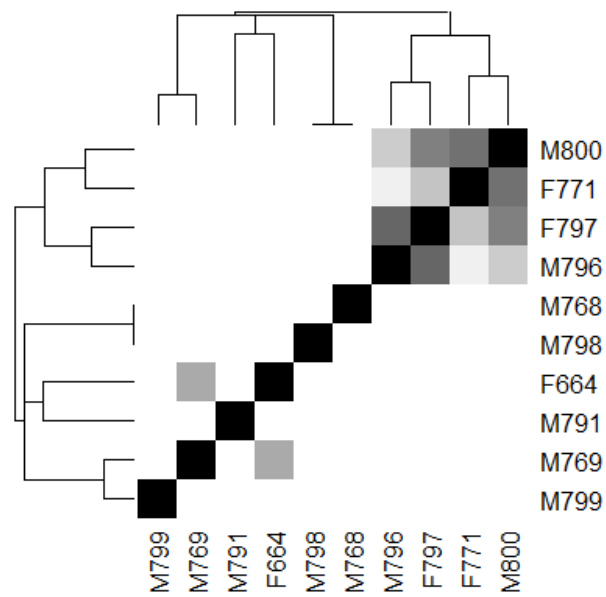
Wcislo W, Low B, Karr C. 1985. Parasite pressure and repeated burrow use by different individuals of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). *Sociobiology*:115–125.

Whitehead H. 2008. *Analyzing Animal Societies.* The Univer. The University of Chicago Press, Chicago 60637.

Wolff JO. 2003. Laboratory Studies with Rodents: Facts or Artifacts? *Bioscience* 53:421.

Supplementary

Supplementary 1: An example of an Association Strength matrix for one site. The identity of radiotracked mice was give. The dark square represents a high level of NS sharing for the dyad.



Chapitre 4 :

Evolution des barrières sexuelles entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*

La coexistence suppose un isolement reproducteur entre les espèces, pouvant survenir à différentes étapes du cycle de vie d'un organisme (Smadja and Butlin 2011). Plus précisément, je m'intéresse à l'isolement pré-copulatoire qui peut être écologique (ségrégation des habitats) et/ou sexuel (isolement lors de la rencontre entre hétérospecifics, Smadja & Butlin, 2011).

Lors de la rencontre entre les espèces en sympatrie, l'isolement reproducteur pré-copulatoire peut être mis en place au travers de la divergence du Système de Reconnaissance Sexuelle via des mécanismes i) de non reconnaissance de l'hétérospecific comme partenaire potentiel (reconnaissance spécifique), et/ou ii) de préférence homogame (l'hétérospecific étant moins attractif). Le système de reconnaissance sexuelle, comprend les signaux émis par un partenaire sexuel et les préférences exprimées par l'individu récepteur permettant l'identification et le choix d'un partenaire (Endler and Basolo 1998) et peut diverger entre les espèces par dérive génétique, sélection sexuelle et/ou sélection naturelle directe ou indirecte (Endler and Basolo 1998; Rundle and Nosil 2005; Maan and Seehausen 2011).

Concernant *R. bechuanae* et *R. d. dilectus*, malgré une ségrégation des habitats, celle-ci est incomplète et laisse apparaître des zones de rencontres entre hétérospecifics, nécessitant la présence d'un isolement sexuel pré-copulatoire dans le maintien des espèces en coexistence. Cet isolement sexuel nécessite en tout premier lieu une capacité de discrimination interspecific, capacité révélée chez les deux espèces étudiées par la présence d'une interférence spécifique au niveau de la niche spatiale. Dans ce chapitre, j'ai donc cherché à savoir dans un premier temps si cette reconnaissance s'accompagnait i) de préférences homogames et ii) de comportements sexuels spécifiques (e.g. comportements de copulation, d'investigation etc). Dans un second temps, j'ai voulu tester les conséquences de cette divergence du système de reconnaissance sexuelle sur l'isolement reproducteur lors d'expériences d'appariements entre homo et hétérospecifics, et établir si la divergence s'était mise en place en allopatrie.

Les résultats de ce chapitre révèlent une divergence du système de reconnaissance sexuelle de par l'observation de préférences homogames chez les deux espèces, et ce, en allopatrie et en sympatrie. J'ai également mis en évidence l'existence de comportements reproducteurs différents entre les espèces et entre les rencontres homospecifics et

hétérospécifiques : les rencontres inter-sexuelles entre conspécifiques présentent davantage de comportements d'investigation chez *R. bechuanae* et de comportement sexuels chez *R. d. dilectus*. Cette divergence du système de reconnaissance sexuelle est assez « forte » jusqu'à entraîner un isolement sexuel lors des rencontres entre hétérospécifiques.

Outre la présence avérée d'un isolement pré-copulatoire par divergence allopatrique du système de reconnaissance sexuelle des deux espèces, ce chapitre a permis la remise en cause de paradigmes souvent trop généralisés. En effet, alors que la plupart des études suggèrent que les préférences sont effectuées par les femelles et l'initiative de la copulation par les mâles, j'ai pu révéler la présence aussi de préférences homogames chez les mâles et l'initiation de la copulation chez les femelles. De plus, et contre toutes attentes, lorsque les femelles initient la copulation, cette dernière se déroule dans une position ventro-ventrale, position exceptionnelle chez les mammifères terrestres autres que les primates. Malgré le manque d'informations sur la valeur sélective de cette position ventro-ventrale, je discute, dans l'article 4, les raisons possibles d'une telle évolution en lumière avec le plaisir féminin, notion encore très tabou dans la science et la société en général.

Barrières comportementales sexuelles dans le maintien de la coexistence entre *R. bechuanae* et *R.d.dilectus*

Claire Dufour, Neville Pillay, Guila Ganem

Introduction

La spéciation nécessite la mise en place d'un isolement reproducteur entre espèces, isolement pouvant être écologique (évitement des rencontres interspécifiques) et/ou sexuel pré et post-copulatoire (lorsque les espèces se rencontrent). Lors de rencontres hétérosécifiques en sympatrie, une barrière sexuelle pré-copulatoire peut être mise en place via la divergence du système de reconnaissance sexuelle spécifique. Le système de reconnaissance sexuelle correspond aux signaux émis par un partenaire sexuel potentiel et aux préférences sexuelles exprimées par l'individu récepteur (Endler and Basolo 1998).

Alors que le mode de communication (e.g. olfaction) présente un fort signal phylogénétique (Ryan, Phelps, & Rand, 2001), les espèces sœurs peuvent présenter une divergence spécifique des signaux et préférences sexuels suite à l'action de la dérive génétique, de la sélection sexuelle et/ou naturelle directe ou indirecte divergente (Endler and Basolo 1998; Rundle and Nosil 2005; Maan and Seehausen 2011). La divergence du système de reconnaissance sexuelle peut alors induire un isolement sexuel pré-copulatoire entre les espèces en favorisant une reproduction homogame (entre consécifiques).

L'importance relative de la sélection naturelle directe et indirecte dans l'évolution des signaux et préférences sexuels reste floue, même si des exemples empiriques illustrent ces deux types de sélection. La sélection naturelle est dite « directe » lorsque, par exemple, la pression de prédation influence le choix sexuel (Kim et al. 2009) ou lorsque les conditions environnementales affectent la perception du signal (Boughman 2001). Par exemple, les patrons colorés des papillons *Heliconius* sont impliqués dans le choix sexuel et sous pression de sélection directe à cause de la prédation (Mallet and Gilbert 1995). Un exemple de sélection indirecte peut se retrouver chez les pinsons de

Darwin, chez lesquels l'adaptation morphologique du bec et de la taille du corps, par pression de sélection pour s'approvisionner en nourriture, a entraîné une divergence du signal sexuel (ici le chant des mâles, Podos, 2001).

Le système de reconnaissance sexuelle peut diverger entre les populations allopatriques et sympatriques suite aux mécanismes d'interférence spécifique entre espèces sœurs (Grether et al. 2009) ou de sélection contre les hybrides pouvant s'exercer en sympatrie. Ce processus de divergence des signaux sexuels, de la perception et/ou du choix du partenaire en sympatrie se nomme le Déplacement de Caractère Reproducteur (DCR, Grant, 1972). Un des exemples les plus connus de DCR se trouve chez deux espèces sœurs de grenouilles (*Litoria ewingi* et *L.verreauxi*) dont la fréquence du chant sexuel diverge en sympatrie (Littlejohn 1965)

Dans cette étude, nous cherchons à savoir si le « tandem » signal sexuel - perception a divergé jusqu'à induire des préférences homogames et entraîner un isolement sexuel entre deux espèces sœurs de souris striées africaines : *Rhabdomys bechuanae* et *Rhabdomys dilectus dilectus*. Nous cherchons également à tester si cette divergence est apparue en allopatrie. En effet, l'évolution divergente des deux espèces dans des environnements contrastés en allopatrie (Meynard et al. 2012; du Toit et al. 2012) a pu induire une divergence du système de reconnaissance sexuelle via les différentes pressions de sélection naturelle. Ces deux espèces ont divergé en allopatrie il y a 2.9 millions d'années et présentent des zones de contacts secondaires dans lesquelles l'interférence (et donc la discrimination) spécifique a été révélée par le déplacement de caractère écologique de la taille des domaines vitaux et par évitement de chevauchements spatiaux entre hétérospécifiques (Chapitre 1). Afin de s'affranchir de la possible influence des conditions macro-écologiques sur l'émission et la perception des signaux sexuels, nous avons étudié des populations en limite d'aire de distribution des espèces. Dans cette zone, nous avons étudié des populations allopatriques (parapatriques) et sympatriques pour (1) estimer le niveau de discrimination et de préférences homogames de ces populations et (2) induire si cet isolement sexuel a évolué en allopatrie ou en sympatrie.

Chez les rongeurs, la communication est principalement olfactive (Bennett 1999; Bennett and Pillay 2001), même si les signaux tactiles, visuels et acoustiques pourraient aussi être importants (Beach, 1976, Article 4 du manuscrit). En effet, *Rhabdomys* étant un rongeur diurne (Schradin 2006), les signaux visuels doivent être aussi pris en

considération. De précédentes études sur les choix olfactifs chez *Rhabdomys* ont montré une divergence des signaux entre trois espèces (*R.pumilio*, *R.d.dilectus* et *R.d.chakae*) pour lesquelles les femelles présentent une discrimination forte entre les signaux mâles (Pillay 2000; Pillay, Eborall, and Ganem 2006). Ces résultats suggèrent que la divergence de traits s'est faite en allopatrie et présente un fort signal phylogénétique, la divergence étant plus importante entre *R.pumilio* et *R.d.dilectus* qu'entre les deux sous-espèces *R.d.dilectus* et *R.d.chakae*.

Nous avons dans un premier temps réalisé des expériences de choix visant à tester i) l'existence de préférences homogames en allopatrie, et ce, chez les femelles mais également chez les mâles des deux espèces et ii) l'existence de préférences homogames chez les femelles en sympatrie. Nous avons utilisé pour la première expérience, réalisée sur le terrain, des individus des deux espèces comme stimuli, et pour la seconde expérience, réalisée en laboratoire, des sciures souillées venant de mâles de chaque espèce, afin également de tester la présence des signaux olfactifs de reconnaissance spécifique. Nous avons ensuite testé en laboratoire la barrière reproductrice entre les espèces en réalisant des appariements (c'est-à-dire la mise en couple pendant plusieurs semaines afin de voir si une descendance est produite) inter et intra-spécifiques avec des individus issus de populations sympatriques.

Considérant l'évolution allopatrique de nos deux espèces dans des environnements contrastés, les signaux et/ ou préférences sexuels sont supposés avoir divergé en allopatrie entraînant une discrimination sexuelle entre espèces et une préférence homogame jusqu'à la formation d'une barrière reproductrice représentée par une non production de descendants lors des appariements hétérospécifiques.

Matériel et Méthodes

1/ Animaux testés

Les souris impliquées dans toutes les expériences sont d'origine sauvage et ont été testées en laboratoire (population sympatrique) ou sur le terrain (populations allopatriques, voir ci-dessous pour plus de détails). Tous les tests ont été réalisés avec des individus non familiers pour éviter un possible effet « familiarité » : les individus en laboratoire, provenant de deux populations sympatriques, étaient séparés depuis plusieurs mois, ce qui suppose que le possible lien de familiarité passée s'est estompé, alors que

pour les tests sur le terrain, nous avons mis en présence des individus issus de localités différentes (ils ne pouvaient pas s'être rencontrés auparavant).

Individus allopatriques testés sur le terrain

Les individus ont été capturés en avril 2013 en Afrique du Sud, dans les réserves de Sandveld (population allopatrique *R.bechuanae*) et Bloemhof dam (province du North West, S27° 38' E25° 40', population allopatrique *R.d.dilectus*), ainsi qu'en novembre 2013 dans les réserves de Soetdoring (province du Free State, S28° 50' E26° 03', population allopatrique *R.d.dilectus*) et Tussen Die Riviere (province du Free State S30° 28' E26° 09', population allopatrique *R.bechuanae*).

Les individus adultes ont été directement testés un à cinq jours après capture (et maintien dans les pièges avec eau et nourriture *ad libitum*) dans un local dédié sur le terrain entre 14h et 16h. Nous avons testé au total 11 mâles *R.bechuanae* (respectivement : missions d'avril et novembre 2013, 5 et 6 souris), 10 mâles *R.d.dilectus* (1 et 9 souris), 12 femelles *R.bechuanae* (3 et 9 souris) et 10 femelles *R.d.dilectus* (1 et 9 souris). Par contrainte de terrain, nous n'avons pu tester si les femelles étaient en œstrus au moment du test. De plus, la labilité des zones de contact ne nous a pas permis de réitérer l'expérience avec des populations sympatriques sur le terrain, les deux expériences (choix « individus objets » et olfactif) n'étant ainsi pas directement comparables.

Individus sympatriques testés en laboratoire : test olfactif et appariements

Les individus sont issus de populations sympatriques et ont été capturés en novembre 2011 dans la réserve de Sandveld (Afrique du sud, province du Free state, S27 43' E25 45'). Les détails de la procédure de capture sont disponibles dans le chapitre 1. Ces individus ont été transportés et maintenus isolés au laboratoire de l'Université de Witwatersrand dans des cages standards (25x25x14 cm) sous conditions contrôlées (LD 14:10h, 24°C, 30-60%RH) avec nourriture (granules Epol^R) et eau *ad libitum*.

Pour l'expérience de choix olfactif, dix femelles adultes de chaque espèce ont été testées en avril 2012 entre 14h et 16h afin de préserver le rythme journalier des souris

(Schradin 2006). Toutes les femelles testées pour l'expérience de choix étaient en œstrus (vérification par frottis le matin précédant l'expérience).

1/ Tests des préférences

Tests de choix entre individus : populations allopatriques

Une paire d'individus (un de chaque espèce) du sexe opposé à l'individu testé a été proposée comme stimuli. Au total, 20 femelles (9 *R.bechuanae* et 11 *R.d.dilectus*) et 12 mâles (7 *R.bechuanae* et 7 *R.d.dilectus*) ont été proposés en tant qu'objets de choix, tous ces individus étaient reproductivement matures (adultes).

Tests de choix entre signaux olfactifs : populations sympatriques

Afin de représenter le signal d'une population (Pillay, Eborall, and Ganem 2006), les sciures souillées (composées de copeaux de bois et souillées depuis 7 jours) de cinq mâles de chacune des espèces ont été prélevées deux jours avant le début des expériences, mélangées (i.e. pool *R.bechuanae* et pool *R.d.dilectus*) et conservées à -20°C. Les sciures ont été manipulées avec des gants afin de réduire toutes contaminations olfactives.

Dispositif en « Y » et dispositions communes aux deux expériences de choix

Nous avons utilisé un dispositif de test en « Y » (26x26x26 cm) dans lequel nous avons introduit l'individu à tester dans la boîte dite « centrale », reliée à l'axe principal du « Y » (Figures 1 et 2). Les deux autres extrémités du « Y » étaient aussi reliées à des boîtes dites « latérales » contenant les stimuli.

Lors de l'expérience avec les individus comme stimuli, ces deux boîtes latérales contenaient un individu dit « objet » et étaient séparées du « Y » par une porte transparente perforée, empêchant le contact complet avec l'individu testé, qui pouvait néanmoins sentir, voir, entendre et partiellement toucher (à travers les trous) les individus « objets » (Figure. 1). Une barrière opaque permettait de séparer visuellement les deux boîtes latérales afin que les comportements des deux individus objets restent indépendants. Dans l'expérience de choix olfactif, ces boîtes latérales étaient accessibles à l'individu testé et contenaient chacune la base d'une boîte de Petri remplie du mélange de sciures (*R.bechuanae* ou *R.d.dilectus*, Figure. 2).

Afin de réduire le possible stress dû à la manipulation des individus, une phase d'habituation de cinq minutes a été opérée avant d'ouvrir la porte de la boîte donnant accès au « Y ». L'entrée de l'individu testé dans le tube central marquait le début de l'expérience d'une durée de 15 minutes pour l'expérience de choix entre individus et de 20 minutes pour l'expérience de choix olfactif (le temps d'expérience ayant été ajusté après analyse de l'expérience olfactive). Si au bout de 15 minutes, l'individu testé n'était toujours pas entré dans le tube central, l'expérience était arrêtée et l'individu re-testé le lendemain. Les comportements de choix ont été enregistrés à l'aide du logiciel «The Observer» – Noldus V3.0 (voir Tableau 1 pour le détail des comportements enregistrés dans les deux expériences). Les comportements enregistrés ont été regroupés en quatre catégories pour les deux types d'expérience (« motivation », « préférence pour un côté », « proximité à un stimulus » et « interaction avec un stimulus », Tableau 1). Afin de s'affranchir de la latéralité, la disposition des stimuli *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* a été alternée. A la fin de chaque test, le dispositif entier a été lavé au savon inodore et à grandes eaux puis séché.

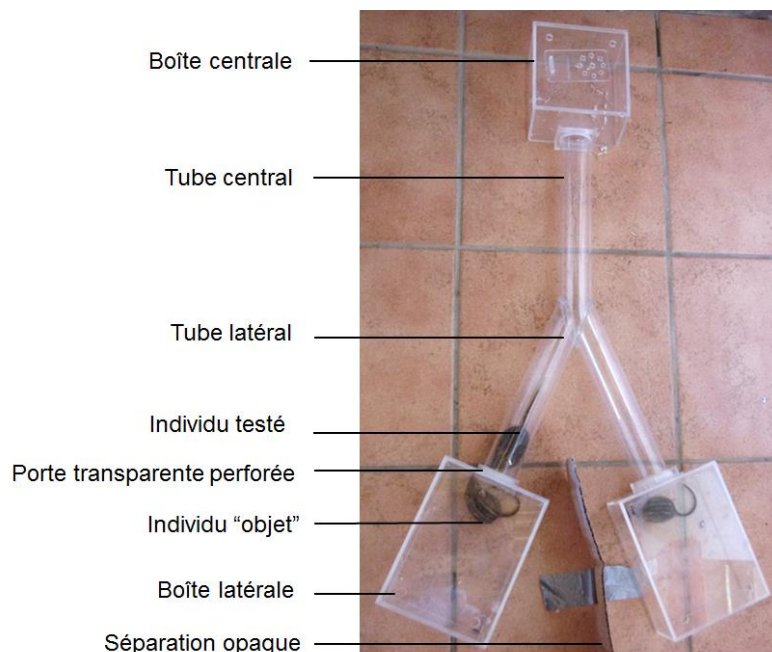


Figure. 1 Dispositif expérimental en « Y » utilisé pour l'expérience de choix entre deux individus

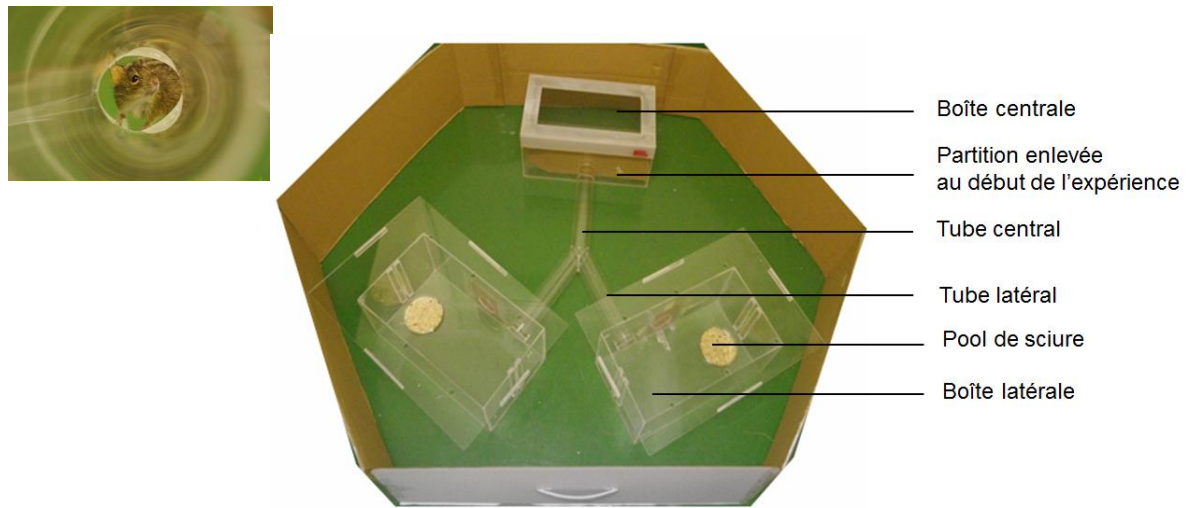


Figure. 2 : Dispositif expérimental en « Y » utilisé pour l'expérience olfactive

Tableau. 1 : Description des comportements enregistrés pour les deux expériences de préférence. Les comportements sont regroupés en quatre catégories qui seront ensuite utilisées pour les analyses.

Catégories				Stimulus individu objet		Stimulus olfactif	
Motivation test	Préférence côté	Préférence objet	Intéraction	Comportements	Description	Comportements	Description
centre				Boîte centrale	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans la boîte centrale	Boîte centrale	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans la boîte centrale
				tube central	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans le tube central	tube central	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans le tube central
parties latérales	préférence pour un côté	proximité à un stimulus	intéraction avec un stimulus	tubes latéraux	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans le tube latéral (droit ou gauche)	tubes latéraux	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans le tube latéral (droit ou gauche)
				snif la porte des boîtes latérales	l'individu sent la porte de la boîte latérale (gauche ou droite) à travers les trous sans que l'individu objet soit accessible ni prêt de la porte	boîtes latérales	l'individu a au minimum les deux pattes avant dans la boîte latérale (gauche ou droite)
				snif l'individu	l'individu renifle l'individu (corp et nez) situé dans la boîte latérale (gauche ou droite) à travers les trous. L'individu objet est contre la porte.	snif et touche la sciure	l'individu renifle la boîte de petri et/ou la sciure et/ou touche et fouille la sciure

2/ Isolement sexuel : appariements inter et intra-spécifiques

Les appariements ont été réalisés dans des cages (400x250x120mm) contenant une litière en copeaux de bois ainsi que des matériaux d'enrichissement et permettant la construction de nid (papier, rouleau en carton et des brindilles de végétaux). Les cages étaient changées toutes les semaines. 28 couples intra-spécifiques (i.e. 14 *R.bechuanae* et 14 *R.d.dilectus*) et 27 couples inter-spécifiques (14 dont la femelle est *R.bechuanae* et 13 dont la femelle est *R.d.dilectus*) ont été formés. Les couples étaient maintenus ensemble pendant 50 jours pendant lesquels seulement un événement de reproduction était possible. Les cages étaient monitorées chaque jour pour évaluer le niveau d'agressivité (morsure, poursuite, combat) afin de séparer les individus si ce niveau était trop élevé (couples s'engageant dans des combats délétères). La taille et le sexe ratio de la portée ont été notés pour les couples qui se sont reproduits.

Statistiques

Les deux expériences de choix (choix « individus objet » et choix olfactif) ont été analysées indépendamment avec le logiciel R (2.15, R, n.d.). La normalité et l'homoscedasticité des distributions ont été vérifiées avec le test de Shapiro Wilk et graphiquement sur les résidus du modèle, des analyses non paramétriques ont été effectuées si ces conditions n'étaient pas vérifiées. La motivation à effectuer le test (temps passé dans les parties latérales) a été comparée entre les espèces à l'aide d'une ANOVA (deux facteurs « espèce » et « sexe » ainsi que l'interaction « espèce x sexe » pour le test « individus objets » et à un facteur « espèce » pour le test olfactif). La direction du choix a été testée indépendamment pour toutes les catégories (espèce et sexe) avec de tests appariés de Wilcoxon, en comparant les durées des différents comportements réalisés côté *R.bechuanae* versus côté *R.d.dilectus*, pour les catégories « préférence d'un côté », « proximité au stimulus » et « interaction avec un stimulus ». Nous n'avons pas fait de tests statistiques sur les données pour l'expérience d'appariement car les données sont tranchées.

Résultats

Nous n'avons pas trouvé de différences entre espèces quant à la motivation à effectuer le test (dans les deux tests : individus objets *Anova*, espèce $F_{1,39}=0.232$, $p=0.633$, sexe $F_{1,39}=0.687$, $p=0.412$, espèce x sexe $F_{1,39}=1.745$ $p=0.194$ et olfactif *Anova*: espèce $F_{1,18}=0.319$, $p=0.579$). Les souris passent en moyenne (respectivement tests « individus objets » et olfactifs), 55% et 69% du temps testé dans les parties latérales du dispositif.

Pour les tests « individus objets », les mâles *R.bechuanae* passent significativement plus de temps du côté de la femelle *R.bechuanae* ($V=64$, $p=0.003$) et marginalement plus de temps à renifler la porte et la femelle côté *R.bechuanae* (« proximité au stimulus », $V=47$, $p=0.053$, Tableau 2, Figure 3, Figure 4). Les individus *R.d.dilectus* et les femelles en général ne montrent pas de différences directionnelles sur toutes les catégories comportementales (Tableau 2)

Lors du test olfactif, les femelles des deux espèces passent significativement plus de temps en interaction avec le stimulus homogame qu'avec le stimulus hétérogame (*R.bechuanae* $V=51$, $p=0.014$, *R.d.dilectus* $V=6$, $p=0.027$). Les autres catégories comportementales ne montrent pas de différences directionnelles (Tableau 2, Figure 5).

Tableau 2 : Résultats des tests de Wilcoxon pour les tests de choix « individus objets » et olfactif . Les effets significatifs (ou marginalement significatifs) sont en gras et correspondent toujours à des choix homogames.

Catégories	Espèce	Sexe	Choix individus objets Allopatrie	Choix olfactif Sympatrie
préférence pour un côté	<i>R.bechuanae</i>	H_0	$V=64$, $p=0.003$	NA
		H_1	$V=36$, $p=0.850$	$V=35$, $p=0.492$
	<i>R.d.dilectus</i>	H_0	$V=30$, $p=0.846$	NA
		H_1	$V=27$, $p=1$	$V=25$, $p=0.846$
proximité au stimulus	<i>R.bechuanae</i>	H_0	$V=47$, $p=0.053$	NA
		H_1	$V=43$, $p=0.398$	$V=43$, $p=0.131$
	<i>R.d.dilectus</i>	H_0	$V=40$, $p=0.232$	NA
		H_1	$V=25$, $p=0.846$	$V=14$, $p=0.193$
interaction avec un stimulus	<i>R.bechuanae</i>	H_0	$V=31$, $p=0.759$	NA
		H_1	$V=23$, $p=0.151$	$V=51$, $p=0.014$
	<i>R.d.dilectus</i>	H_0	$V=36$, $p=0.432$	NA
		H_1	$V=20$, $p=0.492$	$V=6$, $p=0.027$

Préférence pour un côté, test 'individus objets'
(durée côté *R. bechuanae* – *R. d. dilectus* en seconde)

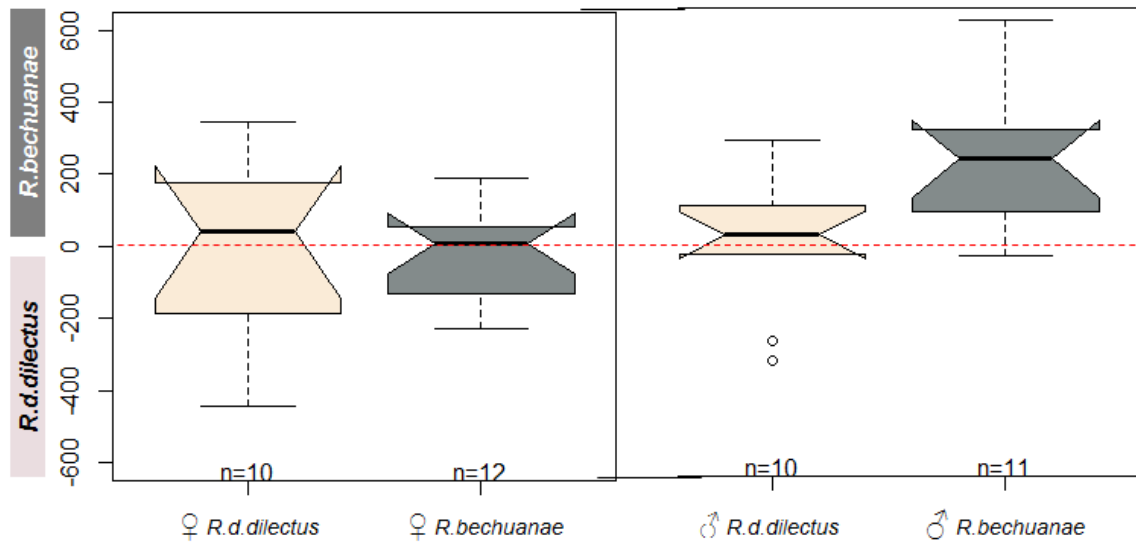


Figure 3 : Différence de temps passé par les femelles et les mâles des deux espèces (gris foncé *R. bechuanae*, beige, *R. d. dilectus*) du côté *R. bechuanae* – du côté *R. d. dilectus*. La ligne en pointillé rouge représente l'égalité parfaite de temps passé côté *R. bechuanae* et côté *R. d. dilectus*, soit le « non choix ».

Interaction avec un objet, test 'individus objets'
(temps passé en seconde à renifler l'individu côté *R. bechuanae* – *R. d. dilectus*)

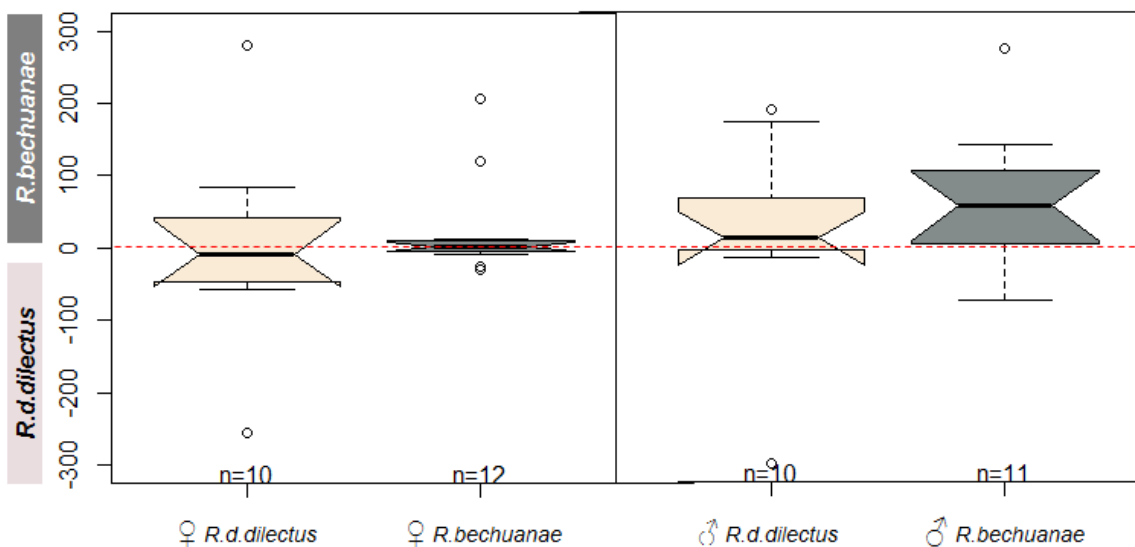


Figure 4 : Différence de temps passé par les femelles et les mâles des deux espèces (gris foncé *R. bechuanae*, beige, *R. d. dilectus*) à sentir l'individu objet du côté *R. bechuanae* - côté *R. d. dilectus*. La ligne en pointillé rouge représente l'égalité parfaite de temps passé côté *R. bechuanae* et côté *R. d. dilectus*, soit le « non choix ».

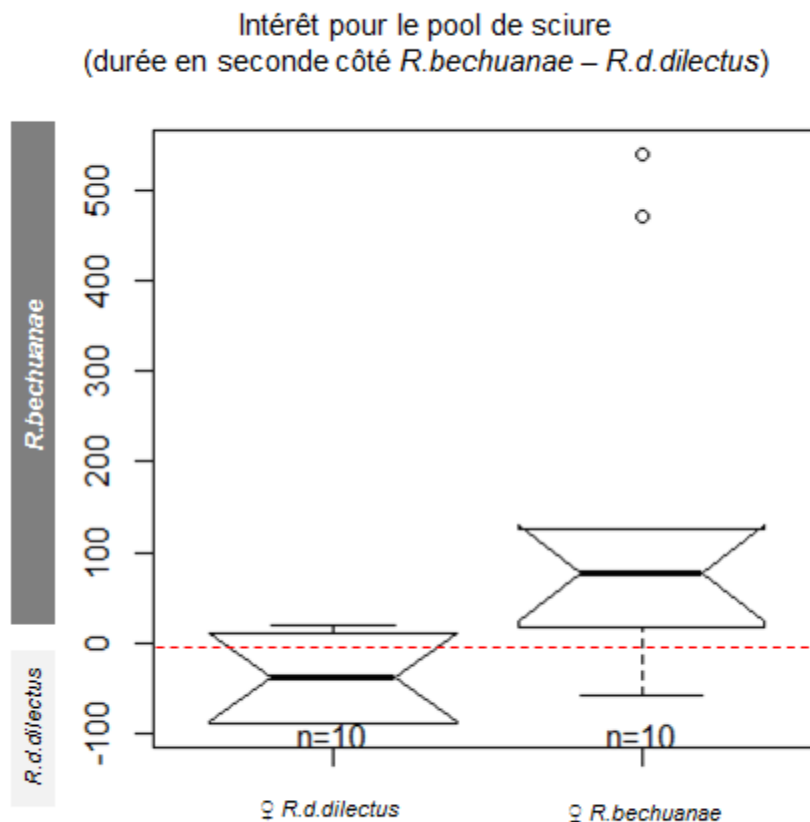


Figure 5 : Différence de temps (en seconde) passé par les femelles à renifler et/ou toucher le pool de sciure côté *R.bechuanae* - côté *R.d.dilectus*. La ligne en pointillé rouge représente l'égalité parfaite de temps passé côté *R.bechuanae* et côté *R.d.dilectus*, soit le « non choix ».

Les résultats de l'expérience d'appariement sont disponibles dans le tableau 3. La quasi-totalité des rencontres intra-spécifiques a donné lieu à des événements de reproduction alors qu'aucune des rencontres inter-spécifiques n'a produit de descendance. La taille moyenne des portées ne semble pas différer entre les deux espèces et le sexe ratio semble équilibré. Des événements d'agression ont été observés dans tous les types d'appariements.

Tableau 3 : Nombre de couples testés en appariements intra et inter-spécifiques et nombre de couples présentant un événement de reproduction et/ou d'agression. La taille et le sexe ratio moyen des portées sont indiqués (valeurs observées après 50 jours de maintien en couple).

Dyad		Total	Avec reproduction	Taille de portée (moyenne \pm SE)	Sex-ratio (moyenne \pm S)	Avec agression
Intraspécifique	<i>R. bechuanae</i>	14	12	5.67 \pm 0.63	0.43 \pm 0.03	9
	<i>R. d. dilectus</i>	14	13	5.62 \pm 0.45	0.46 \pm 0.03	10
Interspécifique	♀ <i>R. bechuanae</i>	14	0	NA	NA	14
	x ♂ <i>R. d. dilectus</i>					
	♀ <i>R. d. dilectus</i> x ♂ <i>R. bechuanae</i>	13	0	NA	NA	13

Discussion

Une préférence sexuelle suppose que les individus ont la capacité de discriminer les stimuli sexuels (l'inverse n'étant pas toujours vrai). Nos résultats suggèrent la présence de préférences homogames en allopatrie (chez les mâles) et en sympatrie (uniquement testées chez les femelles) impliquant nécessairement une divergence et une discrimination des signaux sexuels entre les deux espèces sœurs *R. d. dilectus* et *R. bechuanae*.

En effet, les femelles *R. d. dilectus* et *R. bechuanae* présentent des préférences homogames indiquant la capacité à discriminer leur espèce juste sur la base de signaux olfactifs, comme cela a été montré chez *R. d. dilectus*, *R. d. chakae* et *R. pumilio* (Pillay 2000; Pillay, Eborall, and Ganem 2006). Cependant, lors de l'expérience « individus objets », ces préférences homogames n'ont pu être révélées de nouveau, alors que, i) le nombre de signaux était supérieur (signal visuel, olfactif et tactile) et que ii) une étude de Pillay (2000) n'a pas révélé de différences entre des tests de choix « olfactif » et « individu entier » chez les femelles *R. d. dilectus*, *R. d. chakae* et *R. pumilio*. Trois explications de cette non-préférence chez les femelles de terrain sont possibles. La première hypothèse est que seules les femelles en œstrus présentent des préférences sexuelles, comme cela a été démontré chez *R. pumilio*, *R. d. dilectus* et *R. d. chakae* (Pillay 2000). Or, étant donné que le cycle menstruel des femelles de terrain n'a pu être testé, nous pouvons supposer qu'il est peu probable que ces femelles étaient (du moins toutes) en œstrus. Deuxièmement, les souris répondent peut-être davantage à un signal « populationnel » et non « individuel », les variations entre individus au sein d'une

population pouvant interférer avec les différences entre espèces. Enfin, nous ne pouvons exclure la possibilité d'un DCR sur les signaux et/ou préférence en sympatrie. Cependant, la labilité des zones de contact entre *R.d.dilectus* et *R.bechuanae* (Chapitre 1) ne laisse probablement pas le temps à la mise en place d'une divergence du signal et/ou préférence par DCR en sympatrie. De plus, une précédente étude a révélé que les femelles *R.d.dilectus* issues d'une population allopatrique pouvaient discriminer des mâles *R.d.dilectus* et *R.bechuanae* sur la base de signaux olfactifs (Pillay, Eborall, and Ganem 2006). Cette dernière information, additionnée au fait que notre étude a aussi mis en évidence la présence de préférences homogames chez les mâles *R.bechuanae* en allopatrie, renforce l'hypothèse d'une divergence allopatrique des signaux et/ou préférences sexuels.

De plus, la discrimination sexuelle spécifique entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* ne nécessite pas forcément un processus de choix du partenaire. En effet, dans l'article 4, nous avons observé les comportements reproducteurs lors de rencontres intra-sexuelles homosécifiques et hétérosécifiques chez des individus provenant de la même session de terrain que notre expérience olfactive (population sympatrique de Sandveld 2011). Lors de cette expérience, les individus *R.bechuanae* présentaient davantage de comportement d'investigation pendant les rencontres intra-spécifiques, alors que les *R.d.dilectus* montraient plus de comportements sexuels avec des consécifiques témoignant d'une discrimination entre les deux espèces (Article 4).

La divergence entre les espèces semble être assez importante pour induire un isolement reproducteur. En effet, aucun couple inter-spécifique n'a produit de descendants et, malgré les conditions de laboratoires pouvant conduire à des comportements biaisés par rapport à ce qui est observé dans la nature (Wolff 2003), ce biais est fortement minimisé dans notre étude par la présence de portées dans presque tous les appariements intra-spécifiques. L'expérience ne considérant qu'une portée, nous ne pouvons parler en termes de fitness, mais elle suggère la présence de barrières reproductrices lorsque les deux espèces se rencontrent, barrières pouvant être la résultante de différents mécanismes : isolement sexuel (pas d'accouplement), isolement gamétique ou isolement post-zygotique (si les zygotes sont produits mais ne survivent pas).

Ces discriminations sexuelles spécifiques (tant par les préférences homogames révélées dans notre étude que par les différences comportementales entre les espèces lors

de la reproduction), ainsi qu'une production nulle de descendants lors des appariements inter-spécifiques, confirment la présence d'une barrière sexuelle (de par l'évolution divergente du système de reconnaissance sexuelle, additionné ou non d'incompatibilités reproductrices), déjà présente en allopatrie. Cette barrière sexuelle peut être due à i) un effet géographique (par dérive génétique ou sélection sexuelle divergente), ii) un effet écologique (les deux espèces occupant des environnements contrastés) et/ou iii) un effet phylogénique (les deux espèces étant séparées depuis presque trois millions d'années). Une précédente étude suggère que la phylogénie et l'écologie joueraient un rôle important dans la divergence des signaux olfactifs sexuels (chez *R.d.dilectus*, *R.d.chakae* et *R.pumilio*, Pillay, Eborall, and Ganem 2006). Dans notre étude, nous ne pouvons conclure sur les mécanismes évolutifs sous-jacents mais il serait intéressant d'étudier des populations de *R.d.dilectus* et *R.bechuanae* sur le gradient environnemental présent le long de leurs distributions, afin d'estimer l'effet des conditions environnementales sur l'évolution du système de reconnaissance sexuelle.

Alors que de précédentes études suggèrent que le choix sexuel chez *Rhabdomys* est principalement effectué chez les femelles (Bennett 1999), nous avons mis en évidence la présence de préférences homogames chez des mâles. Ce choix mâle semble remettre en cause le paradigme (et préjugé) que ce sont les femelles qui choisissent et les mâles qui initient (Trivers 1972; Edward and Chapman 2011). Malgré le fait que les études de choix concernent quasi-exclusivement les préférences femelles, certaines études empiriques ont démontré l'importance du choix mâle (même sans que ces derniers procurent des soins parentaux), tant chez les insectes (Dufour et al. 2012) que chez les poissons (Amundsen and Forsgren 2001), les oiseaux (Amundsen 2000), les gastéropodes (Johannesson et al. 2008) ou les mammifères (Koeninger Ryan and Altmann 2001). De plus, il a longtemps été considéré que le rôle des femelles dans la reproduction restait confiné au choix du partenaire sexuel et aux comportements maternels (Trivers 1972), aussi, l'initiative des femelles dans la copulation a longtemps (et encore de nos jours) était mis de côté (Beach 1976). Cependant, chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, nous proposons dans l'article 4 que ce sont les femelles qui initient la copulation dans une posture ventro-ventrale, exceptionnelle chez les mammifères terrestres autres que les primates (voir discussion de l'article 4).

Pour conclure, nous avons démontré la présence d'une discrimination sexuelle spécifique, tant chez les mâles que chez les femelles des deux espèces de par des préférences homogames. Cette capacité de discrimination est présente chez des populations allopatriques et sympatriques, suggérant que la divergence des signaux et/ou préférence sexuels s'est faite en allopatrie. Même si les forces ayant induit ces divergences restent encore à tester, nous avons pu mettre en évidence la présence d'une barrière reproductrice entre les individus issus de populations sympatriques, barrière limitant ou évitant l'hybridation entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*. Cependant, une analyse sur de l'ADN de type microsatellite de tous les individus piégés en sympatrie est nécessaire pour confirmer ou infirmer l'absence d'hybrides.

Références

- Amundsen T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* 15:149–155.
- Amundsen T, Forsgren E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98:13155–60. [accessed 2014 Sep 2]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=60840&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Beach A. 1976. Sexual Attractivity , Proceptivity , and Receptivity in Female Mammals. *Horm. Behav.* 138:105–138.
- Bennett LN. 1999. Chemical communication in the water rat *Dasymys incomtus* and striped mouse *Rhabdomys pumilio*: discrimination of oestrous condition by male conspecifics. University of the Witwatersrand, Johannesburg.
- Bennett LN, Pillay N. 2001. Responses of male *Rhabdomys pumilio* to urine of females in different reproductive states. In: Denys C. (ed.), Granjon Laurent (ed.) PA (ed.), editor. African small mammals. IDR Paris. p. 321–330.
- Boughman JW. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature* 411:944–8.
- Dufour CM-S, Louâpre P, van Baaren J, Martel V. 2012. When parasitoid males make decisions: information used when foraging for females. *PLoS One* 7:e46706. [accessed 2013 Jan 8]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3463545&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Edward D a, Chapman T. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends Ecol. Evol.* 26:647–54. [accessed 2014 Aug 20]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21890230>
- Endler J a., Basolo AL. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 5347:415–420.

- Grant PR. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.* 4:39–68.
- Grether GF, Losin N, Anderson CN, Okamoto K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84:617–35. [accessed 2012 Nov 14]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19681844>
- Johannesson K, Havenhand JN, Jonsson PR, Lindegarth M, Hollander J. 2008. Male Discrimination of Female Mucous Trails Permits Assortative Mating in a Marine Snail Species. *Evolution (N. Y.)*. 62:3178–3184.
- Kim TW, Christy JH, Dennenmoser S, Choe JC. 2009. The strength of a female mate preference increases with predation risk. *Proc. Biol. Sci.* 276:775–80. [accessed 2014 Sep 2]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2660929&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Koeninger Ryan K, Altmann J. 2001. Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50:436–440. [accessed 2014 Aug 23]. <http://link.springer.com/10.1007/s002650100385>
- Littlejohn M. 1965. Premating isolation in the *Hyla-ewingi* complex (Anura, Hylidae). *Evolution (N. Y.)*. 19:234–243.
- Maan ME, Seehausen O. 2011. Ecology, sexual selection and speciation. *Ecol. Lett.* 14:591–602. [accessed 2013 May 24]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21375683>
- Mallet J, Gilbert LE. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 55:159–180.
- Meynard CN, Pillay N, Perrigault M, Caminade P, Ganem G. 2012. Evidence of environmental niche differentiation in the striped mouse (*Rhabdomys* sp.): inference from its current distribution in southern Africa. *Ecol. Evol.* 2:1008–23. [accessed 2012 Nov 26]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3399166&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Pillay N. 2000. Female mate preference and reproductive isolation in populations of the striped mouse *Rhabdomys pumilio*. *Behaviour* 137:1431–1441.
- Pillay N, Eborall J, Ganem G. 2006. Divergence of mate recognition in the African striped mouse (*Rhabdomys*). *Behav. Ecol.* 17:757–764. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.beheco.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/beheco/arl014>
- Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin 's ® nches. *Nature* 409:185–188.
- R. R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rundle HD, Nosil P. 2005. Ecological speciation. *Ecol. Lett.* 8:336–352. [accessed 2012 Oct 25]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x>
- Ryan MJ, Phelps SM, Rand a S. 2001. How evolutionary history shapes recognition mechanisms. *Trends Cogn. Sci.* 5:143–148.

Schradin C. 2006. Whole-day follows of striped mice (*Rhabdomys pumilio*), a diurnal murid rodent. *J. Ethol.* 24:37–43. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10164-005-0158-2>

Smadja C, Butlin RK. 2011. A framework for comparing processes of speciation in the presence of gene flow. *Mol. Ecol.* 20:5123–40. [accessed 2014 Jul 16]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22066935>

Du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthee CA. 2012. Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65:75–86. [accessed 2012 Nov 7]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22728170>

Trivers R. 1972. trivers., 1972.pdf. In: Parental Investment and Sexual Selection. Harvard Un. p. 134–179.

Wolff JO. 2003. Laboratory Studies with Rodents: Facts or Artifacts? *Bioscience* 53:421.

Article 4: An exceptional case of ventro-ventral copulation in a rodent: a female initiative?

En revision Journal of Mammalogy

Ventro-ventral copulation in a rodent: a female initiative?

Claire M.S Dufour^{1,2,*}, Neville Pillay², Guila Ganem^{1,2,*}

¹ *Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier UMR5554 (UM2, CNRS, IRD, EPHE), Université Montpellier 2, CC065, 34095 Montpellier, France (CMS, GG)*

² *School of Animal, Plant and Environmental Science, University of the Witwatersrand, P/Bag 3, 2050 Wits, South Africa (CMS, NP, GG)*

Running Head: Ventro-ventral copulation in a rodent

Ventro-ventral (VV) coitus postures are rarely described in terrestrial mammals. This study reports on observations of a high rate of VV coitus postures in a rodent and explores its causes. Intersexual encounters within and between two species of the African four striped mouse, *Rhabdomys*, revealed that VV postures occurred in 67% of the encounters with mating attempts. VV postures were observed in both species and both during intra and inter species encounters, although discrimination between the species occurred (duration of sexual behaviour or social investigation varying between intra and inter species encounters). Mice displayed more investigatory behaviour during encounters with VV coitus postures than during encounters without mating attempt or those with only dorso-ventral (DV) postures. Furthermore, mating solicitation was greater in females than in males when VV coitus occurred, a pattern not detected during encounters with DV coitus postures. Our observations indicate that females' initiative could explain the high rate of VV postures in our model organism. We propose different hypotheses among

which the role of Pleasure through its supposed direct and indirect adaptive implications in triggering female initiative.

Key words: coitus postures, female proactivity, mating behaviour, *Rhabdomys*, species discrimination.

* *Correspondents:* claire.dufour@univ-montp2.fr ; guila.ganem@univ-montp2.fr

Mating behaviour, including coitus position, is complex and diverse among animals (Dewsbury 1972; Crews and Moore 1986; Huber et al. 2007). Although the evolution of duration, rate and temporal patterns of copulation and genitalia morphology were studied in a variety of species (Dewsbury 1967; Crews and Moore 1986; Birkhead et al. 1987; Magnhagen 1991; Eberhard 2004a; Simmons and Firman 2014), the evolution and functional significance of coitus position is rarely addressed (Acebes 2003; Huber et al. 2007).

Ventro-ventral (VV) coitus posture, where mates face each other, has been recorded in several groups, such as insects (Huber et al. 2007) and aquatic mammals (dolphins, Norris 1977; dugongs, Adulyanukosol et al. 2007; seals, Harris 1991 and whales, Sauer 1963). However, it is generally considered to be particularly rare among terrestrial mammals other than apes (Beach 1976; Baker and Bellis 1995). Diversification of coitus postures may be influenced by different factors such as risk assessment and variation in vigilance in different environmental and social contexts. A dorso-ventral (DV) position would allow the individual that is above, or both sexes, to maintain visual contact with their environment to detect intruders, for example (Huber et al. 2007). In contrast, VV coitus performed lying on a substrate, but possibly not when staying vertical (Li et al. 2013), might expose the copulating pair to predators or intrusion of a competitor, suggesting that it would evolve in environments that do not require high levels of vigilance (Ford and Beach 1951; Baker and Bellis 1995). Selective pressures on reproduction may also influence coitus position. For example, mechanical constraints would vary with genitalia shape and could favour either DV, VV or other coital positions in insects (Huber et al. 2007), while constraints on sperm retention due to bipedalism might have favoured VV coitus in primates (Gallup and Suarez 1983). Finally, sexual

conflict over mating, e.g. control of timing of disengagement, could also influence coitus postures (Beach 1976; Huber et al. 2007).

Although the role of females in reproduction has long been considered to be confined to mate choice and maternal behaviour (Trivers 1972), Beach (1976) argued that failure to recognize the importance of female initiative in reproduction had encouraged a biased concept of feminine sexuality (for insects and arachnids see Eberhard, 1994, 2004b). In particular, female proceptivity (i.e. initiative to establish or maintain sexual interaction) and, to a lesser extent, receptivity (female's responses necessary for achieving intra-vaginal ejaculation) have been largely neglected in studies of mating behaviour (Ford and Beach 1951; Beach 1976).

Our study provides evidence of VV coitus postures in two sister species of African four striped mice (genus *Rhabdomys*). *Rhabdomys* is a small diurnal rodent described as five different lineages (Rambau et al. 2003; du Toit et al. 2012). We studied two species, namely *Rhabdomys bechuanae* (sensu du Toit et al., 2012, hereafter *R. bechuanae*) and *Rhabdomys dilectus dilectus* (sensu Rambau et al., 2003, hereafter *R. d. dilectus*). The original aim of our study was to assess whether between species discrimination occurred comparing within and between species intersexual encounters in striped mice trapped in the wild and housed in captivity for five months. To our surprise, VV mating postures were recorded in 67% of encounters with mating attempts, leading us to characterise this behaviour in greater detail. Our observations suggest that female sexual arousal may lead VV coitus posture in *Rhabdomys*.

Material and Methods

Ethical note

This study followed ASM guidelines. All striped mice were trapped in nature and kept in the animal facilities of the University of the Witwatersrand. A permit to trap and handle animals in the field were obtained from the Free State Province ethics authorities (n° 01/15700). The laboratory study was performed after authorization of the Animal Ethics Screening Committee of Witwatersrand University (Ethics number AESC 2012/13/2A), and we were particularly careful to ensure the well-being of our mice.

Tested animals and laboratory conditions

Striped mice were trapped in central South Africa (Sandveld Nature Reserve (S27 43' E25 45'), Free State Province) during the austral spring (November 2011), in an area where the two species co-occur. Most trapped striped mice were sexually mature (38 out of 41) and, after transport to the laboratory (University of the Witwatersrand), they were maintained in intrasexual group (1 to 4 per group; mean=3) under standardized laboratory conditions (LD 13:11h, 24°C) and housed in breeding cages (42.5x15x27cm) containing wood shavings and hay. Three months before being tested, the striped mice were housed singly. The tests were performed in May 2012 and lasted two weeks, after which the mice were housed in pairs or groups and involved in other experiments. 20 males (14 *R. bechuanae* and 6 *R. d. dilectus*) and 21 females (10 *R. bechuanae* and 11 *R. d. dilectus*) participated in the tests (Table 1).

Experimental protocol

The dyadic tests (n=31) took place during the diurnal phase of the photoperiod (8:00am to 4:00pm, during peak of activity of striped mice, Schradin 2006) in a room separated from the husbandry. All females tested were in oestrous (confirmed by vaginal smears taken at least one hour before the tests).

The behavioural tests took place in a glass tank (50x34x35 cm), the floor of which was covered with a thin surface of clean wood shavings. The tank was separated into two equal triangular parts with a piece of cardboard. At the start of a test, a male and a female were placed on either side of the cardboard partition for 10 minutes to acclimatise to the new environment and to the presence of the other mouse that they could hear on the other side of the partition. Recording started when the partition was removed and lasted for 20 minutes. Generally, after a few seconds of excitement, following the removal of the partition, the mice started to interact. At the end of each test, the mice were returned to their home cages. Some of the mice were tested once in intraspecific and once in interspecific encounters (randomized order), with at least three days between repeated use of individuals, to reduce potential influence of previous experience (Appendix 1).

All experiments were video-recorded (Sony, HDR-CX130E) and the duration of 12 behavioural items (Table 2) were scored using The Observer v3.0 software package. We grouped different behaviours into four categories: “Agonistic”, included avoid or reject advances from the opponent, threat, defence, attack and fight; “Investigation” included approach and sniffing not followed by mating attempts; “Proactive” included intense allogrooming, acceptance of allogrooming or mating and active participation in mating attempts; “Mating attempts” included either DV or VV attempts as well as copulation with thrusting movements (observed only once and during VV coitus) and acceptance of mating or attempts (Table 2).

When mating attempts were observed, they were classified into VV when such a posture was observed at least once during the 20-minute trials, and classified as DV when all mating attempts during the trial were DV. Among the 12 dyads with mating attempts, eight showed VV coitus postures. When a mouse was tested twice, it did not necessarily attempt mating twice, and the order of testing did not seem to influence occurrence of mating attempts or the type of coitus posture displayed (Appendix 1).

Data analysis

To analyse the agonistic, investigatory and mating behavioural categories we summed the male and female values so as to obtain one value per dyad. In order to compare male and female sexual proactivity or investigation we subtracted the male and the female values within each dyad so as to obtain a single value showing differences (or not) between the sexes.

Considering our relatively small sample size, we performed non-parametric tests with the R software (2.15). When addressing a question involving multiple testing, we adjusted the significance level (initial $\alpha=0.05$) following the Bonferroni sequential procedure (Rice 1989).

Results

The sequence of behaviour leading to a DV coitus posture was as described in Willian (1982), initiated by the male after approaching investigating and allogrooming the female. VV coitus posture was always observed to start with very insistent allogrooming by the female, pushing the male, crawling under it while adopting a ventral position and sniffing its genitalia, the male keeping the same posture as in DV (Fig. 1, Appendix 2).

Encounters with mating attempts (12 out of 31 trials) were observed both in intra and inter-specific dyads (Table 1), but tended to be more frequent than expected during intra-specific *R. d. dilectus* encounters (binomial test $p=0.06$, Table 1). Further, the duration of mating attempts differed between encounter types (Kruskal Wallis, $\chi^2=13.32$, $df=2$, $p=0.001$), and was higher among intra-specific *R. d. dilectus* dyads (mean \pm SE: 125.8 \pm 44.19 seconds) than among intra-specific *R. bechuanae* dyads (15.3 \pm 10.36s) and inter-specific dyads (9.85 \pm 7.80s; Mann-Whitney post hoc tests, $W=3$, $p<0.001$ and $W=48$, $p=0.004$ respectively), with the two latter groups not being statistically different ($W=67$, $p=0.42$, Fig. 2).

Inter-specific dyads were not more agonistic than any of the two intraspecific types ($\chi^2=2.91$, $df=2$, $p=0.23$). However, the duration of investigation varied between encounter types ($\chi^2=7.73$, $df=2$, $p=0.02$), due to higher values during intra- *R. bechuanae* dyads (465.9 \pm 71.96s) as compared to inter-specific dyads (207.7 \pm 29.49s; $W=34$, $p=0.014$), while the duration of investigation during intra- *R. d. dilectus* encounters (329.9 \pm 59.51s) was intermediate and did not differ significantly from the two other categories (compared to *R. bechuanae* and interspecies dyads, respectively: $W=16$, $p=0.31$ and $W=17$, $p=0.06$).

Since mating attempts and the two types of coitus postures were observed in both species and encounter types (intra- and interspecies), we pooled the data for subsequent analyses to explore the causes of VV postures. Mice displayed more investigatory behaviour during encounters with mating attempts ($n=12$ versus 19; $W=64$, $p=0.04$), and the same level of agonistic behaviour ($W=114$, $p=1$) when compared to encounters without mating attempts. Among the encounters with mating attempts, we did not detect differences in agonistic behaviours between dyads displaying VV or not ($n=8$ and 4, $W=24$, $p=0.19$). The duration of mating attempts did not differ between VV and DV

encounters ($W=14$, $p=0.81$). Interestingly, individuals in dyads displaying VV postures spent more time investigating each other than those not displaying VV postures ($W=3$, $p=0.03$), a behaviour shared by both sexes ($W=11$, $p=0.46$). Nevertheless, the females were found to be more sexually proactive than the males during encounters with VV postures ($W=28$, $p=0.05$, Fig. 1 & 3), while they were not during encounters with mating attempts not showing VV postures.

Discussion

This study reveals the occurrence of ventro-ventral (VV) coitus postures in two species of striped mice (*Rhabdomys*), suggesting that this rarely described copulatory behaviour may occur in a wider range of species, unlike first thought. The sequence of copulatory behaviour was consistent in all dyads with VV copulation, indicating an inherent ability of several females to solicit copulation with VV postures. Our observations involved wild caught striped mice housed in captivity for a few months, but it is improbable that the VV copulation and female proactivity are laboratory artefacts (Wolff 2003) since VV was not observed by all mice and the females actively solicited copulation only in dyads involving VV coitus (Fig.1).

Our results indicate that this VV behaviour may not be species specific and could involve heterospecific dyads. This, despite the fact that the two species could discriminate between each other: *R. bechuanae* displaying more investigation during intra-specific encounters and *R. d. dilectus* more sexual behaviour during encounters between conspecifics, than during inter-specific encounters. None of the few earlier studies addressing sexual behaviour in *Rhabdomys* reported VV postures (Dewsbury and Dawson 1979; Willan 1982). These studies generally involved laboratory bred animals (*R. d.*

dilectus Dewsbury et al. 1984), hormonally induced oestrous females (*R. d. dilectus* Dewsbury & Dawson, 1979) or a relatively small number of mice (6 *R. dilectus chakae* dyads, Willian 1982). Further, none of these studies described female behaviour in any detail or compared behaviour between the sexes. Males were reported to initiate mating, culminating in the classical DV coitus position. Within a 15-minute laboratory observation, a full effective copulation was observed, characterized by multiple intromissions (up to 17; Willian 1982). In our study, females were housed separately from males for a long period which could have enhanced their sexual arousal.

A VV coitus posture was reported on one occasion in the European hamster *Cricetus cricetus* during mating attempts (Petzsch 1986). In that study, the mechanistic constraint hypothesis was proposed, considering the fact that the short legs in that species hindered direct mounting from the rear (Petzsch 1986 but see Reed 1946). This is not the case in striped mice, the male maintained the same position as when involved in DV copulation, and was observed sometimes to attempt DV copulation while the female presented its ventral part and took an active part in the copulation attempt.

Comparing the behaviours of dyads showing VV versus exclusively DV coitus postures, our results indicate higher mutual investigation as well as higher female proactivity and/or mating solicitation as compared to their male counterparts during VV. Higher mutual investigations may suggest higher acceptance and a form of mate assessment, which might in turn contribute to triggering female initiation of mating. Moreover, actively seeking mating by females could function as a courtship cue, signalling to males their eagerness and possibly commitment to mate. Female initiation of mating could also be at least partly driven by rewards such as sexual pleasure (Balcombe 2009). Indeed, VV coitus posture (when the penis rubs the clitoris), unlike the DV

posture, is considered to facilitate clitoral stimulation and hence sexual pleasure in apes (Ford and Beach 1951; Dixson 1998). Pleasure has long been a taboo in human society in general and science in particular (Balcombe 2009), resulting in the neglect of its potential reinforcing and driving role in animals in general and in females in particular (Lloyd 2005). If true, and if sexual pleasure derived from coitus results in a positive feedback in female response (Balcombe 2009), we may expect females to initiate VV coitus postures. Female sexual pleasure could be directly targeted by selection or may have evolved as a by-product of male sexual pleasure, alternatives that are still under debate in human evolutionary biology (Lloyd 2005; Puts and Dawood 2006; Zietsch and Santtila 2011, 2012; Zietsch et al. 2011). Notwithstanding, besides its potential reinforcing effect, female orgasm may maximize sperm transport (Puts and Dawood 2006) and retention thanks to muscular contractions of the vagina that produce a stopper-like effect and slight cervical dilatation (Gallup and Suarez 1983), benefiting both males and females. The presence of a clitoris was reported in many mammal species (including rodents), and female orgasm was described in a variety of monkeys (Dixson 1998; Balcombe 2009). Recently, sexual pleasure in a rodent was reported in a study revealing that a stimulation of the clitoris in oestrous female rats resulted in enhanced levels of melanocortin and, to a lesser extent of oxytocin in the brain, indicating female's sexual pleasure and possibly orgasm (Gelez et al. 2010). These two hormones are the main agents inducing uterus contractions and increased seminal fluid transport (Puts and Dawood 2006), hence female sexual pleasure could enhance fecundity. More recently, studies on the evolution of the baculum under sexual selection in the house mouse showed that males with a thicker baculum sired embryos with increased viability and proposed that thicker baculum might induce strongest stimulation of the female during mating, resulting in higher fecundity or/and embryos survival (Stockley et al. 2013; Simmons and Firman 2014). Finally, the

adaptive value of Pleasure is further suggested by studies showing that it could reinforce social networks in bonobos and chimpanzees (Wrangham 1993) and have a positive effect on the individual's immune system (Haake et al. 2004).

If females *Rhabdomys* derive Pleasure through VV mating, as suggested by their proactivity, and VV resulted in higher female fitness, such behaviour could be favoured by selection. We hence propose that female solicitation of mating, possibly reinforced by Pleasure could explain VV postures in our study model. Future studies could test this proposition and may specifically address: i) whether female initiation of mating could act as a courtship signal; ii) whether Pleasure is involved and how it may reinforce female sexual behaviour; and iii) the adaptive value of such behaviour, and if any, whether it benefits both or only one of the sexes.

Acknowledgments

This manuscript benefited from discussion with M. Raymond and help from A. Mauroy. We acknowledge support from: Free State DTEEA, SIBAGHE, the French CNRS/SA NRF agreements through PICS (n°4841 and n°81859) and GDRI (n°191) programs. ISEM xxxxx.

References

- Acebes, A. 2003. Species-specific effects of single sensillum ablation on mating position in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology* 206:3095–3100.
- Adulyanukosol, K., S. Thongsukdee, T. Hara, N. Arai and M. Tsuchiya. 2007. Observations of dugong reproductive behavior in Trang Province, Thailand: further evidence of intraspecific variation in dugong behavior. *Marine Biology* 151:1887–1891.
- Baker, R. and M. Bellis. 1995. Human sperm competition: copulation, masturbation and infidelity. Pp. 170–174. Chapman.
- Balcombe, J. 2009. Animal pleasure and its moral significance. *Applied Animal Behaviour Science* 118:208–216.
- Beach, A. 1976. Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior* 138:105–138.
- Birkhead, T., L. Atkin and A. Møller. 1987. Copulation behaviour of birds. *Behaviour* 101:101–138.
- Crews, D. and M. Moore. 1986. Evolution of mechanisms controlling mating behavior. *Science* 231:121–125.
- Dewsbury, D. 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals. *The Quarterly Review of Biology* 47:1–33.
- Dewsbury, D. 1967. A quantitative description of the behavior of rats during copulation. *Behaviour* 29:154–178.
- Dewsbury, D. and W. Dawson. 1979. African four-striped grass mice (*Rhabdomys pumilio*, a diurnal-crepuscular murid rodent), in the behavioral laboratory. *Behavior Research Methods and Instrumentation* 11:329–333.
- Dewsbury, D., B. Fergusson and D. Webster. 1984. Aspects of reproduction, ovulation, and the estrous cycle in African four-striped grass mice (*Rhabdomys pumilio*). *Mammalia* 48:417–424.
- Dixson, A. 1998. Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkey, apes and human beings. Pp. 107–127. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Eberhard, W. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48:711–733.
- Eberhard, W. 2004a. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution* 58:1947–1970.

- Eberhard, W. 2004b. Sexual selection by cryptic female choice in insects and arachnids. Pp. 32–57 in *Mating systems in insects and arachnids*. Cambridge. Cambridge.
- Ford, C. and F. Beach. 1951. *Patterns of sexual behavior*. Eyre and Spottiswoode.
- Gallup, G. and S. Suarez. 1983. Optimal reproductive strategies for bipedalism. *Journal of Human Evolution* 12:193–196.
- Gelez, H., S. Poirier, P. Facchinetti, K. Allers, C. Wayman, L. Alexandre, et al. 2010. Neuroanatomical evidence for a role of central melanocortin-4 receptors and oxytocin in the efferent control of the rodent clitoris and vagina. *The Journal of Sexual Medicine* 7:2056–67.
- Haake, P., T. Krueger, M. Goebel, K. Heberling, U. Hartmann and M. Schedlowski. 2004. Effects of sexual arousal on lymphocyte subset circulation and cytokine production in man. *Neuroimmunomodulation* 11:293–298.
- Harris, A. 1991. DNA fingerprinting of harbour seals (*Phoca vitulina concolor*): male mating behaviour may not be a reliable indicator of reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*.
- Huber, B., B. Sinclair and M. Schmitt. 2007. The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 82:647–98.
- Li, S., C. Shih, C. Wang, H. Pang and D. Ren. 2013. Forever love: the hitherto earliest record of copulating insects from the middle jurassic of china. *PloS one* 8.
- Lloyd, E. 2005. *The case of female orgasm: Bias in the science of evolution*. Harvard University. Cambridge, Massachusetts.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* 6:183–6.
- Norris, K. 1977. *Whales, dolphins and porpoises*. University of California press.
- Petzsch, H. 1986. *Beitrage zur biologie, insbesondere fortpflanzungsbiologie des hamsters (Cricetus cricetus)*. Monograph Wildsauget 1:83.
- Puts, D. A. and K. Dawood. 2006. The evolution of female orgasm: adaptation or byproduct? *Twin Research and Human Genetics: the Official Journal of the International Society for Twin Studies* 9:467–72.
- Rambau, R. V., T. J. Robinson and R. Stanyon. 2003. Molecular genetics of *Rhabdomys pumilio* subspecies boundaries: mtDNA phylogeography and karyotypic analysis by fluorescence in situ hybridization. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28:564–575.
- Reed, C. 1946. The copulatory behavior of small mammals. *Journal of Comparative Psychology*:185–206.

- Rice, W. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223–225.
- Sauer, E. 1963. Courtship and copulation of the gray whale in the Bering Sea at St. Lawrence Island, Alaska. *Psychological Research* 27:157–174.
- Schradin, C. 2006. Whole-day follows of striped mice (*Rhabdomys pumilio*), a diurnal murid rodent. *Journal of Ethology* 24:37–43.
- Simmons, L. W. and R. C. Firman. 2014. Experimental evidence for the evolution of the Mammalian baculum by sexual selection. *Evolution* 68:276–83.
- Stockley, P., S. Ramm, A. Sherborne, M. Thom, S. Paterson and J. Hurst. 2013. Baculum morphology predicts reproductive success of male house mice under sexual selection. *BMC Biology* 11:66.
- Du Toit, N., B. J. van Vuuren, S. Matthee and C. A. Matthee. 2012. Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65:75–86.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 134–179 in *Sexual Selection and the Descent of Man*. Campbell.
- Willan. 1982. Social ecology of *Otomys irroratus*, *Rhabdomys pumilio* and *Mastomys natalensis*. University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa.
- Wolff, J. O. 2003. Laboratory Studies with Rodents: Facts or Artifacts? *BioScience* 53:421.
- Wrangham, R. 1993. The evolution of sexuality in chimpanzees and bonobos. *Human Nature* 4:47–79.
- Zietsch, B. P., G. F. Miller, J. M. Bailey and N. G. Martin. 2011. Female orgasm rates are largely independent of other traits: implications for “female orgasmic disorder” and evolutionary theories of orgasm. *The Journal of Sexual Medicine* 8:2305–16.
- Zietsch, B. P. and P. Santtila. 2011. Genetic analysis of orgasmic function in twins and siblings does not support the by-product theory of female orgasm. *Animal Behaviour* 82:1097–1101.
- Zietsch, B. P. and P. Santtila. 2012. Confusion in the science of evolution and orgasm: a reply to Wallen, Myers and Lloyd. *Animal Behaviour* 84:e5–e7.

Figures

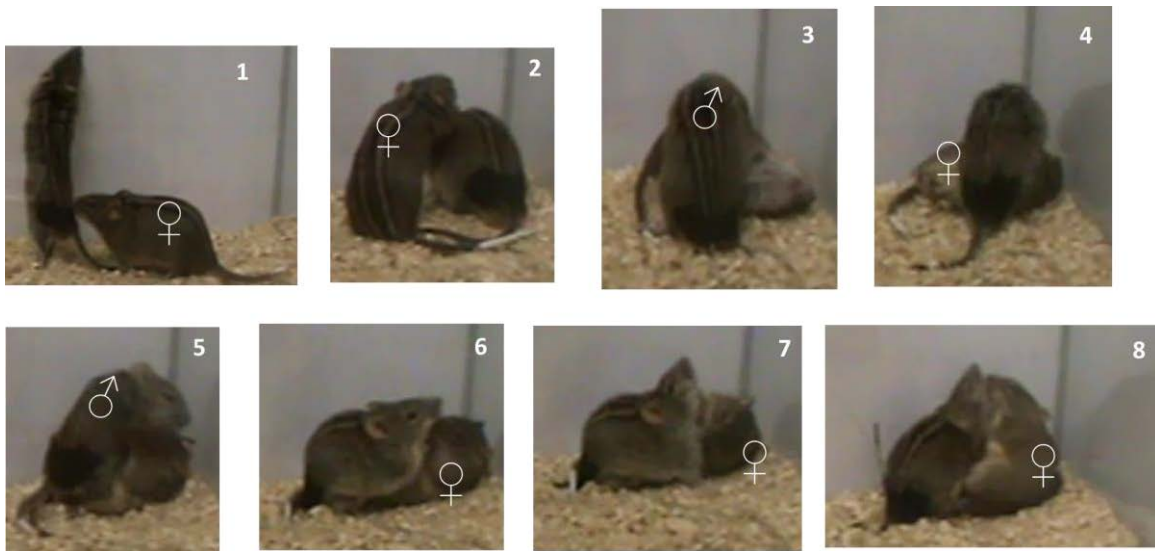


Fig. 1: A sequence of mating attempt with a ventro-ventral (VV) posture. 1) The female approaches and sniffs the male. 2) The female initiates allogrooming of the male. 3) The male grooms the female which lay on her back. 4) Male and female groom each other. 5) The male mounts the female which faces the male ventrally. 6,7,8) Both the male and the female show active pelvic movements. In other instances the male may attempts a dorso-ventral mount while the female twists her body to face the male ventrally.

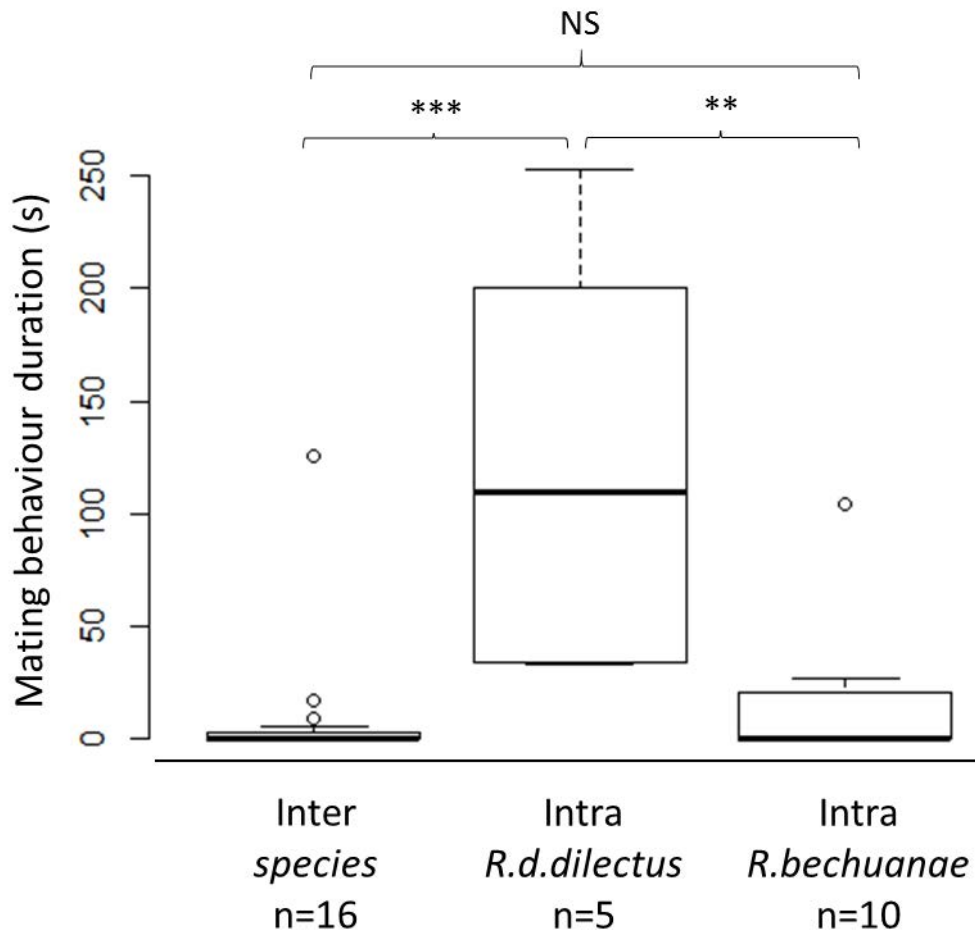


Fig. 2: Variation in mating behaviour duration across three encounter types. Results of post hoc Mann Whitney tests are indicated (NS: no significant, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$). Box-plots show the median (thick line), first and third quartiles.

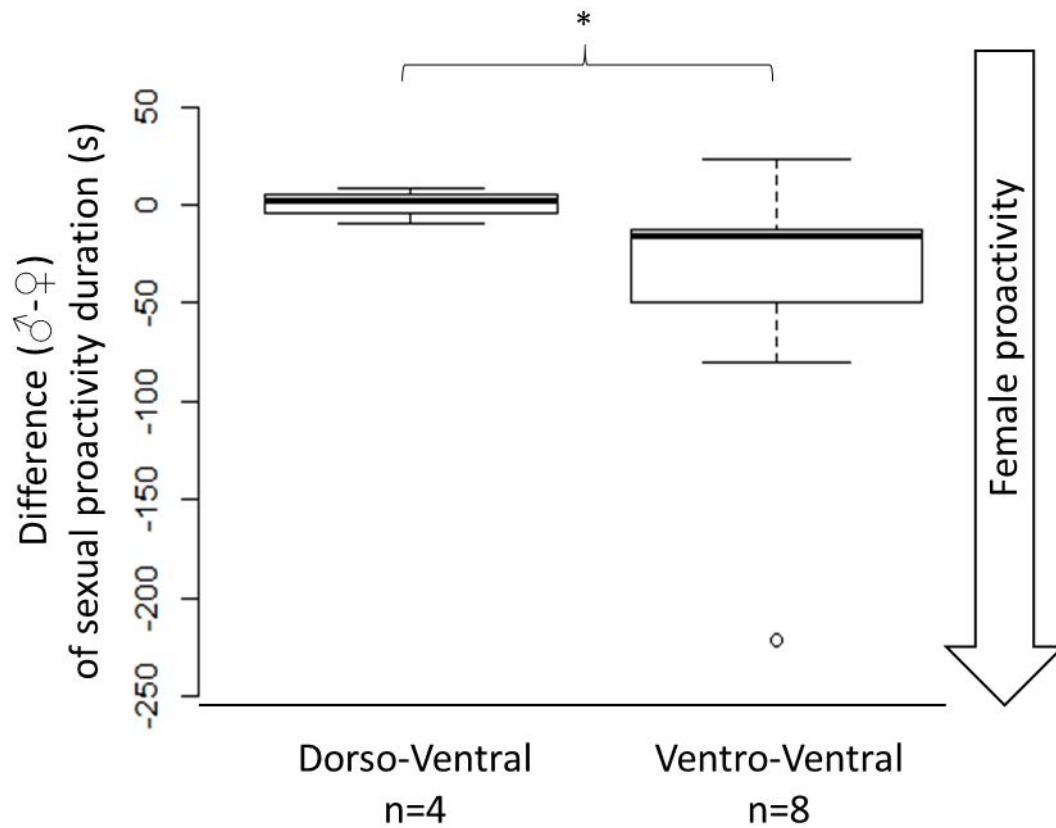


Fig. 3: Difference in duration of sexual proactivity between dyads with dorso-ventral versus ventro-ventral coitus postures. Values are differences between a male and a female in a given dyad. Negative values indicate female proactivity. (* $p < 0.05$, Mann Whitney test). Box-plots show the median (thick line), first and third quartiles.

Appendixes

Appendix 1: A matrix describing the experimental design with details on order of encounters (first or second) for each mouse, the type of encounters (inter and intra species) and occurrence of mating attempts with ventro-ventral (VV) or dorso-ventral (DV) coitus postures (see legend below)

		MALES																						
		<i>R.d.dilectus</i>						<i>R.bechuanae</i>																
		n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
FEMALES	<i>R.d.dilectus</i>	1	X																			X(2F)		
		2		X														X(2)						
		3			X																			
		4				X(2)						X												
		5					X(2)						X											
		6						X(2)						X										
		7							X(2)						X									
		8														X								
		9									X(2M)													
		10							X(2M)															
	11								X(2M)															
	<i>R.bechuanae</i>	12	X(2)						X															
		13		X(2)						X														
		14			X(2)						X													
		15				X						X												
		16					X						X(2)											
		17						X						X(2)				X(2F)						
		18																X						
		19																	X					
		20																		X				
		21																				X		

X	1st dyad
X(2)	2nd dyad for the male and the female
X(2F)	2nd dyad for the female
X(2M)	2nd dyad for the male
X	VV dyad
X	DV dyad
X	VV and DV occur

Online appendix 2: An extract from a film of a dyad showing VV coitus posture.

Tables

Table 1. Number of inter-sex dyads for intra- and interspecific dyad and the type of coitus postures. DV: when only dorso-ventral postures were displayed by the dyad. VV: when ventro-ventral postures were displayed at least once by the dyad.

♀\♂	No mating attempt		Mating attempt (only DV / VV)	
	<i>R. d. dilectus</i>	<i>R. bechuanae</i>	<i>R. d. dilectus</i>	<i>R. bechuanae</i>
<i>R. d. dilectus</i>	0	8	5 (2/3)	3(0/3)
<i>R. bechuanae</i>	4	7	2(1/1)	2(1/1)

Table 2. Description of behavioural items recorded and merged into four behavioural categories.

Behavioural categories	Behavioural items	Description
Agonistic / dyad	Refusal	The individual leaves, avoids, flees during an action of the other
	Threat, Defense	The individual is in semi-upright posture with opened mouth, or rattles, or vocalises
	Attack	Attack and pursuit
	Fight	Both individuals fight and bite.
Sexual proactivity / individual	Allogroom	Grooms, scratches and pushes the other
	Accept_allogroom	The individual exposes its neck and/or lay down on its side while the other allogrooms
	Accept_mating attempts	The individual participates to the pelvic movement or does not move when the other tries or performs copulation
Mating attempt / dyad	Accept_mating attempts	The individual participates to the pelvic movement or does not move when the other tries or performs copulation
	Dorso-ventral mating attempts	The male mounts the female from the rear and attempts coitus
	Ventro-ventral mating attempts	The female exposes its ventral parts and approaches the male genitalia from above, the male attempts ventral mounting
	Ventro-ventral coitus	Copulation with pelvic movement
Investigation / dyad and individual	Investigation	Sniffs the body and nose of the other individual
	Accept_investigation	The individual does not move when the other investigates

DISCUSSION

Comprendre les mécanismes évolutifs impliquant les pressions environnementales nécessite d'évaluer la dynamique de la niche écologique en réponse aux pressions biotiques (e.g. compétition) et abiotiques (e.g. habitats). La radiation écologique au sens large (c'est-à-dire la diversification de plusieurs taxa frères dans des environnements contrastés) nous donne l'opportunité d'étudier ces mécanismes évolutifs. Les cas de radiations écologiques sont souvent observés lors des changements environnementaux majeurs pendant lesquels la fragmentation des habitats et les changements climatiques ont entraîné la diversification de plusieurs groupes taxonomiques en Afrique comme chez le rongeur *Mastomys huberti* (Mouline et al., 2008) ou le caméléon nain (Tolley, Chase, & Forest, 2008). C'est lors des changements environnementaux à la limite Miocène-Pliocène que le genre *Rhabdomys* a radié dans des environnements différents (Rambau, Robinson, and Stanyon 2003; du Toit et al. 2012).

Les précédentes études sur le genre *Rhabdomys* ont évalué la diversification de la niche environnementale des différents taxons à l'échelle de leur aire de distribution et celles-ci soulignent le caractère écologique de la radiation (Meynard et al. 2012; du Toit et al. 2012). Considérant les deux espèces étudiées dans cette thèse, une précédente étude (Ganem et al. 2012), se plaçant à échelle beta régionale, a confirmé et précisé le patron observé à échelle de leur distribution entière : *R. bechuanae* se distribue dans des biomes proches de la « savane », caractérisés par des environnements chauds, arides et ouverts, soumis à de fortes variations saisonnières, alors que *R.d.dilectus* occupe principalement des environnements humides, couverts dans lesquels la température est davantage modérée, caractéristique de « grassland » (Ganem et al. 2012; Meynard et al. 2012; du Toit et al. 2012).

C'est donc dans ce contexte de radiation écologique, caractérisé à large échelle, que j'ai pu aborder les mécanismes de divergence et de coexistence des deux espèces sœurs (*R. bechuanae* et *R.d.dilectus*) via une approche empirique de terrain et expérimentale, en étudiant quatre dimensions de la niche et le système de reconnaissance

sexuelle. L'étude de ces traits en limite d'aires de distributions constitue un point original et essentiel de ce travail de thèse : en analysant la divergence entre espèces partageant un même macro-environnement en parapatricie ou sympatricie, nous avons pu caractériser la dynamique de la niche à fine échelle.

Les principaux résultats de ma thèse sont synthétisés dans la figure 10. Les deux espèces étudiées divergent i) par leur comportement spatial montrant une ségrégation de leurs habitats (Chapitre 1) jusqu'à leurs nids nocturnes de natures différentes (Chapitre 3) et leurs domaines vitaux de tailles différentes (Chapitre 1). Cependant, les comportements sociaux (autres que la sélection des nids nocturnes) et alimentaires des deux espèces semblent présenter une divergence plus marquée en allopatricie, suggérant ainsi l'importance de l'environnement et le caractère plastique de ces dimensions (Chapitres 2 et 3). Enfin, les deux espèces montrent un isolement écologique (sélection d'habitat et chevauchements des domaines vitaux restreints entre hétérospecifics) et sexuel (préférences homogames et autres comportements reproducteurs spécifiques) partiels, et les appariements interspecifics, au moins en laboratoire, semblent ne pas être fertiles (Chapitre 4).

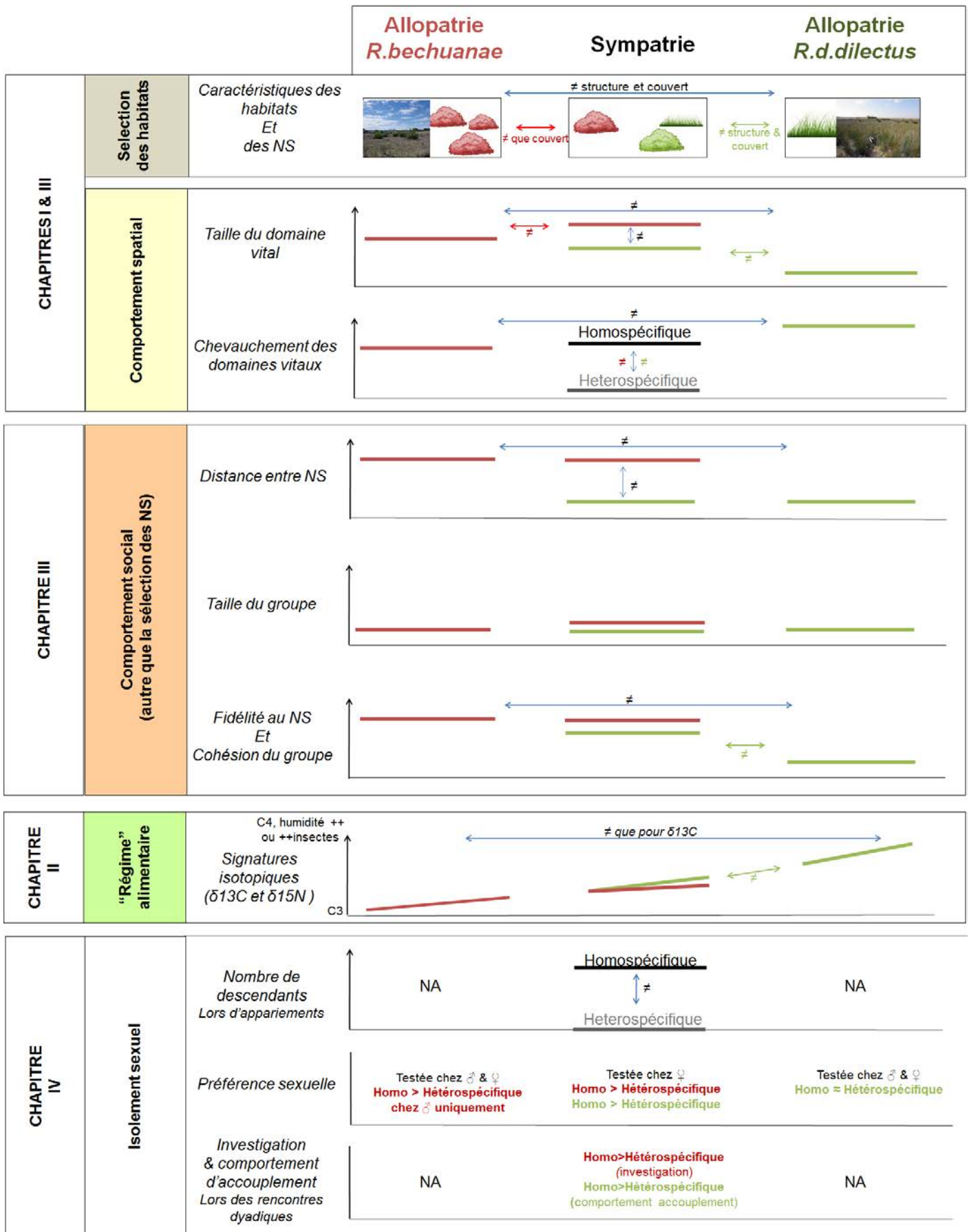


Figure 9 : Résumé des principaux résultats de la thèse par chapitre. A gauche et en couleur : les différents regroupements des dimensions utilisées pour estimer la niche écologique et en blanc : l'isolement sexuel. Les traits étudiés sont en italique. La valeur de ces traits est donnée pour les

populations allopatriques (en limites d'aire de distribution, i.e. parapatrie) et sympatriques. En rouge, la valeur pour *R.bechuanae* et en vert, celle pour *R.d.dilectus*. Les valeurs en noir correspondent aux rencontres homosécifiques alors que les grises concernent les rencontres hétérosécifiques. La sélection des habitats et des sites nocturnes (NS pour Nest Site ou nids nocturnes) est représentée par des buissons et des herbes (rouge et vert représentant la sélection de chaque espèce). Les flèches bleues indiquent une différence significative entre les espèces, les flèches rouges, une différence au sein de *R.bechuanae*, et celles en vert, une différence au sein de *R.d.dilectus*. Lorsque la différence indiquée concerne qu'une partie de la population ou des variables représentées, les individus ou variables concernés sont notés à côté de la flèche. La pente au niveau des signatures isotopiques indique un effet de la structure des habitats.

I/ Divergence et coexistence entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*

I.1 Etat de la divergence en allopatrie

Les limites de distribution des deux espèces peuvent être associées à des « jardins communs » à large échelle, dans lesquels les populations sont maintenues dans un même macro-environnement. Ainsi, la comparaison des populations allopatriques lointaines et parapatriques (i.e. jardin commun) peut permettre d'estimer la norme de réaction des génotypes (Ghalambor et al. 2007) de différentes populations (Svanbäck and Schluter 2012). Concernant la dimension « sélection des habitats », les études précédentes sur la divergence écologique entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* m'ont fourni les patrons observés pour les populations allopatriques lointaines que j'ai pu ainsi comparer aux populations allopatriques de ma thèse (i.e. parapatriques). Cette comparaison m'a permis de discuter du caractère adaptatif de la sélection des habitats. En effet, les patrons de divergences écologiques observés à l'échelle beta sont retrouvés dans les populations parapatriques : *R.bechuanae* sélectionne des habitats et des nids nocturnes ouverts, principalement ligneux et fragmentés alors que *R.d.dilectus* occupe des habitats et des nids nocturnes caractérisés par une importante couverture végétale et principalement composés d'herbacées.

Cette sélection spécifique des habitats peut avoir des conséquences importantes sur les autres dimensions de la niche écologique car elle détermine les pressions abiotiques (e.g. fragmentation de la ressource alimentaire) et biotiques (e.g. vulnérabilité aux prédateurs) pouvant influencer à fine échelle d'autres traits comme la taille des

domaines vitaux, représentant le comportement spatial diurne et donc d'approvisionnement en nourriture des souris. En effet, les larges domaines vitaux observés chez *R.bechuanae* pourraient être dus au caractère hétérogène de son habitat, les souris devant aller de buisson en buisson pour s'approvisionner en nourriture, en traversant des zones ouvertes les exposant aux prédateurs. Alternativement, les domaines vitaux relativement petits de *R.d.dilectus* seraient dus à son habitat homogène et couvert, lui offrant une ressource alimentaire localement abondante. Cependant, nous n'avons pas révélé d'effets significatifs de la structure des habitats sur la taille des domaines vitaux et plusieurs explications ont été proposées : soit la qualité même de la ressource alimentaire n'est pas représentée dans la description structurale des habitats, soit notre effectif ne permet pas de détecter d'effets de l'habitat dans cette étude.

En revanche, la structure des habitats sélectionnés a un effet direct sur les signatures isotopiques et est donc une bonne candidate pour expliquer la divergence spécifique de la niche alimentaire observée en allopatrie: *R.bechuanae* présente une signature isotopique reflétant une consommation majoritaire de plantes C3 (ligneuses, en accord avec son habitat), alors que la signature isotopique de *R.d.dilectus* suggère un régime composé davantage de plantes C4 (herbacées), et d'insectes et/ou de plantes présentes dans des milieux humides. Ainsi, la relative plasticité du régime alimentaire, suggérée pour le genre *Rhabdomys* (Nel 1975; Abu Baker and Brown 2011), est confirmée chez les deux espèces étudiées, et cette plasticité entraîne une similitude des signatures isotopiques en sympatrie, lorsque les ressources à disposition des deux espèces sont similaires. Ces résultats soulignent le lien possible entre les dimensions alimentaires de la niche, la sélection des habitats et le comportement spatial de fourragement : par exemple, *R.bechuanae* sélectionne des habitats composés majoritairement de ligneux, plantes C3 peu nutritives et distribuées de façon hétérogène dans l'environnement, ce qui implique les larges domaines vitaux observés chez cette espèce.

Enfin, la sélection divergente des habitats et même des nids nocturnes semble influencer le comportement social des espèces, ce dernier pouvant être la première réponse aux changements environnementaux (Emlen 1995). En effet, malgré certaines limites des proxys spatiaux utilisés, nous avons montré que *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* présentaient des divergences marquées en allopatrie dans la complexité de leur organisation sociale: les souris *R.bechuanae* présentent une plus grande fidélité à leurs

nids nocturnes ainsi qu'une cohésion entre individus plus forte que les souris *R.d.dilectus*. Cette différence pourrait être expliquée par la relative rareté des nids nocturnes dans les habitats de *R.bechuanae*. Pour aller plus loin dans l'étude du comportement social chez les deux espèces, il est essentiel de préciser la part du comportement observé à attribuer à la structure spatiale et aux interactions sociales réelles pour estimer le niveau d'organisation sociale. En effet, l'agrégation entre individus peut être uniquement due à un regroupement de la ressource, sans susciter de réelles interactions sociales (VanderWaal et al. 2013) et des études supplémentaires sont nécessaires chez les deux espèces étudiées (comme la détermination génétique des liens de parentés par exemple).

Ainsi, l'environnement dans lequel les espèces évoluent semble être un facteur prépondérant dans l'évolution des dimensions de la niche abordées, évolution impliquant une synergie et un niveau de réponse différent entre les traits étudiés (Figure 11). Nous avons ensuite cherché à comprendre l'évolution des dimensions de la niche écologique en réponse à la pression biotique tel que la compétition interspécifique. En effet, les deux espèces sont majoritairement divergentes en allopatrie (i.e. parapatrie), mais nous pouvons nous demander si cette divergence spécifique est maintenue lorsque les deux espèces coexistent et nous interroger sur la façon dont les espèces répondent à la pression de compétition sur chaque dimension de la niche ?

I.2 Mécanismes de coexistence et isolement reproducteur

Les zones de coexistence entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* sont un laboratoire naturel pour l'étude de la divergence car les mécanismes permettant la coexistence des deux espèces dépendent de leur niveau de divergence, tant sur des caractères écologiques que sexuels. Cependant, malgré une homogénéité environnementale apparente à l'échelle beta, ces zones de sympatrie peuvent présenter une hétérogénéité environnementale limitant la compétition. La comparaison des populations sympatriques et allopatriques, associée à une échelle d'étude alpha, permet de prendre en compte le rôle de l'hétérogénéité des habitats et de l'interférence spécifique dans la réponse des individus sur les traits écologiques et sexuels étudiés (Figure 11).

I.2.1 Isolement écologique ou chevauchement de niche ?

L'intégration de tous les résultats de ma thèse révèle le caractère complexe des mécanismes mis en jeu dans le maintien de la coexistence : les réponses des espèces à l'interférence spécifique et/ou à l'hétérogénéité environnementale diffèrent selon les dimensions de la niche considérées. Malgré un environnement plus proche de celui de *R. bechuanae*, nous avons pu observer une ségrégation des habitats entre les espèces en sympatrie, ce qui devrait réduire les rencontres interspécifiques. Cependant, cette ségrégation est incomplète et entraîne une interaction spécifique, comme en témoignent les chevauchements hétérospecifics très restreints et le déplacement de caractère écologique sur la taille des domaines vitaux, plus grands en sympatrie.

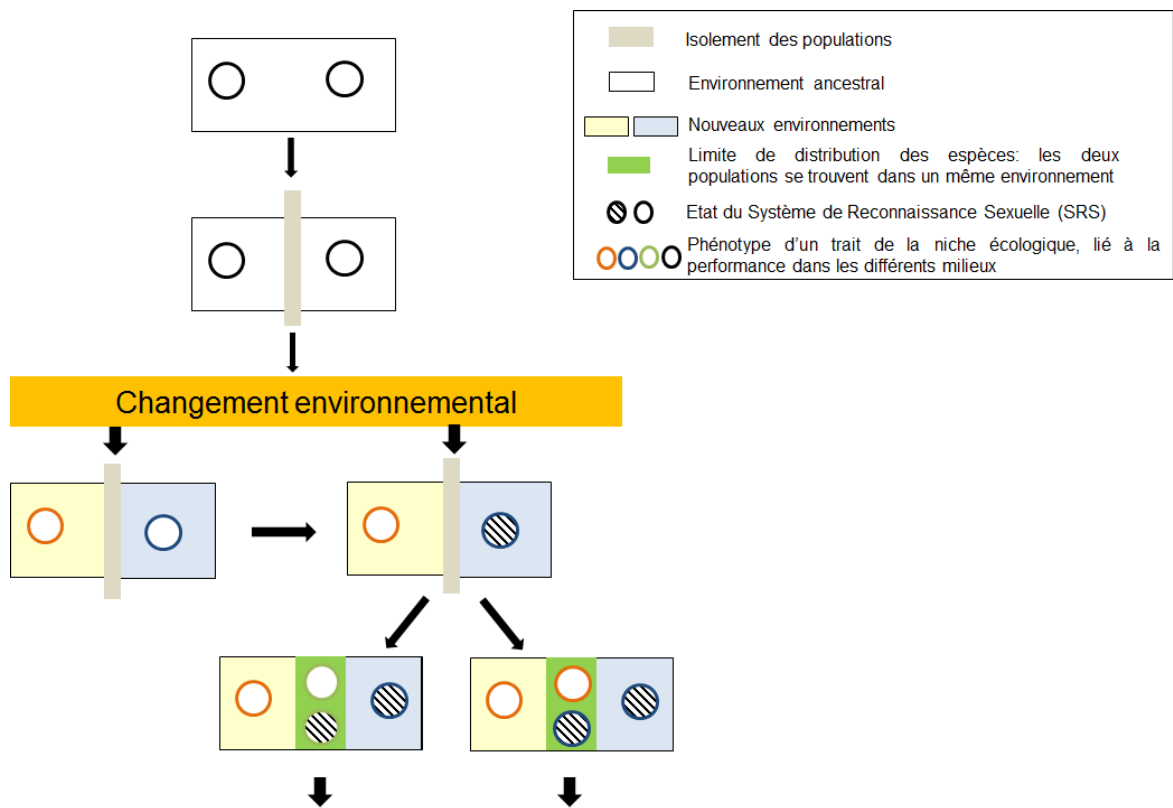
Le maintien de la coexistence par cette ségrégation spatiale des espèces en sympatrie peut être possible en condition de ressource alimentaire abondante, comme en témoignent nos résultats sur les signatures isotopiques en carbone et azote des espèces, similaires en sympatrie. Tout en gardant en mémoire les limites de la méthode des analyses isotopiques (où des signatures isotopiques semblables peuvent cacher des régimes alimentaires différents Boecklen et al. 2011), je propose cette hypothèse dans la perspective où les signatures isotopiques reflètent effectivement des régimes alimentaires semblables en sympatrie, illustrant alors un pattern rarement observé en conditions limitantes (Robinson and Wilson 1998). En effet, la sympatrie semble s'effectuer exclusivement lorsque les conditions climatiques (précipitations principalement, entraînant une abondance de la ressource alimentaire et donnant accès notamment à une couverture végétale non disponible lors de sécheresse, observations personnelles) sont favorables à l'arrivée de *R. d. dilectus*. Ce dernier semble effectivement coloniser les environnements caractéristiques de *R. bechuanae* et pourrait donc être moins adapté aux conditions extrêmes (sécheresse) pouvant avoir lieu en sympatrie. *R. bechuanae* pourrait ainsi être l'espèce dominante dans ces zones, comme en témoigne son domaine vital plus grand (peut-être pour monopoliser les ressources). Notre étude sur l'organisation sociale des deux espèces renforce cette hypothèse : *R. bechuanae* semble monopoliser les nids nocturnes de meilleure qualité (i.e. végétation vivante, protection aux prédateurs) et serait, de fait, l'espèce dominante. Cependant, aucune divergence sur les comportements agressifs n'a été observée entre les deux espèces en conditions de nourriture limitante (mais l'analyse des données que j'ai récoltées lors de nouvelles rencontres intra- et inter-spécifiques en condition de compétition devrait éclaircir ce point). Il est donc nécessaire

d'approfondir l'étude de la coexistence entre ces deux espèces, d'autant plus que les mécanismes de coexistence au niveau du comportement social semblent très complexes. En effet, l'organisation sociale est divergente entre les espèces sur certains traits (i.e. distance entre les nids et nature de ces nids), alors que d'autres traits sont similaires entre les espèces en sympatrie : *R.d.dilectus* présente une fidélité au nid et une cohésion entre individus plus importantes en sympatrie et plus proches de *R.bechunanae*, ne permettant pas de connaître avec certitude l'importance du changement micro-environnemental de l'interférence spécifique chez *R.d.dilectus*.

I.2.2 Isolement sexuel: divergence du système de reconnaissance sexuelle

Nous avons observé que la cooccurrence des espèces était principalement maintenue pas une micro-ségrégation des habitats et de l'espace utilisé, ainsi que par un déplacement de caractère écologique sur la taille des domaines vitaux. Cependant, cet isolement écologique est incomplet comme en témoignent les chevauchements spatiaux restreints entre les espèces, pouvant entraîner une rencontre entre hétérosécifiques. Il est donc possible que d'autres composants de l'isolement reproducteur participent au maintien de la coexistence des deux espèces en sympatrie, comme par exemple un isolement sexuel via la divergence du système de reconnaissance sexuelle entre les deux espèces.

Les travaux de ma thèse ont révélé des préférences homogames, seulement chez les mâles en allopatrie, et chez les femelles (seules étudiées) en sympatrie. De plus, des discriminations comportementales en faveur du consécifique témoignent d'une préférence assortative et donc d'une divergence du système de reconnaissance sexuelle entre les espèces. Ceci, ajouté à l'infertilité apparente des appariements hétérosécifiques, renforce l'hypothèse d'un isolement sexuel entre *R.bechunanae* et *R.d.dilectus*. Ainsi, le système de reconnaissance sexuelle semble avoir divergé en allopatrie entre *R.bechunanae* et *R.d.dilectus*, ajoutant la barrière sexuelle à l'isolement écologique partiel dans l'isolement reproducteur entre ces deux espèces. Cependant, les comportements sexuels observés en laboratoires pouvant être biaisés (Wolff 2003), la confirmation de cet isolement sur le terrain est nécessaire et est en cours via la détermination de la présence ou absence d'hybrides par approche génétique.



Traits écologiques et SRS	Plasticité	Adaptation	Mécanismes supposés de coexistence:
Sélection habitat		X	Partitionnement de la niche
Comportement spatial	X	X	DCE & Partitionnement de la niche
Comportement social	X	X	DCE &/ou? Partitionnement de la niche &/ou? Ressource non limitante
"Régime alimentaire"	X		Variations spatiotemporelles &/ou? Partitionnement de la niche &/ou? Ressource non limitante
SRS		X	Isolement sexuel

Figure 10 : Reprise de la figure 3 présentée en introduction, en ne laissant ici que les mécanismes de divergences écologiques et sexuelles possibles chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* ainsi que les mécanismes de coexistence pouvant être mis en place pour le maintien de ces deux espèces en sympatrie. Propositions faites sur la base des quatre dimensions globales de la niche écologique étudiées lors de ma thèse ainsi que du Système de Reconnaissance Sexuelle (SRS).

Au vu des résultats obtenus dans ma thèse, je propose le scénario de diversification écologique suivant, tout en gardant à l'esprit que ce scénario peut évoluer au regard de nouvelles études (Figure 11). Les études phylogéographiques précédentes (Castiglia et al. 2012; du Toit et al. 2012) m'amènent à suggérer une colonisation de l'Ouest vers l'Est de l'Afrique du Sud : l'aire de répartition de *R.d.dilectus* aurait été donc colonisée secondairement, entraînant une divergence allopatrique entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* dans des environnements contrastés, suivie d'un contact secondaire entre ces deux espèces, formant des zones de sympatrie labiles et temporaires. Les deux espèces ayant évolué en allopatrie, les pressions environnementales différentes auraient agi sur certaines dimensions de la niche, entraînant une divergence du choix d'habitat et du système de reconnaissance sexuelle entre les deux espèces. Cependant, la plasticité d'autres dimensions de la niche tel que le comportement spatial, social et le régime alimentaire, aurait permis le maintien des populations lors des variations environnementales spatio-temporelles. Enfin, la coexistence entre les deux espèces se serait effectuée principalement lorsque les conditions climatiques auraient été favorables à l'arrivée de *R.d.dilectus*, en zones où l'humidité, le couvert et les ressources alimentaires semblent abondants. La coexistence serait donc principalement maintenue par la ségrégation spatiale et la divergence du système de reconnaissance sexuelle entre les deux espèces entraînant un isolement reproducteur, du moins partiel (Figure 11). Au regard du réchauffement climatique actuel, il serait intéressant d'observer l'évolution de ces espèces et plus particulièrement au niveau des zones de contacts, semblant de plus en plus labiles et rares dans le Free State, ceci étant probablement dû à l'aridification du milieu observée sur les cinq dernières années pouvant entraîner un « repli » de *R.d.dilectus* vers le centre de son aire de distribution.

II/ Implications de ces études micro-évolutives dans la compréhension de la divergence écologique : importance du comportement

J'aimerais discuter du cadre d'étude de la divergence écologique de deux espèces proposé par Gavrilets et Losos (2009), qui a l'avantage de présenter la séquence temporelle des événements de divergence mais qui ne considère pas l'importance relative et la synergie possible entre les différentes dimensions de la niche. Dans l'exemple des cichlidés abordé dans l'introduction, la divergence écologique est présentée comme une suite temporelle de la divergence des dimensions, une à une, sans tenir compte de la synergie possible entre ces dimensions à un temps t (Kocher 2004). Au regard des travaux de ma thèse, j'ai souhaité mettre en lumière l'importance relative des dimensions de la niche étudiées, agissant en synergie plutôt que séquentiellement dans les processus de divergence écologique ; et souligner l'importance des dimensions comportementales.

Dans ma thèse, ce sont effectivement les comportements spatiaux, sociaux et alimentaires qui semblent être les dimensions de la niche permettant une réponse rapide à un nouvel environnement abiotique, alors que c'est principalement le comportement spatial qui semble clairement s'ajuster à la pression biotique. Aussi, la réponse aux pressions biotiques par ajustement du comportement spatial (représenté par la taille et les chevauchements des domaines vitaux) semble être prépondérante dans la persistance des populations car elle influence la manière dont l'environnement est utilisé, ainsi que les caractéristiques biotiques et abiotiques perçues par l'organisme.

Et pourquoi ne pas illustrer l'importance de la plasticité phénotypique et de l'adaptation des différentes dimensions de la niche grâce à une extrapolation du modèle de Lande (2009), les génotypes étant remplacés par les dimensions de la niche ? Ainsi, au lieu d'observer l'importance du niveau de plasticité d'un trait entre chaque génotype (importance qu'on ne peut pas révéler dans ma thèse car les génotypes n'ont pas été déterminés), je souligne l'importance de chaque dimension dans la persistance d'une population donnée lors d'un changement environnemental pour un génotype donné (Figure 12). L'étude de Losos, Schoener, et Spiller (2004) est le seul exemple à ma connaissance, démontrant formellement l'importance du comportement (spatial) sur

l'évolution des autres dimensions de la niche (adaptation secondairement de la taille des pattes et du corps) lors d'un changement environnemental (i.e. l'arrivée d'un prédateur). En effet, la plasticité comportementale joue un rôle essentiel dans l'évolution des espèces, leur permettant d'exploiter de nouvelles ressources ou de bouger vers des environnements moins stressants (Duckworth 2008).

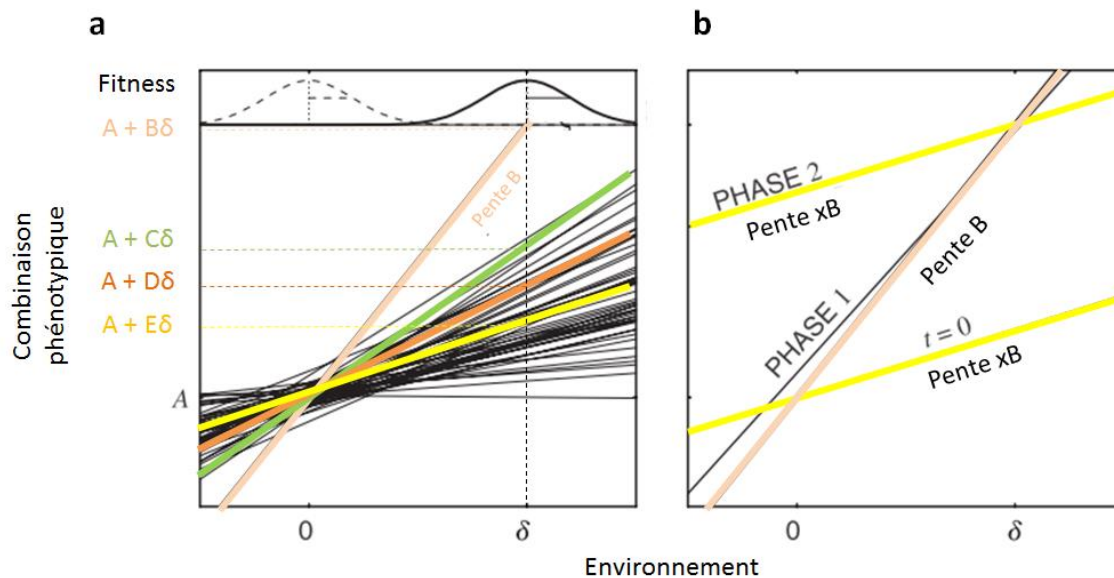


Figure 11: Adaptée de Lande (2009) et reprise de la figure 2 présentée dans l'introduction a) Normes de réaction de 50 dimensions de la niche écologique pour un génotype donné, dont : le comportement spatial (beige, pente B), le régime alimentaire (vert, pente C), le comportement social (orange, pente D) et la sélection des habitats (jaune, pente E). La valeur du phénotype ancestral est « A » pour toutes les dimensions, et change pour chaque dimension en fonction de leur plasticité respective dans le nouvel environnement (δ). b) Représentation de l'évolution de l'optimum de la dimension « sélection des habitats » par sélection directionnelle, la dimension « comportement spatial » ayant « laissée le temps » à la sélection d'agir.

Ainsi, décrire les patrons de divergence écologique et comprendre les processus sous-jacents impliquent une approche globale qui considère la synergie entre plusieurs dimensions de la niche écologique. Les études de cas, seules, peuvent donner une vision biaisée de la divergence écologique car les mécanismes mis en place dans la réponse des organismes face à un changement environnemental sont complexes et variables en fonction des dimensions de la niche et des espèces considérées.

PERSPECTIVES : QUESTIONS SOULEVEES

I/ Radiation écologique : étude du genre entier à échelle alpha

Au travers de l'étude de la divergence entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, j'ai pu évaluer l'importance relative des variations sur différents traits de la niche et l'isolement reproducteur dans le processus de divergence écologique des espèces, me menant à proposer les processus mis en jeu dans la radiation écologique du genre. En effet, la divergence du système de reconnaissance sexuelle et du choix d'habitat des deux espèces dans leur environnement respectif peut suggérer une spéciation écologique en allopatrie. Par ailleurs, les deux espèces répondent à certains critères proposés par Schluter (2000) pour témoigner d'une radiation adaptative : i) l'ancêtre commun, ii) les variations phénotypiques en lien avec l'environnement (sur certaines dimensions) et iii) la base génétique de ces variations (supposée pour la sélection des habitats). Cependant, la radiation du genre ne semble pas « explosive » et le critère du pic de fitness dans les environnements spécifiques n'a pas été testé dans cette thèse. Ceci témoigne de la difficulté à déterminer un processus de radiation adaptative, expliquant le nombre restreint de cas avérés (Losos et al. 1998; Kocher 2004; Grant and Grant 2006).

Pour obtenir une image plus complète de la radiation écologique chez *Rhabdomys*, il est également important d'étudier la diversification des autres clades du genre. En effet, chez les araignées *Tetragnatha* à Hawaï, la radiation contient à la fois des espèces fortement différenciées écologiquement sur des traits morphologiques comme la couleur et disposition des yeux ainsi que sur le régime alimentaire, alors que d'autres espèces sont écologiquement similaires sur ces traits (Gillespie 2004). Chez *Rhabdomys*, l'étude seule des deux espèces *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* ne suffit donc pas à inférer des conclusions sur la radiation possible du genre entier. L'étude des autres clades issus de la radiation (*R.d.chakae*, *R.pumilio* et *R.intermedius*) en Afrique du Sud, est alors nécessaire.

Grâce au travail de terrain effectué au cours de cette thèse, j'ai pu découvrir de nouvelles zones de contact entre *R.d.chakae*, *R.d.dilectus* et/ou *R.bechuanae* dans le Free

State (zones déjà suggérées par Ganem et al. (2012), Figure 13). Il serait alors intéressant d'analyser ce troisième clade, plus proche phylogénétiquement de *R.d.dilectus* que de *R.bechuanae*, afin d'étudier les mécanismes mis en place dans sa réponse à un nouvel environnement et en zone de contact. J'ai pu radiotracker les souris d'une zone de contact entre *R.bechuanae* (n=10) et *R.d.chakae* (n=5) et, en effet, ce dernier clade semble présenter un comportement spatial et une sélection d'habitat plus proches de ceux de *R.d.dilectus* (ses domaines vitaux sont plus petits que ceux de *R.bechuanae* et les individus sélectionnent davantage les habitats « herbacées », données non publiées). Il serait donc intéressant d'étudier les mécanismes lors de la coexistence entre i) *R.d.chakae* et *R.bechuanae*, ii) entre *R.d.chakae* et *R.d.dilectus* et iii) entre ces trois espèces.

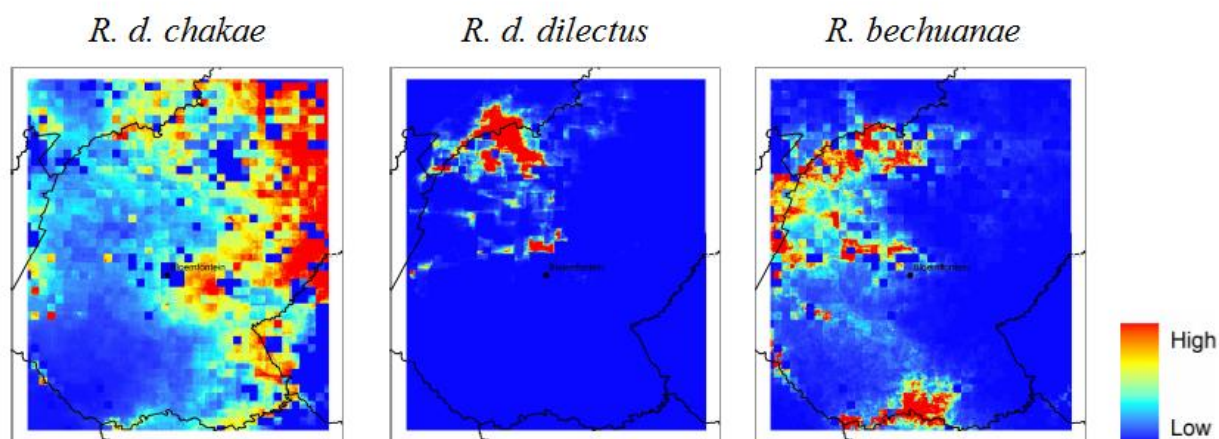


Figure 12 : Issue de Ganem et al. (2012) : probabilités d'occurrences de *R.d.chakae*, *R.d.dilectus* et *R.bechuanae* dans le Free State.

Concernant le quatrième clade *R.pumilio*, nous avons pu tester des appariements entre *R.pumilio* (issue de population provenant de Goegap), *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* (issue des populations présentées dans cette thèse) et nous avons observé que la barrière comportementale aux accouplements n'était pas présente entre *R.pumilio* et *R.bechuanae* dont les appariements donnent naissance à des petits mais non viables (données non publiées). Alternativement, les appariements entre *R.pumilio* et *R.d.dilectus* n'ont donné aucun descendant, suggérant un isolement sexuel, hypothèse renforcée par de précédentes études montrant une discrimination des signaux sexuels olfactifs entre ces clades (Pillay 2000; Pillay, Eborall, and Ganem 2006).

Ainsi, les divergences écologiques et sexuelles semblent varier en fonction des clades considérés et une vision intégrative i) de la niche et des traits sexuels et ii) des différentes espèces d'une radiation permettrait de déceler les rôles relatifs de la géographie, de la phylogénie et de l'environnement dans l'évolution des espèces.

II/ Dimension morphologique

Les dimensions régime alimentaire, taille des domaines vitaux et sélection de l'habitat ont souvent été étudiées en parallèle de la dimension morphologique de la niche. On peut, par exemple, citer l'étude des variations morphologiques de la forme de la bouche suivant la divergence des régimes alimentaires chez les cichlidés (Kocher 2004) et aussi chez les pinsons de Darwin (Grant and Grant 2006). De même, chez des lézards *Anoles*, différents écomorphes sont décrits en lien avec l'habitat sélectionné : les espèces vivantes dans les hautes strates de la canopée, ont développé de larges ventouses aux pieds leur permettant de s'accrocher, alors que les espèces spécialistes du sol présentent des ventouses peu développées (Losos et al. 1998).

Des résultats préliminaires, mais non présentés dans la thèse (Fontaine 2013, Master 2 que j'ai co-encadré), révèlent que, malgré une masse et une taille du corps semblables entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*, il existe une différence spécifique sur la taille de la queue : *R.bechuanae* a une queue plus longue que *R.d.dilectus* (cependant les distributions relatives sont partiellement chevauchantes et l'analyse de données doit être approfondie). En lien avec nos précédents résultats, je suggère que la queue plus longue chez *R.bechuanae* lui permettrait une meilleure préhension dans les ligneux (buissons et arbres) afin de s'approvisionner en nourriture dans cet habitat caractéristique de cette espèce, comme cela a été démontré chez la souris à pattes blanches *Peromyscus leucopus* (Kaufman and Kaufman 1992). De plus, la température pourrait aussi jouer un rôle dans cette différence morphologique spécifique : chez la souris à pattes blanches, il a été montré que les petits élevés dans un nid à 25°C présentaient une queue plus longue que ceux élevés dans un nid à 15°C (Thorington 1970). Une telle différence de température au nid peut être expliquée i) par les conditions climatiques particulières (*R.bechuanae* étant dans des biomes plus chauds) et/ou ii) par une socialité différente (les nids nocturnes contenant plusieurs individus sont supposés être plus chauds). J'ai alors récolté des données sur la température des réserves et des nids nocturnes de chaque espèce, mais ces

données sont en attente d'analyse. Ainsi, une étude plus approfondie de la dimension morphologique de la niche, en lien avec les caractéristiques environnementales (structure de l'habitat, température au nid), permettrait de mettre en évidence des divergences résultant de l'adaptation à des milieux contrastés.

III/ Approfondir l'étude de la coexistence entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* : complexité de la niche sociale

Comme mentionné précédemment, je n'ai pu, avec les données actuelles, distinguer formellement le rôle de l'hétérogénéité environnementale de celui d'une interférence spécifique dans la variation du comportement social entre l'allopatrie et la sympatrie chez *R.d.dilectus*. Cependant, les analyses sur les données actuelles mériteraient d'être approfondies en estimant, par exemple, la part des chevauchements spatiaux intra- et inter-groupes dans la différence observée sur ce trait (i.e. chevauchement spatial) entre les espèces. Des études supplémentaires sont donc nécessaires afin d'étudier le comportement social des espèces en situation de compétition interspécifique avérée. Cette réponse sociale à la compétition interspécifique a complètement été ignorée des études passées et actuelles. Or, la niche sociale pourrait théoriquement être fortement impactée par la présence d'une espèce sœur, de par la compétition par exploitation et par interférence. En effet, les nids nocturnes pouvant être une ressource limitante (capacité d'accueil des buissons versus celle des herbes), cette ressource pourrait être monopolisée par l'espèce dominante, « obligeant » la dominée à dormir dans les nids restants, ne permettant pas la formation de groupe. La monopolisation des nids de meilleure qualité par *R.bechuanae* en sympatrie suggère une telle compétition par exploitation. De plus, l'interaction agonistique directe entre les espèces pourrait théoriquement jouer un rôle crucial dans l'évolution du niveau social. En effet, il a récemment été proposé le concept de déplacement de caractère agonistique, qui correspond à la variation de traits agonistiques influençant la reconnaissance de l'adversaire, la fréquence et/ou l'issue des combats (Grether et al. 2009). Etant donné que le taux de testostérone est clairement un trait impliqué dans les comportements agonistiques (Soma et al. 2008), ce taux pourrait faire l'objet d'un déplacement de

caractère agonistique et influencer directement la tolérance à l'autre (qu'il soit conspécifique ou hétérospécifique). Il a été montré chez *R.pumilio* que les individus présentant un taux de testostérone très élevé étaient davantage solitaires (Raynaud, Müller, and Schradin 2012; Raynaud and Schradin 2014). Je propose ainsi d'approfondir cette question, chez *Rhabdomys* ou d'autres espèces, en mesurant les hormones liées aux comportements agonistiques (e.g. testostérone) et de stress (e.g. corticostérone) en allopatrie et en sympatrie, en lien avec le niveau social. Cette étude nécessiterait plusieurs étapes: la première étant la démonstration d'un déplacement de caractère agonistique (ce changement doit se refléter sur des taux hormonaux) pour ensuite, tester le lien entre cette variation physiologique et les comportements sociaux des individus.

IV/ Système de reconnaissance sexuelle et environnement

Lors de ma thèse, j'ai pu montrer une évolution divergente du système de reconnaissance sexuelle entre *R.bechuanae* et *R.d.dilectus* déjà présente en allopatrie. Cependant, les processus d'évolution de cette divergence n'ont pu être abordés et le rôle de l'environnement sur l'évolution des signaux et/ou préférences serait important à déterminer pour mieux comprendre cette divergence. En effet, l'environnement peut directement ou indirectement impacter le système de reconnaissance sexuelle (Maan and Seehausen 2010; Maan and Seehausen 2011). Par exemple, si le système de reconnaissance est plastique, les signaux spécifiques de communication vont converger entre espèces dans un environnement présentant les mêmes contraintes de propagation (Endler and Basolo 1998). C'est le cas d'espèces de lézards *Anoles* dont les signaux de communication visuels, basés sur des mouvements du corps, convergent en sympatrie, lorsque les perturbations visuelles sont similaires, l'isolement reproducteur est ici écologique (Ord, Stamps, and Losos 2013). Chez *Rhabdomys*, il serait possible de déterminer les contraintes de propagation des signaux en laboratoire i) en analysant la composition chimique des signaux olfactifs (e.g. urine) afin d'en déceler des composés plus ou moins volatils, ii) en testant la qualité de ces signaux olfactifs sur un gradient de température et d'humidité, et/ou iii) directement sur le terrain, en observant les préférences et signaux de populations testées le long du gradient environnemental Sud-Africain.

V/ Evolution des positions sexuelles

Enfin, ma thèse a révélé des comportements sexuels atypiques, remettant en cause des paradigmes largement admis. En effet, alors que la majorité des études sur les comportements sexuels considère que ce sont les femelles qui choisissent et les mâles qui initient la reproduction, nous avons pu observer des préférences homogames chez les mâles *R.bechuanae* et l'initiation de copulations ventro-ventrales par les femelles (exceptionnelles chez les mammifères terrestres en dehors des primates). Alors que le choix sexuel des mâles commence à être pris en considération (on le trouve chez les insectes (Dufour et al. 2012), les poissons (Amundsen and Forsgren 2001), les oiseaux (Amundsen 2000) les gastéropodes (Johannesson et al. 2008) et les mammifères (Koeninger Ryan and Altmann 2001)), l'initiative femelle reste encore un sujet tabou en science et dans la société en général et mériterait plus d'attention (Beach 1976; Balcombe 2009). Tabou renforcé lorsque l'on aborde la question du plaisir féminin et de ses possibles conséquences sur la fitness des individus (mâles et femelles). Chez *Rhabdomys*, il serait donc intéressant de prendre appui sur cette observation d'accouplement ventro-ventral associée à l'initiative femelle pour tester le caractère évolutif de cette position et son lien avec le plaisir chez les femelles. Est-ce que les souris ont un orgasme clitoridien déclenché en position ventro-ventral ? Est-ce que le plaisir sexuel pourrait augmenter la fitness des individus ? Autant de questions qui mériteraient d'être explorées.

Annexe 1 : Généralités sur les analyses isotopiques et analyse de fractionnement isotopique chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*

1) Généralités sur les analyses isotopiques

Deux atomes sont dits « isotopes » si leur noyau renferme un nombre identique de protons mais des nombres de neutrons différents. Les isotopes sont dits « stables » lorsqu'ils ne se dégradent pas au cours du temps. Lors de l'ingestion et de l'assimilation, les réactions biochimiques favorisent l'isotope le plus léger, ce qui résulte en l'accumulation de l'isotope le plus lourd dans les tissus des organismes. On appelle « signature isotopique », ce ratio caractéristique isotope lourd sur léger. Ce dernier peut être mesuré par spectrométrie de masse en utilisant la différence de poids des noyaux des différents isotopes.

➤ Principes de l'analyse isotopique

Ainsi, la méthode d'analyse isotopique utilise le principe « You are what you eat (plus a few per mil) » de DeNiro et Epstein (1978). En effet, les isotopes sont incorporés dans les tissus de l'organisme à partir de la nourriture. La signature isotopique de la nourriture se retrouve donc dans les tissus des organismes qui les ingèrent. Ainsi, en comparant la signature isotopique des aliments et celle des tissus, on peut reconstituer le régime alimentaire. En écologie, les isotopes les plus utilisés sont le carbone 13 (^{13}C) qui est l'isotope lourd du ^{12}C et l'azote 15 (^{15}N) qui est l'isotope lourd du ^{14}N . L'enrichissement en azote donne une indication sur le niveau trophique, alors que le carbone donne une information directement sur la ressource, sans enrichissement.

➤ Apport dans les études à différentes échelles

Les analyses en isotopes stables (SIA) sont un outil non invasif de plus en plus utilisé en écologie. Elles permettent d'étudier le régime alimentaire, les réseaux trophiques, les partitionnements de ressources ou encore les flux de matière dans les écosystèmes. Newsome et al. (2012) ont par exemple étudié le régime alimentaire et les variations entre deux populations de loutres de mer. Les SIA permettent également via le régime alimentaire, d'étudier les mouvements et les migrations ainsi que les aires de

répartition des espèces. Les variations environnementales le long du gradient géographique Est-Ouest du Nord de l'Amérique donnent des signatures isotopiques caractéristiques en fonction de la composition isotopique de l'environnement. L'étude des isotopes des plumes dans les zones d'hivernage permettent de retrouver l'origine des oiseaux (Chamberlain et al. 1997). De plus, cette méthode permet aussi de déceler les différences de régime alimentaires entre espèces sœurs, comme chez deux espèces cryptiques de dauphin en utilisant l'empreinte isotopique des dents (Owen, Charlton-Robb, and Thompson 2011).

- Considérations à prendre en compte : fractionnement isotopique, lipides et tissus pris en compte

Lors de l'analyse isotopique, il faut prendre en compte l'assimilation isotopique aussi appelée « fractionnement isotopique » ou « enrichissement » qui est spécifique à chaque espèce. En effet, selon les caractéristiques de la digestion et de l'assimilation de l'espèce, les tissus seront soit enrichis, soit appauvris en isotopes par rapport à la ressource alimentaire. Pour calculer ce fractionnement, il faut faire des expérimentations en conditions contrôlées afin de déterminer la différence entre la signature isotopique de l'organisme et la signature connue d'un aliment. De plus, pour pouvoir replacer l'information dans le temps, il faut savoir en combien de temps l'empreinte isotopique connue d'un aliment est incorporée dans un organisme (turnover ou temps d'assimilation). Le temps d'assimilation est souvent exprimé en $t_{1/2}$ qui est le temps nécessaire pour que la moitié de la signature soit incorporée dans le tissu. Le fractionnement peut varier en fonction des traits d'histoire de vie, des conditions physiologiques des organismes, ainsi qu'en fonction des propriétés des aliments. Il faut également prendre en compte les facteurs abiotiques comme la température, l'altitude ou l'humidité.

Les lipides contenus dans les échantillons peuvent aussi induire des biais dans les SIA car les lipides sont appauvris en ^{13}C par rapport aux autres molécules organiques. Lorsque l'échantillon contient plus de 5% de lipide, il faut éliminer les lipides des échantillons (Owen, Charlton-Robb, and Thompson 2011). Dans le cas des poils (composés de kératine et pauvre en lipides), il n'est pas nécessaire de dé-lipider. De plus, une étude préliminaire a montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre des

poils nettoyés (sans traces de graisses ni de sébum) et des poils non nettoyés (Cassaing, Issam, and Martin 2013).

De plus, l'analyse de la composition isotopique du corps entier n'est possible que chez les petits animaux, comme les insectes par exemple. Pour les mammifères comme la souris, il faut faire un échantillonnage et choisir les tissus qu'on veut analyser car, selon les tissus, le fractionnement est différent. Les différents tissus ont aussi des temps d'intégrations de la signature isotopique (turnover) des aliments différents, ce qui permet d'avoir accès à plusieurs informations et d'observer des variations à plus ou moins grandes échelles de temps. Par exemple, les os enregistrent les variations d'alimentation sur l'année, les poils sur quelques mois, les muscles sur quelques semaines et le plasma sanguin sur quelques jours.

➤ Ratio isotopique

Par convention, afin que des données collectées à travers le monde soient comparables, on exprime le ratio isotope lourd sur isotope léger (fractionnement isotopique) dans un échantillon en valeur relative par rapport à des standards internationaux.

$$\delta X = \frac{R \text{ sample} - R \text{ std}}{R \text{ std}} \times 1000$$

Le standard souvent utilisé pour le $\delta^{13}\text{C}$ est le PDB (Pee Dee Belemnite) qui est un carbonate (CaCO_3) provenant d'un fossile marin du Crétacé (Belemnite) de la formation Pee Dee au Sud de la Californie USA. Ce fossile détient un des ratios $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ les plus élevés parmi les composés carbonatés naturels, ce qui donne des valeurs négatives de $\delta^{13}\text{C}$ pour presque tous les échantillons. Ainsi, le $\delta^{13}\text{C}$ des composés biologiques varie entre 0‰ et -110‰ par rapport au standard PDB. Les plantes qui utilisent la voie photosynthèse en C3 fractionnent le carbone différemment que celles qui utilisent la voie C4 ; ce qui aboutit à des $\delta^{13}\text{C}$ différents pour ces deux types de plantes et permet de les différencier (en moyenne $\delta^{13}\text{C} = -27\text{‰}$ (de -35 à -25‰) pour les plantes en C3 et $\delta^{13}\text{C} = -14\text{‰}$ pour les C4 (de -15 à -11‰). Cette différence se retrouve dans les échelons supérieurs de la chaîne trophique, ce qui permet de retracer le régime alimentaire. L'enrichissement en ^{13}C peut aller jusqu'à 3‰ entre un animal et son aliment

(M.J. DeNiro and Epstein 1978), on utilise généralement $1,0 \pm 1,5\text{‰}$ (Minagawa and Wada 1984).

Le standard le plus souvent utilisé pour le $\delta^{15}\text{N}$ est l'azote atmosphérique. L'air est une référence idéale car il a une composition isotopique très homogène. Le $\delta^{15}\text{N}$ des matériaux biologiques varie entre -5‰ et $+10\text{‰}$. Les herbivores ont un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi par rapport aux plantes qu'ils consomment et les prédateurs sont enrichis en ^{15}N par rapport à leurs proies, de par l'apport plus important en protéine. Les auteurs se sont mis d'accord sur une moyenne d'enrichissement de 3 à 4‰ par niveau de chaîne trophique (Codron et al. 2005), on utilise généralement $3,4 \pm 1,0\text{‰}$ (M. DeNiro and Epstein 1978). L'azote atmosphérique est plus léger et l'azote du sol plus lourd. Ainsi, les plantes qui ne fixent pas l'azote atmosphérique et qui utilisent l'azote du sol ont tendance à être plus riches en isotope lourds que les plantes fixatrices.

➤ Analyse isotopique de poils

L'étude des poils est non invasive par rapport à d'autres techniques d'étude du régime alimentaire (comme l'étude des contenus stomacaux). Elle permet d'enregistrer les variations saisonnières d'alimentation (Schwertl, Auerswald, and Schnyder 2003). Cependant, l'utilisation des poils peut mener à plusieurs erreurs. Tout d'abord, les échantillons peuvent être incomplets lorsque les poils sont coupés et non arrachés. Si tous les poils ne sont pas coupés au même niveau, pour pouvoir les comparer, il faut regarder les variations de signature le long des poils et les superposer afin de voir l'information manquante à l'extrémité des poils les plus courts. On peut également perdre de l'information lorsque qu'on compare des poils à différents stades de croissance. En effet, les poils en quiescence (phase télogène) ont fini leur croissance et n'ont pas enregistré la même information que les poils en phase de croissance, mais ces variations dépendent de l'espèce considérée. On peut réduire les chances de sélectionner un poil en phase télogène à 2% en prenant 2 poils et à 0.3% pour 3 poils par individu (basé sur les données du scalpe humain). Le taux de croissance et le turnover sont aussi des facteurs importants car ils permettent de replacer l'information dans le temps. Cependant, ils peuvent varier en fonction des individus et induire des biais dans les comparaisons.

2) Contrôle du fractionnement isotopique chez *R.bechuanae* et *R.d.dilectus*

Afin de comparer les caractéristiques d'assimilations (i.e. fractionnement isotopique) des deux espèces étudiées dans ma thèse, 16 *R.bechuanae* (8 femelles, 8 mâles) et 14 *R.d.dilectus* (9 femelles, 5 mâles) ont été maintenus en laboratoire, dans des conditions standards d'environnement (14L:10D; 20-24⁰C; 30-60% RH) et de nourriture : les individus ont été nourris avec deux granules Epol^R et de l'eau ad libitum chaque jour pendant cinq mois.

Puis, les signatures isotopiques de la nourriture (granule) ont été soustraites à celles issues des poils des individus testés afin de déterminer l'assimilation isotopique ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) de chaque espèce. Nous avons observé un enrichissement des signatures isotopiques de l'azote et du carbone en accord avec la littérature (Codron et al. 2005), malgré un léger appauvrissement de la signature isotopique en carbone chez *R.d.dilectus*, de l'ordre des variations des signatures des granules (n=3 passages), et donc négligeable. Ainsi, nous avons pu comparer directement les signatures isotopiques chez les deux espèces considérées.

REFERENCES

Abu Baker M a., Brown JS. 2011. Variation of within-day foraging costs in the striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 76:654–656. [accessed 2012 Nov 16]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1616504711000280>

Ackerly D, Schwilk D., Webb C. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology* 87:50–61.

Amundsen T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* 15:149–155.

Amundsen T, Forsgren E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98:13155–60. [accessed 2014 Sep 2]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=60840&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Arakaki S, Tokeshi M. 2011. Analysis of spatial niche structure in coexisting tidepool fishes : null models based on multi-scale experiments. *J. Anim. Ecol.* 80:137–147.

Balcombe J. 2009. Animal pleasure and its moral significance. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 118:208–216. [accessed 2014 Mar 26]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168159109000483>

Baldwin J. 1896. A New Factor in Evolution (Continued). *Am. Nat.* 30:536–553.

Beach A. 1976. Sexual Attractivity , Proceptivity , and Receptivity in Female Mammals. *Horm. Behav.* 138:105–138.

Van Beest FM, Rivrud IM, Loe LE, Milner JM, Mysterud A. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *J. Anim. Ecol.* 80:771–85. [accessed 2014 Aug 1]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21388373>

Begon M, Harper J, Townsend C. 1996. *Ecology from individuals to ecosystems*. 3rd ed. Bl. (Ecology, editor.).

Bennett LN. 1999. Chemical communication in the water rat *Dasymys incomtus* and striped mouse *Rhabdomys pumilio*: discrimination of oestrous condition by male conspecifics. University of the Witwatersrand, Johannesburg.

Bennett LN, Pillay N. 2001. Responses of male *Rhabdomys pumilio* to urine of females in different reproductive states. In: Denys C. (ed.), Granjon Laurent (ed.) PA (ed.), editor. *African small mammals*. IDR Paris. p. 321–330.

Bergmüller R, Taborsky M. 2010. Animal personality due to social niche specialisation. *Trends Ecol. Evol.* 25:504–11. [accessed 2014 Jan 21]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20638151>

Boecklen WJ, Yarnes CT, Cook B a., James AC. 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42:411–440. [accessed 2012 Nov 1]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>

Boughman JW. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature* 411:944–8.

Bridle JR, Vines TH. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends Ecol. Evol.* 22:140–7. [accessed 2014 Sep 3]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17113679>

Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM, Kaufmnan DM, Brown H. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, structure and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:597–623.

Carroll SP, Dingle H, Klassen SP. 1997. Genetic Differentiation of Fitness-Associated Traits Among Rapidly Evolving Populations of the Soapberry Bug. *Evolution (N. Y.)* 51:1182–1188.

Case TJ, Taper ML. 2000. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *Am. Nat.* 155:583–605.

Cassaing J, Issam M, Martin C. 2013. Interactions between the short-tailed mouse (*Mus spretus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*): diet overlap revealed by stable isotopes. *Can. J. Zool.* [accessed 2014 Jul 3]. <http://www.ingentaconnect.com/content/nrc/cjz/2013/00000091/00000002/art00008>

Castiglia R, Solano E, Makundi RH, Hulselmans J, Verheyen E, Colangelo P. 2012. Rapid chromosomal evolution in the mesic four-striped grass rat *Rhabdomys dilectus* (Rodentia, Muridae) revealed by mtDNA phylogeographic analysis. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 50:165–172. [accessed 2013 Dec 16]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1439-0469.2011.00627.x>

Chamberlain CP, Blum JD, Holmes RT, Feng X, Sherry TW. 1997. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia* 109:109–132.

Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:343–358. [accessed 2013 Aug 23]. <http://www.jstor.org/stable/10.2307/221736>

Codron D, Codron J, Sponheimer M, de Ruiter D. 2005. Animal diets in the Waterberg based on stable isotopic composition of faeces. *South African J. Wildl. Res.* 35:43–52.

Cook S, Johnson M. 1968. Adaptation to heterogeneous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. *Evolution (N. Y.)* 22.

Davis MB, Shaw RG. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292:673–9.

Dayan T, Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecol. Lett.* 8:875–894. [accessed 2013 Aug 6]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2005.00791.x>

DeNiro M, Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:495–506. [accessed 2014 Jul 3]. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0016703778901990>

DeNiro MJ, Epstein S. 1978. DeNiro and Epstein 1978 influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals.pdf. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:495–506.

Denys C. 1999. Of mice and men. In: T. G. Bromage and F. Schrenk eds., editor. *African biogeography, climate change, and human evolution*. Oxford Uni. Oxford University Press, UK. p. 226–252.

Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47:15–25. [accessed 2012 Nov 2]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>

Duckworth R a. 2008. The role of behavior in evolution: a search for mechanism. *Evol. Ecol.* 23:513–531. [accessed 2012 Nov 2]. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10682-008-9252-6>

Dufour CM-S, Louâpre P, van Baaren J, Martel V. 2012. When parasitoid males make decisions: information used when foraging for females. *PLoS One* 7:e46706. [accessed 2013 Jan 8]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3463545&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Edward D a, Chapman T. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends Ecol. Evol.* 26:647–54. [accessed 2014 Aug 20]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21890230>

Elton C. 1927. *Animal ecology*. New York.

Emlen ST. 1982. The Evolution of Helping. I. An Ecological Constraints Model. *Am. Nat.* 119:29–39.

Emlen ST. 1995. Review An evolutionary theory of the family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92:8092–8099.

Endler J a., Basolo AL. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 5347:415–420.

Fontaine L, 2013. Mécanismes de la coexistence entre deux espèces sœurs (*Rhabdomys* sp). Montpellier, Master BEE.

Ganem G, Meynard CN, Perrigault M, Lancaster J, Edwards S, Caminade P, Watson J, Pillay N. 2012. Environmental correlates and co-occurrence of three mitochondrial lineages of striped mice (*Rhabdomys*) in the Free State Province (South Africa). *Acta Oecologica* 42:30–40. [accessed 2012 Dec 19]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X12000045>

Gause G. 1934. The struggle for existence. *Soil Sci.* [accessed 2014 Jul 3]. http://journals.lww.com/soilsci/Abstract/1936/02000/The_Struggle_for_Existence.18.aspx

Gavrilets S, Losos J. 2009. Adaptive Radiation: Contrasting theory with data. *Science* (80-.). 323:732–737.

Gerbault P, Liebert A, Itan Y, Powell A, Currat M, Burger J, Swallow DM, Thomas MG. 2011. Evolution of lactase persistence: an example of human niche construction. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 366:863–77. [accessed 2014 Sep 12]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3048992&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21:394–407. [accessed 2014 Jul 9]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills J a, Merilä J. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Mol. Ecol.* 17:167–78. [accessed 2014 Jul 9]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18173499>

Gillespie R. 2004. Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science* 303:356–9. [accessed 2014 Sep 2]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14726588>

Godsall B, Coulson T, Malo AF. 2013. From physiology to space use: energy reserves and androgenization explain home-range size variation in a woodland rodent. *J. Anim. Ecol.* 83:126–135. [accessed 2013 Dec 16]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23931095>

Goldberg EE, Lande R. 2006. Ecological and reproductive character displacement on an environmental gradient. *Evolution* (N. Y). 60:1344–57.

Goldberg EE, Lande R. 2007. Species' borders and dispersal barriers. *Am. Nat.* 170:297–304.

Grant PR. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.* 4:39–68.

Grant PR, Grant BR. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* (80-.). 313:224–226. [accessed 2012 Nov 6]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16840700>

Grether GF. 2005. Environmental Change , Phenotypic Plasticity , and Genetic Compensation. *Am. Nat.* 166.

Grether GF, Losin N, Anderson CN, Okamoto K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 84:617–35. [accessed 2012 Nov 14]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19681844>

Grinnell J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427–433.

Hoffmann A., Blows. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends Ecol. Evol.* 9:223–227.

Hogstad O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp. in Norway during winter. *Ibis (Lond. 1859)*. 120:139–146.

Hubbell S. 2001. *The unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton .

Husar S. 1976. Behavioral Character Displacement: Evidence of Food Partitioning in Insectivorous Bats. *J. Mammal.* 57:331–338.

Hutchinson AGE. 1961. The Paradox of the Plankton. *Am. Nat.* 95:137–145.

Hutchinson G. 1957. Concluding remarks. In: *Cold Springs Harbor Symposium in Quantitative Biology*. p. 22:415–427.

Johannesson K, Havenhand JN, Jonsson PR, Lindegarth M, Hollander J. 2008. Male Discrimination of Female Mucous Trails Permits Assortative Mating in a Marine Snail Species. *Evolution (N. Y)*. 62:3178–3184.

Johnson MD, Sherry TW. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *J. Anim. Ecol.* 70:546–560.

Kaufman M, Kaufman W. 1992. Variation in Length of Tail of White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*) in Kansas. *J. Mammal.* 73:789–793.

Kim TW, Christy JH, Dennenmoser S, Choe JC. 2009. The strength of a female mate preference increases with predation risk. *Proc. Biol. Sci.* 276:775–80. [accessed 2014 Sep 2].

<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2660929&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Kocher TD. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nat. Rev. Genet.* 5:288–98. [accessed 2014 Jul 15]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15131652>

Koeninger Ryan K, Altmann J. 2001. Selection for male choice based primarily on mate compatibility in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus rhoadsi*. *Behav. Ecol.*

Sociobiol. 50:436–440. [accessed 2014 Aug 23].
<http://link.springer.com/10.1007/s002650100385>

Lacey E a, Sherman P. 2007. The Ecology of Sociality in Rodents. In: *Rodent Societies An ecological and Evolutionary Perspective*. p. 243–254.

Lacey E, Wieczorek J. 2003. Ecology of Sociality in Rodents : A Ctenomyid Perspective. *J. Mammal.* 84:1198–1211.

Lande R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *J. Evol. Biol.* 22:1435–46. [accessed 2014 Jul 16].
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19467134>

Leibold M a, McPeck M a. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399–410.

De León LF, Podos J, Gardezi T, Herrel a, Hendry a P. 2014. Darwin’s finches and their diet niches: the sympatric coexistence of imperfect generalists. *J. Evol. Biol.* 27:1093–104. [accessed 2014 Sep 11]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24750315>

Littlejohn M. 1965. Premating isolation in the *Hyla-ewingi* complex (Anura, Hylidae). *Evolution* (N. Y). 19:234–243.

Losos JB, Jackman TR, Larson A, de Quieroz K, Rodriguez-Schettino L. 1998. Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. *Science* (80-). 279:2115–2118. [accessed 2013 Oct 21].
<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.279.5359.2115>

Losos JB, Schoener TW, Spiller D a. 2004. Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature* 432:505–8.

Maan ME, Seehausen O. 2010. Mechanisms of species divergence through visual adaptation and sexual selection : Perspectives from a cichlid model system. *Curr. Zool.* 56:285–299.

Maan ME, Seehausen O. 2011. Ecology, sexual selection and speciation. *Ecol. Lett.* 14:591–602. [accessed 2013 May 24]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21375683>

MacArthur R, Recher H, Cody M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Am. Nat.* 100:319–332.

Macarthur RH, Pianka ER. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. Nat.* 100:603–609.

Majerus MEN. 2008. Industrial Melanism in the Peppered Moth, *Biston betularia*: An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution in Action. *Evol. Educ. Outreach* 2:63–74. [accessed 2014 Sep 4]. <http://link.springer.com/10.1007/s12052-008-0107-y>

Maklakov A a, Simpson SJ, Zajitschek F, Hall MD, Dessmann J, Clissold F, Raubenheimer D, Bonduriansky R, Brooks RC. 2008. Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan. *Curr. Biol.* 18:1062–6. [accessed 2014 Aug 22]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18635354>

Mallet J, Gilbert LE. 1995. Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.* 55:159–180.

Mayr E. 1963. *Animal species and evolution*. (Harvard University Press, Cambridge M, editor.).

Meynard CN, Pillay N, Perrigault M, Caminade P, Ganem G. 2012. Evidence of environmental niche differentiation in the striped mouse (*Rhabdomys* sp.): inference from its current distribution in southern Africa. *Ecol. Evol.* 2:1008–23. [accessed 2012 Nov 26]. <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3399166&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Mikami O, Kohda M, Kawata M. 2004. A new hypothesis for species coexistence: male?male repulsion promotes coexistence of competing species. *Popul. Ecol.* 46:213–217. [accessed 2013 Aug 12]. <http://link.springer.com/10.1007/s10144-004-0189-5>

Minagawa M, Wada E. 1984. Stepwise enrichment of “ N along food chains : Further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48:1135–1140.

Miyazaki T, Tainaka K, Togashi T, Suzuki T, Yoshimura J. 2006. Spatial coexistence of phytoplankton species in ecological timescale. *Popul. Ecol.* 48:107–112. [accessed 2014 Sep 21]. <http://link.springer.com/10.1007/s10144-006-0256-1>

Mouline K, Granjon L, Galan M, Tatar C, Abdoullaye D, Ag Atteyine S, Duplantier J-M, Cosson J-F. 2008. Phylogeography of a Sahelian rodent species *Mastomys huberti*: a Plio-Pleistocene story of emergence and colonization of humid habitats. *Mol. Ecol.* 17:1036–53. [accessed 2014 Oct 8]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18261047>

Nel J a. J. 1975. Aspects of the Social Ethology of Some Kalahari Rodents. *Z. Tierpsychol.* 37:322–331.

Newsome SD, Yeakel JD, Wheatley P V., Tinker MT. 2012. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *J. Mammal.* 93:329–341. [accessed 2014 Aug 26]. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-S-187.1>

Ord TJ, Stamps J a., Losos JB. 2013. Convergent evolution in the territorial communication of a classic adaptive radiation: Caribbean *Anolis* lizards. *Anim. Behav.* 85:1415–1426. [accessed 2014 Aug 25]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347213001589>

Owen K, Charlton-Robb K, Thompson R. 2011. Resolving the trophic relations of cryptic species: an example using stable isotope analysis of dolphin teeth. *PLoS One* 6:e16457.

[accessed 2013 Mar 8].
<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3041760&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37:637–669. [accessed 2014 Jul 9].
<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>

Parsons KJ, Robinson BW. 2006. Replicated Evolution of Integrated Plastic Responses during Early Adaptive Divergence. *Evolution (N. Y.)* 60:801–813.

Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science (80-.)*. 285:1265–1267. [accessed 2014 May 26].
<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.285.5431.1265>

Pfennig KS, Pfennig DW. 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *Q. Rev. Biol.* 84:253–76.

Pillay N. 2000. Female mate preference and reproductive isolation in populations of the striped mouse *Rhabdomys pumilio*. *Behaviour* 137:1431–1441.

Pillay N, Eborall J, Ganem G. 2006. Divergence of mate recognition in the African striped mouse (*Rhabdomys*). *Behav. Ecol.* 17:757–764. [accessed 2012 Dec 19].
<http://www.beheco.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/beheco/arl014>

Pocheville A. 2010. La niche écologique. Concepts, modèles, applications. ECOLE NORMALE SUPERIEURE.

Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409:185–188.

Powell RA, Mitchell MS. 2012. What is a home range? *J. Mammal.* 93:948–958. [accessed 2012 Nov 4].
<http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/11-MAMM-S-177.1>

Price TD, Qvarnström A, Irwin DE. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. Biol. Sci.* 270:1433–40. [accessed 2014 Jul 9].
<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1691402&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>

Van der Putten WH. 2012. Climate Change, Aboveground-Belowground Interactions, and Species' Range Shifts. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43:365–383. [accessed 2012 Nov 6].
<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423>

R. R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Rambau R V., Robinson TJ, Stanyon R. 2003. Molecular genetics of *Rhabdomys pumilio* subspecies boundaries: mtDNA phylogeography and karyotypic analysis by fluorescence

in situ hybridization. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28:564–575. [accessed 2012 Nov 16]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1055790303000587>

Raynaud J, Müller K, Schradin C. 2012. Experimental increase of testosterone levels in free-ranging juvenile male African striped mice (*Rhabdomys pumilio*) induces physiological, morphological, and behavioral changes. *Gen. Comp. Endocrinol.* 178:108–15. [accessed 2014 Apr 11]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22565164>

Raynaud J, Schradin C. 2014. Experimental increase of testosterone increases boldness and decreases anxiety in male African striped mouse helpers. *Physiol. Behav.* 129C:57–63. [accessed 2014 Apr 3]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24534177>

Real L, Levin S. 1991. Theoretical advances: the role of theory in the rise of modern ecology. In: Real L, Brown J, editors. *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*. Chicago Un. Chicago. p. 177–191.

Robinson BW, Wilson DS. 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *Am. Nat.* 151:223–35.

Root R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37:317–349.

Rundle HD, Nosil P. 2005. Ecological speciation. *Ecol. Lett.* 8:336–352. [accessed 2012 Oct 25]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x>

Ryan MJ, Phelps SM, Rand a S. 2001. How evolutionary history shapes recognition mechanisms. *Trends Cogn. Sci.* 5:143–148.

Santos JW a., Lacey E a. 2011. Burrow sharing in the desert-adapted torch-tail spiny rat, *Trinomys yonenagae*. *J. Mammal.* 92:3–11. [accessed 2014 Oct 4]. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/09-MAMM-S-389.1>

Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford Uni.

Schluter D. 2001. Parallel speciation with allopatry. *Trends Ecol. Evol.* 16:283–284. [accessed 2014 Jul 3]. <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Parallel+speciation+with+allopatry#0>

Schluter D, Mephail JD. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am. Nat.* 140:85–108.

Schoener T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* (80-.). 185:27–39.

Schoepf I, Schradin C. 2012. Better off alone! Reproductive competition and ecological constraints determine sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *J. Anim. Ecol.* 81:649–56. [accessed 2014 Mar 26]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22220746>

- Schradin C. 2005. When to live alone and when to live in groups: ecological determinants of sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*, Sparrman, 1784). *Belgian J. Zool.* 135:77–82. [accessed 2014 Jul 3]. <http://www.stripedmouse.com/documents/Schradin2005BelgJZool.pdf>
- Schradin C. 2006. Whole-day follows of striped mice (*Rhabdomys pumilio*), a diurnal murid rodent. *J. Ethol.* 24:37–43. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.springerlink.com/index/10.1007/s10164-005-0158-2>
- Schradin C. 2013. Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors Carsten. *Philos. Trans. R. Soc. London* 368.
- Schradin C, König B, Pillay N. 2010. Reproductive competition favours solitary living while ecological constraints impose group-living in African striped mice. *J. Anim. Ecol.* 79:515–21. [accessed 2012 Nov 12]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20059610>
- Schradin C, Lindholm AK. 2011. Relative fitness of alternative male reproductive tactics in a mammal varies between years. *J. Anim. Ecol.* 80:908–17. [accessed 2012 Nov 12]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21418210>
- Schradin C, Pillay N. 2003. Paternal care in the social and diurnal striped mouse (*Rhabdomys pumilio*): laboratory and field evidence. *J. Comp. Psychol.* 117:317–24. [accessed 2012 Dec 19]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14498808>
- Schradin C, Pillay N. 2005. Intraspecific variation in the spatial and social organization of the african striped mouse. *J. Mammal.* 86:99–107.
- Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, Brenner J, Bleeker M, Schubert M, König B, Pillay N. 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Anim. Behav.* 79:195–203. [accessed 2012 Nov 4]. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347209004965>
- Schwertl M, Auerswald K, Schnyder H. 2003. Reconstruction of the isotopic history of animal diets by hair segmental analysis. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 17:1312–8.
- Servedio R, Noor M. 2003. The Role of Reinforcement in Speciation: Theory and Data. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:339–364.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ. 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:415–436. [accessed 2014 Jan 20]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Skinner J, Chimimba C. 2005. *The mammals of the southern African subregion.* Cambridge .

Smadja C, Butlin RK. 2011. A framework for comparing processes of speciation in the presence of gene flow. *Mol. Ecol.* 20:5123–40. [accessed 2014 Jul 16]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22066935>

Soma KK, Scotti M-AL, Newman AEM, Charlier TD, Demas GE. 2008. Novel mechanisms for neuroendocrine regulation of aggression. *Front. Neuroendocrinol.* 29:476–89. [accessed 2014 Oct 24]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18280561>

Stuart YE, Losos JB. 2013. Ecological character displacement: glass half full or half empty? *Trends Ecol. Evol.* 28:402–8. [accessed 2013 Aug 7]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23537690>

Svanbäck R, Schluter D. 2012. Niche specialization influences adaptive phenotypic plasticity in the threespine stickleback. *Am. Nat.* 180:50–9. [accessed 2012 Nov 4]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22673650>

Thorington RW. 1970. Lability of Tail Length of the White-Footed Mouse , *Peromyscus leucopus noveboracensis*. *J. Mammal.* 51:52–59.

Du Toit N, van Vuuren BJ, Matthee S, Matthee CA. 2012. Biome specificity of distinct genetic lineages within the four-striped mouse *Rhabdomys pumilio* (Rodentia: Muridae) from southern Africa with implications for taxonomy. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65:75–86. [accessed 2012 Nov 7]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22728170>

Tolley K a., Chase BM, Forest F. 2008. Speciation and radiations track climate transitions since the Miocene Climatic Optimum: a case study of southern African chameleons. *J. Biogeogr.* 35:1402–1414. [accessed 2012 Nov 7]. <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2008.01889.x>

Trivers R. 1972. In: *Parental Investment and Sexual Selection*. Harvard Un. p. 134–179.

Trombulak SC. 1985. The influence of interspecific competition on home range size in chipmunks (*Eutamias*). *J. Mammal.* 66:329–337.

Tufto J, Andersen R, Linnell J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid : the roe deer. *J. Anim. Ecol.* 65:715–724.

Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.* 99:377–390.

VanderWaal KL, Wang H, McCowan B, Fushing H, Isbell L a. 2013. Multilevel social organization and space use in reticulated giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Behav. Ecol.* 25:17–26. [accessed 2014 Apr 3]. <http://www.beheco.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/beheco/art061>

Violle C, Nemergut DR, Pu Z, Jiang L. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecol. Lett.* 14:782–787. [accessed 2013 Dec 14]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21672121>

Webb CO, Ackerly DD, McPeck M a., Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:475–505. [accessed 2013 Oct 17]. <http://arjournals.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford Uni. New York.

Whitehead H. 2008. *Analyzing Animal Societies*. The Univer. The University of Chicago Press, Chicago 60637.

Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:519–539. [accessed 2014 May 24]. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Wolff J, Freeberg MH, Dueser RD. 1983. Interspecific Territoriality in Two Sympatric Species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:237–242.

Wolff JO. 2003. Laboratory Studies with Rodents: Facts or Artifacts? *Bioscience* 53:421.

ECOLOGIE DE LA DIVERGENCE ET DE LA COEXISTENCE :
ETUDE EMPIRIQUE CHEZ DEUX ESPECES DU GENRE *RHABDOMYS*

Comprendre les mécanismes permettant la persistance des populations face aux changements environnementaux est au centre des préoccupations scientifiques et sociétales. Cette thèse s'intéresse aux relations dynamiques entre les espèces et avec leur environnement par la caractérisation de leur niche écologique dans différents contextes évolutifs. La souris striée, rongeur diurne africain, offre à cette thèse un cadre expérimental particulièrement intéressant pour l'étude de ces relations dynamiques. En effet, deux espèces : *Rhabdomys bechuanae* (*R.b*) et *Rhabdomys dilectus dilectus* (*R.d.d*), ont divergé dans des environnements contrastés et forment un contact secondaire dans un même macro-environnement en Afrique du Sud. C'est dans ce laboratoire naturel (ou jardin commun) que les mécanismes de divergence et de coexistence ont été estimés aux échelles populationnelle et spécifique. Le caractère plastique versus adaptatif des réponses des deux espèces aux interactions abiotiques et biotiques a été évalué sur 4 dimensions de la niche écologique (i.e. habitat, utilisation de l'espace, régime alimentaire et socialité) en comparant leurs caractéristiques en parapatrie et en sympatrie dans différents micro-environnements. L'habitat des espèces a été caractérisé par la structure et le couvert végétal. L'utilisation de l'espace a été évaluée en suivant les individus par radiotracking pour estimer la taille de leurs domaines vitaux et leurs chevauchements. Le régime alimentaire a été estimé à partir des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de poils prélevés à différentes saisons. Enfin, le système social des deux espèces a été pour la première fois considéré comme une dimension de la niche et a été décrit par la taille et la composition du groupe social ainsi que par l'intensité du partage, la fidélité et la qualité des nids nocturnes. De plus, nous avons estimé le degré d'isolement reproducteur entre les deux espèces par une approche comportementale et des croisements en laboratoire. Un premier résultat majeur souligne une divergence entre les espèces principalement caractérisée par une évolution en allopatrie de la sélection d'habitats (i.e. *R.b* occupe des habitats d'avantage ligneux avec peu de couvert au sol par rapport à *R.d.d*) et du système de reconnaissance sexuel (i.e. préférences homogames), ainsi que la plasticité des comportements alimentaires et sociaux reflétant la capacité de réponse des organismes à l'hétérogénéité spatio-temporelle de leur environnement et la place centrale qu'occupe la sélection de l'habitat dans la niche des espèces. Le second résultat majeur montre l'influence de l'interférence spécifique sur la niche, notamment révélée par l'augmentation de la taille des domaines vitaux en sympatrie chez les deux espèces et par l'évitement des chevauchements interspécifiques. De plus, plusieurs indices comme le comportement spatial et la monopolisation des nids nocturnes de meilleure qualité en sympatrie suggèrent la dominance de *R.b* sur *R.d.d*. Ainsi, la prise en compte simultanée des effets de la géographie, de l'hétérogénéité micro-environnementale et de l'interférence spécifique, a permis de révéler un niveau de réponse aux variations de l'environnement différentiel selon les dimensions de la niche considérées. La prise en compte de cette variabilité des réponses est importante pour la compréhension des mécanismes de persistance des populations dans des environnements variables.

Mots clefs: niche écologique, coexistence, socialité, régime alimentaire, comportement spatial, sélection d'habitat, préférences sexuelles homogames

THE ECOLOGY OF DIVERGENCE AND COEXISTENCE:
AN EMPIRICAL STUDY OF TWO SPECIES OF THE GENUS *RHABDOMYS*

Understanding how evolutionary processes allow populations to persist in the face of environmental changes is a core concern for scientists and society. This thesis focuses on the dynamic of interactions between species and with their environment through the characterization of their ecological niche in different evolutionary contexts. The striped mouse, an African diurnal rodent, provides an exceptional and interesting biological model to study such relationships. Indeed, two species: *Rhabdomys bechuanae* (*R.b*) and *Rhabdomys dilectus dilectus* (*R.d.d*), diverged in contrasted environments and form secondary contacts in South Africa in similar macro-environment. It is in such a natural laboratory (or common garden) that the mechanisms of divergence and coexistence were investigated at the population and species levels. The plastic versus adaptive character of the species responses to abiotic and biotic interactions was evaluated along 4 dimensions of the ecological niche (i.e. habitat, space use, diet and sociality) by comparing their characteristics in parapatry and sympatry in different micro-environments. The habitats were characterized by their plant structure and cover. Space use was evaluated by radiotracking the individuals in order to estimate their home range size and overlap. Diet was inferred from the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures of hair samples collected at different seasons. Finally, the social system was considered for the first time as a niche dimension and described for the two species by the size and composition of social groups as well as by the intensity of sharing, fidelity and quality of nest sites. Moreover, we estimated the degree of reproductive isolation between the two species using a behavioral approach and laboratory cross-breeding. The results highlight 2 major points. First, while species divergence was mainly characterized by evolution in allopatry of habitat selection (i.e. *R.b* occurs in more woody and less covered habitats than *R.d.d*) and sexual recognition system (i.e. homogamous preferences), plasticity of diet and social behavior revealed the capacity of organisms to respond to spatio-temporal environmental heterogeneity and the central role of habitat selection. Second, the influence of species interference on niche variation was revealed by the increase in home range size in sympatry for the two species and by interspecies overlap avoidance. Moreover, several clues such as the spatial behavior and the monopolization of the best-quality nest sites in sympatry suggested the dominance of *R.b* on *R.d.d*. Thus, the simultaneous consideration of geography, micro-environmental heterogeneity and species interference allowed us to reveal differential sensitivity to environmental change of the 4 niche dimensions considered. Taking into account such a variability in the responses is important to unravel the mechanisms allowing populations to persist in changing environments.

Key-words: ecological niche, coexistence, sociality, diet, spatial behaviour, habitat selection, homogamous sexual preference