
Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles /
Université libre de Bruxelles Institutional Repository
Thèse de doctorat/ PhD Thesis

Citation APA:

Dobly, A. (2001). *Etude au laboratoire de l'organisation sociale, des stratégies reproductives et du marquage odorant chez le campagnol des champs, Microtus arvalis (Pall.) 1778* (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des sciences, Bruxelles.

Disponible à / Available at permalink : <https://dipot.ulb.ac.be/dspace/bitstream/2013/211663/1/a0ac3ec5-751b-4514-acfb-c4a2f3a24b5e.txt>

(English version below)

Cette thèse de doctorat a été numérisée par l'Université libre de Bruxelles. L'auteur qui s'opposerait à sa mise en ligne dans DI-fusion est invité à prendre contact avec l'Université (di-fusion@ulb.be).

Dans le cas où une version électronique native de la thèse existe, l'Université ne peut garantir que la présente version numérisée soit identique à la version électronique native, ni qu'elle soit la version officielle définitive de la thèse.

DI-fusion, le Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles, recueille la production scientifique de l'Université, mise à disposition en libre accès autant que possible. Les œuvres accessibles dans DI-fusion sont protégées par la législation belge relative aux droits d'auteur et aux droits voisins. Toute personne peut, sans avoir à demander l'autorisation de l'auteur ou de l'ayant-droit, à des fins d'usage privé ou à des fins d'illustration de l'enseignement ou de recherche scientifique, dans la mesure justifiée par le but non lucratif poursuivi, lire, télécharger ou reproduire sur papier ou sur tout autre support, les articles ou des fragments d'autres œuvres, disponibles dans DI-fusion, pour autant que :

- Le nom des auteurs, le titre et la référence bibliographique complète soient cités;
- L'identifiant unique attribué aux métadonnées dans DI-fusion (permalink) soit indiqué;
- Le contenu ne soit pas modifié.

L'œuvre ne peut être stockée dans une autre base de données dans le but d'y donner accès ; l'identifiant unique (permalink) indiqué ci-dessus doit toujours être utilisé pour donner accès à l'œuvre. Toute autre utilisation non mentionnée ci-dessus nécessite l'autorisation de l'auteur de l'œuvre ou de l'ayant droit.

----- English Version -----

This Ph.D. thesis has been digitized by Université libre de Bruxelles. The author who would disagree on its online availability in DI-fusion is invited to contact the University (di-fusion@ulb.be).

If a native electronic version of the thesis exists, the University can guarantee neither that the present digitized version is identical to the native electronic version, nor that it is the definitive official version of the thesis.

DI-fusion is the Institutional Repository of Université libre de Bruxelles; it collects the research output of the University, available on open access as much as possible. The works included in DI-fusion are protected by the Belgian legislation relating to authors' rights and neighbouring rights. Any user may, without prior permission from the authors or copyright owners, for private usage or for educational or scientific research purposes, to the extent justified by the non-profit activity, read, download or reproduce on paper or on any other media, the articles or fragments of other works, available in DI-fusion, provided:

- The authors, title and full bibliographic details are credited in any copy;
- The unique identifier (permalink) for the original metadata page in DI-fusion is indicated;
- The content is not changed in any way.

It is not permitted to store the work in another database in order to provide access to it; the unique identifier (permalink) indicated above must always be used to provide access to the work. Any other use not mentioned above requires the authors' or copyright owners' permission.

D 02744

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES

FACULTÉ DES SCIENCES

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire

Unité de recherche sur la Biologie du comportement des mammifères

Etude au laboratoire de l'organisation sociale,
des stratégies reproductives et du marquage odorant
chez le campagnol des champs,
Microtus arvalis (Pall.) 1778

Laboratory study of social organisation,
reproductive strategies and scent-marking
in the common vole,
Microtus arvalis (Pall.) 1778

Thèse présentée en vue de l'obtention
du titre de Docteur en Sciences zoologiques

Alexandre DOBLY

Universite Libre de Bruxelles



003303137

enfeld

2001

ULB

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES
FACULTÉ DES SCIENCES
Laboratoire de Biologie animale et cellulaire
Unité de recherche sur la Biologie du comportement des mammifères

**Etude au laboratoire de l'organisation sociale,
des stratégies reproductives et du marquage odorant
chez le campagnol des champs,
Microtus arvalis (Pall.) 1778**

**Laboratory study of social organisation,
reproductive strategies and scent-marking
in the common vole,
Microtus arvalis (Pall.) 1778**

Thèse présentée en vue de l'obtention
du titre de Docteur en Sciences zoologiques

Alexandre DOBLY

Directrice : Dr Francine Rozenfeld

Année académique 2000-2001

ULB

On se lasse de tout sauf de comprendre.
Attribué à VIRGILE par SERVIUS (IV^{ème} s.).

*There's one more dead
With a hole in his head
He shouldn't have said
All the things he said
Many tears were shed
For the blood he bled.*
Martin Lee GORE (1961-).

Remerciements

En tout premier lieu, je remercie Francine sans qui cette thèse ne serait pas ce qu'elle est aujourd'hui. Elle m'a aidé à choisir quelles voies emprunter lors du déroulement de ce travail et elle a trouvé le temps de le lire à plusieurs reprises. Maintenant que le plus éprouvant est fait, j'espère qu'elle se remémorera ces années avec autant de plaisir que moi.

Je tiens ensuite à chaleureusement remercier Jean-Louis pour ses multiples conseils avisés, pour la relecture d'une partie du texte et enfin pour sa participation au jury de cette thèse.

Jean Deligne s'est toujours montré attentif aux travaux de notre unité de recherche. J'ai apprécié les discussions que nous avons partagées et je le remercie de siéger dans le jury de mon doctorat.

Jacques Pasteels, pour sa part, a régulièrement pu suivre le déroulement de ce travail au détour de diverses rencontres qui m'ont toujours laissé une bonne impression. Qu'il trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour ce qu'il m'a appris.

Ik wil ook graag Frank Ödberg van de Faculteit Diergeneeskunde van de Universiteit Gent (RUG) bedanken die niet alleen mijn kennis van "stereotypies" vergroot heeft maar bovendien aanvaard heeft om in de jury van mijn proefschrift te zetelen.

Que Raymond Rasmont trouve ici le témoignage de ma gratitude pour nos multiples entretiens, ses divers conseils et son enthousiasme au fil du temps mais aussi pour les différents souvenirs qu'il m'a laissés au laboratoire ou en dehors de celui-ci.

Je remercie aussi le Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FRIA) pour son soutien financier de quatre années. De même, je suis reconnaissant envers la Fondation Universitaire David et Alice Van Buuren d'avoir eu la générosité de m'accorder un subside. J'aimerais également remercier le Ministère de l'Education, de la Recherche et de la Formation, le CGRI, le FNRS et l'Académie Royale des Sciences d'avoir financé mes participations à différents congrès qui m'ont beaucoup apporté.

Le Professeur Jodogne et le Docteur Geeraerts du département du Centre de Physique du Globe (I.R.M.) m'ont gracieusement autorisé à piéger dans l'enceinte de l'institut de Dourbes, je les remercie pour cela.

Merci encore à Lowell Getz de "l'University of Illinois at Urbana-Champaign" et à Pierre Delattre de l'Université de Montpellier II pour leurs précisions sur certains détails de la biologie des campagnols. Merci aussi à Claude Baudoin et aux membres de son laboratoire à l'Université de Paris XIII pour les différentes discussions que nous avons partagées. Merci également à Jean-François Robitaille de l'Université Laurentienne et à Jacques Beaugrand de l'Université du Québec à Montréal pour leurs informations.

Un grand merci à Patricia pour sa gentillesse sans limites. Merci aussi à Frans, et aussi à Emile, qui, parfois, ont allégé ma tâche et m'ont aidé à contourner certains problèmes techniques. Merci aussi à M. Jean Jottard pour son aide précieuse.

Bien que leur influence n'apparaisse pas directement dans ce travail, je souhaite remercier Catherine Streydio du Laboratoire du Professeur Vassart et Anne Leriche de l'Institut National de Criminalistique et Criminologie pour leur enthousiasme aux premières heures de mon doctorat.

Abraham and Sigrid had also an influence on my perception of the scientific research during this PhD thesis. I thank them for that.

Nombre de doctorants et mémorants à l'ULB ont aussi partagé de près ou de loin cette aventure. Je n'oublierai pas les multiples journées ou soirées passées en compagnie de Gwenaëlle et Florence, ni celles passées avec Didier. Merci pour tout. Il y a aussi toutes celles dont le passage fut plus bref mais tout autant apprécié : Céline, Carole, Laurence, Aude, Dorothee et Manon pour nos multiples échanges mutuels.

Merci encore à Salima pour son énergie depuis le début de ce travail, à Anne-Catherine pour son amour des dessins, à Greg entre autres pour sa passion des serpents et à Evelynne pour son adoration de l'anglais. J'ai aussi une pensée pour Cristina, Dèv, Bernard, Jean-Christophe, Juliette, et beaucoup d'autres que je n'ai pas cités pas ici.

Que JR Products, Ann Higgins, Gill Lucy, Sophie Cremer-Mika, Tom Clegg et Justin Leiber soient remerciés pour leur aide.

Il reste encore tout ceux qui m'ont entouré pendant ces longues années. Notre Heptacle Métallique doublement brisé mais qui me tient toujours à cœur : Catherine et Pierre, Christophe et Philippe, ainsi que Frédéric et Nathalie. J'espère que nous atteindrons tous notre Agarthia. Hierbij wil ik ook mijn grote erkentelijkheid betuigen jegens lieve Dominique voor alles wat zij in de loop der tijd voor mij heeft betekend; een welgemeende dank gaat naar haar uit. Eric a aussi été très agréable lors de nos passionnantes conversations. Je tiens également à mentionner Lorette, Malik, Karim et Eve pour beaucoup de bons souvenirs. Que les longues heures passées à *réver* ensemble restent à jamais gravées dans nos mémoires ! Françoise a également partagé certains de mes moments de création. J'ai aussi une pensée pour Delphine. Merci également à Maria et Michel pour nos longs et enrichissants mardis soirs. Mes souvenirs évoquent encore Patricia et Lisboa, Chantal et Québec, Virginie et Paris ainsi que Céline et Dublin. Enfin, je remercie la douce Antônia et Palma pour tout ce que nous partageons encore.

Merci encore aux multiples compagnons de "Insight", "Why Do Birds Sing?", "Sinful Garden", "Savoir", "Human Behaviour" et "Ex-Girlfriend" pour m'avoir régulièrement accompagné et pour avoir adouci l'atmosphère lors de ces longs mois.

Ces remerciements seraient incomplets sans citer mes parents, sœurs et beaux-frères, ainsi que l'unique et prometteuse Noreen, qui sont toujours restés à mes côtés et que j'aime profondément. Un merci spécial à Brigitte et Didier. Je garde aussi une tendre pensée pour ma grand-mère.

Merci enfin à tous les campagnols qui, parfois en rechignant, ont dû se prêter à mes diverses expériences.

Résumé général

Le campagnol des champs est un petit rongeur européen à la grande fertilité dont les femelles reproductrices vivent souvent en groupe de parenté inconnue au sein de vastes terriers. Ces abris sont creusés dans les prairies ou les champs en friche et sont entourés de sentes utilisées par les animaux lors de leurs déplacements à la surface du sol. La place sociale des mâles dans ces populations est peu documentée. Cette étude au laboratoire cherche à préciser trois aspects de la biologie de cet animal méconnu : (1) le creusement de terriers par un ou deux émigrants et les interactions entre voisins de même sexe, (2) l'organisation sociale et la reproduction de paires de femelles apparentées ou non en présence d'un mâle, (3) le rôle social et d'orientation du marquage odorant le long des sentes. Les résultats obtenus sont les suivants.

Bien que les comportements de fouissage soient identiques entre mâles et femelles solitaires, ces dernières construisent un terrier plus vite que les mâles. Deux mâles voisins qui se rencontrent sont intolérants et hiérarchiques au contraire de deux femelles qui nidifient ensemble. Ces dernières réorganisent leur terrier qui devient plus complexe que celui de femelles solitaires ou de mâles intolérants. Toutefois, aucun comportement de coopération dans le fouissage entre deux femelles apparentées n'a pu être détecté mais l'expérience dans le fouissage accélère la construction d'un terrier.

Même sans être familières, dans la majorité des cas, deux femelles non apparentées vivent en commun, que ce soit deux adultes sans expérience sexuelle ou bien une femelle multipare avec une jeune femelle mature. L'addition des odeurs d'un mâle étranger n'a pas d'impact majeur sur leurs relations sociales. Cependant, la présence du mâle provoque la séparation de la moitié des paires de femelles adultes et d'un tiers des paires d'âge mixte ; dans les deux cas, la femelle la plus âgée vit avec le mâle. Que les femelles non apparentées restent groupées ou non, ou qu'elles soient expérimentalement isolées, seule la plus âgée des deux, mais pas spécialement la plus grosse, se reproduit contrairement à ce qui s'observe chez une mère accompagnée de sa fille où les deux femelles mettent bas et élèvent leurs jeunes en commun. De plus, chez les femelles apparentées, plus de la moitié des mâles nidifient séparément alors que chez les non-apparentées, seul un tiers des mâles nidifient à part. Ils s'occupent toutefois peu des juvéniles. Finalement, la survie juvénile est bien plus mauvaise dans les groupes non apparentés. Malgré une importante variabilité interindividuelle, ces résultats suggèrent fortement que dans la nature, les femelles qui vivent et se reproduisent en groupe sont génétiquement apparentées. Cependant, l'organisation sociale de *Microtus arvalis* varie très certainement en réponse aux conditions extérieures, avec une probable tendance vers la polygynie.

Enfin, les marques odorantes sur les sentes sont régulièrement renouvelées. Les mâles, isolés ou en présence d'un voisin de même sexe, marquent plus que les femelles et les femelles qui ont marqué abondamment sont les moins tolérantes lors d'une future rencontre sociale. Ces marques doivent en effet avoir plus une fonction sociale que d'orientation car des mâles dans un réseau complexe semblent déterminer la direction générale d'un but grâce à des repères visuels lointains, et non des pistes odorantes.

General abstract

The common vole is a small rodent from Europe with a high fertility and in which reproductive females often live in groups of unknown relatedness inside extended burrows. These shelters are built in meadows or uncultivated fields and are surrounded by runways used by the animals during their surface movements. The social position of males in these populations is poorly known. This laboratory study tries to precise three traits of the biology of this secretive animal: (1) the burrowing behaviour in one or two emigrants and the social interactions between same-sex neighbours, (2) the social organisation and the reproduction in pairs of kin or non-kin females in presence of a male, (3) the social and orientation role of the scent-marking on runways. I obtained the following results.

Although digging behaviour is the same in solitary males and females, females build their burrow quicker than males do. Two neighbouring males that meet each other are intolerant and hierarchic contrary to two females, which nest together. These females rearrange their burrows, which become more complex than those of solitary females or intolerant males. However no co-operative behaviour in burrowing was detected between two related females, but experience in burrowing speeds up the building of a burrow.

Even without being familiar, in most cases two non-kin females nest in common; it occurs in two sexually naive adults and in a multiparous female with a young mature female. The addition of the odours of a foreign male has no major impact on their social relationships. Nevertheless male presence induces the separation of the half of the adult female pairs and of the third of the pairs with various ages; in both cases the older female lives with the male. Whether non-kin females remain grouped or not, or whether they are experimentally isolated, only the older female, but not especially the heaviest one, reproduces, contrary to what is observed in a mother with her daughter, where both females litter and rear their young in common. Moreover in kin females more than the half of the males nest on their own whereas in non-kin females only one third of the males nest alone. However they show not much care for the pups. Finally the pup survival is really worst in non-kin groups. Despite an important inter-individual variability these results highly suggest that in the field females who live and reproduce in groups are genetically related. Nevertheless the social organisation of *Microtus arvalis* surely varies in response to external conditions with a probable trend towards polygyny.

Finally scent-marks on runways are regularly renewed. Males, isolated or in presence of a same-sex neighbour, mark more than females, and the females that had abundantly marked are the less tolerant during a future social encounter. These marks must indeed have more a social function than an orientation function because males in a complex network seem to determine the general direction of a goal with distant visual landmarks and not with scent-marked trails.

Table des matières

Chapitre 1. Introduction générale	9
Remarques préliminaires	10
1. Difficultés posées par les arvicolinés	11
1.1. Cycles démographiques	11
1.2. Organisation sociale	22
2. L'espèce étudiée : <i>Microtus arvalis</i>	26
2.1. Généralités	26
2.2. Les deux premiers enjeux : terriers et groupes sociaux	28
2.3. Le troisième enjeu : le marquage odorant des sentes	31
3. Objectifs de cette étude	32
Remarques sur le format des articles	33
Chapitre 2. <i>Fouissage dans différents environnements sociaux</i> Burrowing by common voles (<i>Microtus arvalis</i>) in various social environments	34
Summary	35
Introduction	36
Experiment 1	36
Experiment 2	45
General discussion	50
References	52
Résumé	53
Compléments et conclusions du chapitre	55
Chapitre 3. <i>Compétition dans la reproduction entre deux femelles non apparentées et initialement non familières</i> Reproductive competition between two unrelated and initially unfamiliar females in common voles (<i>Microtus arvalis</i>)	56
Abstract	57
Introduction	57
Methods	59
Results	61
Discussion	65
Acknowledgements	67
Literature cited	67
Résumé français	70
Compléments et conclusions du chapitre	71
Chapitre 4. <i>Comportement social et succès reproducteur au sein de dyades de femelles apparentées ou non</i> Social behaviour and reproductive success in kin and non-kin dyads of female common voles (<i>Microtus arvalis</i>)	72
Abstract	73
Introduction	73

Methods	75
Results	79
Discussion	82
Acknowledgements	84
References	84
Résumé français	86
Compléments et conclusions du chapitre	88
Conclusions des Chapitres 2 à 4	91
Chapitre 5. <i>Marquage odorant en présence d'un voisin de même sexe chez les mâles et les femelles</i>	
Scent-marking in presence of a same-sex neighbour in male and female common voles (<i>Microtus arvalis</i>)	92
Abstract	93
Introduction	93
Methods	95
Results	97
Discussion	99
Acknowledgements	100
References	100
Résumé français	103
Compléments et conclusions du chapitre	104
Chapitre 6. <i>Déplacements des mâles dans un labyrinthe : rôle des marques odorantes et des repères visuels lointains</i>	
Movement patterns in a network of Y-junctions: role of scent-marks and distant visual cues in male common voles (<i>Microtus arvalis</i>)	107
Abstract	108
Introduction	108
Methods	110
Results	112
Discussion	115
Acknowledgements	118
References	118
Résumé français	120
Chapitre 7. Discussion et conclusion générales.....	
1. Le premier enjeu : les terriers.....	123
2. Le deuxième enjeu : les groupes sociaux (et leur reproduction)	125
2.1. Cohabitation de deux femelles en absence de mâle.....	125
2.2. Reproduction de deux femelles groupées	126
2.3. Place des mâles dans les nids de femelles.....	131
3. Le troisième enjeu : le marquage odorant des sentes	132
4. Conclusion : l'organisation sociale de <i>M. arvalis</i>	134
Chapitre 8. Bibliographie.....	
Annexes	163

Chapitre un

Introduction générale

MVS (arvalis) cauda unciali, auriculis vellere prominulis, palmis subtetractylis, corpore fulco. [...] Per omnem Europam & Russiam, etiam frigidiorum, frequentissima species, in campis, vepretis, ripis, hortis, agris, cultis noxia, ad horrea vix accedit. In Sibiria orientali ultra Obum non datur; observatur tamen ad Irtysem & in borealibus Obensis regionis, circa Beresovam, germanicæ similis. Vidi etiam ex Hyrcania relatam. — Hanc, sub titulo Muris terrestris, cum M. amphibio confundit LINNAEUS & deinceps M. amphibium, ex aliorum falsa descriptione palmipedem creditum, pro distincta specie ponit.

Pyotr Simon PALLAS (1741-1811), *Novæ Species Quadrupedum e Glirium Ordine* (1778).

Remarques préliminaires

a) Systématique

Tout au long de ce travail, je base la systématique des mammifères sur Wilson & Reeder (1993). A savoir, je classe les trois genres de campagnols actuels les plus étudiés (*Arvicola*, *Clethrionomys* et *Microtus*) dans la famille des *Muridae* qui recouvre à peu près l'ancienne super-famille des *Muroidea* (Brownell 1983 d'après Simpson 1945¹, voir Annexe 1, page 164). Ils appartiennent alors à la sous-famille des *Arvicolinae*, tout comme les lemmings et les rats musqués. J'abandonne ainsi les termes de *Microtidae* et *Microtinae*, couramment utilisés dans le passé. En outre, le genre *Pitymys* est considéré comme un sous-genre de *Microtus* qui a récemment divergé des *Microtus* par une spéciation géographique (Almaça 1973, Chaline & Mein 1979). Les *Pitymys* actuels occupent, en effet, chacun une aire de répartition qui ne chevauche quasi pas celle des autres.

Il va de soi que la classification des campagnols, principalement basée sur des caractères dentaires, est bien imparfaite et reflète sans doute assez mal la réalité. L'utilisation de techniques moléculaires n'a pas suffi jusqu'à présent pour éclaircir le problème (Annexe 1). En outre, il est bon de mentionner que les conclusions divergent selon l'approche adoptée, paléontologique ou néontologique.

Enfin, pour lever une éventuelle ambiguïté, de nombreux auteurs datent la première mention de *Microtus arvalis* de 1779, alors qu'elle remonte à 1778 sous le taxon *Mus arvalis* (Pallas).

b) Terminologie et traduction

Je ne fais pas de différence entre les termes "structure sociale", "organisation sociale" et "système social". Ces notions ont été définies précisément (Madison 1990) mais ne semblent pas être utilisées largement.

Dans la mesure du possible les termes anglo-saxons sont traduits en français. Ainsi "fitness" donne "aptitude", "foraging" est traduit par "recherche de nourriture", et "promiscuous" par "volage", comme conseillé par un lecteur anonyme de l'article du Chapitre 2. La traduction de certains noms d'hypothèses ou de modèles pourrait conduire à certains malentendus. Dès lors, la première mention de ces traductions est suivie de la dénomination anglaise. Néanmoins les noms de certains tests statistiques sont laissés tels quels, de même que le terme "helper".

Enfin, vu le grand nombre d'espèces de *Microtus* et afin d'éviter une éventuelle confusion avec les noms anglais, j'évite d'utiliser les noms vernaculaires français des divers campagnols, hormis pour *M. arvalis*, le campagnol des champs et pour *Clethrionomys glareolus*, le campagnol roussâtre. J'utilise donc la nomenclature latine binomiale.

¹ Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85, 1-350

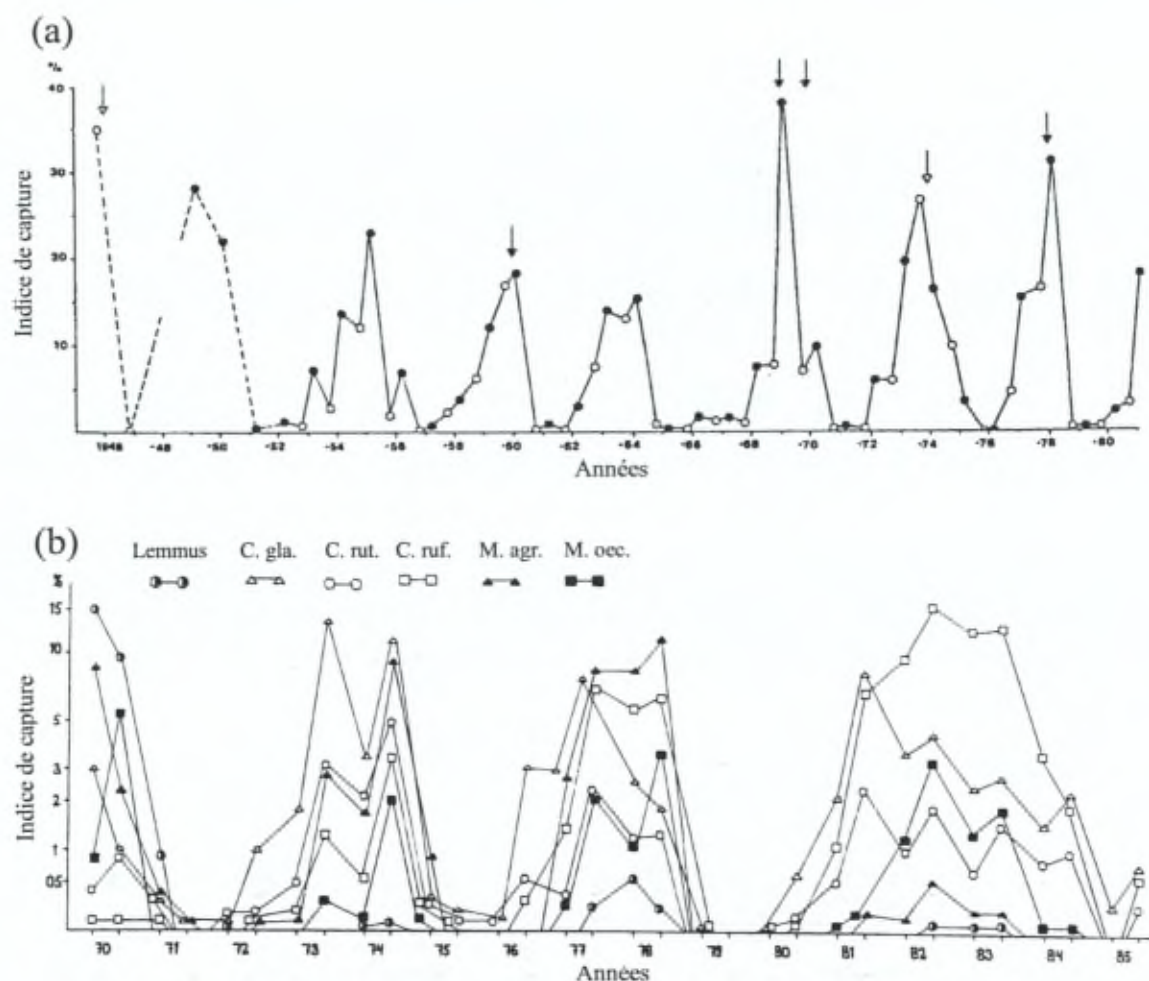


Fig. 1. Cycles démographiques à Kilpisjärvi au nord de la Finlande (69° N). L'indice de capture est le nombre d'animaux attrapés par 100 pièges par nuit. (a) Somme de 1946 à 1980 des densités de cinq espèces sympatriques (*Lemmus lemmus*, *Clethrionomys rutilus*, *C. rufocanus*, *M. agrestis* et *M. oeconomus*). Les cercles vides se réfèrent aux captures de printemps, les cercles pleins se rapportent à l'automne. Les flèches indiquent les années avec des lemmings; les flèches pleines indiquent les pics principaux et les flèches vides un pic mineur (sans migration). (b) Détail de 1970 à 1985 pour six espèces (les cinq citées en (a) et *C. glareolus*). Les ordonnées sont logarithmiques. D'après Laine & Henttonen (1983) pour (a) et Henttonen et al. (1987) pour (b).

1. Difficultés posées par les arvicolinés

Deux interrogations majeures subsistent dans la biologie des arvicolinés. La première concerne les cycles démographiques pluriannuels que subissent de nombreuses espèces, la deuxième est liée à la difficulté de connaître les organisations sociales de ces espèces au mode de vie cryptique. Ces deux problématiques zoologiques méritent une part importante d'une introduction sur l'éco-éthologie d'un campagnol, même si la première d'entre-elles ne sera pas traitée en détail dans ce travail. Elle sera toutefois discutée au terme de cette thèse à la lumière des résultats obtenus.

1.1. Cycles démographiques

On connaît peu d'animaux dont les populations subissent des cycles pluriannuels réguliers de grande abondance. On peut citer différents orthoptères, tels que les criquets pèlerins (*Schistocerca gregaria*, Draper 1980), dont les migrations destructrices sont connues depuis l'Antiquité, mais il y a aussi deux galliformes, le lagopède d'Ecosse (*Lagopus lagopus scoticus*, Jenkins et al. 1967, Moss et al. 1996) et le colin de Californie (*Callipepla californica*, Williams 1963), ainsi que les lièvres d'Amérique (*Lepus americanus*, O'Donoghue & Krebs 1992) et de nombreux arvicolinés (campagnols, lemmings et rats musqués). Plus encore que les autres, ce dernier groupe pose une véritable énigme scientifique. En effet, certaines populations d'arvicolinés subissent, en plus des variations démographiques annuelles, de fortes variations pluriannuelles régulières (Elton & Nicholson 1942, Wiger 1979, 1982, Getz et al. 1993, Fig. 1 et 2). Les cycles sont plus nets sous les latitudes nordiques (Stenseth 1977, Hansson & Henttonen 1985). Ils sont, de plus, synchronisés entre régions, depuis au moins 1870 en Norvège, avec parfois un décalage de phase (Steen et al. 1990).

Le campagnol des champs fait partie des espèces avec une telle démographie, ce qui en fait une peste agricole (Van Wijngaarden 1957, Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990, Delattre et al. 1992, Butet & Leroux 1994, Fig. 3). L'amplitude de tels cycles peut aisément atteindre plus de 1300 campagnols à l'hectare lors du pic pour tomber à moins de 25 individus/ha après le déclin (Boyce & Boyce 1988c). La densité maximale citée est de 4800 individus/ha (Spitz 1963). Comme ceux des autres espèces, les cycles de *M. arvalis* sont plus prononcés dans les latitudes nordiques (à plus de 50° N) mais sont détectables sous 40° N (Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990). Ils présentent une périodicité de 3 à 5 ans ; toutefois, des populations avec une cyclicité de 7 ou 10 ans ont été observées (Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990). Les variations pluriannuelles sont parfois non cycliques chez *M. arvalis* (Romankow-Zmudowska & Grala 1989, 1994) tout comme chez *M. duodecimcostatus* (Paradis 1995). Cependant les années de déclin du campagnol des champs sont souvent synchronisées entre des populations distantes, surtout au-delà de 45° N (Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990).

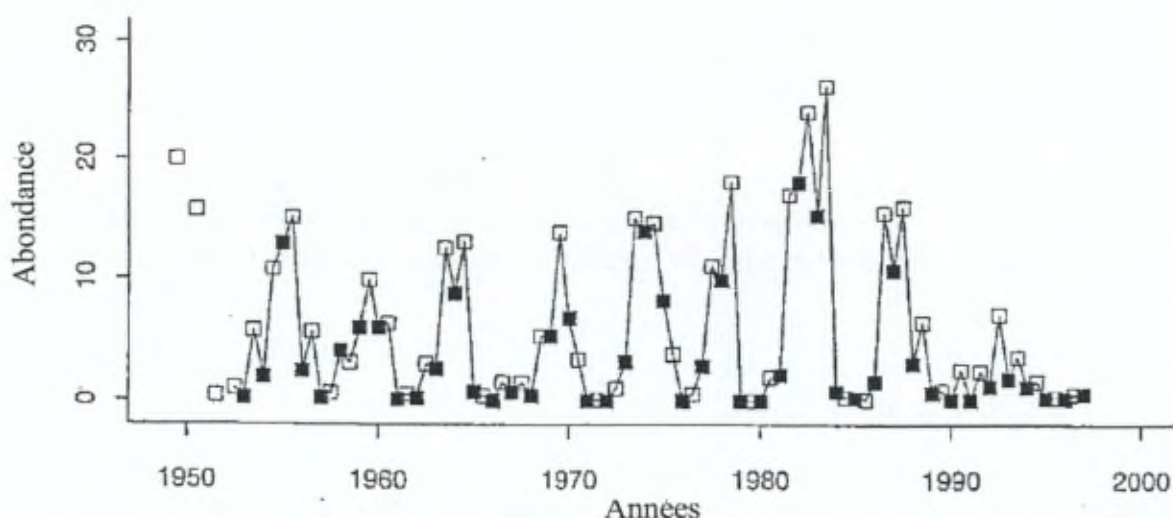


Fig. 2. Cycles démographiques de *Clethrionomys rufocanus* étudiés pendant 50 ans à Kilpisjärvi (Finlande, 69° N). L'abondance correspond au nombre de campagnols par 100 pièges par nuit. Les carrés noirs se rapportent aux relevés effectués au printemps, les carrés blancs aux relevés d'automne. D'après Hansen et al. (1999).

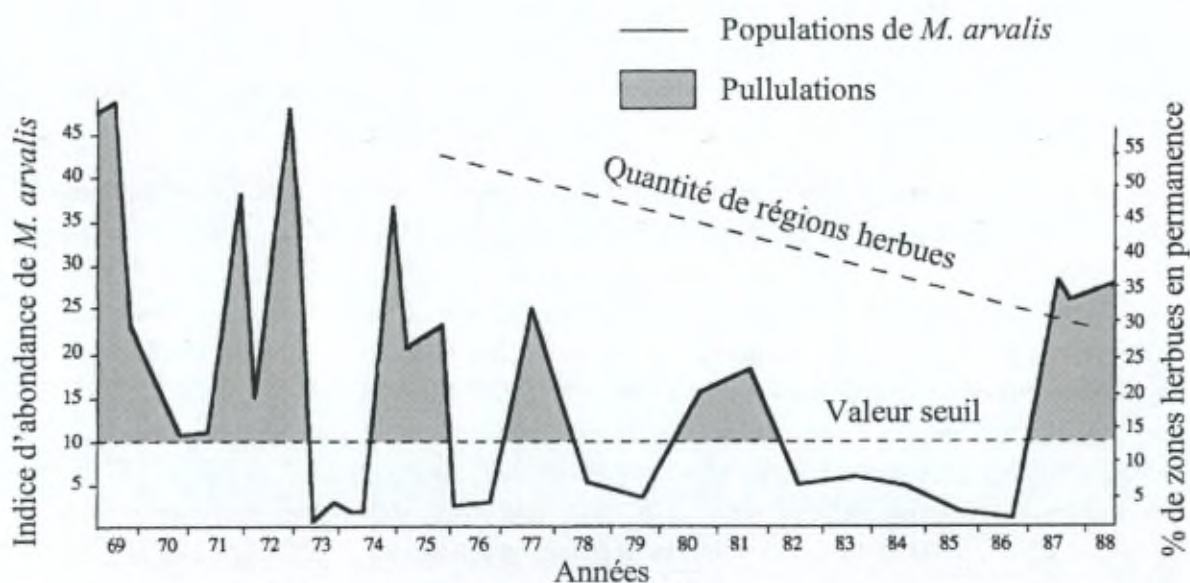


Fig. 3. Cycles démographiques pendant 20 ans chez *M. arvalis* en Poitou-Charente (France, 46° N). Au cours du temps, la quantité de zones herbues et les abondances maximales ont diminué. D'après Delattre et al. (1992).

L'origine de ces pullulations constitue un problème depuis longtemps (cf. Elton 1924², Middleton 1930). Malgré l'abondante littérature, aucun consensus absolu n'est apparu. La suite de cette analyse se rapporte aux campagnols et pourrait, au moins en partie, ne pas être pertinente pour les lemmings. En effet, selon les derniers développements dans ce domaine, en couverture de *Nature* (Turchin et al. 2000), les cycles de ces deux types de rongeurs ont probablement chacun une origine différente et donc une dynamique différente. L'interaction avec les plantes serait cruciale pour les lemmings, alors que celle avec les prédateurs serait déterminante pour les campagnols. Ces deux facteurs seront respectivement traités aux Points 9 et 10 de cette partie (pages 18 et 19).

De nombreuses hypothèses ont vu le jour pour expliquer cette démographie particulière. Le Tableau 1 en reprend les dix majeures en les expliquant brièvement. Dans les points qui suivent, j'analyse ces dix hypothèses une à une pour essayer de parvenir à une conclusion sur l'origine des cycles démographiques.

1. Polymorphisme comportemental (*Behavioural polymorphism*)

Cette hypothèse, énoncée par Chitty en 1958 et puis en 1967, prédit deux types d'animaux au sein d'une population, certains socialement tolérants et d'autres agressifs (Krebs 1978a, Heske et al. 1988). Ces deux stratégies trouveraient leur origine dans un polymorphisme génétique. Les animaux tolérants présentent une maturation rapide et un taux de reproduction élevé mais ont une petite taille et un faible succès dans la compétition intraspécifique. Les agressifs montrent des caractéristiques opposées, ils possèdent une très bonne compétition intraspécifique mais se reproduisent mal. L'hypothèse dit que le nombre d'interactions intraspécifiques augmente avec la densité. Ainsi, les animaux tolérants, qui meurent ou dispersent suite à de telles rencontres de plus en plus fréquentes, sont donc lentement remplacés par les agressifs. La population perd donc sa grande fertilité et est sujette à de plus en plus d'agression. En conséquence, elle subit un déclin drastique de densité.

Malgré le remplacement de ces deux types tranchés d'animaux par un gradient de comportements et malgré son extension à des causes externes telles que les conditions climatiques extrêmes (Stenseth 1977), l'hypothèse de Chitty semble actuellement abandonnée. En effet, elle implique, lors de l'accroissement de population, un important renouvellement d'individus (d'un génotype différent) qui doivent être fort agressifs, ce qui n'est pas observé (Mihok 1981, Heske et al. 1988). De plus, un postulat de base de cette hypothèse est que la taille est positivement corrélée au succès compétitif, ce qui n'est certainement pas valable dans toutes les situations, des animaux plus grands peuvent en effet ne pas être plus compétitifs que des petits (Lidicker & Ostfeld 1991, Wolff 1993a). Enfin, vu la grande plasticité phénotypique de la taille due à la qualité de la nourriture, il est difficile de savoir si c'est la grande taille d'un animal qui le conduit à posséder un territoire avantageux ou bien si c'est l'inverse (Ims 1987a). Cette large variation phénotypique de la taille

² Cité par exemple dans Steen et al. 1990 : Elton, C. S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.* 2, 119-163

Tableau 1. Les 10 principales hypothèses de l'origine des cycles démographiques de campagnols.

	Hypothèse	Info.	Auteur(s)	Année	Brève description
intrinsèques	1. Polymorphisme comportemental	☒	Chitty analyse : Krebs 1978a	1958 1967	Il existe des animaux tolérants de haute fertilité et des agressifs de faible fertilité. A haute densité, les agressifs remplacent les tolérants et provoquent une chute de densité.
	2. Stress social	☒	Christian Christian – Davis	1950 1964	Quand la densité augmente, les interactions sociales font de même. Elles engendrent du stress qui diminue la fertilité et conduit à un déclin de densité.
	3. Sélection de la parentèle	☒☑	Charnov – Finerty	1980	Des animaux apparentés sont plus tolérants entre-eux qu'avec des non-apparentés. Quand la densité augmente, la proportion de voisins apparentés diminue et l'agression augmente.
	4. Eclatement social	☒☑	Carter & Getz	1985	A basse densité, la reproduction des jeunes est inhibée dans des groupes familiaux. A haute densité, la grande proportion d'étrangers supprime cette inhibition puis provoque le déclin.
	5. Eparpillement de l'habitat et dispersion	☒☑	Lidicker	1985	Quand la densité augmente, les animaux se dispersent dans des terrains moins favorables, puis, la dispersion devient impossible et l'épuisement des ressources provoque le déclin.
	6. Barrière sociale	☒	Hestbeck	1982 1988	Comme la précédente, mais la dispersion : (1) est due à l'agression au sein des groupes, et (2) s'arrête quand l'agression due aux groupes voisins dépasse celle au sein des groupes.
	7. Sénescence	–	Boonstra	1994	A haute densité, les jeunes animaux doivent attendre avant de se reproduire, ils sont alors âgés et présentent une moins bonne fertilité, ce qui conduit au déclin.
extrinsèques	8. Impact des terriers	– ☑	Adamczewska- Andrzejewska et al.	1982	La nature du sol et l'entretien que nécessitent de vastes terriers sont les facteurs principaux qui limitent la densité en exposant les campagnols à d'autres sources de mortalité.
	9. Interaction plante-herbivore	☒☑	Laine & Henttonen	1983	Les cycles pluriannuels synchrones de la productivité des plantes provoquent les déclin d'arvicolidés, surtout dans le Nord.
	10. Interaction prédateur-proie	☑	Andersson & Erlinge Hansson	1977 1979	Les prédateurs spécialistes produisent les déclin de campagnols, surtout dans le Nord. A plus basse latitude, les prédateurs généralistes stabilisent les populations.

Info. : les données empiriques disponibles sur l'hypothèse, ☒ = la contredisent, ☑ = la confirment, – = sont insuffisantes ou absentes (de même que les critiques).

Basé sur Krebs (1978a) et Heske et al. (1988) pour la première hypothèse (Chitty, D. 1958. Self-regulation of numbers through changes in viability. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 277-280 ; Chitty, D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Aust.* 2, 51-78).

Les hypothèses 1 à 7 se basent sur des facteurs intrinsèques alors que les hypothèses 8 à 10 le font sur des facteurs extrinsèques.

n'est pas en accord avec l'hypothèse de Chitty qui nécessite un grand déterminisme génétique de la taille permettant la sélection et le maintien des grands individus (Ims 1987a). Une étude assez récente, qui n'a toutefois pas été réalisée sur un arvicoliné (Wolff 1993a), pourrait suggérer que les animaux génétiquement plus grands et plus agressifs proposés par Chitty correspondent simplement aux plus âgés. Ce problème est repris dans la partie consacrée à l'hypothèse de la sénescence (au Point 7, page 16).

2. *Stress social (Social stress ou Social subordination)*

Cette hypothèse, développée par Christian (1950, 1970) et par Christian et Davis (1964), explique la mortalité lors du déclin de population par des causes physiologiques. Elle prédit en effet que le stress augmente avec la densité de population (Heske et al. 1988). Un tel stress aurait des conséquences néfastes sur les systèmes hormonal et immunitaire (DeVries et al. 1997). Ces dérangements physiologiques réduiraient la fertilité parce qu'ils entraîneraient, entre autres, de l'hypertension, un retard de maturation, et une moins bonne résistance aux maladies et parasites (von Holst 1998).

Le niveau de γ -globuline a été étudié à long terme sur des populations naturelles de *M. arvalis* (Dobrowolska & Adamczewska-Andrzejewska 1991) et semble corroborer l'hypothèse. Toutefois de nombreuses voix se sont élevées contre cette idée. Selon Heske et al. (1988), l'hypothèse n'est pas exacte car, dans les populations naturelles, (1) le nombre d'interactions n'augmente pas avec la densité, et (2) les interactions ne sont pas stressantes a priori (Boonstra 1984, Ostfeld 1985b, 1986, Madison & McShea 1987). En ce qui concerne le point (1), en effet les interactions ne semblent pas liées à la densité d'une façon simple (McGuire & Getz 1998) ; cela dépend fortement du statut social, du sexe et de la saison (McGuire et al. 1990). Par exemple, lors d'une augmentation de densité, c'est le nombre de sentes qui augmente et pas celui des individus qui les fréquentent (Pearson 1960, Carroll & Getz 1976). Le point (2) pourra être évalué chez le campagnol des champs après les Chapitres 3 et 4 de ce travail.

D'après von Holst (1998), les données disponibles dans la littérature sont insuffisantes et ne permettent pas de conclure de la pertinence de ce modèle. Elles sont souvent contradictoires car, faute de meilleures techniques, ce sont des mesures indirectes, tels le poids des glandes surrénales pour le stress ou les captures pour mesurer la densité. Enfin, les preuves d'immunosuppression due au stress dans les populations naturelles sont remises en cause (Braude et al. 1999).

3. *Sélection de la parentèle (Kin selection ou Kinship model)*

Le premier postulat de l'hypothèse de Charnov-Finerty (1980) décrète que les interactions entre individus apparentés sont moins agressives qu'entre non apparentés. Ainsi le voisinage d'individus apparentés augmenterait leur taux de reproduction. Ce postulat est trop simple. En effet, dans les relations sociales, la familiarité entre

individus (parfois indépendante de leurs véritables liens de parenté) ainsi que leur âge et leur état sexuel important tout autant, si pas plus, que leur réelle filiation (Kawata 1990). De plus, le deuxième postulat, selon lequel le niveau de parenté diminue lors de l'augmentation de densité, n'est pas vérifié, très probablement à cause de la constante émigration (Tamarin & Pugh 1990). Comme preuve, on peut se référer à deux études dans lesquelles aucune différence démographique n'est constatée entre de larges enclos semi-naturels comportant des femelles apparentées ou non (Kawata 1987b, Boonstra & Hogg 1988). De même, une grande philopatrie n'augmente pas la fertilité de *M. canicaudus* (Dalton 2000).

Toutefois, chez diverses espèces, des associations, même lâches, de femelles apparentées ont souvent un succès reproducteur plus élevé que celui de voisins non apparentés (Ylönen et al. 1990, König 1994a, b, c, Mappes et al. 1995, Pusenius et al. 1998, Dobson et al. 2000). Cependant, lors de toutes ces expériences testant l'hypothèse, l'émigration était impossible. En effet, au-delà de la critique initiale sur l'extension de la notion de parenté à celle de familiarité, un des facteurs important que l'hypothèse de Charnov-Finerty ne prend pas en compte est l'émigration. Ce facteur peut en effet éviter que le nombre de voisins non apparentés augmente lors d'un accroissement de densité (voir Point 5, page 15).

Cependant, même si une tolérance sociale due à la familiarité acquise lors de l'hivernage en groupes bisexués favorise un accroissement rapide de la population, elle n'expliquerait en rien les déclin. La familiarité peut donc être essentielle pour la dynamique de population mais n'est probablement pas suffisante pour expliquer les cycles ; en effet les déclin sont synchrones entre les différentes espèces mais pas les accroissements (Ylönen et al. 1993). Cette hypothèse n'éluciderait donc pas la problématique complexes des cycles.

Toutefois, encore plus que les hypothèses précédentes, cette dernière a généré de nombreuses controverses, et ce depuis le tout début de sa publication (par ex. Bekoff 1981). Ce grand intérêt est peut-être dû au fait qu'elle traite d'un aspect qui, avant sa parution, était déjà crucial en biologie de l'évolution (par ex. Bertram 1976).

4. Eclatement social (Social breakdown)

Cette hypothèse est principalement basée sur des travaux se rapportant à *M. ochrogaster* réalisés par les équipes de Sue Carter et Lowell Getz (Carter et al. 1980, Carter & Getz 1993). Elle pourrait éventuellement convenir à certaines populations de *M. californicus*, mais elle ne prétend pas être générale (L. L. Getz, comm. pers.). Toutefois, elle est traitée comme telle par Heske et al. (1988), et, même si elle est restreinte, son mécanisme n'en demeure pas pour autant dénué d'intérêt, bien au contraire. Elle prend racine dans le contrôle phéromonal de la reproduction, et plus particulièrement dans : (1) l'inhibition de la maturation des jeunes femelles par les membres de leur famille (effet Vandenberg³), (2) l'activation de la reproduction par des individus étrangers du sexe opposé (lié à la synchronisation des œstrus des

³ Massey & Vandenberg (1980), Vandenberg (1988).

femelles, l'effet Whitten⁴), et (3) l'interruption des grossesses débutantes par la présence d'un mâle étranger (effet Bruce⁵).

A basse densité, le développement sexuel des jeunes *M. ochrogaster*, qui vivent dans des groupes sociaux (souvent familiaux), serait inhibé par les phéromones d'un couple fondateur âgé. A mesure que la densité augmente, les contacts avec de plus en plus d'étrangers supprimeraient cette inhibition et entraîneraient une explosion démographique. Le déclin commencerait quand de trop nombreux contacts avec des étrangers provoqueraient de la mortalité juvénile et des effets Bruce (Carter & Getz 1985, McGuire & Getz 1991, Carter et al. 1995).

Cette hypothèse n'est probablement pas applicable à d'autres espèces que *M. ochrogaster* car, comme signalé pour l'hypothèse du "stress social", l'augmentation de densité dans les populations naturelles d'autres espèces ne semble pas provoquer plus de rencontres sociales, qui d'ailleurs ne sont pas toujours stressantes (Boonstra 1984, Ostfeld 1985b, 1986, Madison & McShea 1987, Heske et al. 1988). Toutefois, l'hypothèse de "l'éclatement social" conserve surtout le mérite d'expliquer à la fois l'augmentation et le déclin de densité par des mécanismes distincts.

5. Eparpillement de l'habitat et dispersion (*Habitat patchiness – dispersal*)

Selon cette hypothèse (Lidicker 1985), les campagnols vivent dans des milieux hétérogènes où certaines zones ("patch") offrent une meilleure survie. A basse densité, les campagnols ne vivent que dans ces endroits favorables. A haute densité, ils doivent émigrer hors de ces refuges vers des terrains moins favorables. A un certain point de saturation, la densité ne peut plus être régulée par la dispersion et un déclin survient à cause de l'épuisement des ressources, de la prédation ou du stress.

Chez certaines populations du campagnol des champs, cette hétérogénéité du milieu correspond très bien à la présence d'étendues adéquates pour le creusement de vastes terriers au milieu d'autres où la dureté du sol ne permet que la construction de très petits terriers ou de nids épigés (Boyce & Boyce 1988a, c). Effectivement à faible densité (après un déclin), les femelles vivent uniquement dans ces grands terriers. Ensuite, comme ces terriers ne peuvent être étendus, certaines femelles doivent émigrer et aller s'installer dans des terriers réduits où elles ont une moins bonne survie que les femelles des vastes terriers (Boyce & Boyce 1988a, b). L'importance des terriers est telle qu'elle a généré une hypothèse à part entière (Adamczewska-Andrzejewska et al. 1982) qui sera discutée plus bas au Point 8 (page 17).

Malgré cet exemple, on peut toujours opposer les mêmes arguments que précédemment, à savoir que les comportements sociaux, c.-à-d. intrinsèques, ne peuvent complètement expliquer les cycles (Heske et al. 1988).

⁴ Whitten et al. (1968), Jemiolo et al. (1986), Vandenberg (1999).

⁵ Bruce (1959).

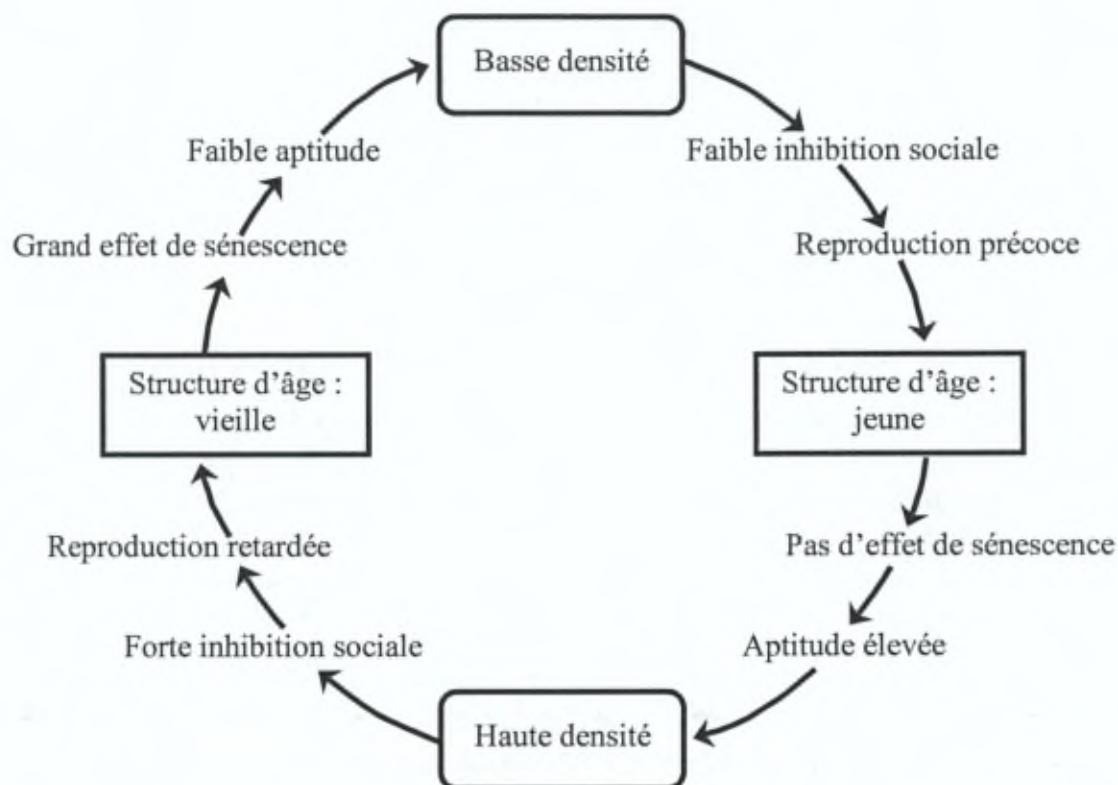


Fig. 4. Hypothèse de changement de structure d'âge des populations de campagnols dû à une inhibition de la maturation des jeunes en fonction de la densité de campagnols. D'après Boonstra (1994).

6. Barrière sociale (*Social fence*)

Cette hypothèse, émise par Hestbeck (1982, 1988), possède les mêmes bases que la précédente, hormis que, selon elle, la dispersion est due à l'agression entre les membres du même groupe social. Avec l'augmentation de densité, l'agression à l'extérieur deviendrait plus importante qu'au sein des groupes à cause de l'augmentation du nombre de groupes voisins. Cela rendrait l'émigration impossible et provoquerait un pic de densité, puis le déclin à cause de l'épuisement des ressources.

Toutefois, chez *M. californicus*, les adultes ne se dispersent pas et, au lieu d'agression, on observe une recherche des contacts sociaux (Madison & McShea 1987). De plus, une fois encore, le fait que les interactions sociales ne soient pas obligatoirement stressantes ne corrobore pas cette hypothèse (Boonstra 1984, Ostfeld 1985b, 1986, Heske et al. 1988). De même, de l'agression au sein des groupes n'implique pas obligatoirement de l'agression lors de la dispersion (Heske & Bondrup-Nielsen 1990). Enfin, face à cette hypothèse, d'autres auteurs ne sont pas d'accord avec l'idée que les facteurs sociaux puissent provoquer les cycles (Gliwicz 1988, Stenseth 1988). Selon Stenseth (1988), la barrière sociale stabiliserait les populations au lieu de provoquer des cycles, qui seraient alors probablement dus aux interactions plantes-herbivores et prédateurs-proies (Hansson 1987, Stenseth & Oksanen 1987, voir plus bas, les Points 9 et 10, pages 18 et 19).

7. Sénescence (*Senescence*)

Cette hypothèse (Boonstra 1994) explique les déclin par le mécanisme suivant. Lors des années de pullulations, la haute densité de campagnols en début de belle saison empêcherait les plus jeunes de se reproduire avant la saison suivante. Ils seraient donc âgés et présenteraient dès lors une moins bonne fertilité et une moins bonne survie (à cause d'une mauvaise homéostasie par exemple), ce qui conduirait à un déclin (Fig. 4).

A la fois peu de confirmations ou de critiques ont été émises à propos de cette hypothèse. Il est indéniable que la structure d'âge d'une population est un facteur important dont il faudrait tenir compte dans les études de dynamique de population.

Cette hypothèse est la dernière évoquée qui se base sur des facteurs intrinsèques aux animaux, les suivantes font appel aux facteurs extrinsèques. Elle ne nie pas l'importance potentielle de ces facteurs externes mais prétend que rien ne prouve qu'ils sont nécessaires et suffisants pour expliquer les déclin. En effet, un déclin n'est enrayé ni par l'ajout de nourriture (Krebs & De Long 1969, Taitt & Krebs 1981, Desy & Thompson 1983), ni par le retrait des prédateurs (Pearson 1966, Erlinge 1987). Toutefois l'échelle restreinte des expériences manipulant les prédateurs peut remettre en cause cette conclusion (Steen et al. 1990). En effet, depuis que l'hypothèse de la sénescence a été émise, il semble que les prédateurs puissent à eux seuls provoquer un déclin (Norrdahl & Korpimäki 1995, voir Point 10, page 19). En conclusion, on peut soutenir que les hypothèses qui se basent principalement sur des

facteurs intrinsèques ne parviennent pas à expliquer les cycles de manière convaincante. Il est donc fort probable que des facteurs extrinsèques interviennent comme le suggèrent la présence de populations non cycliques et la synchronisation des cycles entre populations distantes (Hansson & Henttonen 1985).

8. Impact des terriers

En réalité, deux hypothèses sur les cycles de campagnols accordent une importance déterminante aux terriers. La première a été émise par Adamczewska-Andrzejewska et al. (1982) et la deuxième par Blumenberg (1986). Elles sont peu reprises dans la littérature mais méritent d'être mentionnées ici. Tout d'abord, elles sont dans les premières à inclure plusieurs facteurs extrinsèques, laissant une place centrale à la nécessité de construire des terriers, comme élément déterminant l'organisation spatiale des campagnols. Ensuite, elles ont été toutes deux développées à partir du campagnol des champs, chez qui on a détecté un rôle capital des terriers dans la dynamique de population (Liro 1974, Mackin-Rogalska et al. 1986, Boyce & Boyce 1988b). De plus, il est clair que, chez différents campagnols, les terriers sont cruciaux dans les comportements d'évitement de prédateurs, qu'ils puissent entrer ou non dans les terriers (Harper & Batzli 1996a). Enfin, chez *M. ochrogaster*, le type de groupe social qui habite un terrier influence sa structure (Mankin & Getz 1994). L'aspect éthologique de ce facteur fait l'objet du Chapitre 2 du présent travail.

La première hypothèse laisse les causes externes (météo, ressources alimentaires, épizooties) ou internes (stress social) expliquer le déclin, mais prédit que dans de bonnes conditions alimentaires, le principal facteur limitant l'augmentation du nombre de campagnols est l'extension des terriers. En effet, à saturation de densité de campagnols, les terriers s'écrouleraient plus vite qu'ils ne pourraient être entretenus. De plus, certains sols, trop humides, trop compacts ou morainiques, pourraient empêcher la construction de vastes terriers et conduire à la dispersion des jeunes et des femelles gestantes. Ainsi ils empêcheraient la formation de groupes de femelles (Boyce & Boyce 1988b). L'hypothèse explique aussi la présence de certains cycles non synchrones par des différences locales du terrain.

Selon la deuxième hypothèse, comme *M. arvalis* vit régulièrement dans des environnements qui présentent peu de refuges (prairies rases), les terriers sont essentiels pour sa survie. En effet, sa fourrure mouillée, il peut mourir en quelques minutes s'il fait 10°C. Lors des pics de surpopulation, l'absence de terriers libres et de possibilité d'en construire de nouveaux provoqueraient le déclin de densité. Le déclin serait donc dû aux facteurs climatiques auxquels les campagnols seraient exposés à cause d'une pénurie de terriers. Les prédateurs ne sont pas cités mais pourraient aussi être la cause d'une forte mortalité dans le cas de terriers insuffisants en nombre ou en taille. Un nouvel accroissement drastique de la densité ne serait possible qu'après la construction d'un nombre suffisant de nouveaux terriers (les anciens s'étant effondrés faute d'entretien), ce qui prendrait une ou deux années et expliquerait la fréquence des pics de densité. La construction de grands réseaux de

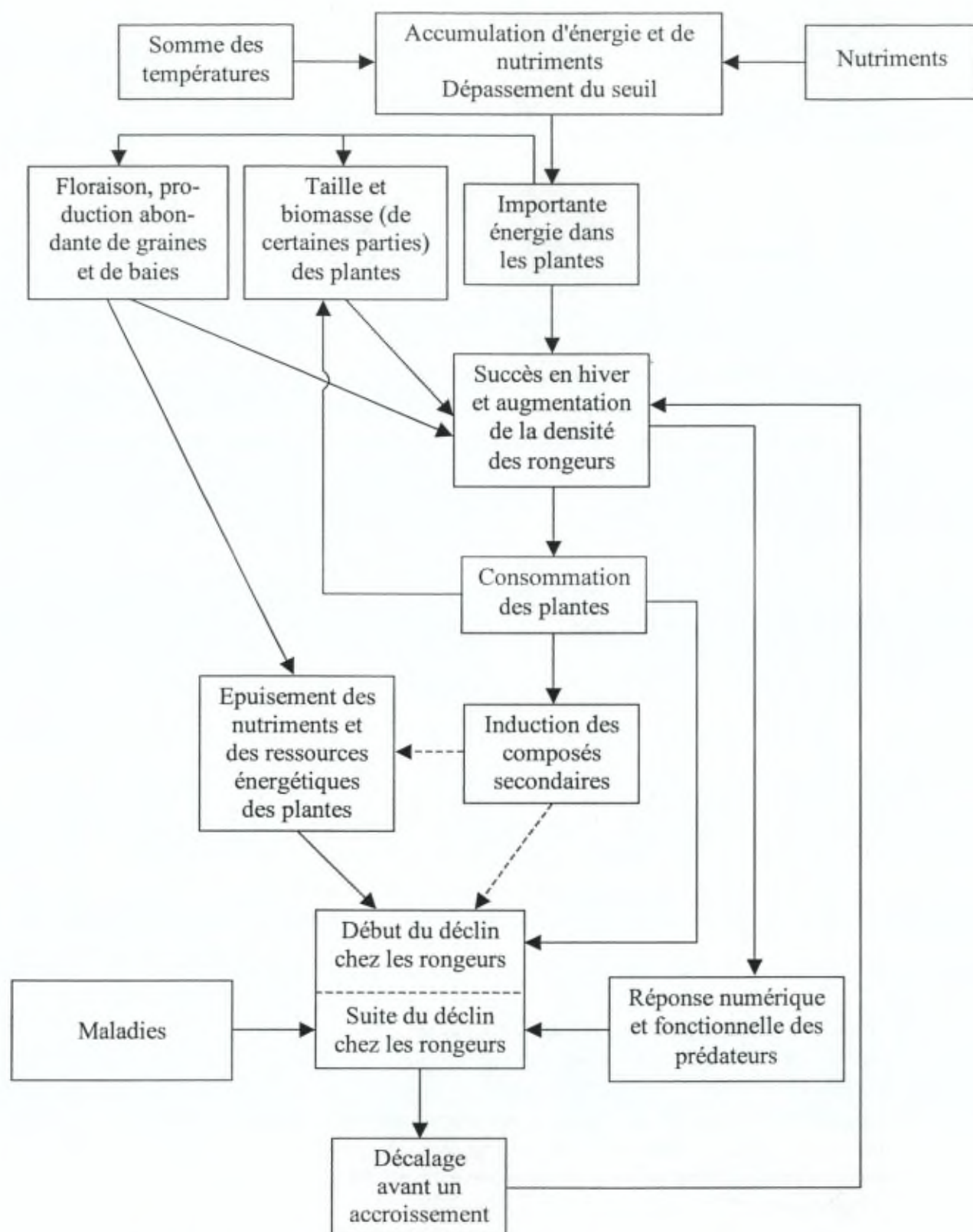


Fig. 5. Modèle de cycles de campagnols en Fennoscandie nordique. D'après Laine & Henttonen (1983). Se référer au texte pour une explication générale.

terriers lors de basses densités de population est en effet observée par Blumenberg (1986).

Ces deux hypothèses sont loin d'être totalement satisfaisantes et ne peuvent probablement pas être étendues à toutes les espèces de campagnols. Néanmoins, elles recèlent à mon avis un intérêt car elles mettent en évidence un facteur trop souvent négligé, les terriers. Pourtant, ceux-ci jouent un rôle essentiel dans la dynamique de population des campagnols (Mackin-Rogalska et al. 1986) comme le soulignent trois observations. Premièrement, *M. arvalis*, tout comme *M. multiplex* et *M. savii*, peut récupérer des terriers de la taupe (Blumenberg 1986, Salvioni 1988), ce qui pourrait favoriser son accroissement de population si on se réfère aux deux hypothèses exposées ici. Deuxièmement, Boyce & Boyce (1988b) ont mis en évidence deux types de dispersion des femelles dépendant de la disponibilité d'un terrier à l'arrivée : (1) la récupération à courte distance d'un terrier récemment abandonné, que la femelle avait probablement détecté auparavant, et (2) la construction à longue distance d'un nouveau terrier. Ainsi, l'ajout de nids artificiels de taille assez importante supprime la dispersion des femelles gestantes (Boyce & Boyce 1988b). Enfin, la nécessité de posséder un terrier, assez étendu si possible, peut conduire à la formation de groupes (Boyce & Boyce 1988a).

9. Interaction plante-herbivore

Cette hypothèse explique les cycles par un autre facteur externe, à savoir la disponibilité de nourriture pour les campagnols (Laine & Henttonen 1983). En effet, sous les latitudes nordiques, la reproduction et la croissance des plantes suivent, elles aussi, des cycles dus à la rigueur du climat qui ne permet pas une floraison chaque année. Ces cycles sont souvent synchrones entre espèces végétales et provoqueraient les déclinés de campagnols (et de lemmings). La preuve la plus convaincante de cette possibilité est le synchronisme des cycles entre populations distantes de campagnols. Une autre indication qui appuie cette idée est la plus grande amplitude des cycles sous les grandes latitudes offrant moins de ressources alimentaires pour les herbivores.

Une fois de plus, les facteurs intrinsèques ainsi que la prédation et les maladies ne sont pas exclus mais ne peuvent pas expliquer les cycles à eux seuls d'après les auteurs (Laine & Henttonen 1983, Fig. 5). Dans la majorité des articles récents, une approche multi-factorielle semble en effet être la seule solution acceptable au vu des données actuelles (Haukioja et al. 1983, voir toutefois la dernière hypothèse ci-dessous).

Il faut mentionner que Babinska-Werka (1979) avait donné auparavant un modèle simplifié de l'action néfaste de *M. arvalis* sur les cultures de luzerne. Toutefois, malgré l'intervention de nombreux facteurs dans l'hypothèse plus récente de Laine & Henttonen (1983), Batzli (1988) juge trop simplifiée l'approche adoptée par les modèles basés sur la nutrition des campagnols. Néanmoins, la critique la plus fondamentale est que la disponibilité de nourriture ne semble pas être un facteur crucial pour les campagnols (Moen et al. 1993, Klemola et al. 2000) et surtout pas

pour les déclin (Alibhai & Gipps 1985) contrairement à ce qui se passe pour les lemmings (Turchin et al. 2000). Une preuve en faveur de cette affirmation pourrait être l'absence de dispersion chez les campagnols en phase de densité maximale (à cause de l'importante menace des prédateurs, voir le point suivant) alors que les lemmings bougent beaucoup (à cause de leur recherche de nourriture). En effet, les campagnols se nourrissent de plantes à feuilles alors que les lemmings mangent des mousses à la régénération beaucoup plus lente (Turchin et al. 2000).

Enfin, l'hypothèse de l'interaction plante-herbivore a été partiellement remise en cause par un de ses auteurs parce que les cycles des plantes et des campagnols ne sont pas totalement synchronisés, et parce que les déclin de tous les campagnols sympatriques sont synchronisés malgré des différences alimentaires (Hansson & Henttonen 1985). Il revient ainsi à son ancienne hypothèse (Hansson 1979), selon laquelle les prédateurs spécialistes seraient la cause des déclin comme développé au point suivant.

10. Interaction prédateur-proie

Cette troisième et dernière hypothèse qui tient compte des facteurs extrinsèques suggère que les prédateurs sont la source des déclin et ainsi de la cyclicité des populations de campagnols (Andersson & Erlinge 1977, Hansson 1979, Loman 1988, Delattre et al. 1992, Hanski et al. 1993).

Cette hypothèse se base sur la corrélation de la présence de cycles avec l'augmentation de latitude qu'elle explique par un changement dans les interactions prédateur-proie. En effet, un tel gradient dans la présence de cycle nécessite au moins un facteur externe, et les prédateurs spécialisés semblent constituer un bon candidat, surtout en Europe du Nord (Hansson & Henttonen 1985). Effectivement, les cycles des prédateurs et des campagnols sont synchrones, bien que légèrement décalés dans le temps (Steen et al. 1990). Après un déclin, à la fois les populations de campagnols et de prédateurs spécialisés sont basses, sans quoi les populations de campagnols ne pourraient pas augmenter à nouveau. Les campagnols augmentent en nombre en premier, et lorsqu'ils ont atteint un certain seuil, les prédateurs font de même (Gibb 1981, Butet & Leroux 1993, Turchin et al. 2000). Ils épuisent ainsi les populations de campagnols et chutent à leur tour.

C'est l'action des prédateurs spécialistes⁶, sous les hautes latitudes, qui est déstabilisante et qui provoquerait ces cycles. La mortalité ou la dispersion lors d'un déclin peut en effet être imputée aux prédateurs seuls et non à des facteurs sociaux ou à la nourriture (Henttonen et al. 1987, Norrdahl & Korpimäki 1995, Hansson 1997). Les déclin seraient drastiques car la mortalité est directement proportionnelle à la densité des campagnols (Korpimäki 1992, 1993, Petty et al. 2000) qui auraient du mal à éviter les menaces que représentent les différents prédateurs (Korpimäki et al.

⁶ Dont au moins 90% des proies sont des petits rongeurs (Erlinge 1987), par exemple : la belette (*Mustela nivalis*), l'hermine (*Mustela erminea*), la fouine (*Martes foina*), la chouette effraie (*Tyto alba*), la chouette chevêche (*Athene noctua*), le hibou moyen-duc (*Asio otus*), le hibou brachyote (*Asio flammeus*), le busard cendré (*Circus pygargus*) et le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*).

1996). De plus, non seulement, les prédateurs dévorent une partie considérable de la population, mais les kairomones des prédateurs mammaliens suppriment ou diminuent la reproduction de leurs proies (Ylönen 1989, Ylönen et al. 1992, Korpimäki et al. 1994, Ylönen 1994, Klemola et al. 1998, Lenders 1999 –Travail de fin d'études–).

Toutefois, à faible latitude, la présence de prédateurs généralistes⁷ maintiendrait une certaine stabilité (Erlinge 1987). En effet, ils pourraient profiter de proies alternatives lors de faibles densités de campagnols et donc ne pas complètement éteindre des populations locales de campagnols (Hansson & Henttonen 1985). De même, la présence abondante de différentes espèces de proies, en plus des arvicolinés, aurait le même effet stabilisant, comme en Amérique du Nord.

Initialement, l'hypothèse n'excluait pas non plus l'influence possible de la productivité des plantes (Laine & Henttonen 1983). Une hypothèse comparable, basée sur les lapins mais étendue aux campagnols, avait déjà été proposée (Gibb 1981). Les plus récentes conclusions semblent toutefois confirmer que les prédateurs, et non les plantes, jouent le rôle principal dans la dynamique des populations de campagnols (Klemola et al. 2000).

Enfin, dernière preuve de l'intérêt que génère cette hypothèse, Getz (Getz et al. 2000) s'y rallie après analyse de la dynamique de population de *M. ochrogaster*, l'espèce-type de l'hypothèse de l'éclatement social dont il est un des auteurs (n°4, page 14). En outre, il précise l'influence des prédateurs en se basant sur ses études de *M. ochrogaster*. Traditionnellement, le déclin serait imputable aux carnivores et aux oiseaux. Toutefois, chez ce campagnol américain, l'augmentation de densité serait limitée, quant à elle, par une forte mortalité des plus jeunes, due aux serpents, dévorant principalement des subadultes (Getz et al. 1990, 2000).

L'hypothèse de l'influence prédateur-proie peut s'appliquer tout particulièrement au campagnol des champs. Tout d'abord, la reproduction des belettes, *Mustela nivalis*, dépend de la présence en suffisance de *M. arvalis* qui constitue la base de leur régime alimentaire avec *M. agrestis* et *M. oeconomus* (Henttonen 1987). Ensuite, il y a une corrélation entre le nombre de *M. arvalis* et l'abondance des busards cendrés, *Circus pygargus*, et des chouettes effraies, *Tyto alba* (Salamolard et al. 2000, Fajardo 2001). Enfin, chez le campagnol des champs, après un déclin, les rares survivants se trouvent au centre des prairies, endroits éloignés des zones où vivent les petits mustélidés qui sont à ce moment à haute densité. Après disparition des mustélidés, *M.*

⁷ Dont le régime alimentaire est constitué souvent de moins de 30% de campagnols, par exemple : le chat sauvage (*Felis silvestris*) et le putois (*Mustela putorius*), qui sont absents sous les hautes latitudes (Van Den Brinck 1977), mais aussi le renard roux (*Vulpes vulpes*), la chouette hulotte (*Strix aluco*) et la buse variable (*Buteo buteo*). Tous ces prédateurs peuvent remplacer les petits mammifères par des proies alternatives tels que les lapins. Il y a aussi la martre (*Martes martes*), le blaireau (*Meles meles*) et le chien viverrin introduit d'Asie (*Nyctereutes procyonoides*), ainsi que le corbeau freux et la corneille noire ou grise (*Corvus frugilegus* et *Corvus corone*), diverses mouettes (*Larus spp.*), couleuvres (par ex. *Elaphe longissima*, *E. scalaris*, *Coluber vividiflavus*) et vipères (par ex. *Vipera aspis*, *V. ursinii*, *V. berus*). L'hypothèse inclut également dans cette catégorie les prédateurs spécialistes en migration (Andersson & Erlinge 1977).

arvalis vit près des haies ou des clôtures. Ensuite il occupe tout l'espace et augmenterait plus rapidement en milieu ouvert (P. Delattre, comm. pers.).

11. Conclusions

a) Hypothèses mineures

Au sein de l'abondante littérature concernant les cycles, d'autres hypothèses moins importantes ont aussi vu le jour. J'en mentionne brièvement quelques-unes.

L'agression provenant de la territorialité ainsi que la dispersion ont été invoquées comme cause des cycles (Krebs 1978b). Cette hypothèse se rapproche de celles du "polymorphisme comportemental" et de "l'éparpillement de l'habitat et dispersion" avec l'aspect génétique du comportement spatial et la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles en sus. De même la territorialité des femelles a été citée (Perrin 1981). Cette hypothèse, quant à elle, présente des points communs avec celle de la "sélection de la parentèle".

En outre, la dispersion obligatoire de la première cohorte de l'année depuis les terrains optimaux vers des terrains sub-optimaux pourrait être déterminante (Gliwicz 1990). Cette hypothèse se rapproche en partie de "l'éparpillement de l'habitat et dispersion" et de "la barrière sociale" en y ajoutant des facteurs extrinsèques.

Un autre modèle, qui, du moins dans un premier temps, n'est destiné à s'appliquer qu'à *M. pennsylvanicus*, prend en compte le besoin de contact sociaux à partir de l'automne, lorsque les individus sont les plus nombreux, qui contraste avec l'idée classique d'agression à haute densité (Madison & McShea 1987). Le point le plus intéressant de ce modèle est que les campagnols présentent une grande tolérance sociale contrairement à la plupart des modèles basés sur des facteurs intrinsèques (polymorphisme comportemental, stress social, sélection de la parentèle,...).

Une autre hypothèse invoque une période de 18 mois qui existerait dans le cycle circadien de *M. agrestis* (Halle & Lehmann 1987, Lehmann & Halle 1987).

Récemment, on a aussi fait appel au climat. Sous des latitudes nordiques ou en altitude, un long hiver pourrait avoir le même effet dévastateur sur les campagnols que des prédateurs spécialisés (Hansen et al. 1999).

b) Situation actuelle et directions futures

Il est à peu près certain que divers facteurs sont à la source des cycles de fluctuation de population d'arvicolinés. L'explication complète réside probablement dans plusieurs aspects abordés par les différentes hypothèses présentées ici.

Il semble cohérent de conclure que les comportements intrinsèques ne constituent pas, à eux seuls, l'origine des cycles. En effet, les comportements sociaux seraient stabilisateurs, car ils limitent le nombre de femelles en reproduction quand la densité augmente (Saitoh 1981, Wiger 1982, Ostfeld et al. 1993). Toutefois, leur effet ne serait pas suffisant pour éviter les cycles car les femelles qui possèdent un

Tableau 2. Catégories d'organisations sociales observées chez les rongeurs.

1	a	Paire monogame	Un mâle et une femelle vivent à proximité l'un de l'autre ou dans le même terrier. Ils ont de fréquents contacts entre eux mais très peu avec d'autres adultes. Les jeunes dispersent rapidement après le sevrage.	<i>Peromyscus californicus</i>
	b	Groupe familial	Une paire monogame avec des jeunes d'une portée au-delà du sevrage.	<i>Ondatra zibethicus</i> (le rat musqué)
	c	Famille étendue	Une paire monogame avec des jeunes de deux portées ou plus.	<i>Meriones unguiculatus</i> <i>Castor fiber</i> <i>Microtus ochrogaster</i>
2	a	Groupe polygyne	Un mâle avec deux femelles ou plus et des jeunes non sevrés.	<i>Microtus xanthognathus</i>
	b	Famille polygyne	Comme 2a mais avec des jeunes au-delà du sevrage.	<i>Marmota flaviventris</i> (altitude moyenne)
	c	Famille polygyne étendue	Comme 2a mais avec des jeunes de deux portées ou plus.	<i>Marmota olympus</i> (haute altitude)
3		Grégaire avec contact	Plus d'un mâle et plus d'une femelle avec leurs jeunes dans un groupe en interaction clairement défini.	<i>Mus musculus</i> (la souris) <i>Meriones libicus</i>
4		Grégaire avec peu de contact	Un nombre d'animaux vivent dans une colonie mais avec peu de contact entre leurs membres.	<i>Gerbillus pyramidus</i>
5		Solitaire	Les mâles et les femelles ne se rencontrent que pour l'accouplement, le seul groupe social est la femelle avec ses jeunes avant le sevrage.	<i>Marmota monax</i> (basse altitude)

Classification d'après Elwood (1983), exemples d'après Le Boulengé (1972), Barash (1973, 1974), Danell (1978), Waring & Perper (1979, 1980), Ribble & Salvioni (1990), Ribble (1992a, b) ainsi que Armitage (1991) ; les sources pour les *Microtus* sont données au Tableau 3. Noter l'exemple bien connu des organisations sociales des marmottes en fonction de l'altitude (souligné). Les *Gerbillus* et *Meriones* sont des gerbilinges. Les individus volages peuvent éventuellement exister dans les types 3, 4 et 5.

territoire continuent à se reproduire même en cas de haute densité (Heske & Bondrup-Nielsen 1990). Les causes des cycles seraient donc extrinsèques et pourraient être principalement liées aux prédateurs et/ou au climat, la météo pouvant parfois jouer un rôle secondaire (Heske et al. 1988, Viitala & Ylönen 1993). Les prédateurs semblent jouer un rôle primordial dans les déclin. Comme mentionné dans la partie les concernant, il est possible que les causes des déclin changent selon la région et le climat ainsi que selon la communauté d'espèces (c.-à-d. le continent). Une solution, qui me semble cohérente au vu des données actuelles, est que les accroissements de population sont principalement influencés par des facteurs locaux, souvent intrinsèques, tels la philopatrie, alors que les déclin dépendent de facteurs extrinsèques qui provoqueraient la synchronisation entre populations distantes.

Toutefois, diverses interrogations restent à élucider. Primo, pour bien comprendre les cycles, il faut disposer de données fiables sur les organisations sociales des campagnols (Madison 1990). Dans cette optique, certains aspects des processus sociaux méritent d'être étudiés au laboratoire, où l'on peut contrôler le plus de facteurs possible, pour confirmer des prédictions ou répondre à des interrogations provenant d'études sur le terrain. Ensuite, il est clair qu'une meilleure connaissance des facteurs intrinsèques est nécessaire pour pouvoir tirer tout le profit des observations sur le terrain. Cette constatation est liée à la deuxième difficulté posée par les arvicolinés qui fait l'objet de la partie suivante.

Secundo, l'étude des populations et surtout des espèces qui ne produisent pas de cycles, ainsi que des espèces peu connues devrait se révéler riche d'enseignements (Tamarin 1977, Ostfeld & Tamarin 1986, Jannett 1990, Zwicker 1990, Paradis 1995). Elle pourrait permettre entre autres de fixer l'importance respective des facteurs intrinsèques et extrinsèques. Il est intéressant de signaler que l'on commence à appliquer la même analyse que chez les arvicolinés pour les cycles présents chez d'autres groupes zoologiques, tel que le lagopède d'Ecosse, *Lagopus lagopus scoticus* (Matthiopoulos et al. 1998).

Tertio, au-delà de la mise en garde contre l'application aux lemmings des hypothèses valables pour les campagnols, certains auteurs conseillent la plus grande prudence avant d'appliquer au campagnol roussâtre, *C. glareolus*, les hypothèses testées sur un *Microtus* (Ylönen et al. 1990). En effet, la plupart des études ont été réalisées sur des *Microtus*, alors que *C. glareolus* diffère de ces derniers par son organisation sociale et aussi par sa dispersion (Viitala et al. 1994). Une explication générale demeure donc bien peu probable.

1.2. Organisation sociale

On divise l'organisation sociale des rongeurs en cinq grand types (Tableau 2). Toutefois, chez les campagnols dont le mode de vie cryptique rend difficile l'étude de la structure sociale, on restreint habituellement cette classification à trois types basés sur le comportement des deux sexes (Boonstra et al. 1993, Ostfeld & Heske 1993). Les campagnols peuvent être monogames, polygynes ou volages (traduction

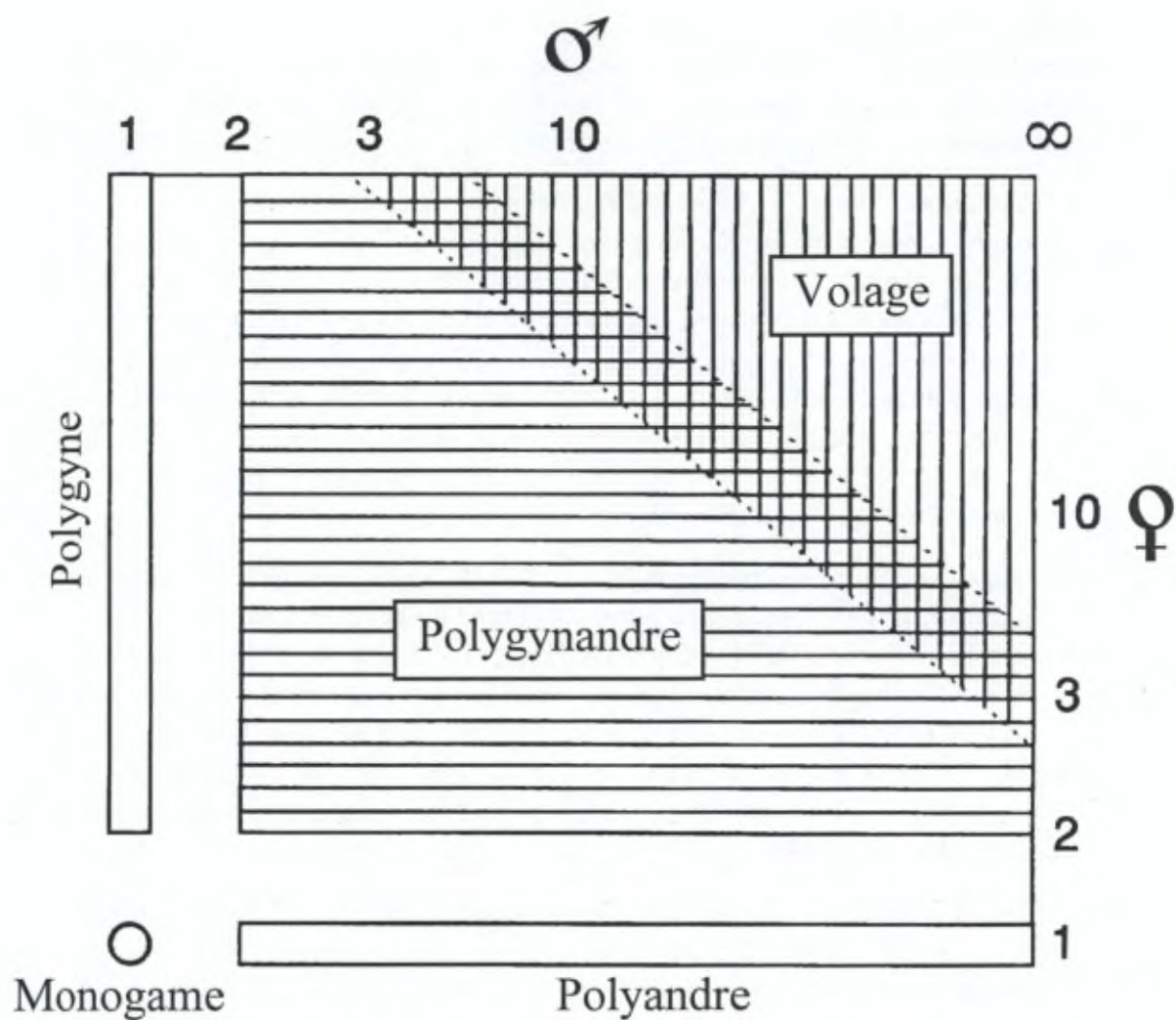


Fig. 6. Définitions des organisations sociales selon le nombre de partenaires sexuels qu'ont les individus des deux sexes. La distinction entre polygynandre et volage est nécessairement arbitraire et reste donc sans définition générale. D'après Lott (1991).

approximative de "promiscuous"). Si les deux premiers types correspondent à ceux de la classification plus détaillée du Tableau 2, le terme de volage peut s'appliquer dans la plupart des cas aux types 3, 4 et 5. En effet la distinction entre des animaux volages et la polygynandrie n'est pas claire (Lott 1991 et Fig. 6). Je ne fais donc pas la différence entre ces deux systèmes d'organisation sociale. Toutefois, je mentionnerai les rares cas avérés de polyandrie.

L'analyse qui suit tente de résumer les grands traits de l'organisation sociale des campagnols. Se voulant générale, elle sera forcément réductrice. Ainsi, les trois catégories principales ("1", "2" et "3-4-5" du Tableau 2), augmentées de la polyandrie, fourniront un niveau de précision bien suffisant vu le manque de connaissances précises pour de nombreuses espèces.

Les espèces monogames ("1") forment des couples stables, qui monopolisent la reproduction en inhibant les éventuels individus dans leur groupe, y compris leur progéniture si elle reste au nid. Les portées comportent peu d'individus et les deux parents participent aux soins des jeunes (Solomon 1993a). La monogamie est abondamment documentée chez *M. ochrogaster* le modèle du genre (Getz et al. 1993, Carter et al. 1995, Getz & Carter 1996, Tableau 3, page suivante), mais aussi chez *M. pinetorum* (FitzGerald & Madison 1983). Les mâles polygynes ("2"), quant à eux, vivent avec un harem de plusieurs femelles, groupées ou non, qu'ils gardent, comme on observe chez *M. xanthognathus* (Wolff & Lidicker 1980). Chaque femelle n'a en principe qu'un partenaire sexuel. Les campagnols volages ("3-4-5") changent souvent de partenaire(s) sans sembler en protéger l'accès. Les portées des espèces avec une telle organisation sociale comprennent de nombreux jeunes. C'est par exemple le cas chez *M. pennsylvanicus* (Madison 1980). Enfin, de la polyandrie est mentionnée chez *M. savii* et chez *M. pinetorum* (FitzGerald & Madison 1983, Salvioni 1988).

Comme on peut le constater par exemple chez cette dernière espèce (qui peut être monogame ou polyandre), à l'absence de données précises mentionnée plus haut, s'ajoute la variabilité intraspécifique (Lott 1991, Tableau 3). Celle-ci peut être due à (1) la densité (Jannett 1978a, Ylönen et al. 1988), (2) l'habitat, la nourriture et la prédation (Ylönen 1990) ou encore (3) la saison (Madison & Mc Shea 1987, Storey et al. 1994). Lors d'une unique étude, le modèle de la monogamie chez les campagnols, *M. ochrogaster*, présentait 50% de couples monogames, 27% de femelles solitaires et 23% de groupes avec plus d'un mâle et/ou plus d'une femelle (Getz & Hofmann 1986). Chez d'autres espèces, les trois organisations sociales ont été observées sous différentes conditions environnementales (Viitala & Pusenius 1990, Lambin & Krebs 1991). Enfin, chez *M. miurus*, les deux sexes sont territoriaux mais pas en même temps, contrairement aux espèces monogames. Les mâles le sont à haute densité de femelles en début de saison reproduction, alors que les femelles le sont à basse densité en fin de saison de reproduction lorsque la nourriture se fait rare (Batzli & Henttonen 1993).

Le Tableau 3 fournit donc les organisations sociales les plus courantes pour une série de campagnols. Toutefois je n'ai pu trouver d'informations assez précises sur la

Tableau 3. Organisations sociales des principales espèces de campagnols.

Espèce	Organisation sociale	Ali	Ter	Référence
<i>M. ochrogaster</i>	monogame (très rarement polygyne)	L	♂ ♀	Batzli & Cole (1979), Getz & Hofmann (1986)
<i>M. pinetorum</i>	monogame (parfois polyandre)	FG	♂ ♀	FitzGerald & Madison (1983), Madison (1984), Schadler (1990)
<i>M. multiplex</i>	monogame (rarement polygyne)	?	♂ ♀	Salvioni (1986, 1988)
<i>M. townsendii</i>	monogame (printemps), polygyne (été)	H	♂ ♀	Taitt & Krebs (1981), Lambin & Krebs (1991)
<i>M. savii</i>	polygyne / monogame / polyandre	?	♂ ♀	Salvioni (1986, 1988)
<i>M. californicus</i>	polygyne (monogame à basse densité)	H	♂	Batzli & Pitelka (1971), Lidicker (1980), Ostfeld (1986)
<i>M. xanthognathus</i>	polygyne	H	♂	Wolff & Johnson (1979), Wolff & Lidicker (1980)
<i>M. montanus</i>	polygyne (volage ?)	?	♂ ♀	Jannett (1978a, 1981b, 1982)
<i>M. agrestis</i>	volage (polygyne en été)	H	♂	Stenseth et al. (1977), Pusenius & Viitala (1993b), Nelson (1995)
<i>M. oeconomus</i>	volage (polygyne en été)	H	♂	Lambin et al. (1992), Gliwicz (1997)
<i>M. arvalis</i>	volage / polygyne	H	♀ (♂?)	Reichstein (1960), Boyce & Boyce (1988a)
<i>M. miurus</i>	volage	?	♂ / ♀	Batzli & Henttonen (1993)
<i>M. canicaudus</i>	volage	H	♂	Bond & Wolff (1999)
<i>M. breweri</i>	volage	H	♀	Rothstein & Tamarin (1977), Zwicker (1990)
<i>Arvicola terrestris</i>	volage (?)	H	♀ (?)	Stoddart (1970)
<i>M. pennsylvanicus</i>	volage	L	♀	Neal et al. (1973), Madison (1980)
<i>M. subterraneus</i>	volage	?	♀	Salvioni (1986, 1988)
<i>C. gapperi</i>	volage	FG	♀	Mihok (1979)
<i>C. glareolus</i>	volage	FG	♀	Bujalska (1990), Watts (1968)
<i>C. rufocanus</i>	volage	FG	♀	Kawata (1985), Ims (1987b)
<i>C. rutilus</i>	volage	FG	♀	Viitala & Hoffmeyer (1985)

Basé sur Ostfeld (1985a), Viitala & Hoffmeyer (1985), Bondrup-Nielsen & Ims (1990) et Ostfeld & Klosterman (1990). Ali = régime alimentaire prédominant (FG = fruits et graines, H = herbacées –souvent des monocotylédones, par exemple les graminacées–, L = plantes à feuille larges –“ forbs ” en anglais–), Ter = sexe qui est territorial envers les individus de son sexe, *M.* = *Microtus*, *C.* = *Clethrionomys*. “Volage” est la traduction de “promiscuous”. Les trois barres verticales délimitent le grand chevauchement des trois types principaux d’organisations sociales. Voir le texte pour les définitions.

structure sociale chez seulement 16 des 61 espèces décrites de *Microtus* (26%, cf. Annexe 1, page 166). De rares articles existent sur d'autres *Microtus* mais ils ne fournissent aucune donnée précise sur la ou les organisations sociales sur le terrain (par ex. German 1990, Jannett 1990, Zakharov 1998b et c, Landete-Castillejos et al. 2000). De même, trois espèces supplémentaires de *Clethrionomys* ainsi qu'une deuxième espèce d'*Arvicola* sont décrites par les taxonomistes mais font virtuellement l'objet d'aucune étude. De fait, les *Microtus* ont des organisations sociales plus variables que les *Clethrionomys*, tous volages (Viitala & Pusenius 1990).

Le Tableau 3 inclut également le régime alimentaire et le(s) sexe(s) qui défend(ent) un territoire (contre les individus de même sexe pendant la saison de reproduction). Ces données sont précieuses pour disposer d'une vue la plus globale possible des modes de vie des arvicolinés. En effet, le type de ressources alimentaires exerce une influence sur la territorialité. En premier lieu, la distribution des femelles dépend de la disponibilité de la nourriture qu'elles cherchent à maximiser pour l'élevage de leurs progéniture. Ensuite, cette distribution des femelles conditionne à son tour la répartition des mâles, qui cherchent, eux, à avoir un accès privilégié à un maximum de femelles (Ostfeld 1985a, 1990).

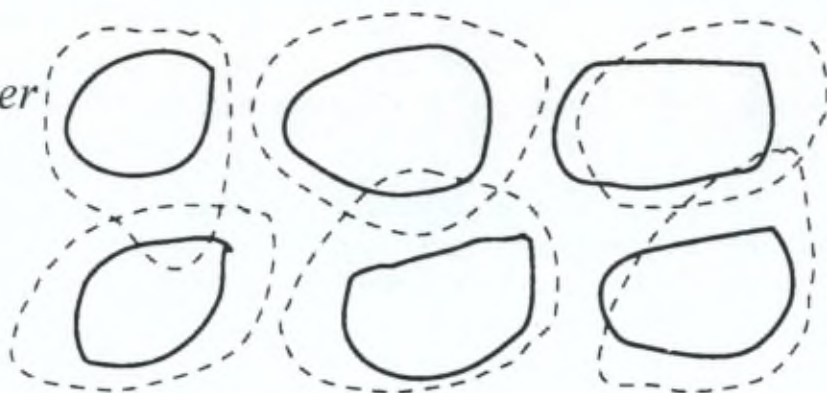
Cette hypothèse explique assez mal la monogamie. En tous cas, les données ne collent pas avec la théorie qui ne prévoit une territorialité des mâles uniquement si les femelles sont largement dispersées et ont une reproduction synchrone (ce qui empêche à un mâle d'avoir accès à plusieurs femelles reproductrices, Ims 1987c, Ostfeld 1990, Fig. 7, page suivante).

Toutefois pour les deux autres organisations sociales, l'hypothèse se révèle intéressante. Ainsi, la nourriture à distribution et à croissance continues, comme les herbes, produit des femelles non territoriales, souvent en groupe et se reproduisant de manière synchrone. Les mâles ont alors un intérêt à être territoriaux afin de se réserver un accès à plusieurs femelles, comme chez *M. californicus*. Les cas de *M. breweri* et d'*Arvicola terrestris* sont particuliers, ils mangent des herbes mais les femelles, et non les mâles, sont territoriales. Non seulement on dispose de peu d'informations sur leur système social, mais de plus, le premier vit sur les plages et a été étudié sur une île isolée, et le second est confiné le long des rivières dans des espaces vitaux très allongés.

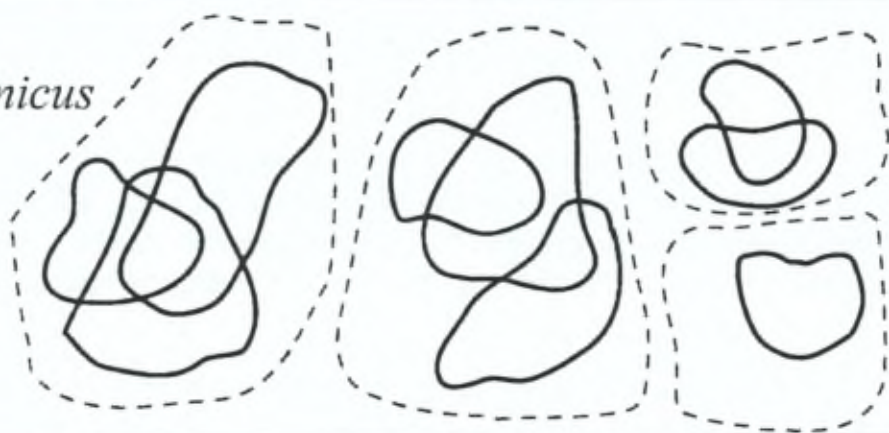
Des ressources alimentaires concentrées en zones ("patch") et à faible renouvellement, comme les fruits, graines et plantes à larges feuilles ("forbs"), permettent une défense de la nourriture par les femelles qui sont donc territoriales, régulièrement espacées et à reproduction asynchrone. Un tel espacement empêche les mâles d'avoir un contrôle complet sur plusieurs femelles; c'est le cas des *Clethrionomys* qui sont volages.

Cette vue est générale et la réalité est loin d'être aussi facile à résumer. Toutefois, c'est une approche intéressante pour essayer d'expliquer les différentes organisations sociales entre espèces.

Type
M. ochrogaster



Type
M. californicus



Type
Clethrionomys

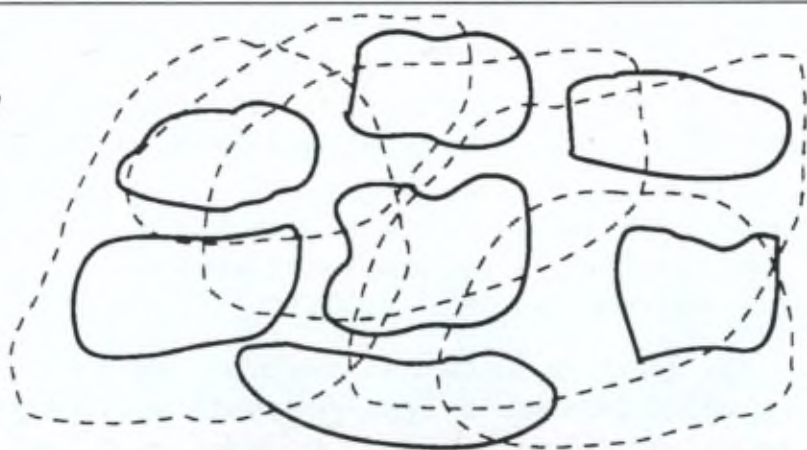


Fig. 7. Représentation schématique des trois types principaux d'organisations sociales chez les campagnols, avec leur espèce(s)-type(s), respectivement, monogame, polygyne et volage. L'espace vital des femelles est en ligne continue, celui des mâles en pointillé. *M.* = *Microtus*. On peut comprendre qu'à basse densité, *M. californicus* tend vers la monogamie. D'après Ostfeld (1990).

L'analyse du Tableau 3 indique que les deux sexes sont territoriaux chez les cinq espèces principalement monogames ; chez une sixième espèce la monogamie existe mais reste rare et sans lien fort entre les membres d'un couple (Lidicker 1980). Chez *M. montanus*, les mâles et les femelles sont territoriaux mais n'ont pratiquement pas de contact entre eux (Jannett 1981b, McGuire & Novak 1986). Et comme dit plus haut, chez *M. miurus*, les deux sexes ne sont pas territoriaux au même moment (Batzli & Henttonen 1993). Chez les dix espèces qui sont parfois polygynes, au moins le mâle est territorial et s'assure ainsi un accès privilégié à plusieurs femelles. Les femelles de la plupart de ces espèces sont d'ailleurs regroupées. Enfin, chez 11 des 14 espèces qui peuvent être volages, les femelles sont territoriales (mais peuvent parfois vivre en groupe) et les mâles partagent leur espace vital avec plusieurs autres mâles tout en recouvrant celui de nombreuses femelles (Viitala & Pusenius 1990).

On peut constater que non seulement la variabilité intraspécifique est loin d'être négligeable mais qu'en plus les catégories ne sont pas rigides. Par exemple, chez des espèces qui peuvent être volages, les femelles peuvent être solitaires (*Clethrionomys spp.*) ou groupées (*M. arvalis*). La biologie des arvicolinés recèle encore de nombreux aspects à éclaircir. Cette étude cherche à préciser ce point chez *M. arvalis* qui est décrit dans la partie suivante. On peut dès à présent dire que les données à son sujet sont souvent contradictoires. Certains auteurs décrivent les mâles comme territoriaux (Frank 1953, Reichstein 1960, Viitala & Hoffmeyer 1985), d'autres observent des femelles territoriales (Boyce & Boyce 1988c).

(a)



(b)



Fig. 8. (a) Un campagnol des champs (photo S. Heise). (b) Un nouveau-né du campagnol des champs de 3 jours d'âge, il mesure approximativement 3 cm de long (photo G. Leclercq).

2. L'espèce étudiée : *Microtus arvalis*

2.1. Généralités

Un campagnol des champs adulte mesure entre 7 et 11 cm de long sans la queue de 3 à 4 cm (Fig. 8a). Il pèse de 14 à 35 g avec un dimorphisme sexuel en faveur des mâles. Le poids moyen dans les populations naturelles est de 23 g (Adamczewska-Andrzejewska et al. 1981, Pelikán 1982). L'identification de *M. arvalis* se fait à partir de la première molaire inférieure pour le genre et de la deuxième molaire supérieure qui exclut *M. agrestis*, une espèce sympatrique morphologiquement très proche (Frechkop 1958, Libois 1975).

Le campagnol des champs est présent dans l'entièreté de l'Europe à l'exception de la Fenno-Scandie, des plaines méditerranéennes, des Balkans et de la plupart des Îles Britanniques. Les populations qui sont présentes aux Orcades (Orkneys) et à Guernesey (Guernsey) se sont différenciées en deux sous-espèces de formes légèrement différentes (*M. arvalis orcadensis* et *M. arvalis sarnius*, Berry & Rose 1975). Les limites orientales de la distribution de l'espèce atteignent l'ouest de la Mer Noire et de l'Oural. Les *M. arvalis* décrits autrefois plus à l'est sont considérés depuis 1992 comme deux nouvelles espèces, *M. obscurus* et *M. rossiaemeridionalis* (Berger & Dobroruka 1987, voir Annexe 1).

Le campagnol des champs est fouisseur mais possède peu d'adaptations à son mode de vie souterrain, par exemple ses lobes d'oreilles sont légèrement réduits mais il ne possède pas d'incisives surdimensionnées ou de pattes fouisseuses. *M. arvalis* vit principalement en milieux herbacés tels que jachères, champs cultivés, clairières herbeuses, prairies ou même pâturages (de Jonge & Dienske 1979, Libois 1984). Les prairies constituent un habitat de faible qualité pour d'autres espèces de campagnols mais pas pour *M. arvalis* (Paradis & Croset 1995). Cela est probablement dû à la construction de terriers étendus qui compensent l'absence d'abris naturels. Ces constructions possèdent de profonds refuges (voir page 28) pouvant éventuellement fournir une bonne résistance aux pratiques agricoles. Comme dit plus haut, cette espèce provoque d'ailleurs régulièrement des dégâts dans son habitat (Frank 1953, Jobsen 1988, Butet & Leroux 1994, Fig. 9).

En fait, plus que d'autres campagnols, tel que son compétiteur *M. agrestis*, *M. arvalis* dépend étroitement de la possibilité de creuser des terriers (Myllymäki 1977). Ainsi, il est exclu des sols trop humides (Pelikán 1982) ou trop durs, qui empêchent la construction de galeries. Par exemple, les sols morainiques sont colonisés par *M. agrestis*. Les terriers abritent des groupes stables, qui comprennent au moins des femelles reproductrices, mais dont la composition exacte est peu connue et fait l'objet de ce travail de recherche (voir Point 2.2, page 28). Un réseau de sentes diverge depuis les entrées d'un terrier et relie différents terriers entre-eux. Quand la végétation est assez haute, ces sentes peuvent former de véritables tunnels (Mackin-Rogalska 1979, Bernard & Nicolas 1982, Libois 1984, voir Point 2.3, page 31) qui

(a)



(b)



Fig. 9. Dégâts provoqués par le campagnol des champs dans le sud de la Belgique. Orifices de terriers et sentes aux alentours en fin de période de reproduction – septembre 1997– (Photos : (a) S. Heise, (b) ACTA et INRA).

fournissent probablement une protection contre la détection par les prédateurs et surtout contre les contraintes du milieu (Getz 1965).

Le rythme d'activité de *M. arvalis* semble être variable et dépendre de nombreux facteurs qui restent assez flous, le principal étant la saison (Hoogenboom et al. 1984, Halle & Lehmann 1987). Ce campagnol est plus actif de jour que de nuit, surtout en hiver, avec des pics d'activité au crépuscule et à l'aube (Lehmann & Sommersberg 1980, Blumenberg 1986, Fig. 10). A cela s'ajoute un cycle polyphasique et régulier de 2 à 3 heures lié à la recherche de nourriture (Frank 1954a, Daan & Slopsema 1978, Salvioni 1986, Berger & Dobroruka 1987). Ces phases sont synchrones entre les membres d'un groupe, ce qui réduirait ainsi le risque individuel de prédation (Gerkema & Verhulst 1990, Gerkema et al. 1993).

Le campagnol des champs se nourrit principalement des parties vertes des plantes herbacées et d'épis de céréales, mais aussi parfois de racines ou d'écorce (Bernard & Nicolas 1982, Hoogenboom et al. 1984). Il peut exceptionnellement manger insectes ou limaces (Dalimier 1955).

Pendant l'hiver, les populations diminuent fortement en nombre et compteraient alors plus de mâles que de femelles. Au cours de la saison de reproduction, la tendance s'inverserait et la proportion de femelles pourrait atteindre 70% (Adamczewska-Andrzejewska 1981, Bujalska 1981, Nabaglo 1981, Pelikán 1982).

La saison de reproduction s'étend normalement de mars à octobre mais peut continuer en hiver si une épaisse couche de neige recouvre les terriers. Il en est de même lors d'hivers doux (Gromov & Polyakov 1992). Le type d'ovulation n'est pas bien connu. L'ovulation était décrite comme spontanée (Hasler 1975) mais paraît plutôt être induite par le mâle (Nubbemeyer 1999) principalement de façon mécanique, semble-t-il. La durée de la gestation varie en moyenne de 19 à 21 jours. Une portée comporte habituellement de trois à six jeunes, avec de rares maxima de huit jeunes dans les populations naturelles et de dix en laboratoire ; dans les deux conditions, la moyenne tourne autour de 5,5 (Pelikán 1982, Tkadlec & Zejda 1995). Les jeunes naissent nus et aveugles (Fig. 8b). Un œstrus post-partum d'un ou deux jours est probablement présent comme chez la plupart des représentants du genre *Microtus* (Hofmann & Getz 1986, Bronson 1999). Cette hypothèse sera vérifiée au Chapitre 4. Les juvéniles ouvrent les yeux vers l'âge de 9 jours ; ils commencent à sortir du terrier un jour plus tard et à se nourrir vers 12 jours (Boyce & Boyce 1988a). A partir de 14 jours, ils peuvent survivre en cas de décès de la mère et des femelles en dehors d'un groupe social peuvent devenir matures à cet âge (Boyce & Boyce 1988c). A population relativement constante, cette haute fertilité implique une importante rotation d'individus pendant la période de reproduction (jusqu'à 90% en un mois, Adamczewska-Andrzejewska & Nabaglo 1977). Pour terminer, on peut mentionner que *M. arvalis* peut être vecteur de l'échinococcose alvéolaire (due à *Echinococcus multilocularis*) dont le cycle passe par le renard (Delattre et al. 1991).

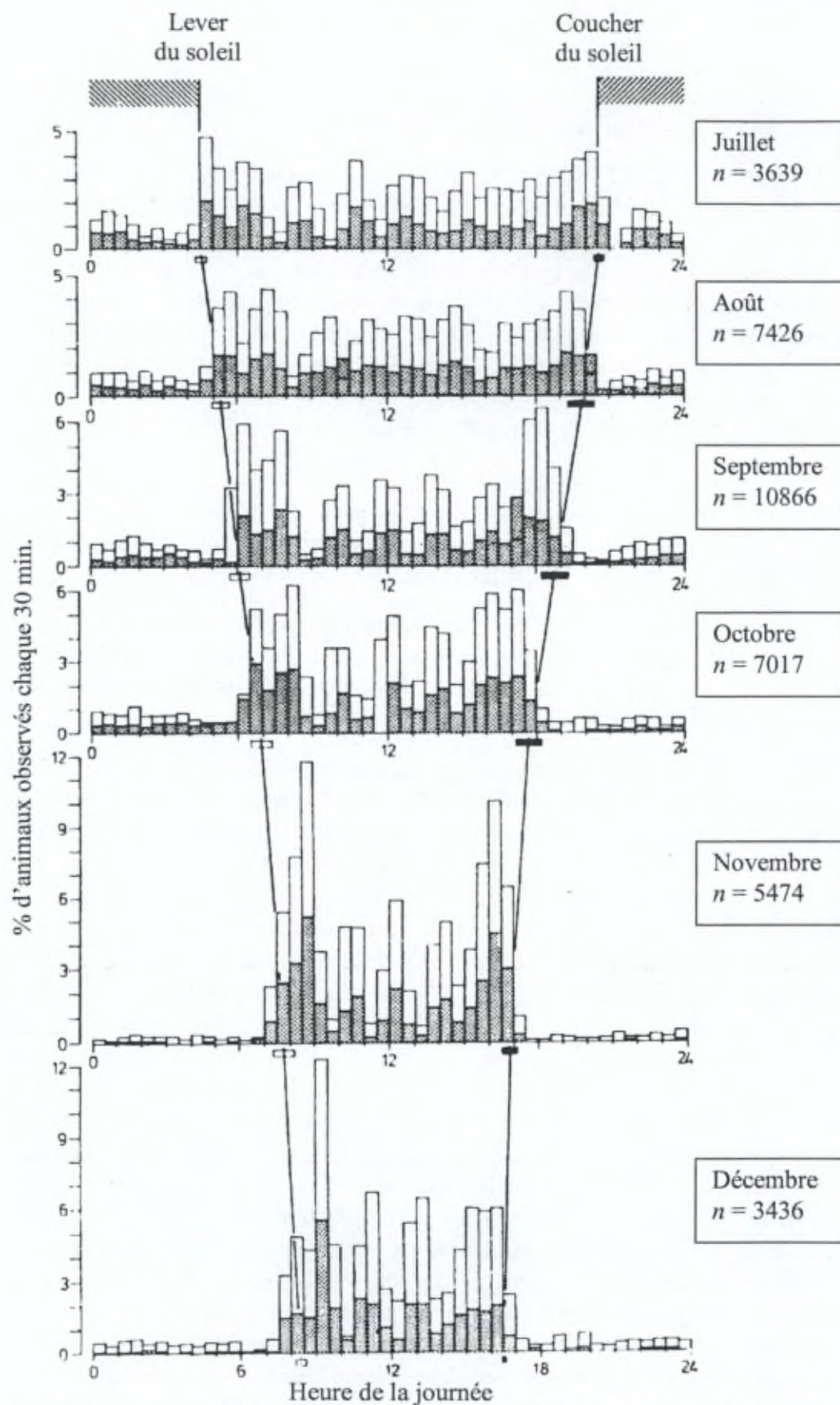


Fig. 10. Rythme d'activité d'une colonie de *M. arvalis* dans un enclos semi-naturel pendant six mois de l'année. L'activité est exprimée en pourcentage du nombre total d'individus observés par mois (n). Le grisé correspond aux campagnols observés à une station de nourrissage. D'après Lehmann & Sommersberg (1980).

Les expériences de ce travail s'intéressent aux relations intraspécifiques chez le campagnol des champs. En effet, ces relations présentent encore beaucoup de zones d'ombre et les liens qu'entretient cette espèce avec d'autres campagnols ont déjà été étudiés par Myllymäki (1977), Dienske (1979) et de Jonge (1980, 1983).

Trois aspects de *M. arvalis* sont cruciaux et peu connus ; ils font l'objet de ce doctorat. 1. Cette espèce construit de vastes terriers. 2. Les femelles peuvent se reproduire en groupes sociaux. 3. Ce campagnol forme des réseaux de sentes odorantes aux alentours de ses terriers.

2.2. Les deux premiers enjeux : terriers et groupes sociaux

a. *Présentation de la problématique*

Les deux premiers enjeux que présente l'étude du comportement du campagnol des champs sont intimement liés et ne peuvent être complètement séparés ni ici ni dans les expériences présentées aux chapitres suivants. Toutefois, au terme de ce travail, ils pourront être discutés séparément.

En réalité, on dispose de peu de données sur la structure et les occupants des terriers de *M. arvalis*. Les galeries atteignent une profondeur de 10 à 20 cm, avec des maxima relevés à 50 cm. Ces constructions sont complexes; elles contiennent des chambres de nidification de différents âges tapissées d'herbes sèches, des réserves de nourriture, des trous de ventilation et des tunnels aveugles remplis de déblai fin (Boyce & Boyce 1988c).

A haute et à basse densités de population, un tel terrier abrite un groupe de deux à six femelles reproductrices qui sont territoriales et qui restent sous terre à peu près 75% de leur temps (Boyce & Boyce 1988c). Ces terriers communautaires contiennent en moyenne cinq entrées avec des maxima atteignant 12 entrées (Liro 1974, Goszczynska & Goszczynski 1977, Mackin-Rogalska et al. 1986).

Les femelles ont un espace vital dépendant de divers facteurs mais qui recouvre en moyenne entre 175 et 350 m² (Myllymäki 1977, Malinowski & Nabaglo 1979). Toutefois, les femelles s'éloignent rarement à plus de 2 m d'une entrée de terrier ou de refuge. D'ailleurs, la taille de l'espace vital est en partie due à des excursions à une distance de 10 à 30 m du terrier qui durent en moyenne 15 min par jour. Ainsi les espaces vitaux de femelles de groupes différents se chevauchent partiellement bien que les animaux de différents groupes ne visitent pas les endroits communs en même temps (Boyce & Boyce 1988c).

Les femelles d'un groupe mettent bas de manière synchrone dans un nid commun. Les jeunes femelles groupées sont normalement matures autour de 27 jours. Elles sont fécondées peu après et creuseraient alors une nouvelle chambre, ce qui peut demander de quitter le terrier natal. On ne sait pas si, au terme d'une telle dispersion, elles nidifient en solitaire ou si elles peuvent reformer de nouveaux groupes (voir Chapitre 2). La philopatrie semble toutefois assez élevée (Boyce & Boyce 1988b, c).

En cas de haute densité de population sur un terrain qui se ne prête guère à la construction de vastes terriers, des femelles doivent émigrer des groupes sociaux. Elles nidifient alors seules à la base de buissons ou de rochers ou bien vivent dans de petits terriers creusés dans d'anciennes fourmilières (Boyce & Boyce 1988c). De tels terriers ne possèdent que deux entrées et une unique chambre. Ces émigrantes sont constituées non seulement de jeunes mais aussi de femelles adultes. Leur survie est moins bonne que celle des femelles groupées, protégées par un terrier étendu. Toutefois, les jeunes femelles qui naissent d'une mère isolée dans un petit terrier sont matures en moyenne à 14 jours ; elles dispersent plus tôt et plus loin que celles nées dans un groupe (Boyce & Boyce 1988a).

La dispersion des jeunes mâles ainsi que leur position dans la population une fois adultes sont inconnues. Ils quittent probablement assez vite le terrier natal. A l'âge adulte, ils seraient solitaires, auraient un espace vital plus grand que celui des femelles (entre 300 et 900 m², Myllymäki 1977) et visiteraient plusieurs groupes de femelles se trouvant sur leur espace vital, dans lesquels ils pourraient peut-être séjourner (Frank 1954a, Reichstein 1960, Mackin-Rogalska 1979, Chelkowska 1978). Ce travail précise au laboratoire cet aspect de la biologie du campagnol des champs (Chapitres 3 et 4). Toutefois, comme dit plus haut, les mâles pourraient parfois être territoriaux et alors les femelles ne le seraient pas (Frank 1953, Reichstein 1960, Viitala & Hoffmeyer 1985).

Certains auteurs parlent de "colonies" de terriers en décrivant *M. arvalis*. Il semblerait que des individus familiers vivent dans un ensemble de terriers, étalés sur plus ou moins 100 m² et connectés par des sentes en surface facilitant les échanges d'individus (Mackin-Rogalska 1979, Blumenberg 1986, Mackin-Rogalska et al. 1986). Sur deux mois de temps, de 4 à 20 campagnols occuperaient les terriers d'une "colonie" mais parfois alternativement (Mackin-Rogalska 1979). Les nombres élevés d'individus sont principalement dus à la présence de juvéniles. Au sein de ces "colonies", des paires de femelles (qui correspondent peut-être aux "groupes" de Boyce & Boyce, décrits plus haut) mais aussi des paires d'une femelle et d'un mâle pourraient former une relation stable au point d'émigrer ensemble (Blumenberg 1986). Les femelles contrôlèrent plus de terriers que les mâles mais changeraient moins souvent de colonie. En conclusion, il semble clair que *M. arvalis* est une espèce grégaire qui peut, toutefois, se montrer très agressive envers des conspécifiques ou des hétérospécifiques (de Jonge 1983). Son organisation sociale est décrite comme volage mais correspond peut-être plus à la polygynie. De plus, des paires male-femelle semblent parfois exister. Une étude au laboratoire avec des variables précisément contrôlées est réductrice mais peut permettre de faire la part des choses dans ces données souvent contradictoires comme l'illustrent les deux points suivants.

b. Les terriers

L'importance cruciale des terriers dans la structure sociale de *M. arvalis* est attestée par divers auteurs. Une hypothèse, testée chez *M. pinetorum*, dit qu'une

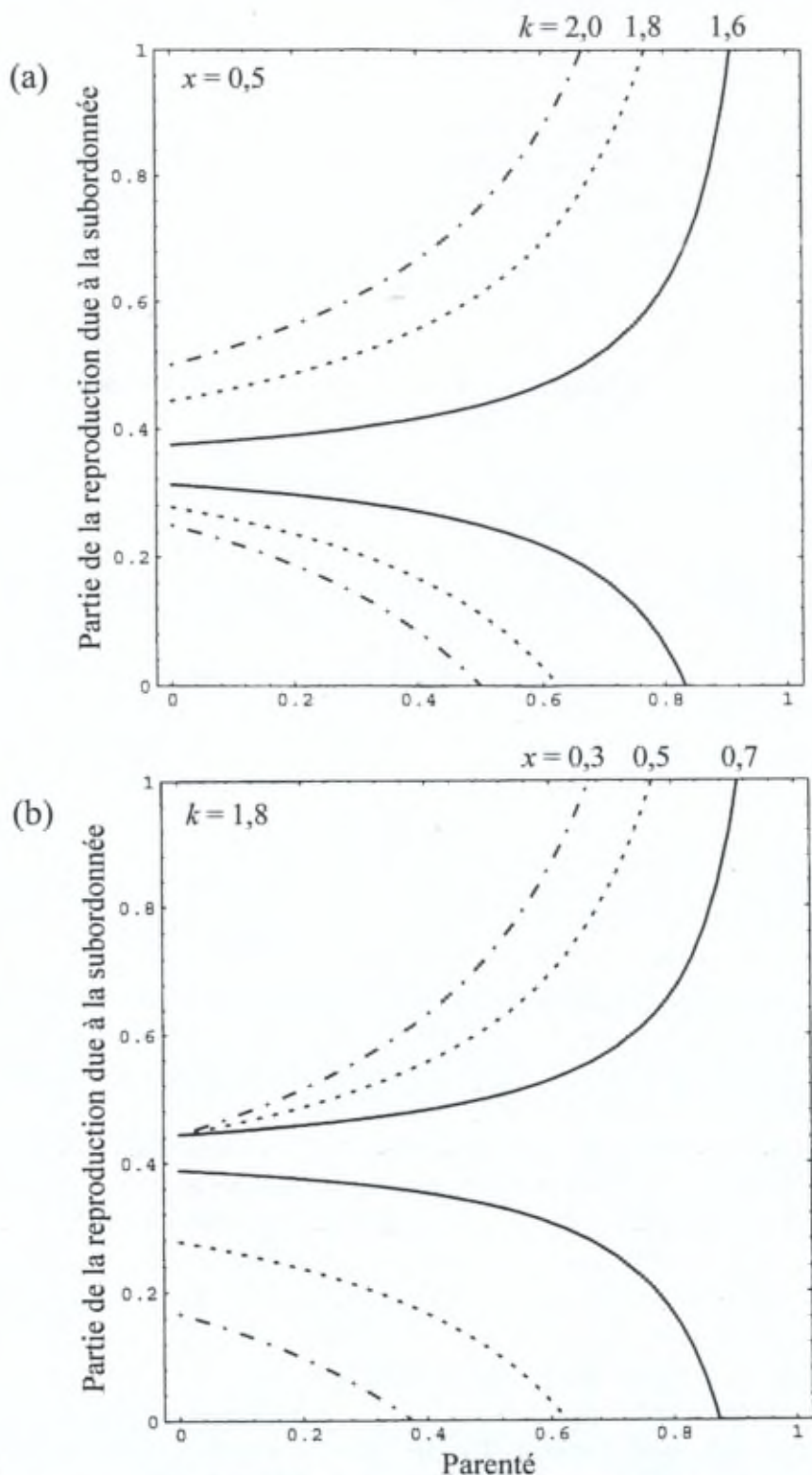


Fig. 11. Parties minimale et maximale de reproduction directe qu'une subordonnée pourrait acquérir dans une paire stable en fonction du degré de parenté entre la dominante et la subordonnée. Trois limites sont données dans chaque graphe. En (a), elles dépendent de k , la productivité de l'association comparée à celle d'une femelle reproductrice isolée (--- 2,0; 1,8 et — 1,6) avec, x , le succès reproducteur d'une subordonnée qui disperse pour se reproduire indépendamment, fixé à 0,5. En (b), les trois limites dépendent du succès reproducteur, x (--- 0,3 ; 0,5 et — 0,7) et la productivité de l'association, k , est fixée à 1,8. D'après Johnstone (2000).

coopération dans le soin des jeunes, dont profitent les femelles d'un terrier communautaire, aurait évolué à partir d'un retard dans la dispersion dû au manque de terriers libres et au coût élevé pour en creuser de nouveau (Powell & Fried 1992). Boyce & Boyce (1988a), quant à eux, proposent que l'utilisation de terriers comme défense contre la prédation ait pu conduire à la formation de groupes sociaux permettant de profiter de grandes structures qui facilitent l'évitement des prédateurs. De plus, Boyce & Boyce (1988a, c) ont aussi démontré que les groupes de femelles possédant un vaste terrier étaient les seuls à survivre à un déclin drastique de population. Les terriers représentent clairement un facteur clé dans le comportement social de cette espèce et toutes les expériences que j'ai réalisées mettant en jeu plus d'un animal devaient, selon moi, posséder une telle structure. La première étape de ce travail (Chapitre 2) est donc l'étude des groupes sociaux de *M. arvalis* en présence d'un terrier modifiable. Cela permet d'évaluer l'interaction entre composition sociale et complexité des terriers (voir Objectifs, page 32). Les conclusions sur la structure de tels terriers ont permis, entre autres, d'utiliser lors des expériences suivantes des terriers artificiels qui présentent l'avantage d'avoir une structure contrôlée et constante au fil des différentes expériences.

c. Les groupes sociaux

Comme conclu à la fin du Point (a) ci-dessus, aucune certitude ne se dégage des données partielles sur l'organisation sociale des campagnols des champs. Les mâles sont probablement volages mais les groupements de femelles suggèrent la présence de polygynie (Tableau 3, page 23). La gestation est courte et chaque portée comporte de nombreux juvéniles qui sont rapidement matures, contrairement à ce qui est observé chez les espèces monogames. Cependant, la cohabitation des femelles n'est sûrement pas une situation obligatoire. Comme signalé page 29, on trouve en effet, en période de forte densité en milieu naturel, de nombreuses femelles solitaires (Boyce & Boyce 1988c). Dans ces dernières conditions, la position des mâles dans la population est totalement inconnue. Il reste en outre à comprendre les raisons de cette variabilité. Des groupes familiaux sont observés chez les espèces monogames (voir Tableau 3) et au moins chez *M. montanus* (Jannett 1978a). Cependant, chez ces espèces, seule la mère fondatrice se reproduit, alors que chez *M. arvalis* toutes les femelles d'un groupe le font et de manière synchrone (Boyce & Boyce 1988c). Selon la théorie du biais reproducteur ("reproductive skew", voir revue de Johnstone 2000, Fig. 11), une double reproduction dans une paire stable de femelles pourrait être due à un faible lien de parenté entre les cohabitantes. Il est bon de signaler que la Fig. 11 donne des valeurs extrêmes de certaines versions de la théorie. Les prédictions les plus modernes sont plus réalistes et n'impliquent pas plus de la moitié de la reproduction directe pour la subordonnée⁸. Cette hypothèse est discutée au

⁸ Le terme "subordonnée" se rapporte à la reproduction et n'implique pas spécialement d'intolérance sociale entre femelles. Ce sont principalement les dominantes qui ont la capacité de contrôler la reproduction des subordonnées, par phéromones par exemple. La relation peut être due à l'âge des femelles. Les versions plus modernes de la théorie ajoutent un facteur, la compétitivité de la subordonnée par rapport à la dominante.

Chapitre 4. La partie centrale de ce doctorat (Chapitres 3 et 4) étudie donc la reproduction de différents groupes sociaux (voir Objectifs).

2.3. Le troisième enjeu : le marquage odorant des sentes

Ce travail se termine par l'étude du marquage odorant chez cette espèce. Un tel marquage est en effet très visible en laboratoire, entre autres lors des expériences du Chapitre 4. En dehors de sa possible importance dans le maintien de la structure sociale, le marquage odorant a certainement une fonction dans la défense du territoire, qui est primordial pour la reproduction (Chapitre 5), mais il est probablement aussi essentiel dans l'orientation spatiale lors des phases de recherche de nourriture (Chapitre 6).

A propos de l'orientation spatiale, tout comme les galeries d'un terrier, les sentes forment un réseau, et de tels réseaux ne possèdent pratiquement que des embranchements à trois voies (en Y). Cette constatation a inspiré la mise au point d'un dispositif pour l'étude des mécanismes d'orientation spatiale chez cette espèce : un labyrinthe régulier d'embranchements à trois voies. En effet, les réseaux de pistes peuvent simplifier le déplacement dans un large espace, servant en quelque sorte de plan physique (Jamon 1994). On peut de plus supposer qu'une espèce fouisseuse doit posséder une bonne orientation spatiale, peut-être olfactive, pour deux raisons. Tout d'abord, elle doit pouvoir se retrouver dans les réseaux de ses galeries souterraines obscures. Ensuite, il est probable qu'elle doive pouvoir connaître la direction générale lors du creusement d'une nouvelle galerie, par exemple pour ne pas rejoindre un réseau d'un groupe territorial voisin (Thinus-Blanc 1996). Pour les rongeurs dont la recherche de nourriture est souterraine, tels *Arvicola terrestris* ou les rats-taupes *Heterocephalus glaber*, *Geomys spp.* ou *Spalax spp.*, il est en outre important de ne pas retourner vers une zone déjà explorée vu le coût énergétique du creusement (Andersen 1988). Toutefois, le campagnol des champs se déplace aussi en terrain ouvert où la vision peut être utilisée, comme le fait *C. gapperi* qui peut repérer à distance les endroits boisés (Gillis & Nams 1998). Le dernier chapitre teste donc l'importance de ces deux modes d'orientation (olfaction et vision) chez le campagnol des champs.

3. Objectifs de cette étude

Ce travail de laboratoire cherche principalement à préciser le comportement social du campagnol des champs. Plus particulièrement, il s'intéresse à la formation et à la stabilité des groupes de femelles reproductrices, dont la composition est inconnue. Toutefois, ses objectifs sont triples.

1. En premier lieu, cette thèse étudie le creusement d'un nouveau terrier chez des femelles groupées ou non et chez des mâles solitaires dans le but de comprendre l'installation des campagnols des champs à l'issue d'une dispersion et de voir si une coopération dans le fouissage peut être mise en évidence entre deux femelles apparentées. Cette première partie vise aussi à déterminer quelles sont les interactions sociales entre deux voisins non apparentés de même sexe possédant chacun leur propre terrier en vue de tester l'éventualité de la formation de paires sociales chez les femelles et l'influence, sur les terriers, de différentes relations sociales –chez deux mâles et chez deux femelles– (Chapitre 2).

2. Après l'étude des comportements suivant la dispersion, ce travail analyse l'organisation sociale et la reproduction de paires de femelles apparentées ou non vivant dans un terrier de forme standard. Le but de cette deuxième partie est de déterminer quel type de femelles groupées peuvent se reproduire collectivement comme observé dans la nature. Plus précisément, ces expériences s'attachent à définir le rôle de la parenté et de la familiarité, mais aussi celui de l'âge, dans ce problème. Un premier chapitre teste si deux femelles non apparentées peuvent former un groupe et être fécondées, un deuxième chapitre étudie les différences entre des groupes de femelles apparentées ou non. Un autre objectif de cette partie est de préciser le rôle social du mâle face à de tels groupes (Chapitres 3 et 4).

3. Enfin, ce doctorat se termine par l'étude d'un autre facteur essentiel chez les groupes de *M. arvalis*, le marquage odorant formant des réseaux de "pistes" rayonnant depuis les entrées des terriers. Le premier but de cette troisième partie est d'évaluer la dynamique temporelle et spatiale des marques odorantes déposées le long de voies de déplacement privilégiées. Elle étudie aussi l'influence mutuelle entre un voisin de même sexe et le marquage. Enfin, elle cherche à préciser le mode principal d'orientation dans un labyrinthe régulier marqué de telles traces odorantes (Chapitres 5 et 6).

En résumé, ces trois objectifs principaux sont répartis sur cinq chapitres de résultats qui étudient :

1. le creusement des terriers et les interactions entre voisins de même sexe (Ch. 2) ;
2. la cohabitation de deux femelles non apparentées rencontrant un mâle (Ch. 3),
la reproduction de paires de femelles apparentées ou non (Ch. 4) ;
3. le marquage odorant et les interactions entre voisins de même sexe (Ch. 5),
l'orientation spatiale en milieu complexe (Ch. 6).

Remarques sur le format des articles

Pour plus de facilité, les références aux travaux de cette thèse citées dans les articles sont éditées de manière à se rapporter aux chapitres de ce volume. De même, la bibliographie individuelle de ces articles est laissée afin de donner une vue complète et indépendante de chaque article, qui peut ainsi être extrait de la thèse. Toutefois, les références d'une même année pour un ou des auteurs identiques ont été modifiées pour correspondre à la bibliographie générale en fin de volume (sauf pour le Chapitre 2 qui est en format définitif). Ceci évite que de mêmes références soient indiquées sous différents intitulés. De plus cela permet de librement se rapporter aux deux listes bibliographiques. Mis à part cela, le format des trois premiers articles correspond à celui des revues auxquelles ils ont été soumis. Ainsi, de légères disparités peuvent être notées entre eux.

Chapitre deux

Fouissage dans différents environnements sociaux

Visita Interiora Terræ Rectificando Invenies Occultum Lapidem.

*(Descends dans les entrailles de la terre ;
en rectifiant, tu découvriras la pierre cachée)*

ANONYME (XIII^{ème} s.).

BURROWING BY COMMON VOLES (*MICROTUS ARVALIS*) IN VARIOUS SOCIAL ENVIRONMENTS

by

ALEXANDRE DOBLY¹⁾ and FRANCINE M. ROZENFELD²⁾

(Behavioural Biology of Mammals, C.P. 160/12, Free University of Brussels, Avenue
F. Roosevelt, 50, B-1050 Bruxelles, Belgium)

(Acc. 13-VII-2000)

Summary

Female common voles live in groups in large burrows whereas males are probably solitary and promiscuous. At high population density, when burrows become a limiting factor, some females are forced to emigrate from their group. To investigate whether these emigrants could share new common burrows with unrelated neighbours, we analysed in the laboratory burrowing and social behaviour in dyads of unrelated wild females before and during their cohabitation. They were compared to wild male dyads.

In solitary voles, no sexual difference in burrowing pattern was observed but females built a burrow more quickly than males. In both sexes, the first encounters happened in one of the burrow and were of aggressive nature; during them intruders used burrowing during offensive approaches. While males displayed hierarchy and nested for themselves, females rapidly became friendly and nested together. They reshaped their burrows in response to social nesting and had more complex burrows than solitary females or intolerant males. We may conclude that in common voles at least unrelated non breeding females may contribute to the formation of social groups.

To investigate whether, within a matriarchal group, females may co-operate with their own daughters in building a new common burrow, we analysed burrowing behaviour in dyads comprising either an experienced wild mother with one of her naïve daughters or two naïve familiar daughters. No co-operative behaviour could be detected but experience in burrowing speeded up the building. The results strongly suggest that, within a short time, young females may improve their burrowing.

¹⁾ Corresponding author; e-mail address: adobly@ulb.ac.be

²⁾ This work was supported by the F.N.R.S. (Fonds National de la Recherche Scientifique). A. Dobly benefited from a F.R.I.A. (Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture) PhD studentship. We thank F. De Jaegere, G. Leclercq and two anonymous referees for stimulating suggestions as well as D. Dejonghe for the verification of the manuscript.

Introduction

In Europe, common voles are known to display high annual and multi-annual population fluctuations (Frank, 1953). During winter, non breeding common voles live in large groups, of mixed ages and sex (Chelkowska, 1978). In spring, individuals migrate from these groups to suitable fields where an appropriate food supply allows a rapid increase in the density of local populations. From summer to autumn, individuals disperse in adjacent fields (Frank, 1953). At high population density, they may become a major agricultural pest (Jobsen, 1988).

Ecological data (Frank, 1954; Boyce & Boyce, 1988a, b) indicate that common voles' social organisation is based on the territoriality of grouped breeding females. Most reproducing females live in exclusive groups of 2 to 6 (median: 2) and share large burrow systems with several nests and food storage chambers, with interconnecting tunnels and 2 to 14 entrances connected by surface runways (Liro, 1974; Goszczynska & Goszczynski, 1977; Boyce & Boyce, 1988b). At low population density, most grouped females breed synchronously.

The integration of breeding males in female groups is poorly known. As their home ranges extensively overlap those of several females (Reichstein, 1960), they are probably promiscuous. For some authors (Mackin-Rogalska, 1979; Blumenberg, 1986), males remain with females on a long-term basis but for Boyce & Boyce (1988a) they seem to visit females only for the short period of fertilisation and to nest solitarily in small burrows.

Experiment 1: Behaviour of dyads of unrelated voles before and during social cohabitation

Introduction

The dispersion behaviour of common voles is poorly known. Young males emigrate from their natal group presumably before sexual maturity whereas young and old females do so at high density probably because of the limited size of the burrows (Mackin-Rogalska *et al.*, 1986; Boyce & Boyce, 1988b). These emigrants either disperse far away or nest near their natal territory and reproduce solitarily in small burrows that cannot be extended because the soil is less suitable.

Dispersal in a remote suitable habitat raises the question on the origin of grouped females. Do dispersing animals (1) settle alone or with close relatives in new burrows, (2) settle into new groups with other unrelated emigrant females, or (3) join already established groups? It seems that both related and unrelated individuals may contribute to group formation (Chelkowska, 1978; Blumenberg, 1986). Since breeding females are known to behave aggressively towards unfamiliar conspecifics (de Jonge, 1983), the latter hypothesis makes the assumption that most groups of unrelated females stem from initially familiar neighbours.

The present laboratory work tested these hypotheses indirectly by analysing social relations and burrowing behaviour within dyads of unrelated wild females that had been initially neighbours. The experiment was then extended to wild males to unravel any sexual difference. Indeed females seem to be the main diggers (Blumenberg, 1986). Moreover, as in other digging species the burrow is the main site of social interactions (Flannelly & Lore, 1977; Rozenfeld & Denoël, 1994), we may expect voles to reshape their burrows in response to their social organisation. Non pregnant females would be less aggressive than males, settle together in the same nesting area and reshape a common complex burrow. Males, on the contrary, would be intolerant and nest on their own.

Method

Subjects and experimental enclosures

All voles were wild adults caught in late autumn in southern Belgium. As they came from five distant places, they were presumed to be unrelated and unfamiliar individuals. After being treated against ecto-parasites (Bromocyclen, 15.1 g/l), voles were kept isolated for at least 30 days before testing in $36 \times 25 \times 15$ cm polycarbonate cages with peat as litter, soft paper as nesting material and a 20×4 cm PVC tube as refuge. Commercial rat, mouse and hamster pellets as well as water were provided *ad libitum* and supplemented with carrots or lettuce twice a week. Rearing and experiments were performed at a temperature of $17-20^{\circ}\text{C}$, with a relative humidity of 69-92% and a light cycle of 16L:8D, similar to spring conditions (dispersal season). Dim condition (set on at 17:30) implied two 60-W yellow bulbs; light condition, four 120-W white bulbs.

The observation pens were made of two contiguous enclosures as illustrated in Fig. 1. Each enclosure consisted of a foraging area (F) and a burrowing area (B), connected by a glass tube of 10×4 cm (T) considered as part of the burrowing area. Hereafter it will be called the tube.

The foraging area measured $60 \times 50 \times 50$ cm. Three of the walls, including the removable common partition (P), were aluminium sheets, the fourth being a glass window. The aluminium floor was lined with unprinted newspaper. Water (w) and food (f) were placed along the common partition (P). To make the animals come out of their burrows more

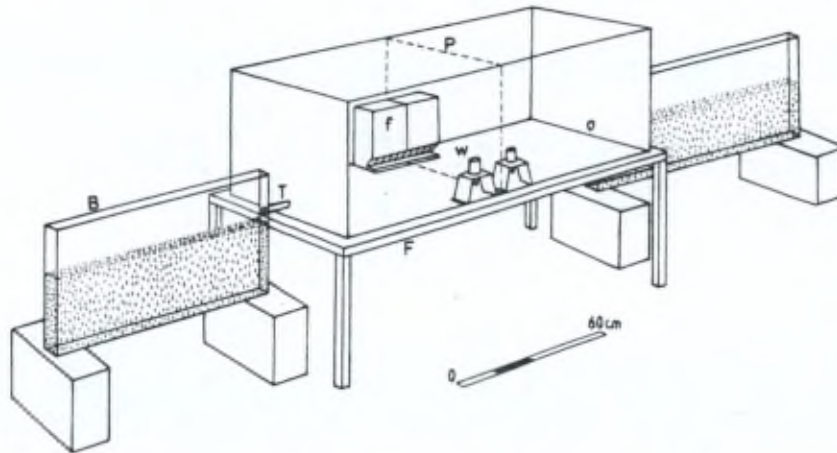


Fig. 1. Design of two contiguous experimental enclosures separated by a common partition (P). Each one includes a burrowing area (B, a vertical terrarium) connected through a glass tube (T) to a foraging area (F) containing water (w) and food in a trough (f). In experiment 2, two animals are put in a single enclosure.

frequently, pellets were provided in a trough from which they could not be taken away to be stored.

The burrowing area was a narrow terrarium, with two vertical glass walls (80 × 40 cm) through which underground behaviour could be observed. The 3-cm gap between the windows was filled with 25 cm of a tightly packed mixture of peat (5 L), water (2.5 L) and expanded clay beads (63 g = ~100 beads, 7 mm in diameter). These beads were used to retain humidity and to simulate a heterogeneous soil. The burrowing area was darkened with two black screens, except during observations.

Experimental procedure

As a notable difference in weight may influence the outcome of fights (Drickamer *et al.*, 1973; de Jonge, 1983), 24 hours before testing, voles were weighed to the nearest 0.05 g and matched so that the median weight difference was less than 6% for females and 2% for males. The voles were then individually marked by fur clipping. At the end of each experiment, voles were weighed again.

Each experiment lasted eight days (days 0 to 8) and was organised in two 4-day phases. (a) Neighbouring phase: Two unfamiliar voles of the same sex were transferred, with their refuge tube to either foraging area of two contiguous enclosures. The common partition, through which voles could only hear and smell each other, simulated the presence of a neighbour. The refuge tubes were removed when the voles entered the burrowing area for the first time. (b) Cohabitation phase: The common partition was removed, providing both voles with a common enlarged foraging area.

Nesting material (20 strips of unprinted newspaper (20 × 2 cm) and 2.5 g of cotton wool) was introduced into the foraging area 24 hours after the beginning of an experiment in order to keep voles from building a surface nest before burrowing.

Six dyads of females (F + F) and six dyads of males (M + M) were used in this first experiment. As a control, the burrows were compared with those dug by five other dyads of females (F//F), kept for eight days in contiguous enclosures without removing the common partition.

Data recording and analyses

All manipulations were carried out at 10:30 and subsequent observations ended at most at 17:30. On day 0, we video recorded the first 20 min of burrowing. We analysed with our own designed software the number of grooming sessions and of crossings through the tube as well as the frequency and the duration of four burrowing behaviour: digging (pulling out compact soil with incisors or with alternate movements of front legs and throwing the loosened soil away by kicking), kicking (while moving, accumulating loosened soil under the belly with brief alternate movements of front legs and getting rid of it by striking it backwards with both hind feet), heading (pushing peat forwards with the muzzle), burying (burying itself under the loosened earth and moving the soil with shoulders).

On day 4, after the two pens had been merged, we video recorded the exploration of the foreign area and the first 20 min of physical encounter. On day 7, as voles interacted far less frequently, we manually recorded social and non social behaviour during 280 min.

For the social behaviour, the number of agonistic behaviour and huddling was analysed. Only those behavioural elements that have not been identified in previous rodent studies (Grant & Mackintosh, 1963; Colvin, 1973; Rozenfeld & Denoël, 1994) are defined here. Eight types of agonistic acts were observed and, according to Bowen & Brooks (1978), five of them were considered as positive ones: offensive approach, attack with and without biting, chase and fighting; the other three were regarded as negative: flight, retreat and freezing (staying motionless in response to the approach of an opponent). On day 4, a vole was regarded as aggressive if more than 50% of its agonistic acts were positive. On day 7, any dominance was assessed according to Bowen & Brooks' index.

Three types of non social behaviour were analysed: duration of sniffing (nostrils within 1 cm) during exploration, number of crossings through the tube and burrowing (the four acts previously described were pooled). On day 7, the spacing behaviour was also estimated by recording the number of times each animal stayed for more than 10 min in the foraging area and in each burrowing area.

The burrow complexity was estimated on days 1, 4, 7 and 8 by the sum of the number of segments and chambers in a burrow (Meadows, 1991). A segment is an unbranched gallery linking intersections, dead-ends or exits. A chamber is a widened segment of gallery used as a resting place for at least 10 min. We considered that an elementary burrow existed when at least one gallery was excavated.

All statistical analyses performed were non parametric tests. When not otherwise noted, the tests are two-tailed. For independent variables, we used the Mann-Whitney *U*-test (called *U*-test). Chi-square test was used to compare aggression frequencies between sexes. For dependent variables, we used the Wilcoxon matched-pairs signed ranks test.

Results

1. Burrowing behaviour in solitary neighbouring voles

On day 0, once voles discovered the burrowing area, they immediately performed some digging mainly at the far end of the terrarium. Within 20 min

TABLE 1. *Behaviour of solitary females and males during the first 20 min of digging in experiment 1*

Behaviour	Median number [range]		Median duration in s [range]	
	Females	Males	Females	Males
Digging	113 [41-247]	80 [74-147]	1.4 [1.1-2.0]	1.6 [0.8-2.5]
Kicking	183 [24-304]	139 [110-284]	0.8 [0.5-0.9]	0.7 [0.5-1.0]
Heading	26 [4-42]	31 [15-39]	0.8 [0.4-1.4]	0.9 [0.7-1.3]
Burying	7 [1-32]	1 [0-18]	1.6 [0.4-4.2]	0.95 [0.6-2.1]
Total (Burrowing)	308 [138-398]	317 [205-460]	1.0 [0.4-4.2]	0.9 [0.5-2.5]
Crossing	8 [0-25]	< 24 [2-46]	—	—
Grooming	15 [5-27]	10 [6-31]	6.4 [3.3-15.2]	4.5 [2.8-16.5]

Median number and duration of behaviour performed by nine solitary females and seven males during the first 20 min of digging on day 0 in experiment 1. There is no sexual difference ("<" indicates a statistical tendency, Mann-Whitney U test, $p = 0.07$).

of burrowing, nine females out of 12 (75%) and seven males out of 12 (58%) had already dug an elementary burrow. As shown in Table 1, we found no significant sexual difference in burrowing behaviour (U -test, $N_1 \times N_2 = 63$, $U > 17$, $p > 0.20$).

On day 1, all females (including the 10 control females) except one (95%) had dug a burrow whereas only eight males out of 12 (67%) had done so; the other voles had only moved some soil. As it can be seen in Fig. 2, on day 1 females had built more complex burrows than males (U -test, $N_1 \times N_2 = 264$, $U = 66$, $p = 0.015$) but there was no difference any more on day 4 whereas one male had still no burrow.

The structure of burrows markedly varied from one animal to another, ranging from a single short gallery leading to a nest chamber to a complex network of galleries with two or more apertures. Some burrows included cycles that allowed an animal to come back to a given intersection without passing twice along the same gallery. Twenty-six burrows (79%) contained at least one central nesting chamber and two escape tunnels leading from the nest cavity to each end of the burrowing area. During the construction of their burrows, voles transported excavated soil from the burrowing area to the foraging area by heading. A crescent mound was formed in front of the tube. By continuously moving through this mound during foraging, the animals eventually made two paths leading to food and to water source.

EFFECT OF SOCIAL ENVIRONMENT ON VOLE'S BURROWING

1449

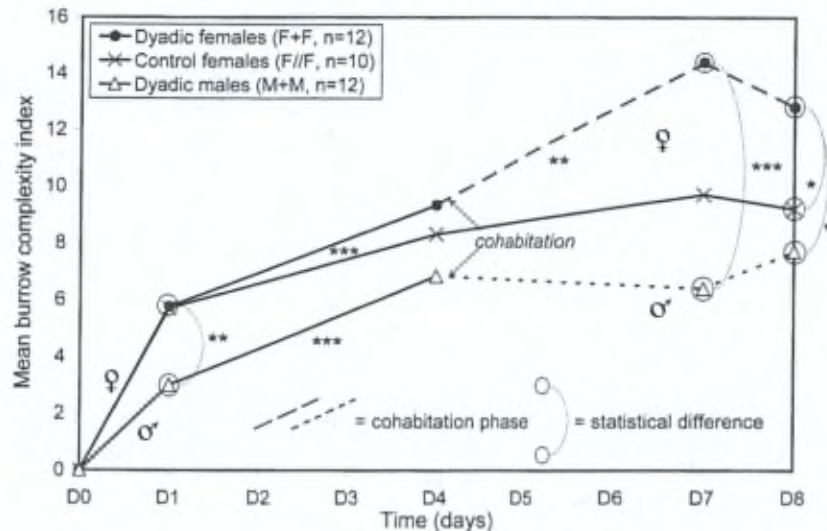


Fig. 2. Modification of the mean burrow complexity index (number of galleries and chambers in a burrow) built during experiment 1 by female dyads (F + F) and male dyad (M + M) during four days neighbouring followed by four days cohabitation (dotted lines). Control females remained in neighbouring during eight days (F//F). Wilcoxon and Mann-Whitney *U* tests were used (*: $p < 0.050$, **: $p < 0.025$, ***: $p < 0.010$).

2. Social behaviour and burrowing in cohabitating females (F + F)

On day 4, after the common partition had been removed, only one female in each dyad left her burrowing area before the first encounter, which occurred in the burrow of the other female. Before entering into her neighbour's burrow, the intruder sniffed at the mound in front of the tube (during 94 s [24-122]) and at the surface of the soil in the terrarium (51 s [9-237]). Then, she cautiously explored the different galleries until she detected the owner, which, by that time, remained motionless in her nest (freezing). After an aggressive interaction, five out of six residents chased the intruder out of her burrow. The intruder, however, repeatedly returned to the resident's burrow and retreated in response to the intolerance of the resident. During the 20 min of observation, the resident never left her burrow to pursue the invader or to escape (Table 2, crossing). In one dyad, females became friendly after 10 min of interaction without any positive aggression and huddled in the resident's nest. All residents but one were defensive (Fig. 3). During agonistic encounters, mainly intruders burrowed (Table 2).

From the next day (day 5) until the end of the experiments, all females behaved friendly and aggression completely disappeared. They shared the

1450

DOBLY & ROZENFELD

TABLE 2. *Non social behaviour during the first physical encounter and three days later in experiment 1*

First encounter (20 min, day 4)				Three days later (280 min, day 7)			
Females	Intruder	N = 6	Resident	'Intruder'	N = 6	'Resident'	
Burrowing	15.5 [0-37]	**	0.0 [0-15]	1.5 [0-3]		0.5 [0-3]	
Crossing	13.0 [3-35]	*	0.0 [0-1]	14.0 [4-33]		12.0 [0-24]	
Grooming	2.0 [0-4]	*	0.5 [0-2]	1.5 [0-6]		0.0 [0-6]	
Males	Intruder	N = 6	Resident	Dominant	N = 4	Subordinate	
Burrowing	18.0 [0-185]	**	0.0 [0-9]	3.5 [0-20]		1.0 [0-7]	
Crossing	22.0 [9-89]	*	0.0 [0-10]	31.0 [18-52]		9.0 [4-20]	
Grooming	1.0 [0-15]		2.5 [0-8]	2.5 [0-6]		1.0 [0-5]	

Median number of non social behaviour in female and male dyads of experiment 1 during the first physical encounter (day 4) and three days later (day 7). Intruder is the burrow invader on day 4. Resident is the owner of the invaded burrow on day 4. On day 7, males were grouped according to their social status (see Fig. 3). Wilcoxon test was used (*: $p < 0.050$, **: $p < 0.025$). The difference in burrowing is significant by grouping both sexes.

same nest and were often seen eating together. On day 7, females spent much of their time huddling in one of both burrows and very few burrowing episodes were observed. Five females were seen digging in their original burrow, two in the other burrow and one in both burrows. Both females spent as many long stays (> 10 min) in one than in the other burrow.

3. Social behaviour and burrowing in cohabitating males (M + M)

On day 4, in two dyads out of six, both animals came out of their burrow during the observation period, but the first male out was the future intruder. As in females, male intruders sniffed at the mound of their neighbour (18 s [0-71]) and at the surface of the burrowing area (45 s [0-97]). As in females, residents remained frozen in their nesting chamber until intruders came close to them. Contrary to the females, the male residents were the aggressive individuals (Fig. 3; Chi-square test, $\chi^2 = 4.2$, $df = 1$, $p < 0.05$). However, only two residents went out of their burrow. As in females, burrowing during an offensive approach was performed mainly by intruders. By pooling both sexes, the difference in burrowing is significant between resident and intruder (Wilcoxon test, $N = 12$, $p < 0.026$). In males, however, burrowing by the intruder often ended in widening a gallery or, in half the cases, the aperture of the chamber in which the resident was. The resident responded by fleeing

EFFECT OF SOCIAL ENVIRONMENT ON VOLE'S BURROWING

1451

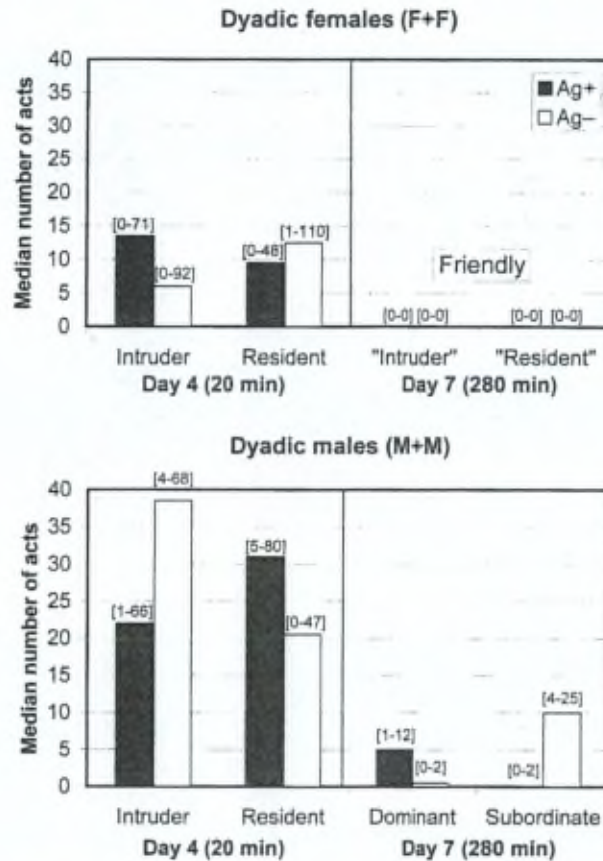


Fig. 3. Median number of positive and negative agonistic acts (Ag+ and Ag-) in female and male dyads (F + F and M + M) during the first physical encounter (day 4) and three days later (day 7). See Table 2 for the classification and the number of subjects. On day 4, intruders and residents showed an inverted pattern between both sexes.

away. Intruders entered or quit an area once per minute in median, which is more frequently than residents (Wilcoxon test, $N = 6$, $p < 0.05$, Table 2).

On day 7 (Fig. 3 and Table 2), direct aggression between males markedly decreased. A clear dominance-subordination relationship was established in five dyads out of six (one of them was stopped on day 6 due to too high aggression). In three dyads, the initial intruder became dominant. The two residents that became dominants were the only residents having left their burrow during the first encounter on day 4. In the sixth dyad, both males were friendly and nested together. Each male spent more time in his own

burrow than in the other burrow and dominants stayed more often in the subordinate's burrows than subordinates in the dominant's. Subordinates avoided contact with dominants by spending 23.7% of their long stays (> 10 min) in the common foraging area.

4. Complexity of burrows during cohabitation

As shown in Fig. 2, from day 4 to day 8, only the burrow complexity of F + F significantly increased (Wilcoxon test, one-tailed, $N = 12$, $p < 0.025$). On day 7, as we could expect, burrows were more complex in F + F than in M + M (U -test, one-tailed, $N_1 \times N_2 = 120$, $U = 21$, $p = 0.005$). Moreover, F + F had dug more chambers than M + M and than F//F (1.8 [SD = 0.9] vs 1.0 [SD = 0.8] and 1.1 [SD = 0.3], U -test, $N_1 \times N_2 = 120$, $U = 30$, $p = 0.032$ and 0.025). On day 8, F + F possessed more complex burrows than M + M and than F//F (U -test, one-tailed, $N_1 \times N_2 = 120$, $U = 32$ and 34 , $p = 0.035$ and 0.043).

5. Changes in body weight

Only M + M and F//F significantly lost weight during the experiment (Wilcoxon test, one-tailed, $N = 10$ and 7 , $p < 0.025$ and $p < 0.05$). The subordinate males lost 10.1% [-4.1-14.1] of their initial weight whereas dominants lost only 4.7% [3.4-8.1].

Discussion

Our data on the construction of a new burrow by solitary voles suggest no sexual difference except that, in the beginning, females appeared to be more prompt in burrowing than males. As females are known to be territorial (Boyce & Boyce, 1988b), they may be more motivated to dig a burrow rapidly than males who are supposed to be promiscuous and to spend much of their time visiting different female groups.

The analysis of social behaviour of dyadic voles shed some light on the proximal behavioural mechanism involved in (a) the defence against an intruder (b) the spacing between males and (c) the formation of new social groups in non breeding females.

(a) The cautious way in which a vole explores a burrow for the first time suggests that it detects its occupant either by the scent marks or by auditory cues. The resident reacted to an invasion of its burrow by a freezing

behaviour, until the invader was close to him. It probably detected the intruder by auditory cues. It is interesting that common voles adopt the same behaviour pattern in response to the silhouette of a kestrel (Gerkema & Verhulst, 1990) and, in the field, to the excavation of their burrow by a human observer (Boyce & Boyce, 1988b). In a natural burrow with a complex network of galleries, freezing is probably an efficient strategy to avoid harmful encounters with a potentially stronger competitor or to escape predators such as the weasel.

(b) Like in most studies, when two adult conspecifics met for the first time, they always interacted aggressively. However, as they were in their burrows, males and females acted quite differently. Resident males were far more aggressive than resident females. Some male invaders responded to this aggressiveness by burrowing and altering locally the structure of the resident's burrow. Digging associated to agonistic encounters has already been described in rodents but it was regarded as a displacement activity in animals tested in arena situations (Clarke, 1956; Grant & Mackintosh, 1963). In our semi-natural conditions, digging may have an aggressive aspect: It forces the resident to flee from its refuge. The friendship observed in one dyad of males could be explained by their younger age, as they were lighter than the other tested males, which drives to a tendency to aggregate (de Jonge, 1983).

(c) After a brief period of intolerance, females became friendly. Despite the fact that they had built their own burrow before interacting, they occupied both burrows but nested together in the same one. They reshaped their burrows by digging new galleries and in some cases by building a new chamber. These results support the hypothesis that groups of females may be constituted by related or neighbouring unrelated individuals. However in the presence of a male, these non-kin groups could break up because of hormonal changes, possible competition for some resources and the risk of taking care of unrelated pups. Our results may also suggest that even unrelated females could co-operate in reshaping their communal burrow. The next experiment was undertaken in order to investigate co-operation.

Experiment 2: Possible co-operation in burrowing between related females

The results on unrelated females made us test the hypothesis that, if any co-operation in burrowing exists in this species, we may expect to observe it

at least between kin females. We thus observed the burrowing behaviour of dyads composed of an experienced mother and one of her naive daughters (F-D) with the aim to detect any co-operation in building a new burrow. These dyads were compared with D-D dyads, composed of naive sisters and with solitary animals used in experiment 1 (neighbouring animals before their physical encounter and control females: F + F, M + M and F//F). We expected to observe some behavioural differences between these groups and, more specially, that the F-D dyads construct a more elaborate nesting place than the D-D.

Methods

In the ten F-D dyads, mothers were wild animals that had never been tested before. All young females were born in the laboratory from wild parents; they had been raised by their mothers only and were about 48 days old ($SD = 4.0$) when tested. The 11 D-D dyads (as well as all young that were not to be tested) were removed from their mother at 21 days. The sisters were kept together in a rearing cage with a refuge tube until testing. Other rearing conditions were the same as in experiment 1.

Each dyad was tested during eight days in an enclosure similar to one of the contiguous enclosures illustrated in Fig. 1, *i.e.* with only one foraging and one burrowing area. On day 0, the F-D and D-D dyads were transferred to the foraging area inside their refuge tube, which was removed as soon as both animals had discovered the burrowing area. Unlike in experiment 1, we recorded the burrowing behaviour of each female during the first four hours (from 13:30 to 17:30, *i.e.* at the end of the bright light period) by pooling the four behaviour described in experiment 1. In eight F-D dyads out of 10, we also analysed the modification of the burrow at 1-hour intervals during the next 16 hours (from 17:30 to 9:30, with the first recording beginning one hour after setting the dim light). For this long lasting record, we had to use a black and white time-lapse camera that unfortunately did not allow recognising each female individually at night. Among the 16 records, eight were made at night, *i.e.* during dim condition and eight others at 'daytime'. Moreover, during 10 min every hour, we also noted how many females were seen burrowing and where (at the surface of the soil or inside a gallery). On days 1, 4, 7 and 8, as in experiment 1, we estimated the complexity of burrows in both groups.

Results

1. First four hours of burrowing (on day 0)

In only four F-D out of ten, the first female to dig was the mother. During the 4-h observation, in eight (80%) F-D dyads and in six (54%) D-D dyads, both females were seen burrowing. In only two (20%) F-D dyads and three (27%) D-D dyads, both females were seen digging at the same moment but never at the same place. At the end of this period two distinct places of

EFFECT OF SOCIAL ENVIRONMENT ON VOLES' BURROWING 1455

burrowing were observed in five (50%) F-D dyads and in three (27%) D-D dyads. During this period, the females were never seen co-operating in digging. On the contrary, the presence of one female on the site of burrowing may interfere with the activity of the other.

2. Burrowing in mother-daughter dyads (F-D) during the next 16 hours

The first gallery was built by the F-D dyads, after a median time of 507 min [289-945 min], in the middle of the night. Burrowing behaviour was seen during 45% of observation sessions (58 out of 128) and was performed as frequently at night (in 26 sessions) as at daytime (32 sessions, Wilcoxon test, $N = 8$, $p > 0.05$). The light cycle had no influence on the digging place; as soon as a chamber was built 13% of their total burrowing activity was performed at the surface of the burrowing area both at night and at daytime.

In 34% of the burrowing observations ($N = 20$), both females were seen burrowing at the same time. Thus, on average, if each female dug as much as the other one, a female dug alone only 50% of the time. During nine sessions only and in six dyads out of eight, both females were seen burrowing at the same place. On three sessions only, we noticed co-operative behaviour

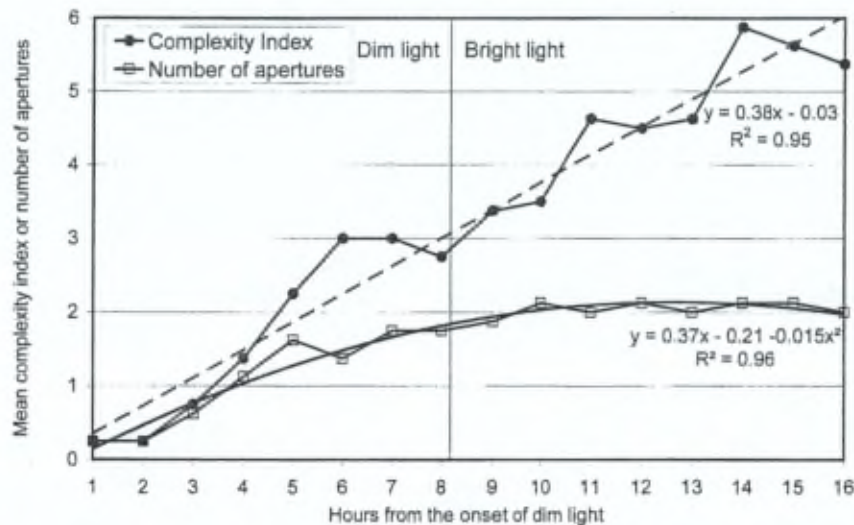


Fig. 4. Modification of mean complexity and number of apertures of mother-daughter burrows from experiment 2 (F-D, $N = 8$) during 16 h on day 0 (4 h after the beginning of the experiment). The first 8 h are under dim light, the following ones are under bright light. The complexity increased linearly whereas the number of apertures reached a maximum of 2.

between mother and daughter, one female removing the earth thrown by the other one.

The complexity of a burrow increased in a linear way (Spearman, one-tailed, $N = 16$, $r = 0.97$, $p < 0.001$, Fig. 4) whereas the number of apertures reached a maximum of 2.05 (SD = 1.11) 10 h after the onset of dim light.

3. Modification in time of the burrow complexity

On day 1, whereas all F-D dyads had built a burrow, three D-D dyads (27%) were still without one. In experiments 1, four solitary males (33%) had no burrow after 24 hours while 21 of solitary females (95%) had one. As we expected, the F-D burrows were more complex than those of D-D dyads (U -test, one-tailed, $N_1 \times N_2 = 110$, $U = 25$, $p = 0.017$, Fig. 5). These comparisons indicate that the greater burrow complexity in F-D may result from the association of the young with an experienced digger. However, F-D burrows, but also D-D burrows, had more chambers than solitary females' ones (1.5 (SD = 0.6) vs 1.1 (SD = 0.3), U -test, one-tailed, $N_1 \times N_2 = 210$

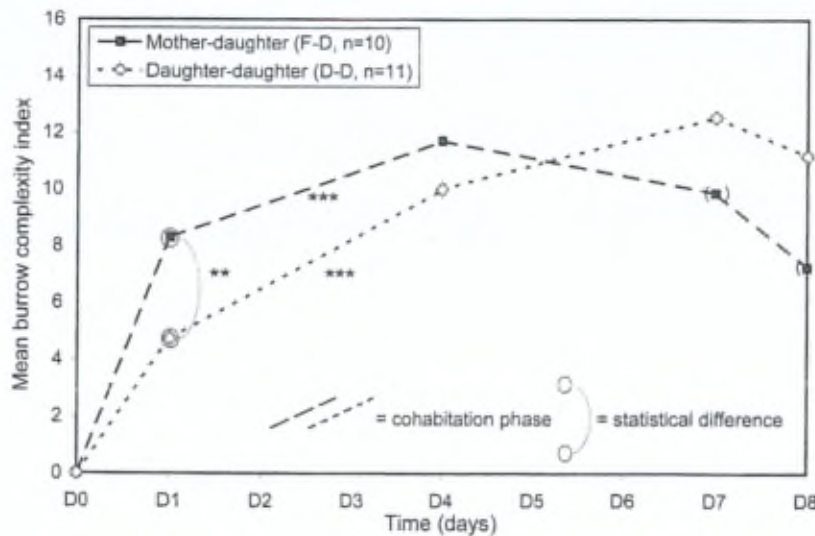


Fig. 5. Modification of mean burrow complexity (see Fig. 2) of mother-daughter (F-D) and daughter-daughter (D-D) dyads during eight days in experiment 2. As in Fig. 2, the cohabitation is in dotted lines. Wilcoxon and Mann-Whitney U tests were used (**: $p < 0.025$; ***: $p < 0.010$).

and 168, $U = 62$ and 60 , $p = 0.007$ and 0.034). The number of chambers in a burrow is thus related to the number of occupants.

In both groups, as in experiment 1, the complexity of the burrows increased significantly between day 1 and day 4 (Wilcoxon test, one-tailed, $N = 10$ and 11 , $p < 0.015$ and 0.005). On day 4, there was no more difference in the complexity of F-D and D-D burrows (U -test, one-tailed, $N_1 \times N_2 = 110$, $U = 40$, $p = 0.30$).

On day 7, however, in F-D dyads only, the complexity markedly decreased but the number of chambers remained constant. This reduction resulted from the merging or collapsing of some galleries, probably because of the limited size of the terrarium.

4. Changes in body weight

All females lost weight during the experiment, the difference being significant in mothers and in both sisters (Wilcoxon test, one-tailed, $N = 8$ and 11 , $p < 0.01$ and 0.025) but not in the daughters living with their mothers.

Discussion

During the initial phase of burrowing, mothers and daughters were as active at night as at daytime and the complexity of their burrows increased in a linear way while the number of apertures became constant after ten hours. They then essentially modify the internal structure. In the rather small and almost two-dimensional space of our terrarium, once an elementary burrow has been dug, any lengthening of a gallery increases the probability that it runs into another already existing one, with an increase in complexity. We can therefore hypothesise that the complexity increment for the building of a given length of gallery (*i.e.* a given energy expense by the animals) increases during the burrow's development. The linear modification of complexity should thus involve that the females diminish their effort in time.

Although females were seen digging at the same moment or alternatively, nothing in the behaviour of most females nor in the modification of their common burrow supports our hypothesis of co-operative or even co-ordinated burrowing in female common voles. On the other hand, in our first experiment, dyads of friendly females built two chambers in both burrows. In comparison with male burrows, we may conclude that the more complex structure of female burrows results from their reshaping in relation with the social nesting of the dwellers.

The present experiment also shows that after 24-hour digging, F-D dyads had built more complex burrows than D-D dyads. In a previous study on burrowing in both wild and laboratory rats, Boice (1977) found no such difference between burrows dug by adult or young. However the analysis was rather rough and subtle differences might therefore have been gone unnoticed. At least two hypotheses may explain our result: (a) an older female is simply more efficient in building a burrow than a young one or (b) a naive daughter may have learned to dig more efficiently from her experienced mother. After four days burrowing, the difference in the burrow complexity between F-D and D-D dyads disappeared. This fact suggests that, as in *Peromyscus polionotus* (Wolfe & Esher, 1977), inexperienced young may rapidly improve their performance simply by practice.

General discussion

A characteristic feature of the burrows of common voles in the field is that their openings, instead of being covered by a mound like those of the water vole (*Arvicola terrestris*) or the mole (*Talpa europaea*), are surrounded by several pathways running to foraging sites. The present study shows that during burrowing, common voles do accumulate excavated soil in front of their burrow but that, by repeatedly moving from their burrow to their food sources, they spread out this soil and form pathways similar to those observed in the field.

Our comparative study shows that, in all groups and whatever the social context, as soon as a vole discovered a burrowing area it reacted by some digging. Wolfe & Esher (1977) suggested that, in the old-field mouse, very early digging on the surface should be regarded rather as an exploratory or/and foraging behaviour than as a first step in the construction of a nesting place. We may conclude that digging may have different aspects in relation to the physical and social environment of a vole. In relation with its social context, digging appears as a classic burrowing pattern in new established friendly female groups whereas it has an aggressive aspect between intolerant males, leading to their spacing.

Our first experiment on the social behaviour of dyadic females is an indication that the territorial female groups, which have been described by ecologists, are not necessarily constituted by related females only.

We supposed that grouped females co-operate in building their common burrow. Co-operative burrowing in rodents has not been widely studied. Wolfe & Esher (1977), working on couples with new born old-field mice (*Peromyscus polionotus*) showed that 'male and female co-operated in the construction of the tunnel by digging alternately'. Co-ordination between individuals working jointly in excavating a tunnel was observed in rats (Flannelly & Lore, 1977) and in *Octodon degus* (Ebensperger & Bozinovic, 2000). In our second experiment on genetically related females, nothing in their behaviour may support the hypothesis of burrowing co-operation in female common voles. We may conclude that the greater complexity of the burrows built by cohabitating adult females (F + F) in the first experiment was the consequence of reshaping the existing burrows in response to social nesting.

In social groups, we may expect that all members participate in building or in reshaping their common burrow but without any apparent co-ordination. Communal burrowing activity may be particularly important when members of social groups are forced to emigrate as during agricultural activities. It may also explain that common voles rapidly colonise an available habitat (Frank, 1953; Delattre *et al.*, 1996).

Our data on the loss of body mass in young females dwelling without their mothers and on the structure of their burrows support two of the classical hypotheses on the advantages from living in groups put forward by several authors. Firstly, the physical benefit (Cotton & Griffiths, 1967; Madison, 1984) that young may gain from living with experienced adult females through a reduction in the cost of thermoregulation and a better water conservation. This advantage may also explain the fact that, in experiment 1, friendly unrelated adults did not lose weight during cohabitation whereas mothers did so in experiment 2. Secondly, the social learning (Laland & Plotkin, 1992) that may improve the burrowing of the young in reducing the energy requirements of building a burrow.

Unlike females, male common voles are very intolerant to each other. In our experimental enclosure, the strategy of a competitive male was to repeatedly invade the burrow of a less competitive male and to put the owner to flight. This strategy, however, had a high energy cost since both males lost weight. In such a social context, most males with low competitive ability would probably emigrate.

In conclusion, although our vertical terrarium is not comparable to natural surroundings, its design enabled us to gather some original data on the behaviour of common voles when discovering a new habitat, on the digging of their burrow and on their reactions to the invasion by a neighbour. These findings, in turn, shed some light on the spacing mechanisms in this species.

References

- Blumenberg, D. (1986). Telemetrische und endoskopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). — *Z. Angew. Zool.* 73, p. 301-344.
- Boice, R. (1977). Burrows of wild and albino rats: Effects of domestication, outdoor raising, age, experience, and maternal state. — *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91, p. 649-661.
- Bowen, D.W. & Brooks, R.J. (1978). Social organisation of confined male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill). — *Anim. Behav.* 26, p. 1126-1135.
- Boyce, C.C.K. & Boyce, J.L. (1988a). Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. — *J. Anim. Ecol.* 57, p. 711-722.
- & — (1988b). Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. — *J. Anim. Ecol.* 57, p. 737-754.
- Chelkowska, H. (1978). Variations in number and social factors in a population of field voles. — *Acta Theriol.* 23, p. 213-238.
- Clarke, J.R. (1956). The aggressive behaviour of the vole. — *Behaviour* 9, p. 1-23.
- Colvin, D.V. (1973). Agonistic behaviour in males of five species of voles *Microtus*. — *Anim. Behav.* 21, p. 471-480.
- Cotton, M.J. & Griffiths, D.A. (1967). Observations on temperature conditions in vole nests. — *J. Zool. Lond.* 153, p. 541-568.
- de Jonge, G. (1983). Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. — *Behaviour* 84, p. 1-73.
- Delattre P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quéré, J.-P. & Fichet, E. (1996). Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. — *Landscape Ecol.* 11, p. 279-288.
- Drickamer, L.C., Vandenberg, J.G. & Colby, D.R. (1973). Predictors of dominance in the male golden hamster (*Mesocricetus auratus*). — *Anim. Behav.* 21, p. 557-563.
- Ebensperger, L.A. & Bozinovic, F. (2000). Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47, p. 365-369.
- Flannelly, K. & Lore, R. (1977). Observations of the subterranean activity of domesticated and wild rats (*Rattus norvegicus*): A descriptive study. — *Psychol. Record* 2, p. 315-329.
- Frank, F. (1953). Zur Entstehung übernormaler populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). — *Zool. Jb., Abt. Syst.* 81, p. 610-624.
- (1954). Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Teil I: Gehegeversuche. — *Zool. Jb., Abt. Syst.* 82, p. 354-404.

EFFECT OF SOCIAL ENVIRONMENT ON VOLE'S BURROWING 1461

- Gerkema, M.P. & Verhulst, S. (1990). Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. — *Anim. Behav.* 40, p. 1169-1178.
- Goszczynska, W. & Goszczynski, J. (1977). Effect of the burrowing activities of the common vole and the mole on the soil and vegetation of the biocenose of cultivated fields. — *Acta Theriol.* 22, p. 181-190.
- Grant, E.C. & Mackintosh, J.H. (1963). A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. — *Behaviour* 21, p. 246-259.
- Jobsen, J.A. (1988). Plagues of *Microtus arvalis* in grassland areas in the Netherlands. — *EPPO Bull. (Oxford)* 18, p. 271-276.
- Laland, K.N. & Plotkin, H.C. (1992). Further experimental analysis of the social learning and transmission of foraging information amongst Norway rats. — *Behav. Processes* 27, p. 53-64.
- Liro, A. (1974). Renewal of burrows by the Common Vole as the indicator of its numbers. — *Acta Theriol.* 19, p. 259-272.
- Mackin-Rogalska, R. (1979). Elements of the spatial organisation of a Common Vole population. — *Acta Theriol.* 24, p. 171-199.
- , Adamczewska-Andrzejewska, K. & Nabaglo, L. (1986). Common vole numbers in relation to the utilization of burrow systems. — *Acta Theriol.* 31, p. 17-44.
- Madison, D.M. (1984). Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. — In: *Winter Ecology of Small Mammals* (J.F. Merritt, ed.), Carnegie Museum Natural History, Special publication 10, p. 267-274.
- Meadows, P.S. (1991). The environmental impact of burrows and burrowing animals—conclusions and a model. — *Symp. zool. Soc. Lond.* 63, p. 327-338.
- Reichstein, H. (1960). Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus (*Microtus arvalis*, Pall.). — *Z. Säugetierkd.* 25, p. 150-169.
- Rozenfeld, F.M. & Denoël, A. (1994). Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). — *J. Chem. Ecol.* 20, p. 803-813.
- Wolfe, J.L. & Esher, R.J. (1977). Burrowing behaviour of old-field mice (*Peromyscus polionotus*): A Laboratory investigation. — *Biol. Behav.* 2, p. 343-351.

Résumé

Les femelles du campagnol des champs vivent en groupes dans de grands terriers alors que les mâles sont probablement solitaires et volages. A haute densité de population, alors que les terriers deviennent un facteur limitant, certaines femelles sont forcées d'émigrer de leur groupe. Afin d'examiner si ces émigrantes peuvent partager un nouveau terrier commun avec des voisines non apparentées, nous avons analysé au laboratoire le fouissage et les comportements sociaux de dyades de femelles sauvages non apparentées avant et après leur cohabitation. Elles ont été comparées à des dyades de mâles sauvages.

Aucune différence sexuelle dans le mode de fouissage n'a été observée chez des campagnols solitaires mais les femelles ont construit un terrier plus vite que les mâles. Chez les deux sexes, les premières rencontres se sont passées dans un des terriers et ont été agressives; les intrus y ont utilisé du fouissage lors d'approches offensives. Alors que les mâles ont montré une hiérarchie et ont nidifié séparément, les femelles sont rapidement devenues

amicales et ont nidifié ensemble. Elles ont réorganisé leurs terriers en réponse à leur nidification sociale et ceux-ci sont devenus plus complexes que ceux de femelles solitaires ou de mâles intolérants. Nous pouvons conclure que, chez le campagnol des champs, au moins des femelles non apparentées et pas en reproduction peuvent contribuer à la formation de groupes sociaux.

Afin d'examiner si, au sein d'un groupe matriarcal, les femelles peuvent coopérer avec leurs propres filles pour construire un nouveau terrier commun, nous avons analysé le fouissage chez des dyades constituées soit d'une mère expérimentée sauvage avec une de ses filles naïves soit de deux filles familières naïves. Aucun comportement de coopération n'a pu être détecté mais l'expérience dans le fouissage a accéléré la construction. Les résultats suggèrent fortement qu'en peu de temps, les jeunes femelles peuvent améliorer leur fouissage.

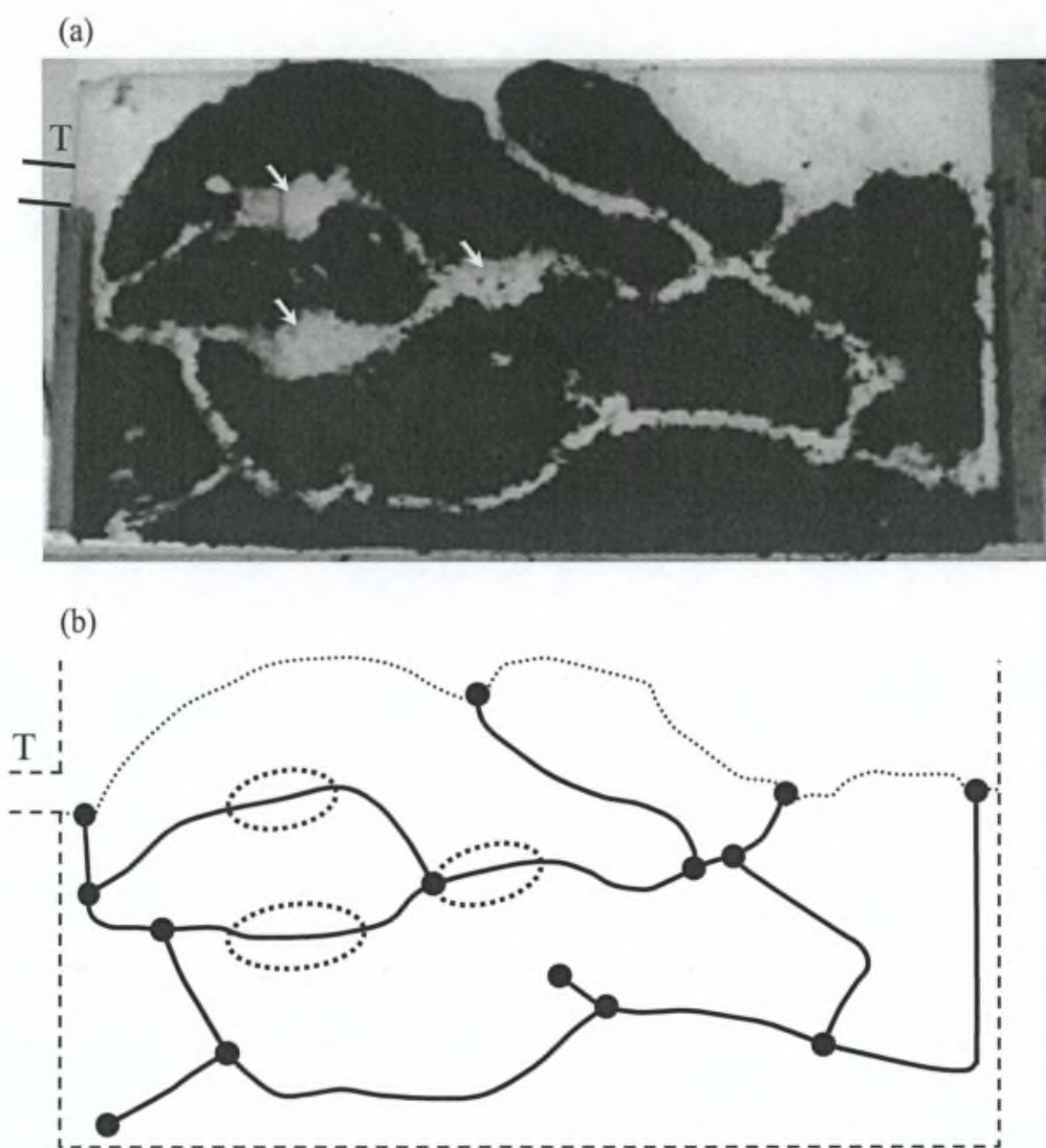


Fig. 6. Terrier creusé par deux femelles (une mère et sa fille) après 8 jours d'expérience. Le tube d'accès à l'enceinte se situe à gauche (T). (a) Photographie d'une vitrine ouverte avec les galeries mise en évidence. Les flèches indiquent les trois chambres présentes (photo A. Dobly), (b) schéma des 15 arêtes (lignes continues) et des 3 chambres (ellipses pointillées) du graphe de complexité 18 représentant le terrier ; les nœuds sont symbolisés par des disques noirs et la surface de tourbe par de fins pointillés.

Compléments et conclusions du chapitre

La Fig. 6 donne une idée de la structure d'un terrier de femelles en fin d'expérience et de la façon de mesurer sa complexité par la théorie des graphes (Airoidi 1985, 1992, Airoidi & de Werra 1993).

En outre, l'article de ce chapitre ne reprend pas une mesure complémentaire de l'activité de fouissage qui apporte toutefois des informations intéressantes. Il s'agit du pourcentage que constitue le poids sec de tourbe à l'extérieur de la vitrine en verre par rapport au poids sec de la totalité de la tourbe récoltée en fin d'expérience¹. Un haut pourcentage témoigne d'une grande activité d'excavation à travers le tube. La masse de sol excavé n'était pas significativement plus importante chez les femelles groupées que chez les mâles agressifs malgré la plus grande complexité des terriers de femelles. Cette absence de différence pourrait indiquer un important fouissage chez les mâles qui ont excavé beaucoup de tourbe à travers le tube mais sans augmenter la complexité du terrier. Cette constatation confirme la destruction de structures existantes par le fouissage des mâles agressifs.

De plus, les résultats principaux de ce chapitre permettent de penser que les femelles construisent ou modifient les terriers plus souvent que les mâles. De manière générale, cela pourrait être lié à l'extension ou au renouvellement de chambres de nidification nécessaires pour les mises bas régulières, mais cela pourrait aussi vouloir dire que les mâles ont moins souvent besoin de creuser un terrier et qu'ils pourraient vivre au sein des terriers de femelles. Cette question est posée lors des deux chapitres suivants. Toutefois, le reste de ce travail n'examinera plus des paires de mâles vu leur grande intolérance.

Comme annoncé dans l'Introduction, après avoir étudié le creusement d'un nouveau terrier sous différentes conditions sociales, dans les expériences suivantes je fournis directement un terrier aux animaux testés. Cela évite une modification constante de la structure où évoluent les animaux et renforce ainsi la standardisation des conditions expérimentales qui facilite la comparaison entre expériences. De plus, l'utilisation d'un terrier existant peut aisément s'apparenter à la récupération par des immigrants d'un terrier inoccupé.

En outre, deux femelles non apparentées mais familières semblent former des paires tolérantes du moins en l'absence d'activité sexuelle. La question principale qui sera posée au chapitre suivant est celle de la formation de paires de femelles non apparentées et non familières, vu que la familiarité est probablement le mécanisme de reconnaissance de la parentèle chez les femelles du campagnol des champs (Lambin & Mathers 1997).

¹ J'ai déterminé les poids en pesant au jour 8, puis en déshydratant pendant 21 jours à 60°C, six échantillons de 15 g de chaque sol (pesés avant et après à une précision de 0,01 g).

Chapitre trois

Compétition dans la reproduction entre deux femelles non apparentées et initialement non familières

*Place a dirty shirt or some rags in an open
pot or barrel containing a few grains of
wheat or some wheat bran, and in 21 days,
mice will appear. There will be adult males
and females present, and they will be
capable of mating and reproducing more
mice.*

Joannes Baptista VAN HELMONT
(1577(80)-1644).

Reproductive competition between two unrelated and initially unfamiliar females in common voles (*Microtus arvalis*)

ALEXANDRE DOBLY

Submitted to Ethology

Abstract

Female common voles breed in small groups. Their genetic relatedness remains unknown. This laboratory study examined the response of two unrelated and initially unfamiliar females to a foreign male in order to see whether they breed in a group. Before the male encounter, 70% of the females lived communally whereas the other 30% were solitary and showed a dominance hierarchy as evidenced by the flight of one of the females in presence of the other one even from her own burrow. The addition of odours from a foreign male during two days had no major impact on their social relationships. However, after four days of cohabitation with the male, only 33% of the females were still socially associated and lived with the male in a communal nest. In the other triads, only one female lived with the male and dominated the second female. Although all animals were then experimentally separated to avoid late abortion due to social stress or infanticide, in 89% of the dyads, only one female littered. This reproductive monopolisation happened in both tolerant and hierarchic dyads. In hierarchic dyads, the older but not the heavier females became dominant. In conclusion, two unrelated female common voles seem unable to both reproduce and remain grouped in captivity.

Introduction

Communal nesting of plural breeders, as defined by HAYES (2000), is frequent among some Muridae like *Mus musculus* (SAYLER & SALMON 1971) or *Microtus arvalis* (BOYCE & BOYCE 1988c). In other species this kind of communal nesting is less common (*M. pennsylvanicus*, MCSHEA & MADISON 1984; *M. californicus*, OSTFELD 1986; *Peromyscus* spp., WOLFF 1994) or non-existent (*Clethrionomys glareolus*, BONDRUP-NIELSEN & KARLSSON 1985; *P. californicus*, BUBERNICK ET AL. 1993). The populations of species with grouped breeding females may rapidly increase and reach high densities. In mice and possibly also in common voles, this high fertility could be partly due to communal pup rearing, e.g. by adoption in the case of the death of one mother, by better thermoregulation and by better nest defence against infanticide (MANNING ET AL. 1995; DOBSON ET AL. 2000).

It is not precisely known whether such groups are made up of related or unrelated females. However, in mice, females have difficulty discriminating between their own pups and foreign pups (SAYLER & SALMON 1971; MANNING ET AL. 1995), as it is probably the case in common voles (FRANK 1952; pers. obs.). Additionally,

some studies suggest that grouped females cannot prevent foreign juveniles from suckling (PACKER ET AL. 1992). As communal nursing is a usual consequence of communal nesting (MANNING ET AL. 1995), in the absence of specific advantages for communal nesting, kin selection predicts that breeding females would prefer to nest with genetically related females and so avoid caring for unrelated pups (KÖNIG 1994a). Indeed, kin associations were often associated with a higher reproductive success than those of non-sibling neighbours (KÖNIG 1994a; *C. glareolus*, MAPPE ET AL. 1995; *M. agrestis*, PUSENIUS ET AL. 1998).

Furthermore, it is known that solitary nesting is an efficient alternative breeding strategy in *M. arvalis*. At high density, when large burrows become a restricting factor, some females breed solitarily in less favourable sites, and produce more breeding daughters in the short term than grouped females partly because of the absence of pheromonal maturity inhibition outside groups and low cost of dispersion (BOYCE & BOYCE 1988a). Such inhibition in matriarchal groups was confirmed under laboratory conditions (HEISE & ROZENFELD 1999). Moreover, solitary breeding could have other advantages (e.g. no communal nursing among non-kin females, as well as diminished parasite and predator exposure, MADISON 1984).

Consequently, I might expect that breeding unrelated common vole females would not nest communally. To test this assumption, I studied the social behaviour of unrelated females before and during cohabitation with a foreign male inside complex enclosures where each animal possessed its own burrow and an individual foraging area. I tried to answer three questions. Would two unrelated and unfamiliar non-breeding females nest together or apart in the absence of a male? Does the introduction of male odours affect female grouping? What is the social place of adult males in the presence of a dyad of females?

Unrelated adult females of common voles may form tolerant pairs when they are non-breeding and familiar (DOBLY & ROZENFELD 2000, i.e. Chapter 2). However, this social tolerance may well be due mainly to the familiarity. Indeed, familiarity increases social preference in *M. arvalis* females (LAMBIN & MATHERS 1997) as well as in other rodents (GAVISH ET AL. 1984; FERKIN 1988; PAZ Y MIÑO & TANG-MARTÍNEZ 1999). As *M. arvalis* seems to be gregarious (DE JONGE 1983), I hypothesised that these non-breeding females would group together.

In a second phase of the study, as oestrus is induced, I tried to cause behavioural oestrus by giving the females male odours (NUBBEMEYER 1999). I expected that the odours would diminish the frequency of communal nesting of the females.

I then studied the reaction of the dyads to the presence of the male that had supplied the odours. Once these non-kin dyads probably became sexually receptive, in order to avoid rearing young together, I predicted that they would become socially intolerant and shun contact with one another. The housing conditions did not encourage communal nesting. The experiments were conducted at 18-21°C to preclude the need for co-operative thermoregulation (SAYLER & SALMON 1971) and

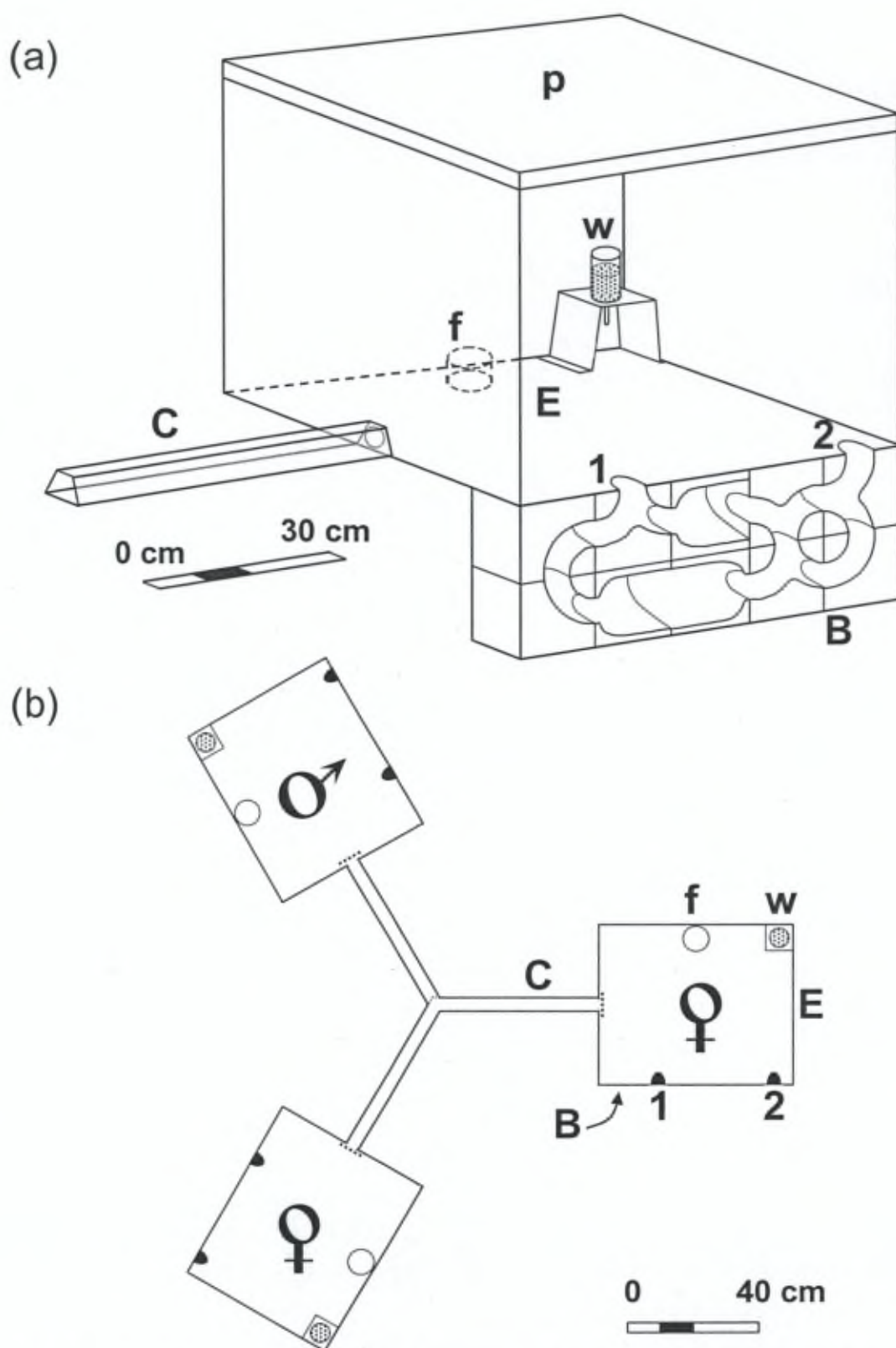


Fig. 1. Design of the aluminium enclosure (E) used for one animal (Fig. 1a). It comprised a water bottle (w), a bowl with food (f) and, behind a glass window, an artificial burrow (B) with two apertures (1 and 2). A 3 cm-thick polystyrene plate (p) covered the enclosure. A 50-cm corridor in wire-mesh (C) could connect together three enclosures (as shown in b). Four removable small plates (dashed lines in b) could close corridor accesses.

the absence of predators deprive the females of the advantage of safety in numbers (GERKEMA & VERHULST 1990). Finally, the presence of enough space for separation between individuals also enabled me to study the social place of the male in the presence of females. Few details are available about whether males reside in a breeding female's nest. BLUMENBERG (1986) found that males formed stable relationships with at least one female, whereas BOYCE & BOYCE (1988a) found that males nested solitarily and visited several groups of females within his home range.

Methods

Subjects

All animals were of the first to the fourth laboratory generation born from wild parents caught in eight distant places in southern Belgium. At 21 days old, 29 females and 19 males were isolated in polycarbonate cages ($36 \times 25 \times 15$ cm) containing 2 cm-high commercial wood sawdust, soft paper and a 20×4 cm polyvinyl chloride tube. The cages of breeding females comprised also a 10 cm-high flowerpot turned upside down with a opening in its side. Water and dry commercial pellets were available *ad lib.* and supplemented twice a week with carrots. At the beginning of the experiments, all females were aged 2–4 months but sexually naive. Males were 3–4 months old and had reproduced once six weeks before the experiment. Each animal was marked by fur clipping and used only once. The voles were weighed to the nearest 0.05 g before and after the experiments. Rearing and experiments were performed at room temperature ($18\text{--}21^\circ\text{C}$) and humidity (50–70%) under a photoperiod of 16L:8D. Dim conditions were yellow light and were set on from 17.30 hours to 1.30 hours.

Experimental enclosures

Each enclosure was constructed of aluminium ($60 \times 50 \times 50$ cm, Fig. 1a, E) except one of the 60 cm by 50 cm sides, which was composed of glass and extended 24 cm beneath the enclosure bottom to permit an artificial burrow behind a red filter (B). The burrow was constructed of ten beige-painted modules in plaster inspired from BARON & POTTIER (1977). It contained a small and a large chamber on two levels, its galleries formed a cycle, and there were two apertures in the enclosure (4×4 cm, 1 and 2). Each enclosure was connected to two other enclosures by a $50 \times 4 \times 4$ cm corridor in wire mesh with aluminium floor (C). A 3 cm-thick polystyrene plate (p) covered each enclosure making the enclosure darker than the corridors. Each enclosure contained a water bottle (w), a bowl regularly refilled with pellets (f) and 5 cm-long pieces of wool ($n = 60$).

Experimental procedure

The experiment (10 replicates) was designed to study the social behaviour of two unrelated females before and after cohabitation with a male. Each animal possessed its own enclosure. The three enclosures were at 120° from each other (Fig. 1b). At the onset of the experiment, the corridor access from each enclosure was closed by a small aluminium plate and only two of the three corridors were connected in the centre of the set-up.

Table 1. Median frequencies of the behaviour per female during 3 h in all observed female dyads.

Two unrelated females	5-day interaction			Male odours for 2 days				Male added for 4 days			
	Day 1	Day 4	^a	Day 5	^a	Day 6	^a	Day 7	^a	Day 8	Day 11
Non-social acts											
Crossing a burrow aperture	3 [0-29]	3 [0-14]	***	26 [5-36]	***	5 [0-16]	**	22 [2-40]	NS	14 [2-31]	13 [4-38]
Crossing a corridor aperture	0 [0-64]	1 [0-34]	***	18 [2-100]	**	8 [0-70]	***	33 [3-76]	***	12 [2-30]	18 [2-45]
Distant sniffing (> 10 cm)	0 [0-1]	0 [0-1]	***	4 [1-10]	***	1 [0-2]	**	2 [0-5]	**	0 [0-2]	0 [0-2]
Close sniffing (of substrate)	0 [0-1]	0 [0-2]	***	19 [2-31]	***	1 [0-4]	***	4 [2-12]	***	0 [0-1]	1 [0-3]
Social acts											
Sniffing of one another	0 [0-5]	0 [0-2]	*	1 [0-25]	NS	0 [0-4]	*	2 [0-11]	*	0 [0-8]	0 [0-3]
Aggression among females	0 [0-23]	0 [0-2]	NS	0 [0-11]	NS	0 [0-5]	NS	1 [0-7]	NS	4 [0-6]	4 [0-18]
Aggression toward the male	—	—		—		—		9 [0-31]	***	1 [0-53]	0 [0-3]
<i>n</i> (of observed dyads)	10	10		8		10		8		10	8

^a comparisons between two adjacent days, one-tailed Wilcoxon test, $n = 8$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.025$, ***: $p < 0.01$.
 Experiment began on day 0. There was no significant difference either between days 1 and 4 or between days 8 and 11.

All manipulations were performed at 11.00 hours. The experiment involved four phases. (A) Two solitary females had a 1-day habituation to their new enclosures (day -1). (B) I allowed two unrelated and unfamiliar females to interact during five days by opening the two accesses to the common corridor, which connected their enclosures (day 0). (C) On day 5, in order to induce behavioural oestrus and to facilitate potential male integration, I put in each female enclosure a filter paper (a right-angled triangle of 60 cm × 30 cm) upon which the foreign and unrelated male that will be introduced two days later has scent-marked with urine and other cues during the previous 24 h. Two days later, the paper that was not chewed into small pieces was removed. On day 6, the male that gave the odours was put in the third enclosure whereas the corridor connections remained closed. (D) On day 7, the connexion to the third enclosure was opened and the three voles could interact with each other. After 4-day cohabitation, the three voles were separated into isolation cages. This allowed me to monitor the reproductive condition of the females without influence from their female partner in order to avoid abortion or infanticide due to intrasexual competition.

The control groups ($n = 9$) were comprised of one female and one male. They were housed in two enclosures connected by a straight 1 m-long corridor, which was closed at the beginning. On day 0, one female was put in one of the enclosures for a 1-day habituation. On day 1, she received a scent-marked paper for two days as in the experimental groups. On day 2, the male was put in the second enclosure for a 1-day habituation. Then, on day 3, the accesses to the common corridor were opened. As in experiments, I observed the animals on days 0, 1 and 4 after this encounter. The male remained with the female until parturition.

In females where parturition did not occur within 25 days after male addition, I verified the females' fertility by adding a new male in an isolation cage. All parturition dates were noted by daily observation.

Behavioural observation and analysis

Since I have already observed encounters between unfamiliar females (DOBLY & ROZENFELD 2000, i.e. Chapter 2), I recorded only the latency before the first social encounter, the place where it occurred and the social relationships observed during the three following hours. Common voles are 2–3 h polyphasic with a preference for daylight (BLUMENBERG 1986; GERKEMA ET AL. 1993). Each behavioural 3-h observation (see Table 1) was divided into three 1-h sessions randomly distributed between 11.00 hours and 17.30 hours. When a new stimulus was available (new odour or individual), the first session started when a vole detected the stimulus (by distant sniffing, see next paragraph). As a consequence, in some cases with a long latency to detect the stimulus, the observation could not be carried out before the end of daylight. I then used a surveillance camera to record the voles' behaviour. If the voles were solitary, the camera was randomly put in front of one of the occupied burrows. Because of the high frequency of behaviour just after the discovery of a new stimulus, the first 20 min were video recorded; during the remaining 160 min the observations were manually noted. On the other days, the entire observation was scored manually.

During the 3-h observations, I recorded the frequency of various behaviour (given in Table 1, see ROZENFELD & RASMONT 1991). Sniffing of one another could be mutual and aggression involves positive and negative agonistic acts, i.e. attack, chase, wrestle, and retreat, freezing (see COLVIN 1973). For sexual behaviour (DIAKOW & DEWSBURY 1978; DE JONGE & KETEL 1981; ZAKHAROV 1998a), I recorded and pooled the frequency of mounts with or without male genital grooming.

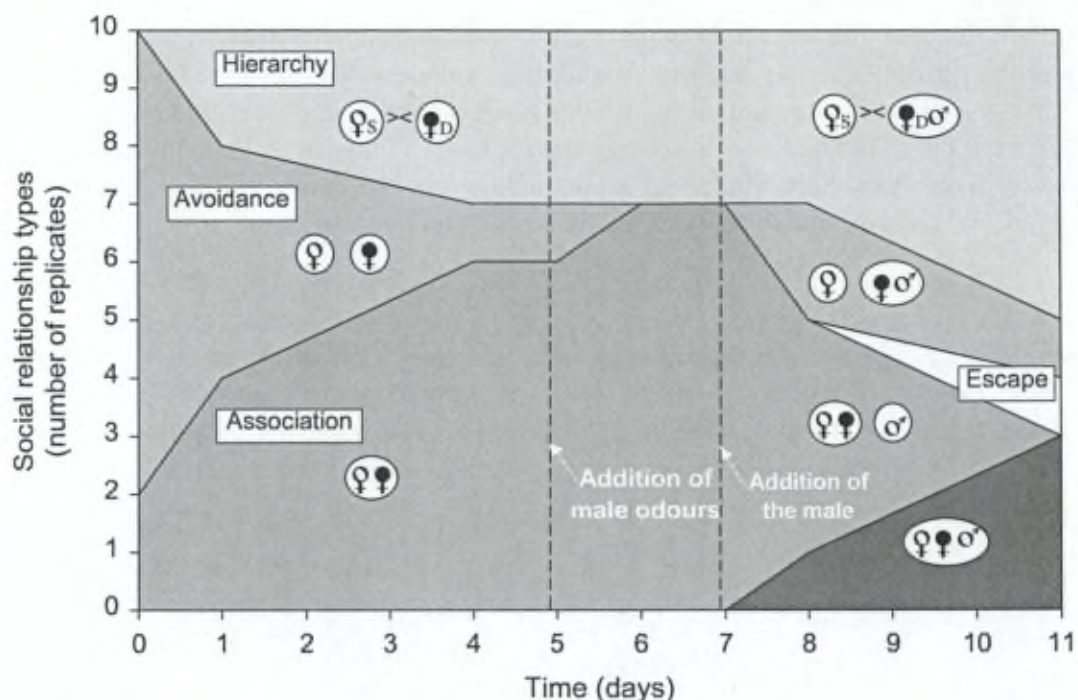


Fig. 2. Changes in time of the social organisation in ten dyads of unrelated adult females possessing each their own burrow and enclosure. On day 5, the odours of an unknown male were added during two days. On day 7, the enclosure of the male was connected to those of the females. All changes of social relationships happened between adjacent categories. Grouped voles are circled, D: dominant female, S: subordinate female, > <: hierarchy between females, Escape concerns one female associated with the other female. Female symbols filled in black refer to females with successful reproduction at the end of the experiment.

I also recorded, to the nearest 5-sec, the duration of stays and huddling of more than 2 min in different zones within the apparatus. I defined three zones in each enclosure: burrow, enclosure floor and top of water bottle support (the support was used as a refuge site in case of social intolerance, see results), as well as the connecting corridors as a single last zone. The total number of zones was thus seven for two animals and ten for three animals.

Since the behaviour of the two females in a dyad are not independent of one another, I either statistically analysed the number of acts for dyads as a unit and not for individuals, or I classified the females of each dyad into future reproductive and non-reproductive ones (R and NR). Minimum and maximum are always written in square brackets. If not otherwise noted, all tests are two-tailed. The one-tailed tests concerned situations with a clear bias to one direction (burrow vs. enclosure, new stimulus vs. no stimulus, dominant vs. subordinate, reproductive vs. non-reproductive females, and experimental vs. control females). On days 5 and 7, two experimental groups out of ten did not interacted with the new stimulus and on day 11, two experimental groups were lost. Thus, only eight replicates were included in the behavioural analysis of these days (Table 1).

Results

Social relationships between two non-kin females before male contact (days 0–4)

On day 0, all 20 experimental females nested inside the big chamber of their burrow since their habituation 24 h before. After the opening of the corridor, one female visited the burrow of the other female and all first encounters between females occurred inside a burrow. In less than 15 min, either the intruder fled and both females stayed isolated during the remainder of the observation ($n = 8$) or the females became tolerant ($n = 2$).

On day 1, I observed three types of social relationships (Fig. 2): 1. "Association" that was comprised of huddling without aggression. These female dyads ($n = 4$) huddled in one of the burrows during 76% [66 – 97] of the observation. 2. "Avoidance" was characterised by the absence of aggression and body contact. In these dyads ($n = 4$), each female remained in her own burrow. 3. "Hierarchy" involved aggression or at least negative agonistic behaviour of one animal. In these dyads ($n = 2$), a clear dominant-subordinate relationship was observed: The dominant females showed only positive agonistic acts, and the subordinate ones did only negative acts. The dominant females freely entered any burrow whereas the subordinate ones fled in response to any approach of the dominant female, even when they were in their own burrow. Moreover, in all replicates, subordinates were the only ones to stay in the enclosure or on their water bottle. Except for the two subordinates, all females spent 99.5% [82.6 – 100.0] of the observation time in their burrows.

As new associated dyads formed on day 4, the mean percentage of huddling duration for all dyads increased (Fig. 3). Whereas the associated females slept together in one of the burrows, the nesting material stayed in each burrow as before the encounter. Only one associated dyad changed its communal nest to the other

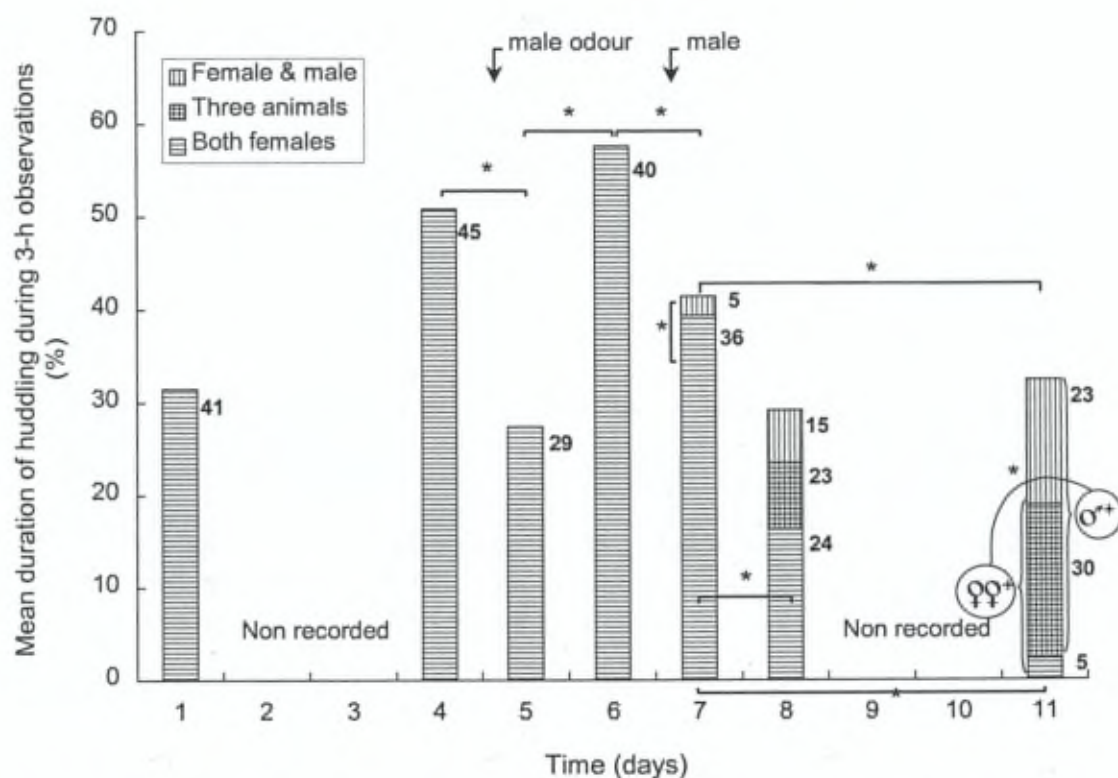


Fig. 3. Mean percentage of huddling duration between the three voles in ten triads of two unrelated females and a male during 3-h observations. The male was added on day 7. Means were chosen for clarity and standard deviations are given to the right of the bars. The sum of "Both females" and "Three animals" categories gives the total time the females spent together (indicated on day 11 by two female symbols). The "Three animals" and "Female & male" give the total huddling time for the males (indicated by a male symbol), which was larger than that for the females on day 11. Wilcoxon tests ($n = 8$ and 10) were used (*, $p < 0.05$).

burrow during the 4-day female cohabitation period. Among subordinates, only the subordinate from the hierarchic dyad formed on day 4 lived in burrows.

Response to male odours (days 5–6)

By the end of the observation on day 5, 14 females (70%) in eight dyads out of ten had explored the paper. The new stimulus influenced the behaviour of the females mainly on the day of its discovery (Table 1 and Fig. 3). Aggression was absent in the associated females and remained low in the hierarchic dyads. After one day of male odour presence, the last avoidant dyad became associated (day 6, Fig. 2). In the three hierarchic dyads, the subordinates lived mainly outside the burrows and indeed crossed more corridors than burrow apertures (Friedman ANOVA, $n = 3$, $df = 3$, $p = 0.044$). All dyads except two used torn paper as bedding material.

Physical encounter with the male (day 7)

Before the heterosexual encounters, the ten males nested in the big chamber of their burrow. In seven triads, the first encounter with the male happened in the male's burrow and in an eighth in one female burrow (after 40min 00s [2min 30s–219min 55s]). Two (associated) triads without observed interaction with the male were excluded from the present analysis (Table 1).

Out of the eight observed males, six copulated. Only one male was seen copulating with both females. The median number of mounts was 26 [19–28] after the first 20 min and 46.5 [28–82] at the end of 180 min. The mounts were associated with genital grooming, indicating an ejaculation, in 38% [12–65] of the cases. The three subordinates were among the 13 females that were not mounted during the observation. It is possible that some of these 13 females were mounted after the observation.

Aggression between females remained low (Table 1). Only two males (25%), which were paired with hierarchic dyads, showed any aggression. However, the males were attacked by seven females (44%), six mating and one subordinate (21 acts [12–55]). Four males (50%) briefly huddled but only with their unique mate, two of which were dominant females (after 51min 48s [27min 15s–1h 23min 40s] and during 21min 42s [4min 00s–26min 20s]). The males spent more time in their own burrows than in the burrows of future NR females but not more than in those of R females (Friedman ANOVA, $n = 8$, $df = 2$, $p = 0.030$, Fig. 4).

In the nine control groups, I observed seven encounters happening after 2h15 [0h30–14h29], which is longer than in female dyads (Mann–Whitney U-test, $n = 15$, $p = 0.037$). In each case, the male visited the female in her burrow. Five encounters occurred before the light extinction. As in the experimental groups, the males quickly copulated, which triggered aggression from the females. However, after 34min 20s [1min 05s–183min 25s] all mates huddled. This huddling between female and male was longer than in female dyads (Mann–Whitney U-test, $n = 15$, $p = 0.023$).

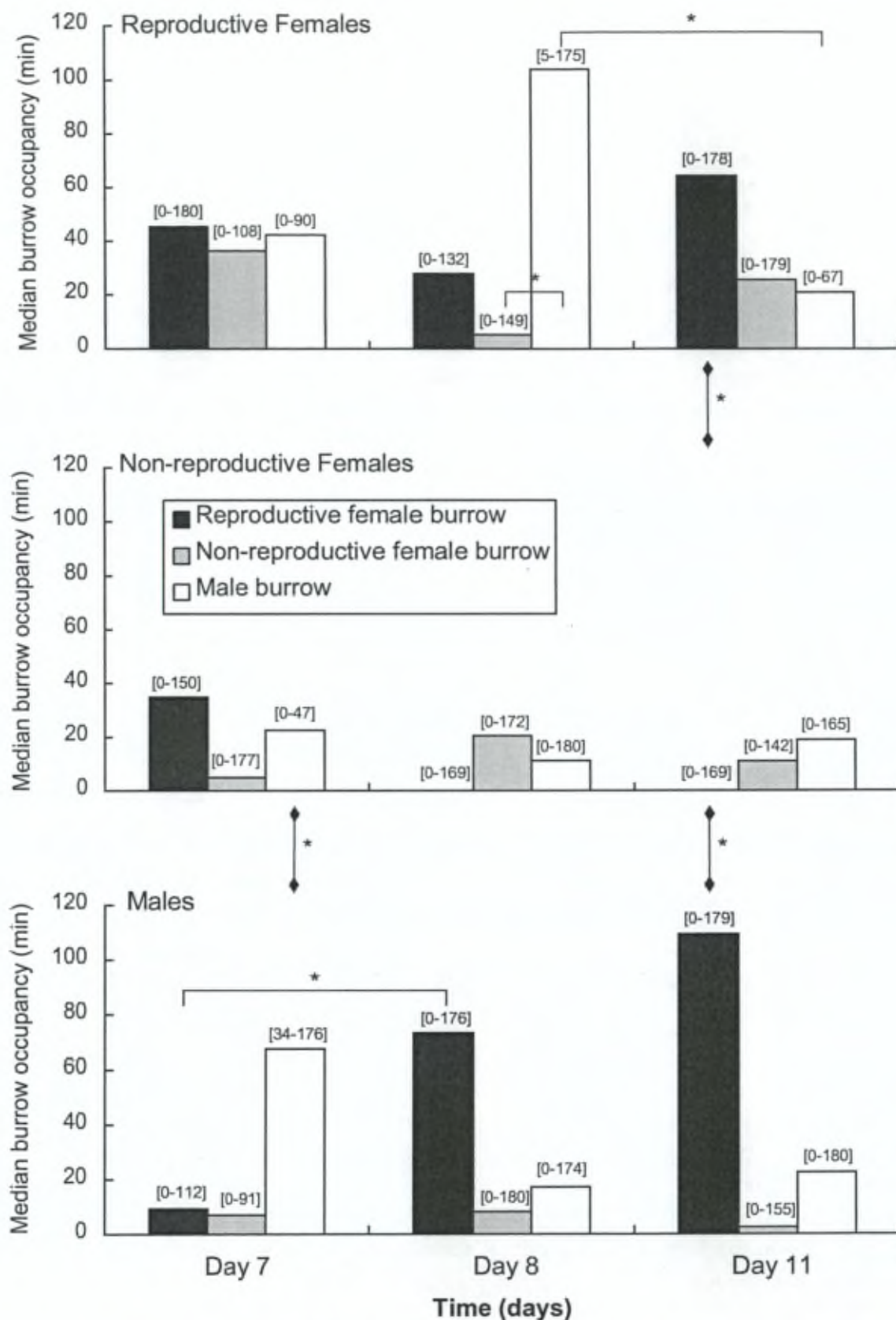


Fig. 4. Median duration of burrow occupancy by the three voles during 180-min observations. Females inside the ten dyads are separated according to their future reproductive status. Minimum and maximum are given in square brackets. Each of the three vertical significant relationships compares two bars from adjacent graphs. Friedman ANOVA ($df = 2$, $n = 8$ and 10) and Wilcoxon tests ($n = 8$) were used (*, $p < 0.05$).

Changes in social structure during cohabitation with the male (days 8–11)

After one day of cohabitation with the male, two of the seven associated dyads showed avoidance and another lived with the male in his nest (Fig. 2, day 8). The females spent less time huddled together than on day 7 (one-tailed Wilcoxon test, $n = 10$, $p = 0.032$, Fig. 3). Three males (30%) were not accepted into the female nest. Seven females (35%) from six dyads huddled with the male, five of these females would finally give birth.

Four females from three dyads mated 13 times [5 – 48] during my observation (only one among them had mated the day before). In total after two days, ten different females in eight dyads were seen mating. The aggression toward the males decreased (one-tailed Wilcoxon test, $n = 8$, $p = 0.009$). No male was aggressive. The total huddling duration was still longer in controls than experiments for females and for males (Mann–Whitney U-test, $n = 18$, $p = 0.041$ and $p = 0.010$).

Males and R females spent more time in any of the burrows than in the three enclosures considered as a whole whereas there was no difference for future NR females (one-tailed Friedman ANOVA, $n = 10$, $df = 3$, R: $p = 0.002$, Male: $p = 0.028$, and NR: $p = 0.46$, NS). Males and R females visited each other burrows (Fig. 4).

Males and associated females limited most trips to the nearby enclosure as they crossed more burrow apertures than corridor ones (Wilcoxon test, male: $n = 10$, $p = 0.036$; female: $n = 7$, $p = 0.014$). The opposite occurred with subordinate females, which, moreover, entered burrows less than dominant females (one-tailed Friedman ANOVA, $n = 3$, $df = 3$, $p = 0.043$). R females crossed more burrow apertures than NR ones (one-tailed Friedman ANOVA, $n = 10$, $df = 2$, $p = 0.018$).

Three days later (day 11), I observed only eight replicates. One associated female escaped, and one experimental group was terminated because of too high aggression (it was considered as hierarchic as the social relationships were known). Three female dyads out of nine with known social relationships (33%) were still associated and all of them lived with the male in their nest (Fig. 2). In the five other observed female dyads, only one female lived with the male, mainly in R female burrow (Fig. 4). Eleven females out of 16 (69%) showed huddling with the male, including a subordinate female. Only one female mated (14 times), she had recently started living with the male in the communal female nest and she had already mated on day 7.

To sum up, I defined an "improvement" in social relationships as the formation of a triad with the male, and a "deterioration" as the decrease of female tolerance (associated dyads becoming avoidant, or avoidant dyads becoming hierarchic). Between day 7 and day 8, the social relationships improved in one replicate and deteriorated in two others. On day 11, I observed two cases of improvements and three cases of deteriorations (Fig. 2). On the whole, the tolerance between females diminished. The females huddled together on day 7 longer than the male did with at least one female (Wilcoxon test, $n = 10$, $p = 0.038$, Fig. 3). There was no difference

on day 8 among individuals' huddling ($n = 10$, $p = 0.312$). On day 11, huddling by the male was longer than that including both females ($n = 8$, $p = 0.028$).

The three females that were subordinate from the onset of the experiment were younger and lighter than their dominant counterparts. These dyads had the greatest age differences among the experimental groups (Runs test, $n = 10$, runs = 2, $p = 0.027$), whereas the weight difference did not determine the hierarchy (runs = 5, $p = 1.00$). The two new subordinate females on day 11 were the older members of their dyads and one was the heavier member of her dyad. There was thus no relationship between aggression and age or weight discrepancy (runs = 4 and 5, $p > 0.31$). The aggression was higher in female pairs with a large age difference (in days or in percentage of oldest female age, Spearman coefficient, $n = 10$, $r > 0.78$, $p < 0.008$). In the five hierarchic dyads, the time the subordinate spent sitting on the water bottle support during all observations also increased with age difference (Spearman coefficient, $n = 5$, $r = 0.97$, $p = 0.004$; $R^2 = 0.954$, $y = 0.48x^{0.96}$ where y is the percentage of observation time spent on water sources and x is the age difference in days).

In the controls, after one night of the male being present, all groups formed pairs and shared only one large chamber. Seven mates nested in the female burrow, and the two others nested in the male burrow, in which they huddled in median 72.6% [11.7–98.2]. Except for one case, couples did not mix each other's wools in their communal nest. There was no sex difference in aperture crossings in control pairs (burrows: 3 [0–11], corridors: 0 [0–11], Wilcoxon test, $n = 8$, $p > 0.142$). Aggression was almost absent.

Reproduction

In eight dyads out of ten, only one female reproduced. In the ninth, an associated female died because of her escape, and it cannot be ascertained whether she was pregnant or not; the second female of this dyad reproduced. In the tenth dyad, which was hierarchic, both the dominant and the subordinate females had (four and three) pups after 23 and 24 days, but, on day 11, the subordinate was the only one to live with the male. In all other four hierarchic dyads, the dominant female reproduced.

The 11 reproducing females had 3.64 pups (SD = 0.92) 22.1 days (SD = 1.81) after the addition of the male. The eight NR females successfully bred when paired with a new male. They had a mean of 3.38 pups (SD = 0.74) after 21.5 days (SD = 0.76). In control groups, except one female that escaped and died, all eight females reproduced. They had on average 3.50 (SD = 1.31) pups after 21.4 days (SD = 0.92) of the male being present. There was no difference in the number of pups or the day of parturition between experimental groups, control groups and the fertility check (Kruskal–Wallis ANOVA, $n = 27$, $df = 2$, $p > 0.84$). However, mean reproductive success for all 19 females from the non-kin dyads equals 2.11

(SD = 1.97) pups per female. This was significantly lower than that of the eight control pairs (one-tailed Mann-Whitney U-test, $n = 27$, $p = 0.045$).

In the female dyads, the six females that were the first to mate on the first day of male presence produced pups. During the entire time the male was present and for all replicates except one, the female that huddled with the male longer than her neighbour did, reproduced (7.3% [0-78.2] versus 0.6% [0-57.2]). The weight before the experiment was not different between the R females and the NR females (R: 15,6 g (SD = 2,6) vs. NR: 16,9 g (SD = 3,4), Wilcoxon test, $n = 8$, NS) but only two younger females out of eight littered. The mean number of positive agonistic acts between females was higher in the R females than in the NR females (Wilcoxon test, $n = 8$, $p = 0.028$). Finally, in all replicates observed until day 11 and with initially associated females, the first burrow with a communal nest of two females was that of the female that successfully reproduced (Binomial test, $n = 6$, $p = 0.031$).

Discussion

With respect to the first question, which concerned the communal nesting of unrelated females, this study showed that two unfamiliar and unrelated non-breeding females without sexual experience could form tolerant pairs in the absence of a male. I observed 40% of females forming communal pairs after one night, reaching a maximum of 70% on day 6. This result is lower than in a previous study where I observed 100% after one night (DOBLY & ROZENFELD 2000, i.e. Chapter 2). In this previous study, females, which were caught in the wild, had access to alterable burrows in peat, and had a common partition to their enclosure by which they grew accustomed to one another over four days. This familiarity probably favoured tolerance but was not sufficient seeing that in another experiment (see Chapter 5), only four out of eight dyads of familiar non-breeding females, but sexually experienced, were associated after four days.

In the present study, I detected an additional factor, the age discrepancy within female dyads, which seems to predict the incidence of dominance hierarchies, whereas weight was not determining. In male rats, the time spent in a colony, which often corresponds to the age, also predicts dominance (BERDOY ET AL. 1995).

Thirty percent of female dyads became intolerant whereas other female pairs huddled together more than 80% of the time. This demonstrates the individual variability of this species in a constant laboratory environment. Other Muridae also show social plasticity (PUSENIUS & VIITALA 1993b; WOLFF 1994; AGRELL 1995) including the primarily monogamous *M. ochrogaster* (GETZ & HOFMANN 1986; ROBERTS ET AL. 1998b).

The incidence of dominance hierarchy might lead to subordinate emigration. This is consistent with prior field observations of females nesting solitarily in areas of high population density when burrows become a critical resource (BOYCE AND BOYCE

1988a). The environmental conditions provided in the present study were optimal for solitary nesting, yet communal nesting was observed between these non-kin dyads. This suggests that common voles are gregarious.

With respect to the second question, unexpectedly, male odours had only a brief influence on the behaviour of females. The odours alone were not sufficient to lead to the isolation of pairs of unrelated females and did not even prevent the formation of new associations of females. This could mean that the females were not yet in oestrus or that the oestrus condition does not change social behaviour in this species. According to late parturition dates I observed the first alternative is more probable than the second one.

The third question related to the social place of adult males in a dyad of females. In the field, male common voles visit resident groups of females (MACKIN-ROGALSKA 1979; BLUMENBERG 1986) whereas, in my experimental triads, many first encounters were made by one of the females in the male's nest. This is probably a consequence of the fact that the females had had five days to familiarise themselves with the corridors for and could rapidly detect the new connection leading to the male's enclosure. Indeed, in control groups, where both animals did not know the corridors, as their higher encounter latency shows, the males visited the female. Moreover, in both experimental and control groups, one day after the addition of the male, few males lived in their own burrows (where they were with at least one female) whereas, after three days, 16 out of 21 non-subordinate females lived in a female burrow, often with the male (Fig. 4).

Before the male was introduced, seven non-kin dyads were associated. After four days of cohabitation with the male, only three pairs of females nested together and all of them accepted the male into their nest. The huddling between females was progressively replaced by huddling with the male. More aggression was shown in reproductive than in non-reproductive females; separation of non-kin female pairs in the presence of a male may have been associated with the onset of pregnancy. Group living offers few advantages for non-breeding females and there are more disadvantages for pregnant females. If, like golden hamsters (MAINARDI ET AL. 1970), female common voles cannot recognise their own pups, nesting with an unrelated female could lead to caring for foreign pups as mice do (SAYLER & SALMON 1971; KÖNIG 1989).

Lastly, the reproductive success per female was lower in female dyads than in isolated females. In all non-kin dyads except one, I observed the reproductive suppression of one female in spite of the presence of separate nests and, in some cases, observed copulation of both females. Such reproductive suppression has also been observed in bank voles, which are solitary, but the females remained together until late pregnancy (ROZENFELD & DENOËL 1994). In free-living *M. pennsylvanicus*, the reduction of fertility is consequent to high density (OSTFELD ET AL. 1993). The most probable mechanism of reproductive suppression is female pheromone signalling (BRONSON & MACMILLAN 1983). However, in hierarchic dyads, where aggression was present, the reproductive suppression might also result from the

behaviour of the dominant female. The dominant female might prevent prolonged interaction between the subordinate and the male, or she might cause the subordinate enough stress to terminate pregnancy by physiological perturbations. The pheromone signalling in associated dyads would probably cost less energy than dominating another female.

Only one non-kin dyad, which was hierarchic, produced two litters. In this group, four days after the introduction of the male, the subordinate nested with the male. This suggests that male-female cohabitation may facilitate the maintenance of pregnancy in subordinate females in spite of having to nest near an older dominant female conspecific. In *M. ochrogaster* too, prolonged physical contact with the male leads to survival and reproduction (FIRESTONE ET AL. 1991). Nevertheless, in the field, the subordinate would probably leave the area to prevent infanticide by the dominant female. Such infanticide is predicted by theory (TUOMI ET AL. 1997; JOHNSTONE & CANT 1999) and performed by neighbouring pregnant females in *M. pennsylvanicus* and *P. leucopus* (BOONSTRA 1984; WOLFF & CICIRELLO 1989).

Besides some slight differences between reproductive and non-reproductive females in the presence of the male, it was possible to predict, before the introduction of the male, which female would reproduce. Indeed, in hierarchic dyads, the dominant female reproduced and in associated dyads, the female that owned the first communal nest reproduced. This suggests that in spite of high needs of affiliation, one female remained dominant over the other. The non-kin dyads that remained together in the presence of the male produced only a single litter. I concluded that two unrelated female common voles seem unable to reproduce and at the same time remain grouped in captivity. The possibility of synchronised reproduction will be checked in related females' pairs (see Chapter 4).

Acknowledgements

I thank R. Bassford for the correction of English. I benefited from a grant from the Belgian "Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture" (FRIA).

Literature cited

- AGRELL, J. 1995: A shift in female social organization independent of relatedness: an experimental study on the field vole (*Microtus agrestis*). *Behav. Ecol.* **6**, 182—191.
- BARON, G. & POTTIER, J. 1977: Determination of activity patterns of *Clethrionomys gapperi* in an artificial tunnel system. *Naturaliste canadien* **104**, 341—351.
- BERDOY, M., SMITH, P. AND MACDONALD, D. W. 1995: Stability of social status in wild rats: age and the role of settled dominance. *Behaviour* **132**, 193—211.

- BLUMENBERG, D. 1986: Telemetrische und endoskopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Z. Angew. Zool. **73**, 337—344.
- BONDRUP-NIELSEN, S. & KARLSSON, F. 1985: Movements and spatial patterns in populations of *Clethrionomys* species: a review. Ann. Zool. Fenn. **22**, 385—392.
- BOONSTRA, R. 1984: Aggressive behavior of adult meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) towards young. Oecologia **62**, 126—131.
- BOYCE, C. C. K. & BOYCE, J. L., III 1988a: Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. J. Anim. Ecol. **57**, 711—722.
- & — 1988c: Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. J. Anim. Ecol. **57**, 737—754.
- BRONSON, F. H. & MACMILLAN, B. 1983: Hormonal responses to primer pheromones. In: Pheromones and reproduction in mammals (Vandenbergh, J. G., ed.). Academic Press, New York, pp. 175-197.
- BUBERNICK, D. J., WRIGHT, S. L. & BROWN, R. E. 1993: The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. Anim. Behav. **46**, 539—546.
- COLVIN, D.V. 1973: Agonistic Behaviour in males of five species of voles *Microtus*. Anim. Behav. **21**, p. 471—480.
- DE JONGE, G. 1983: Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. Behaviour **84**, 1—73.
- DE JONGE, G. & KETEL, N. A. J. 1981: An analysis of copulatory behaviour of *Microtus agrestis* and *M. arvalis* in relation to reproductive isolation. Behaviour **78**, 227—259.
- DIAKOW, C. & DEWSBURY, D.A. 1978: A comparative description of the mating behaviour of female rodents. Anim. Behav. **26**, 1091—1097.
- DOBLY, A. & ROZENFELD, F. M. 2000: Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. Behaviour **137**, 1443—1462.
- DOBSON, F. S., JACQUOT, C. & BAUDOIN, C. 2000: An experimental test of kin association in the house mouse. Can. J. Zool. **78**, 1806—1812.
- FERKIN, M. H. 1988: The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*: a laboratory and field study. Anim. Behav. **36**, 1816—1822.
- FIRESTONE, K. B., THOMPSON, K. V. & CARTER, C. S. 1991: Female-female interactions and social stress in prairie voles. Behav. Neural. Biol. **55**, 31—41.
- FRANK, F. 1952: Adoptionsversuche bei Feldmäusen, *Microtus arvalis* (Pallas). Zool. Tierpsychol. **9**, 415—423.
- GAVISH, L., HOFMANN, J. E. & GETZ, L. L. 1984: Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. Anim. Behav. **32**, 362—366.
- GERKEMA, M. P. & VERHULST, S. 1990: Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. Anim. Behav. **40**, 1169—1178.
- , DAAN, S., WILBRINK, M., HOP, M. W. & VAN DER LEESE, F. 1993: Phase control of ultradian feeding rhythms in the common vole (*Microtus arvalis*): the roles of light and the circadian system. J. Biol. Rhythm **8**, 151—171.
- GETZ, L. L. & HOFMANN, J. E. 1986: Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*. Behav. Ecol. Sociobiol. **18**, 275—282.

- HAYES, L. D. 2000: To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim. Behav.* **59**, 677—688.
- HEISE, S. & ROZENFELD, F.M. 1999: Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles. *J. Chem. Ecol.* **25**, 1671—1685.
- JOHNSTONE, R. A. & CANT, M. A. 1999: Reproductive skew and indiscriminate infanticide. *Anim. Behav.* **57**, 234—249.
- KÖNIG, B. 1989: Behavioural ecology of kin recognition in house mice. *Ethol. Ecol. Evol.* **1**, 99—110.
- 1994a: Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice—a laboratory study. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **34**, 275—283.
- LAMBIN, X. & MATHERS, C. 1997: Dissipation of kin discrimination in Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann. Zool. Fennici* **34**, 23—30.
- MACKIN-ROGALSKA, R. 1979: Elements of the spatial organization of a common vole population. *Acta Theriol.* **24**, 171—199.
- MADISON, D. M. 1984: Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. In: *Winter Ecology of Small Mammals* (Merritt, J. F., ed.). Carnegie Museum Natural History, Special publication 10, pp. 267—274.
- MAINARDI, D., MAINARDI, M., PASQUALI, A. & ZADRA, C. F. 1970: Adoption of mice by golden hamsters. *Atti Soc. It. Sc. Nat. e Museo Civ. St. Nat. Milano* **110**, 150—154.
- MANNING, C. J., DEWSBURY, D. A., WAKELAND, E. K. & POTTS, W. K. 1995: Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim. Behav.* **50**, 741—751.
- MAPPES, T., YLONEN, H. & VIITALA, J. 1995: Higher reproductive success among kin groups of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* **76**, 1276—1282.
- MCSHEA, W. J. & MADISON, D. M. 1984: Communal nesting between reproductively active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.* **62**, 344—346.
- NUBBEMEYER, R. 1999: Progesterone and testosterone concentrations during oestrous cycle and pregnancy in the common vole (*Microtus arvalis* Pallas). *Comp. Biochem. Physiol. A* **122**, 437—444.
- OSTFELD, R. S. 1986: Territoriality and mating system of California voles. *J. Anim. Ecol.* **55**, 691—706.
- , CANHAM, C. D. & PUGH, C. D. 1993: Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature* **366**, 259—261.
- PACKER, C., LEWIS, S. AND PUSEY, A. 1992: A comparative study of non-offspring nursing. *Anim. Behav.* **43**, 265—281.
- PAZ Y MIÑO, C. G. & TANG-MARTÍNEZ, Z. 1999: Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Can. J. Zool.* **77**, 1631—1636.
- PUSENIUS, J. & VIITALA, J. 1993b: Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. *Ann. Zool. Fennici* **30**, 143—152.
- , —, MARIENBERG, T. & RITVANEN, S. 1998: Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole *Microtus agrestis*. *Behav. Ecol.* **9**, 85—92.
- ROBERTS, R. L., WILLIAMS, J. R., WANG, A. K. & CARTER, C. S. 1998b: Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographical variation. *Anim. Behav.* **55**, 1131—1140.
- ROZENFELD, F. M. & RASMONT, R. 1991: Odour cue recognition by dominant male bank voles, *Clethrionomys glareolus*. *Anim. Behav.* **41**, 839—850.

- & DENOËL, A. 1994: Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). *J. Chem. Ecol.* **20**, 803—813.
- SAYLER, A. & SALMON, M. 1971: An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*). *Behaviour* **40**, 61—85.
- TUOMI, J., AGRELL, J. & MAPPES, T. 1997: On the evolutionary stability of female infanticide. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 227—233.
- WOLFF, J.O. 1994: Reproductive success of solitarily and communally nesting white-footed mice and deer mice. *Behav. Ecol.* **5**, 206—209.
- & CICIRELLO, D.M. 1989: Field evidence for sexual selection and resource competition infanticide in white-footed mice. *Anim. Behav.* **38**, 637—642.
- ZAKHAROV, K. V. 1998a: Intromissions in voles: Response of males to behaviour of females. *Proc. Latvian Acad. Sci. B* **52**, n° 112, 54—57.

Résumé français (non inclus dans l'article original)

Les femelles du campagnol des champs se reproduisent en groupe. Leur parenté génétique reste inconnue. Cette étude au laboratoire examine la réponse de deux femelles non apparentées et au départ non familières face à un mâle étranger afin de voir si elles se reproduisent en groupe. Avant la rencontre avec le mâle, 70% des femelles vivaient en commun alors que les 30% restant étaient solitaires et montraient une hiérarchie avec dominance comme le dévoile la fuite d'une des femelles en présence de l'autre même depuis son propre terrier. L'addition des odeurs d'un mâle étranger pendant deux jours n'a pas eu d'impact majeur sur leurs relations sociales. Toutefois, après quatre jours de cohabitation avec le mâle, seuls 33% des femelles étaient encore socialement associées et vivaient avec le mâle dans un nid commun. Dans les autres triades, seule une femelle vivait avec le mâle et dominait la seconde femelle. Bien que tous les animaux ont été expérimentalement séparés afin d'éviter un avortement tardif dû à un stress social ou de l'infanticide, dans 89% des dyades, seule une femelle a mis bas. Cette monopolisation reproductive s'est produite à la fois dans les dyades tolérantes et hiérarchiques. Dans les dyades hiérarchiques, la femelle la plus âgée mais pas la plus grosse est devenue dominante. En conclusion, deux femelles non apparentées du campagnol des champs semblent incapables à la fois de se reproduire et de rester groupée en captivité.

Compléments et conclusions du chapitre

L'annexe 2 (page 168) donne le détail de l'évolution dans le temps de chacune des 10 dyades de femelles séparément.

En conclusion, l'expérience de ce chapitre montre tout d'abord que les mâles peuvent vivre au moins temporairement avec une femelle isolée ou avec deux femelles groupées. Le chapitre suivant étudie à long terme la relation d'une part entre un mâle et une femelle seule, d'autre part entre un mâle et deux femelles groupées.

Ensuite, dans les conditions de mon expérience, deux femelles adultes non apparentées ne se reproduisent pas ensemble. Pour s'assurer de la présence d'une telle inhibition dans différents groupes de femelles non apparentées, l'étape suivante étudie à long terme l'organisation sociale et la reproduction d'une femelle adulte avec une jeune femelle non apparentée. Cette structure d'âge pourrait améliorer la tolérance sociale (Blumenberg 1986). De plus, les femelles âgées semblent pouvoir inhiber les plus jeunes alors que l'inverse est peu probable (Boyce & Boyce 1988c, Rozenfeld & Heise 1999). L'assurance d'un tel biais reproducteur dans une direction connue pourrait rendre les paires de femelles non apparentées stables en permettant à la plus jeune une petite part de la reproduction (Cant 1998, Johnstone 2000).

Les résultats des femelles non apparentées seront de plus comparés à ceux de femelles apparentées. En effet, il est indispensable d'observer une double reproduction dans des groupes familiaux avant de conclure que les groupes naturels sont probablement constitués de femelles reproductrices apparentées. Par exemple chez *M. pinetorum*, espèce monogame, des groupes familiaux existent mais l'analyse génétique montre qu'ils pourraient toutefois contenir des individus reproducteurs non apparentés (Marfori et al. 1997).

Chapitre quatre

Comportement social et succès reproducteur au sein de dyades de femelles apparentées ou non

*[M]an wants to know and when he ceases to
do so he is no longer man.*

Fridtjof NANSEN (1861-1930).

*To think, he said, that tomorrow my people
will be masters of Lankmar Above. For
millennia we rats have planned and built,
tunneled and studied and striven, and in less
than six hours— it's worth a drink!*

Fritz LEIBER (1910-1992), *The
Swords of Lankmar* (1968).

Social behaviour and reproductive success in kin and non-kin dyads of female common voles (*Microtus arvalis*)

ALEXANDRE DOBLY & FRANCINE M. ROZENFELD

Submitted to Animal Behaviour

It commonly happens that female common voles live in groups, in which they reproduce synchronously. Their relatedness, however, remains unknown. This laboratory study tested whether two females forced to share the same environment with a single male gain some reproductive benefit in breeding in a kin group rather than in a non-kin one. We compared the social behaviour and the reproductive success of females living in a matriarchal group (a multiparous female and one of her unmated daughters) to that of unrelated females living in group (a multiparous female and an initially unfamiliar unmated young female). Solitary young unmated females living with a male were used as control. The three different groups were kept for 52 days in complex enclosures provided with artificial burrows. In kin groups, both mother and daughter shared the same burrow and had two successful litters. More than the half of their sire nested by their own. In non-kin groups, during the first reproductive cycle, 30% of females were intolerant and only one third of the males nested by their own. All the older females gave birth to a first litter whereas only one of the nine young females did so. Later on, only half of the breeders had a second litter. Young survival was far lower in non-kin groups than in kin groups. These findings strongly suggest that in the field, females living and breeding in groups are genetically related.

Common vole populations display both annual and multi-annual fluctuations with unpredictable demographic explosions that may cause important agricultural damage (Frank 1953; Jobsen 1988; Bäumler 1990; Mackin-Rogalska & Nabaglo 1990; Butet & Leroux 1994; Tkadlec & Zedja 1995).

The rapid increase of the density of local populations could be explained at least partly by the communal nesting of reproductive females, as observed in mice (König 1993). In *Microtus arvalis*, females live in groups of two to six (median: 2.0), breed synchronously in a common burrow and are territorial (Boyce & Boyce 1988a, c). As in mice, pups reared by grouped females could benefit a better survival by an

improvement in thermoregulation and defence of the nest against predation (Manning et al. 1995; Dobson et al. 2000). Moreover, in common voles, living in groups may reduce the hazards of predation by affording the possibility of warning signals (Gerkema & Verhulst 1990).

Whether females that compose these groups are closely related or not is still a matter of discussion. According to a first hypothesis (Frank 1954b; de Jonge 1983), the foundation of extended families is common in this species. However, at all density, young females disperse from their natal site at maturity (Boyce & Boyce 1988b). Otherwise, their sexual maturity would be delayed, presumably by pheromones (Heise & Rozenfeld 1999). These young related emigrants seem to settle close to each other and may establish new philopatric groups near their natal site (Boyce & Boyce 1988b).

The second hypothesis is based on the work of Mackin-Rogalska (1979), according to which unrelated immigrants may establish new groups during the colonisation of a new habitat. As adults are known to be aggressive towards any unknown adult conspecific (de Jonge 1983) but not towards young (Blumemberg 1986), this second hypothesis implies that these groups should include young females, either on their own, or together with one older female. In *Peromyscus spp.* (Wolff 1994), such unrelated groups do exist when space is limited.

The present laboratory work was undertaken to test these two contradictory but non-exclusive hypotheses. We established dyads of kin females (a multiparous female with one of her unmated daughters) and of non-kin females (a multiparous female and an initially unfamiliar and unrelated unmated female). We compared the changes in their behaviour in the presence of an unrelated male and their reproductive success throughout one reproduction cycle. We also included a set of single young unmated females, as controls. In the three experimental sets, voles were kept in large complex enclosures provided with two individual burrows and shared this environment with a single male for 49 days. The first hypothesis predicts that both kin females should reproduce in a communal nest. The second hypothesis suggests that a dyad of non-kin females should form a stable pair and reproduce in a communal nest.

However both in the field (at all densities, Boyce & Boyce 1988a) and in the laboratory (Heise & Rozenfeld 1999) the onset of sexual maturity of young females can be delayed when they live with at least one multiparous females. As density of reproductive females in a local population seems to be limited (Chelkowska 1978), according to the reproductive skew theory (Vehrencamp 1983; Reeve et al. 1998), we could observe a reproductive skew in favour of the older female, which is reproductively dominant. Nevertheless, for group stability both females should reproduce. Otherwise, the young female should have an advantage to leave the dominant adult and to try to breed on her own without the possibility of a benefit of group living (as observed by Boyce & Boyce 1988a). So, in our experiments, a unique reproduction or the break up of the female dyad should indicate that such groups lack stability.

On the other hand, the integration of breeding males in female groups is poorly known. Males are probably promiscuous. They seem to visit female groups only for the short period of fertilisation and probably nest solitarily (Boyce & Boyce 1988a). However, for some authors (Chelkowska 1978; Mackin-Rogalska 1979; Blumenberg 1986), males could remain in female groups on a long-term basis. In a previous short-term study (Chapter 3), males were seen nesting with females a few days after the fertilisation. In the present study, male behaviour will be observed, in particular the occurrence of parental care.

METHODS

Subjects and rearing conditions

We tested a total of 57 females (24 adults and 33 young) and 33 adult males. The older animals were the third laboratory generation born of wild parents caught in 12 distant places in southern Belgium. They were 6 to 9 months old and were sexually experienced. The unmated females, of the fourth laboratory generation, were 5 weeks old when tested (see details below) and were mature according to Boyce & Boyce (1988a). Moreover, both maturity and fertility of their sisters were checked by pairing them with an unknown male.

As we mated animals whose ancestors came from different places, all tested unfamiliar animals were presumed to be genetically unrelated. All animals were naive to the experimental set-up.

Before the experiments, voles were raised in polycarbonate rearing cages ($36 \times 25 \times 15$ cm) with commercial wood shavings as bedding material, soft paper as nesting material, a 20×4 cm polyvinyl chloride refuge tube and, as breeding place, a 10 cm-high flowerpot with a lateral opening, turned upside down. Water and commercial pellets for rats, mice and hamsters were permanently available and supplemented with carrots once a week. Rearing and experiments were performed at room temperature ($18-21^{\circ}\text{C}$) and humidity (50-70%) under a photoperiod of 16L:8D. Dim condition was set on from 17:30 to 01:30.

Three sets of experiments were carried out in large enclosures: a multiparous female with one of her young unmated daughters ("kin females"), a multiparous female with an unrelated unfamiliar unmated young female ("non-kin females") and a single young unmated female ("single females") as a control.

The unmated experimental females had been reared so as to exclude any contact with a mature male. Their mothers had been kept in monogamous pairs, from which the males had been removed one week before parturition. When the pups were 21 days old, all sons were removed. Two weeks later, voles, in each matriarchal group, were individually marked by fur clipping and the different groups were formed.

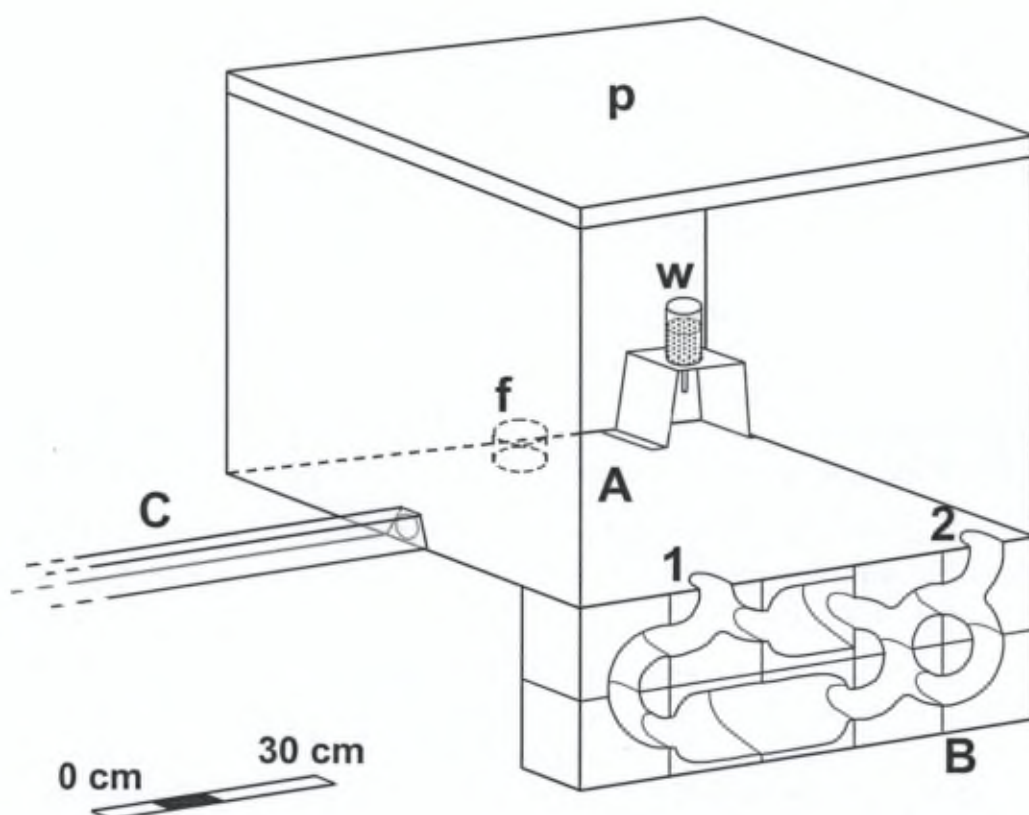


Fig. 1. Design of the aluminium enclosure used for one or two voles. The foraging area (A) comprised a water bottle (w) and a bowl with food (f). Two apertures (1 and 2) gave access to an artificial burrow in plaster (B) behind a frontal glass window. A plate (p) covered the enclosure. A 1-m corridor (C) connected together two enclosures (50 cm are shown on the Figure).

Experimental enclosures

We used the same aluminium enclosures as in a previous study (Chapter 3). Each enclosure consisted of a foraging area ($60 \times 50 \times 50$ cm, Fig. 1, A) provided with a water bottle (w) and a periodically refilled bowl of pellets (f). The floor of the enclosure was connected to a vertical artificial burrow (B) by two apertures (1 and 2). The front wall of the enclosure and of the burrow was a glass window, with a red filter diminishing the light intensity in the burrow. The burrow, made of painted plaster, measured $60 \times 8 \times 24$ cm and included more than 1 m of gallery with a small and a large chamber. A 3 cm-thick polystyrene plate (p) covered the enclosure. At the beginning of an experiment, sixty 5 cm-long bits of wool were put in the centre of the foraging area, to be used as nesting material. In each group, we used two enclosures, one for the female(s) and one for the male, placed from 1 m away and connected by a wire mesh corridor (4-cm wide, C). During the initial phase of each experiment, both accesses to the corridor were closed.

Experimental procedure

Each experiment lasted 52 days (3 days without male followed by 49 days of cohabitation with a male). All manipulations were carried out around 11:00.

On day -3, voles were transferred with their familiar refuge tube(s) from their rearing cages to their new enclosure (the two familiar related females had only one refuge tube while each of the unrelated females had her own refuge tube). The refuge tubes were deposited in the foraging area and removed as soon as the animals entered the burrow.

After 1 day of habituation (on day -2), all the females, in dyads or solitary, were exposed during 2 days to the odours of their future male in the hope of reducing their intolerance towards an unfamiliar partner. As male voles scent-mark profusely in response to the vicinity of an unknown conspecific (Rozenfeld & Rasmont 1987; Rozenfeld et al. 1987), we confronted two males through a partition during 24 h and collected the scent marks left on the flooring filter paper near the common barrier. The confrontation cage measured $60 \times 60 \times 50$ cm and was divided into halves by a median aluminium partition. At the end of the test, the flooring paper of each compartment was cut along the diagonal and the side near the common partition was used as a stimulus.

After two days exposure to male's odours (on day 0), the corridor between female and male enclosures was opened. Males had been in their enclosures for 24 h. Their social behaviour and reproductive success were analysed until day 40.

On day 49, the fertility of each of the non-breeding females was tested by transferring each of them to a rearing cage and mating her, six days later, with a new male.

Data recording and analysis

Social behaviour between females

We first investigated whether settling in a new environment would stimulate aggressiveness in both kin and non-kin dyads. During the first 20 min following their transfer in the enclosures, we recorded manually the number of aggressive acts (attack, chase...). We then checked every 10 min whether or not females were intolerant (spatial isolation resulting from aggression), spatially isolated without aggression or, on the contrary, huddled together in the burrow. The observations stopped when the relationship remained unchanged for one hour.

Social and spacing behaviour in male-female triads.

In order to detect any competition between females for the unique male, on day 0, we recorded which vole initiated the first physical encounter and during the first 20 min of this interaction: 1) the number of aggressive acts performed by each vole, 2) the number of times each female was mounted (mounting with pelvic thrusts) and 3) the presence of any male-female huddling lasting more than 2 min.

To assess how the voles were socially distributed, their behaviour was observed on day 1 and, from day 4 until day 38 (i.e. 5 weeks), five days per week and again on days 39 and 40. On each observation day (starting at the same moment for a same replicate), we carried out eight 5-min recording sessions, at 60 min intervals and noted down which voles were huddling together, which voles were nesting solitarily and in which burrows they were settling. We estimated that two or three voles were socially associated if they nested in the same burrow and spent at least 4 sessions/day huddling together for at least a total of 10 min. For each observation day, social tolerance was rated on a scale from 3 to 0 as follow: (3) the three voles were associated and shared the same nest, (2) the two females were associated and the male was solitary though they may or not interact non-aggressively with him (huddling, sniffing each other), (1) the two females were associated and had no contact with the male, (0) the two females were separated though one may be associated with the male.

We carried out 10 replicates of kin females, 14 of non-kin females and 9 of single females. We followed 8 kin, 9 non-kin and 8 single females until the end of the first reproductive cycle and 7 kin, 8 non-kin and 5 single females until the end of the whole experiment. Some replicates were interrupted after severe aggression (see ethical note) or after the death of one partner for unknown reasons (this last category was not included in Fig. 2).

Measures of reproductive success in each group

Under our laboratory conditions, we were not able to measure lifetime reproductive success in the different groups. Instead we estimated the success rate of the

first litters in the various groups by the number of surviving cubs within 14 days, at emergence from the nest. As in communal nests the individual origin of each juvenile could not be assessed, the data were pooled for each group.

We also compared the size of the litters in each group, the lapse from mating to birth of the first litter and the lapse between the first and the second litter. From day 18, we checked daily which female gave birth, the number of offspring and which burrow the breeder had chosen to have her pups. A postpartum oestrus was considered successful if the female littered less than 28 days after the first parturition. So, after 49 days cohabitation with the male, we stopped the experiments. Those of the females that had not reproduced were isolated and tested for fertility, as mentioned above.

Parental behaviour in males

In order to assess the social role of males in female groups, we compared their behaviour towards the pups with that of females in the kin groups and in the single female groups. On the day of the parturition and after 1, 4, 7, 11 and 14 days, we recorded during three 1-hour sessions (randomly distributed between 10:00 and 17:30), the following parental behaviour patterns: brooding (contact with pups in the nest), licking pups and retrieving pups (carrying or rolling pups into the nest). We also recorded the time males spent alone with the pups and the time pups remained alone. We only recorded time-spans of at least 2 min (± 5 sec).

Statistical analysis

Statistical procedures were based on Siegel & Castellan (1988). To compare independent variables, we used either a Mann-Whitney U test (simply called U-test) or a Kruskal-Wallis 1-Way Anova (for more than two variables). Pairs of dependent variables were compared with the Wilcoxon Matched-Pairs Signed-Ranks test. If not otherwise noted, the tests are two-tailed. Range of median is given in square brackets.

Ethical note

The experiments were designed in order to limit aggression. The voles were provided with two feeding sites, where the water bottle stand could be used as a refuge, and two artificial burrows with two exits and no dead end. Despite these precautions, if a vole was at hazard of being wounded, we interrupted the experiment. In addition, the number of replicates was kept to the minimum needed to accomplish the experimental goals.

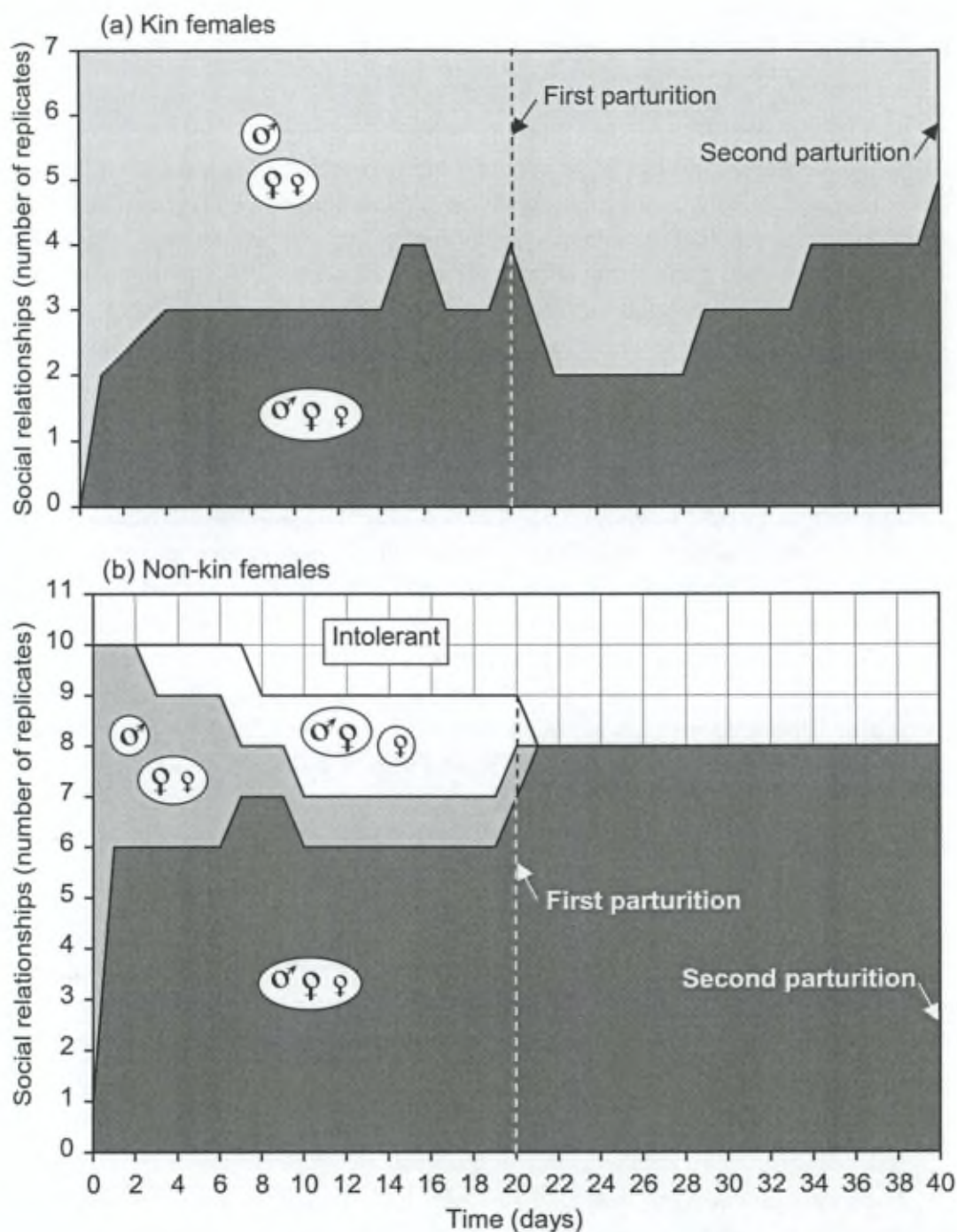


Fig. 2. Changes in time of the social behaviour until the second parturition in triads of one male with (a) a multiparous female with one of her young unmated familiar daughters (kin females) and (b) a multiparous female with an unrelated initially unfamiliar and unmated young female (non-kin females). Grouped voles are circled. Three replicates were interrupted because of intolerance between females (one before the addition of the male).

RESULTS

Social relationships until the first parturition in the 3 different groups of voles

During the first 20 min of settling in their new environment without male (on day -3), agonistic acts between females were absent in the 10 kin dyads whereas very few aggressive acts were observed in 13 out of the 14 non-kin dyads (median: 1 [0-3]). In the fourteenth non-kin dyad, however, the younger female was so severely aggressed that the experiment had to be interrupted. In both settings, females settled in one of the chambers of the burrow and huddled together after 85 min [10-450] of interaction in the kin dyads and after 125 min [28-270] in the non-kin dyads.

During the first 20 min of the first interaction with the male (on day 0), in both groups, the first heterosexual encounters occurred in a burrow and were initiated either by the multiparous female or by the male but never by the young unmated female. The multiparous female performed 10 [7-40] agonistic acts. When the male visited the females, mainly the multiparous female interacted with him while the unmated female remained at some distance in the burrow. Except in one kin triad, in which the mother was aggressive, males copulated with the older females only (9 times [0-45]). Mounting was observed, on day 0, in 5 kin groups out of 10 and in 7 non-kin groups out of 13. At the end of the observation period, no male nested with females. In contrast, all single females from unmated female groups were mounted on day 0 and all males were seen huddling with them in the same nest. No agonistic behaviour between females of both groups was observed.

The changes in the relationships within each triad of both settings from day 0 until day 40 are detailed in Fig. 2. Before the end of the experiments, in 3 of the 10 kin groups and in 3 of the 14 non-kin groups, one partner (three males, two multiparous females and one unmated female) died for unknown reasons and we did not include the results for these triads in Fig. 2.

In all kin triads (Fig. 2a), the females remained associated (huddling and nesting in a common chamber) over the whole experiment. Most of them did not share their burrow with the male during the first reproductive cycle.

Besides the interrupted non-kin dyad on day -3, in three other non-kin triads, we observed aggressive acts from the multiparous female towards the nulliparous female (Fig. 2b). This aggression led to the spatial isolation of the nulliparous female in two triads (in white in Fig. 2b) and to the interruption of the experiment in another one. In the seven other triads (64%), females remained associated and in six cases, they nested with the male (Fig. 2b). In summary, until the first parturition, intolerance between females occurred only in non-kin triads.

In eight of the nine single female pairs, the female nested with the male during the whole experiment. In the ninth dyad, the female died on day 9. Before the first parturition, a greater proportion of males nested with the female(s) in single females than in both kin and non-kin dyads (Kruskal-Wallis test, $H_2 = 11.54$, $p = 0.0031$).

Table 1. Reproductive success in three different groups of voles.

		Kin	Non-kin	Solitary Pr
First litter		<i>N</i> = 8	<i>N</i> = 9	<i>N</i> = 8
Reproductive females	Mu:	100%	100%	-
	Pr:	88%	11%	100%
Mean number of young per female	Mu:	4.6 (0.7)	4.7 (1.2)	-
	Pr:	3.5 (1.5)	0.4 (1.3)	3.5 (1.3)
Days of gestation	Mu:	20.1 (0.4)	20.0 (0.5)	-
	Pr:	21.3 (0.8)	22.0 (NA)	21.4 (0.9)
Juvenile survival		82%	39%	79%
Second litter		<i>N</i> = 7	<i>N</i> = 8	<i>N</i> = 5
Reproductive females	Mu:	100%	50%	-
	Pr:	86%	12%	80%
Mean number of young per female	Mu:	5.0 (1.2)	2.0 (2.3)	-
	Pr:	4.0 (1.9)	0.6 (1.8)	3.6 (2.1)
Days between both litters	Mu:	21.1 (2.3)	20.2 (0.5)	-
	Pr:	21.8 (1.0)	20.0 (NA)	20.0 (0.8)

Mu: multiparous female, Pr: primiparous young female, Kin: two related and initially familiar females, Non-kin: two unrelated and initially unfamiliar females. In bracket: standard deviation, NA = Non applicable.

Reproductive success after a first parturition and subsequent social relations

In kin groups, the eight mothers and seven of their daughters gave birth (Table 1). In non-kin groups, whereas the nine older females reproduced, only one young non-kin female gave birth. All young females, in the single female group, reproduced.

All parturitions occurred between 19 and 22 days after the addition of the male. Multiparous females in both kin and non-kin groups had pups significantly earlier than the inexperienced females in both experimental and control groups (multiparous vs. single females: U-test, $n_1 = 17$, $n_2 = 8$, $p = 0.0003$; kin: Wilcoxon test, $n = 7$, $T = 0$, $p = 0.028$; Table 1).

As in many other rodent species, all initially unmated females in both kin and single female groups produced fewer pups than multiparous females (multiparous vs. single females: one-tailed U-test, $n_1 = 17$, $n_2 = 8$, $p = 0.019$; kin: one-tailed Wilcoxon test, $n = 8$, $T = 0$, $p = 0.022$). The size of the litters per dyad was significantly lower in the unrelated female group than in the related one (one-tailed U-test, $n_1 = 9$, $n_2 = 8$, $p = 0.005$, Table 1).

Fourteen days after parturition, marked differences in the reproductive success of both groups appeared. Survival of pups in non-kin triads was significantly lower than in kin triads and in single female pairs (one-tailed U-tests, $n_1 = 9$, $n_2 = 8$, $p = 0.026$ and 0.020 ; Table 1). In five of the nine non-kin groups (56%), the loss of the entire litter occurred after 1 [0-3] day, which represented 88% of the total juvenile losses. We were not able to assess the cause of juvenile mortality but in one non-kin triad, the experiment had to be interrupted because of aggression from the older female towards the unmated female.

Spacing behaviour after the first parturition and parental behaviour in males

In six of eight kin dyads, females chose the male's burrow to give birth and to rear their pups. But, few of them shared their breeding nest with him at least during the first week after parturition (Fig. 2a). Conversely, in non-kin groups, no multiparous female gave birth in a male's burrow. In all eight triads, however, both females shared their nest with the male (Fig. 2b). The difference in social relationship scale between both sets is statistically different until the end of the experiment (U-tests, $n_1 = 7$, $n_2 = 8$, $p < 0.023$). In non-kin groups and in single females, more males nested with female(s) than in kin (respectively until day 39 and day 31 included, U-tests, $n_1 = 8$ to 6 , $n_2 = 7$, $p < 0.046$). In only two of eight single female pairs, females gave birth in the male's burrow but all of them accepted the male in their own burrow.

The analysis of the parental behaviour of males during all 3-hour direct observations (37 sessions in eight kin triads and 31 in seven single female groups), showed that they spent more time alone with the pups in single female groups than in kin groups (31min 20s [5min 20s-86min 35s] vs. 9min 12s [2min 25s-12min 05s], U-

test, $n_1 = 7$, $n_2 = 8$, $p = 0.017$). However, pups were seen alone as much in kin groups than in single females (1.64% and 1.48% of the observation time). In both observed groups (kin and single females) males did brood. They were almost never seen licking and only males from kin groups were seen retrieving the pups. They did it from day 35 only, after the 14-days old pups had emerged. The median number of retrieving acts by the fathers was 0 [0-1.13] in kin. It was 0.63 [0-11.5] in multiparous females, 0.25 [0-2.38] in daughters and 0 [0-0.4] in single primiparous females.

Reproductive success after the second parturition

In the kin triads, as many females had a second litter as before, while, in the non-kin triads, fewer older females than previously (4 out of 8) gave birth for the second time (Wilcoxon test, $n = 8$, $T = 0$, $p = 0.028$, Table 1).

The older females had produced fewer pups in non-kin groups than in kin groups (one-tailed U-test, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $p = 0.028$). Only one young unrelated female reproduced. It may be interesting to note that the unique young unrelated breeder was the same that had pups on a first littering and that the older breeders in non-kin females were those that had lost all their pups after the first parturition.

The breeding younger females had more pups during a second parturition than after a first pregnancy (Wilcoxon test, $n = 11$, $T = 1$, $p = 0.024$). The number of pups per young female did not differ from that of the older females (Multiparous from kin groups vs. single females: one-tailed U-test, $n_1 = 7$, $n_2 = 5$, $p = 0.13$; kin and non-kin groups: one-tailed Wilcoxon test, $n = 7$ and 8 , $T = 0$ and 1 , $p = 0.09$ and 0.17). There was no more significant difference in number of days before parturition between older and younger females (Table 1).

In all settings, most females littered in their own burrow (86% in kin, 100% in non-kin, 75% in single females, Kruskal-Wallis test, $H_2 = 1.22$, $p = 0.54$). Males nested with females in five kin (71%) and in all eight non-kin and all five single females (Kruskal-Wallis test, $H_2 = 3.92$, $p = 0.14$).

Control of the fertility of the non-breeders in the different groups

At the end of experiments, we tested the fertility of seven young females from non-kin triads and one young female from a kin group that did not give birth (for another young female from a non-kin group, the experiment had been interrupted after overt aggression). Four of the seven young females from non-kin triads and the only non-breeder daughter of a kin group gave birth within 30 days mating. The three other young females from non-kin groups could not be tested but all their sisters reproduced.

DISCUSSION

Some of our findings support the hypothesis that, in common voles, most breeders that share their nest sites are genetically related. (1) In closely related females, both mothers and their initially unmated daughters did reproduce successfully during two successive litters. Conversely, among previously unfamiliar and genetically unrelated females, all multiparous females but only one of their unrelated young partners had pups on the first reproductive cycle. (2) Familiarity during a first reproductive cycle did not improve the probability of successfully reproducing in unrelated groups, on the contrary half of the older breeders only had a second litter. (3) Offspring mortality between birth and weaning was dramatically higher in unrelated female groups than in related ones.

In the house mouse (*Mus musculus domesticus*), similar differences in the reproductive success were observed between dyads of sisters and of unrelated females (König 1994a). But, unlike in our experiments, female house mice kept in monogamous pairs weaned significantly less offspring than sisters communally nesting. In mice, females indiscriminately nurse own and alien young at least if they are of about the same age (Sayler & Salmon 1971; König 1989). Our experimental enclosures were not designed to observe whether, in common voles, mothers and daughters behave in the same way. However, our results clearly indicate that females are able to distinguish adult familiar kin from previously unfamiliar non-kin. This ability to identify relatedness was demonstrated in many other species (Gavish et al. 1984; Fadao et al. 2000; for a review see Porter 1988). It is known that each individual, even in utero (Beauchamp et al. 1994), has a unique chemical signature that reflects at least partly its genetic constitution at the extremely polymorphic major histocompatibility genes complex (Yamaguchi et al. 1981; Beauchamp et al. 1985; Brown et al. 1987).

On the other hand, while all related breeding females shared a communal nest through two successful litters, some unrelated female dyads segregated, presumably in response to the aggressiveness of the older female during the first reproductive cycle. The absence of reproductive inhibition in kin groups, contrary to what observed Heise and Rozenfeld (1999), was probably due to a lower density in our study and maybe also to the presence of a burrow. These observations are evidence for reproductive competition between unrelated females in favour of the older experienced females. The origin of the pregnancy failure in the younger females (anoestrus, abortion,...) remains unknown but, as in other rodents (Bronson & Macmillan 1983; Carter & Getz 1985; Kruczek et al. 1989; Jemiolo & Novotny 1994), it could be induced by primer chemical cues emitted by the breeding older females (Coppola & Vandenberg 1985). In mice, this reproductive inhibiting signal has been chemically identified by Novotny et al. (1986, 1990); it affects the endocrine system and modulates the release of the gonadotropic hormones (Bronson & Macmillan 1983).

In non-kin triads, after the first parturition, there was a dramatic suppression of reproductive activity not only in the younger non-kin females but also in half of the

older ones whereas no asymmetry in their behaviour suggesting dominance-subordination relation could be detected. Sharing the same nest during a first reproductive cycle appears to be the main factor reducing the reproductive success in paired non-kin females. Like in bank voles (Rozenfeld & Denoël 1994), tolerant relationships are maintained through repeated physical contacts i.e. allo-grooming, body olfactory exploration (F. Rozenfeld unpublished data) and, here, huddling together within their common burrow. Taking these findings together, we propose that the proximate cause of non-breeding among group-living unrelated females is both the stress and the exchange of primer pheromones during direct social contacts in a confined environment. This hypothesis is presently being tested in our laboratory on voles. Further investigations should then explore whether familiarity between non-kin females before sexual maturation is as effective as kinship and familiarity in common voles.

Our data also show that young females gave birth one to three days later than multiparous females. No conflict among related females for the unique potential mate was observed but males copulated with the older experienced females first. This short delay in parturition, already observed in *M. subterraneus* (Jemiole 1983), may be due to the fact that young females become receptive within 3 days of exposure to a male. Whatever the case, young females could gain some benefit from giving birth later in refined skills of maternal behaviour as Wang & Novak (1994) suggested. This hypothesis is presently being tested in our laboratory.

Young novice breeders in kin group were reproductively less successful than experienced ones or than themselves, later on. This phenomenon was observed in other rodents (Clarke 1985; Huck et al. 1988; Jacquot & Vessey 1998). For Künkele (2000) and Wang & Novak (1994), body size as well as some aspects of maternal behaviour patterns are two factors that may affect the success of first-time breeders.

Finally, in our experimental enclosures most breeding females nested communally while the fathers, especially in the kin groups, nested on their own. Conversely, when females bred solitarily, they were always nesting with the male. Fathers remained near their pups and took care of them mainly by brooding, but as we may have expected, more frequently in single females than in grouped females. In the field, Boyce and Boyce (1988c) observed that, at a very high density peak, most breeding females become solitary. Taken together, these findings may indicate that in common voles, as in some other voles (Ostfeld 1990), mating systems may depend on female spacing behaviour. At high density peaks, monogamy could be the most likely mating strategy. Indeed, solitary females would tolerate the lasting presence of the sire, because it enhances the thermal regulation of the nest and the defence of their future pups. Reciprocally, the male would also gain by this regulation, from which he is otherwise excluded by some breeder groups.

As a general conclusion, we suggest that if groups of non-kin females do exist in the field, they form because of ecological constraints and their reproductive success should remain very low.

Acknowledgements

A. Doby benefited from a grant from the Belgian "Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture" (FRIA). This research was supported by national grants from "Fonds National de la Recherche Scientifique" (FNRS) and "Banque Nationale de Belgique" (BNB).

References

- Bäumler, W. 1990. Naturschutz und Mäusebekämpfung in Forstkulturen. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtschaft, **264**, 16-22.
- Beauchamp, G. K., Yamazaki, K., Wysocki, C. J., Slotnick, B. M., Thomas, L. & Boyse, E. A. 1985. Chemosensory recognition of mouse major histocompatibility types by another species. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.*, **82**, 4186-4188.
- Beauchamp, G. K., Yamazaki, K., Curran, M., Bard, J. & Boyse, E. A. 1994. Fetal H-2 odortypes are evident in the urine of pregnant female mice. *Immunogenetics*, **39**, 109-113.
- Blumenberg, D. 1986. Telemetrische und endoskopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Zeitschrift für angewandte Zoologie*, **73**, 337-344.
- Boyce, C. C. K. & Boyce, III J. L. 1988a. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *The Journal of Animal Ecology*, **57**, 711-722.
- Boyce, C. C. K. & Boyce, III J. L. 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *The Journal of Animal Ecology*, **57**, 723-736.
- Boyce, C. C. K. & Boyce, III J. L. 1988c. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *The Journal of Animal Ecology*, **57**, 737-754.
- Bronson, F. H. & Macmillan B. 1983. Hormonal responses to primer pheromones. In: Pheromones and reproduction in mammals, (Ed. by J. G. Vandenbergh), pp. 175-197. New York: Academic Press
- Brown, R.E., Singh, P.B. & Roser, B. 1987. The major histocompatibility complex and the chemosensory recognition of individuality in rats. *Physiology and Behavior*, **40**, 65-73.
- Butet, A. & Leroux, A. 1994. Spatial and temporal density fluctuations in common vole populations in a march in Western France. *Polish Ecological Studies*, **20**, 137-146.
- Carter, C. S. & Getz, L. L. 1985. Social and hormonal determinants of reproductive patterns in the prairie vole. In: Neurobiology (Ed. by R. Gilles & J. Balthazart), pp. 18-36. Berlin Heidelberg: Springer Verlag.
- Chelkowska, H. 1978. Variations in number and social factors in a population of field voles. *Acta Theriologica*, **23**, 213-238.
- Clarke, J. R. 1985. The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Symposium of the zoological Society of London*, **55**, 33-59
- Coppola, D. M. & Vandenbergh, J. G. 1985. Effect of density, duration of grouping and age of urine stimulus on the puberty delay pheromone in female mice. *Journal of Reproduction & Fertility*, **73**, 517-522.
- de Jonge, G. 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour*, **84**, 1-73.

- Dobson, F. S., Jacquot, C. & Baudoin, C. 2000. An experimental test of kin association in the house mouse. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1806-1812.
- Fadao T., Tingzheng W. & Yajun Z. 2000. Inbreeding avoidance and mate choice in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*). *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 2119-2125.
- Frank, F. 1953. Zur Entstehung übernormaler populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik*, **81**, 610-624.
- Frank, F. 1954b. Die Kausalität der Nagetier-zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie von Tiere*, **43**, 321-356.
- Gavish, L., Hofmann, J.E. & Getz, L.L. 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, **32**, 362-366.
- Gerkema, M. P. & Verhulst, S. 1990. Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. *Animal Behaviour*, **40**, 1169-1178.
- Heise, S. & Rozenfeld, F. M. 1999. Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles. *Journal Chemical Ecology*, **25**, 1671-1685.
- Huck, U. W., Pratt, N. C., Labov, J. B. & Lisk, R. D. 1988. Effects of age and parity on the litter size and offspring sex ratio in golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Reproduction & Fertility*, **83**, 209-214.
- Jacquot, J. J. & Vessey, S. H. 1998. Recruitment in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) as a function of litter size, parity, and season. *Journal of Mammalogy*, **79**, 312-319.
- Jemiolo, B. 1983. Reproduction in a laboratory colony of the female pine voles, *Pitymys subterraneus*. *Acta Theriologica*, **28**, 197-207.
- Jemiolo, B. & Novotny, M. 1994. Inhibition of sexual maturation in juvenile female and male mice by a chemosignal of female origin. *Physiology and Behavior*, **55**, 519-522.
- Jobsen, J. A. 1988. Plagues of *Microtus arvalis* in grassland areas in the Netherlands. *EPPO Bulletin* (Oxford), **18**, 271-276.
- König, B. 1989. Behavioural ecology of kin recognition in house mice. *Ethology, Ecology and Evolution*, **1**, 99-110.
- König, B. 1993. Maternal investment of communally nursing female house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behavioural Processes*, **30**, 61-74.
- König, B. 1994a. Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice – a laboratory study. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34**, 275-283.
- Kruczek, M., Marchlewska-Koj, A. & Drickamer, L. C. 1989. Social inhibition of sexual maturation in female and male bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Acta Theriologica*, **34**, 479-485.
- Künkele, J. 2000. Does primiparity affect the efficiency of converting energy to offspring production in the guinea-pig? *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 300-306.
- Mackin-Rogalska, R. 1979. Elements of the spatial organization of a common vole population. *Acta Theriologica*, **24**, 171-199.
- Mackin-Rogalska, R. & Nabaglo, L. 1990. Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos*, **59**, 343-348.
- Manning, C. J., Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K. & Potts, W. K. 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour*, **50**, 741-751.
- Novotny, M., Jemiolo, B., Harvey, S., Wiesler, D. & Marchewska-Koj, A. 1986. Adrenal-mediated endogenous metabolites inhibit puberty in female mice. *Science*, **231**, 722-725

- Novotny, M., Jemiolo, B. & Harvey, S. 1990. Chemistry of rodent pheromones: molecular insights into chemical signalling in mammals. In: Chemical Signals in Vertebrates 5 (Ed. by D. W. MacDonald, D. Muller-Schwaerze & S. E. Natynczuk), pp. 1-22, Oxford: Oxford University Press.
- Ostfeld, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 411-415.
- Porter, R. H. 1988. The ontogeny of sibling recognition in rodents: superfamily Muroidea. *Behavior Genetics*, **18**, 483-494.
- Reeve, H. K., Emlen, S. T. & Keller, L. 1998. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behavioral Ecology*, **9**, 267-278.
- Rozenfeld, F. M. & Denoël, A. 1994. Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 803-813.
- Rozenfeld, F. M. & Rasmont, R. 1987. Urine marking in bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia). *Annales de la Société royale de Zoologie de Belgique*, **117**, 237-245.
- Rozenfeld, F. M., Le Boulangé, E. & Rasmont, R. 1987. Urine marking by male bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia) in relation to their social rank. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 2594-2601.
- Sayler, A. & Salmon, M. 1971. An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*). *Behaviour*, **40**, 61-85.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2nd edn. Singapore: Mc Graw Hill.
- Tkadlec, E. & Zedja, J. 1995. Precocious breeding in female common vole and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos*, **73**, 231-236.
- Vehrencamp, S. L. 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. *American Zoologist*, **23**, 327-335.
- Wang, Z. & Novak, M. A. 1994. Parental care and litter development in primiparous and multiparous prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Mammalogy*, **75**, 18-23.
- Wolff, J. O. 1994. Reproductive success of solitarily and communally nesting white-footed mice and deer mice. *Behavioral Ecology*, **5**, 206-209.
- Yamaguchi, M., Yamazaki, K., Beauchamp, G. K., Bard, J., Thomas, L. & Boyse, E. A. 1981. Distinctive urinary odors governed by the major histocompatibility locus of the mouse. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.*, **78**, 5817-5820.

RÉSUMÉ FRANÇAIS (non inclus dans l'article original)

Il est commun que les femelles du campagnol des champs vivent en groupe, dans lesquels elles se reproduisent de manière synchrone. Leur parenté, toutefois, reste inconnue. Cette étude au laboratoire a testé si deux femelles forcées de partager le même environnement avec un unique mâle gagnent un bénéfice reproductif à procréer en groupe apparenté plutôt que non apparenté. Nous avons comparé le comportement social et le succès reproducteur de femelles vivant dans un groupe matriarcal (une femelle multipare et une de ses filles vierges) à ceux de femelles non apparentées vivant en groupe (une femelle multipare et une jeune femelle vierge au départ non familière). De jeunes femelles vierges vivant avec un mâle ont été utilisées

comme contrôle. Les trois différents groupes ont été maintenus pendant 52 jours dans des enceintes complexes donnant accès à un terrier artificiel. Dans les groupes apparentés, la mère et la fille partageaient le même nid et ont élevé avec succès deux portées. Plus de la moitié de leurs mâles nidifiaient séparément. Dans les groupes non apparentés, lors du premier cycle de reproduction, 30% des femelles étaient intolérantes et seul un tiers des mâles nidifiaient à part. Toutes les femelles les plus âgées ont eu une première portée alors que seule une des neuf jeunes femelles l'a fait. Ensuite, seule la moitié des reproductrices ont eu une seconde portée. La survie juvénile a été bien plus mauvaise dans les groupes non apparentés. Ces résultats suggèrent fortement que dans la nature, les femelles vivant et se reproduisant en groupe sont génétiquement apparentées.

Compléments et conclusions du chapitre

L'article précédent mentionne brièvement des contrôles de fertilité réalisés dans des cages d'isolation sur les sœurs des femelles testées. Ces données sont détaillées dans le tableau suivant qui étend les résultats présentés dans le Tableau 1 de l'article. Deux nouvelles abréviations indiquent les femelles qui sont primipares lors de la première mise bas de l'expérience : filles ("Fi") et jeunes ("Je"). Les "Fi" de la colonne 2 sont les sœurs des "Fi" de la colonne 6 (lors d'une même portée), de même les "Je" des colonnes 3 et 7 sont aussi de la même portée.

Tableau 2. Reproduction dans différents groupes de femelles

	Expériences (décrites dans l'article)			Vérifications de fertilité		
	Mu+Fi	Mu+Je	Pr+	Mu	Fi	Je
Première portée	N = 8	N = 9	N = 8	N = 10	N = 10	N = 15
Femelles reproductrices	Mu: 100% Fi: 88%	Mu: 100% Je: 11%	100%	100%	80%	93%
Nombre moyen de jeunes par femelle	Mu: 4,6 (0,7) Fi: 3,5 (1,5)	Mu: 4,7 (1,2) Je: 0,4 (1,3)	3,5 (1,3)	4,2 (0,9)	3,0 (1,6)	3,8 (1,3)
Jours de gestation	Mu: 20,1 (0,4) Fi: 21,3 (0,8)	Mu: 20,0 (0,5) Je: 22,0 (-)	21,4 (0,9)	20,7 (0,7)	21,3 (1,3)	22,1 (1,8)
Survie des juvéniles	82%	39%	79%	83%	80%	96%
Seconde portée	N = 7	N = 8	N = 5	N = 10	N = 10	N = 13
Femelles reproductrices	Mu: 100% Fi: 86%	Mu: 50% Je: 12%	80%	90%	80%	85%
Nombre moyen de jeunes par femelle	Mu: 5,0 (1,2) Fi: 4,0 (1,9)	Mu: 2,0 (2,3) Je: 0,6 (1,8)	3,6 (2,1)	4,0 (1,6)	4,0 (2,3)	4,2 (2,0)
Jours entre les deux portées	Mu: 21,1 (2,3) Fi: 21,8 (1,0)	Mu: 20,2 (0,5) Je: 20,0 (-)	20,0 (0,8)	20,6 (0,9)	21,0 (1,2)	21,6 (2,5)

Mu: femelle multipare, Fi: jeune fille apparentée et familière, Je: jeune femelle non-apparentée et non familière au départ, Pr: jeune femelle solitaire primipare. Les écarts-types sont donnés entre parenthèses, - = Non applicable. Les "+" dans les abréviations des expériences indiquent que les femelles et les mâles étaient dans deux enceintes différentes connectées ensemble, l'absence de "+" se rapporte aux vérifications de fertilité dans des cages d'isolation.

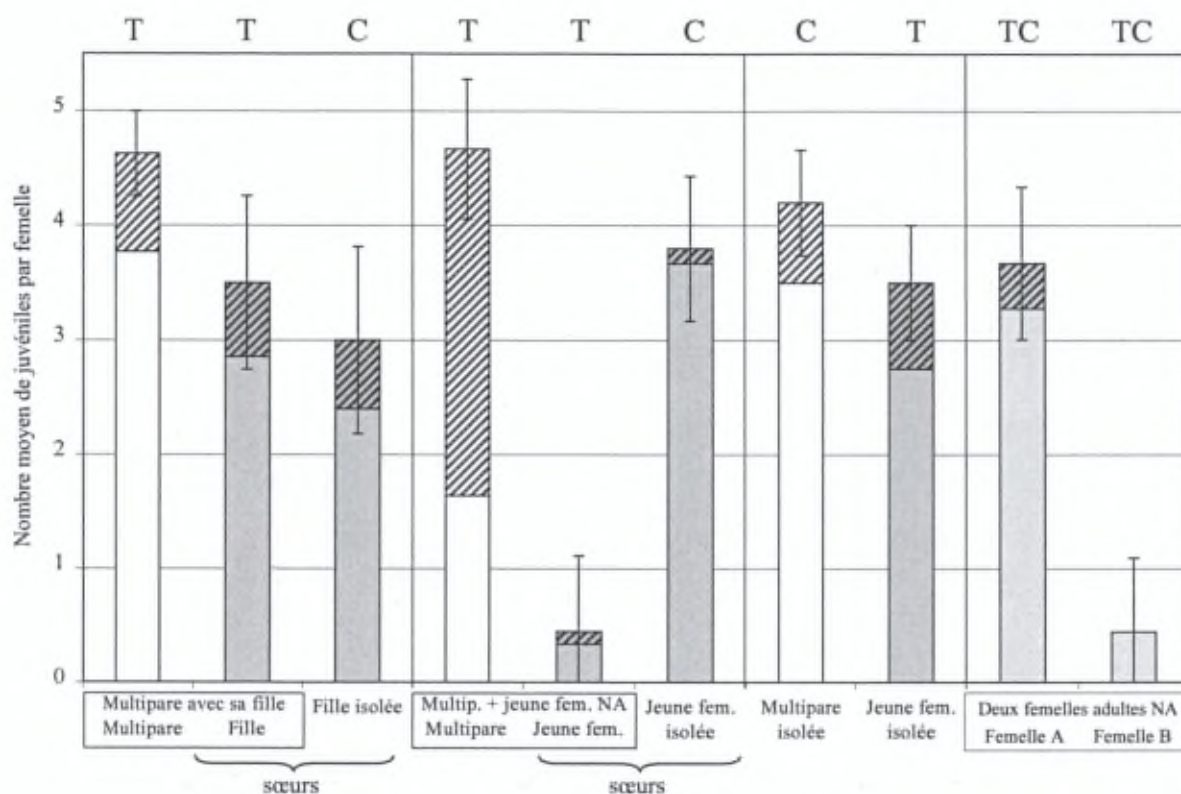


Fig. 3. Nombre moyen de juvéniles à la naissance et leur survie à 14 jours d'âge. Les hachures représentent la mortalité. Les différents types de (groupes de) femelles sont définis aux Chapitres 3 et 4. Les cadres dans la légende des abscisses indiquent les femelles groupées. 'T' = femelles fécondées et mettant bas dans un terrier, 'C' = femelles en cage d'isolation depuis la fécondation, et 'TC' = fécondation dans un terrier et mise bas en cage d'isolation. NA = Non apparentées, Multip. = Multipare, fem. = femelle.

En outre, la Fig. 3 donne une vue globale des naissances et de la survie des juvéniles dans les différents groupes de femelles des deux chapitres précédents. Les sœurs ont été rapprochées pour une meilleure comparaison.

Bien que les conditions varient entre les expériences et ces vérifications de fertilité, des comparaisons légitimes peuvent être effectuées et permettre de tirer d'importantes conclusions de ces données.

En premier lieu, la prise en compte des résultats de ces vérifications de fertilité augmente la sûreté d'une grande partie des tests statistiques de l'article (nombre de jeunes lors de la première et de la deuxième mise bas,...).

De plus, le plus long délai avant la mise bas se retrouve chez des jeunes femelles isolées. Il n'est pas donc dû à la présence d'une femelle plus âgée.

En outre, le nombre de juvéniles observés à la naissance est plus bas que la moyenne de 5,5 rapportée dans d'autres études (Pelikán 1982, Tkadlec & Zejda 1995). La première a été effectuée en milieu naturel et divers facteurs peuvent être responsables de la différence. La deuxième se base peut-être sur un artefact de laboratoire car des portées de 10 juvéniles y sont rapportés (huit mamelles sont disponibles chez le campagnol).

Enfin, ces contrôles mettent en évidence la fertilité normale des sœurs des jeunes accompagnées d'une femelle âgée non apparentée. Cela confirme l'inhibition de la reproduction par les femelles âgées.

A propos de l'inhibition des jeunes filles par les femelles non apparentées âgées, un autre résultat n'est pas repris en détail dans l'article. La levée de l'inhibition en l'absence de la femelle âgée suggère un effet à court terme (par ex. phéromonal). Toutefois, des tests préliminaires suggèrent que le retrait seul de la femelle âgée, sans introduire un nouveau mâle mais en laissant le précédent, ne suffit pas pour entraîner la reproduction de la jeune femelle. En effet, l'ajout d'un nouveau mâle semble indispensable. Cet aspect du contrôle de la reproduction pourrait être étudié plus en détail dans le futur.

J'ai également réalisé avec l'aide de M. Pint une expérience non décrite dans l'article précédent. Brièvement, neuf groupes composés d'une mère accompagnée de deux de ses jeunes filles matures mais nullipares ont été étudiés pendant un cycle de reproduction. Ils avaient accès à un terrier à peu près identique à celui de l'expérience de l'article de ce chapitre (la chambre principale était une fois et demi plus vaste). Le

terrier donnait accès à une enceinte de même taille que celle de l'expérience principale de ce chapitre. Comme dans cet article, l'enceinte d'un mâle est connectée à celle des femelles lorsque les filles ont 35 jours d'âge. Toutefois, cette enceinte ne faisait que $25 \times 36 \times 15$ cm avec un nid en aluminium de $15 \times 15 \times 8$ cm dans un coin distal, ainsi la densité de campagnols était à peu près égale au double de celle de l'expérience décrite précédemment.

Dans de telles conditions, toutes les mères mettent bas alors que seule une fille sur deux se reproduit en moyenne (Tableau 3). Les deux filles ne partagent en réalité que 48% de la production totale de juvéniles (35 juvéniles sur 73). Dans des conditions de densité comparable mais sans terrier, Heise & Rozenfeld (1999) ont observé 14% de reproduction pour deux filles avec leur mère.

Tableau 3. Partage de la reproduction entre une mère et deux de ses filles

Reproduction de la	Groupes		Nombre de jeunes par		Survie des juvéniles
	N	%	femelle	fem. reprod.	
Mère seule	2	22%	Mu: 4,2 (1,6) Fi: 1,9 (2,2)	4,2 (1,6) 3,9 (1,8)	88% (64 sur 73 juv.)
Mère et 1 fille	5	56%			
Mère et 2 filles	2	22%			

N = nombre de groupes observés dans chaque condition, fem. reprod. = femelle reproductrice, juv. = juvénile, Mu = mères Multipares, Fi = Filles. Les écarts-types sont donnés entre parenthèses.

Un tel résultat est fort intéressant car il montre que, chez le campagnol des champs, l'inhibition de la reproduction existe au sein de groupes de femelles apparentées, comme le prédit la théorie du biais reproducteur (Johnstone 2000). Un tel biais pourra même être plus important dans un groupe apparenté que non apparenté car la reproduction de la dominante, qui s'accapare une grande part de la production de juvéniles, augmente l'aptitude globale des jeunes femelles apparentées et peut faire de ce type de biais une stratégie évolutivement stable ("ESS").

De plus, le risque de l'inhibition de la reproduction pourrait expliquer la dispersion des jeunes filles hors de leur groupe natal dès leur maturité sexuelle (Boyce & Boyce 1988b). La dispersion était impossible dans mes expériences.

Il faut être extrêmement prudent avant de tirer des conclusions sur la situation dans les populations naturelles à partir d'expérience de laboratoire. Toutefois, l'intégration du mâle dans les différents nids de femelles solitaires ou non supporte l'hypothèse que les mâles pourraient vivre à long terme avec les femelles. Cela peut être lié à une meilleure survie des juvéniles et à une meilleure assurance de paternité pour les mâles. Dans certaines conditions, *M. arvalis* semble donc pouvoir être polygyne.

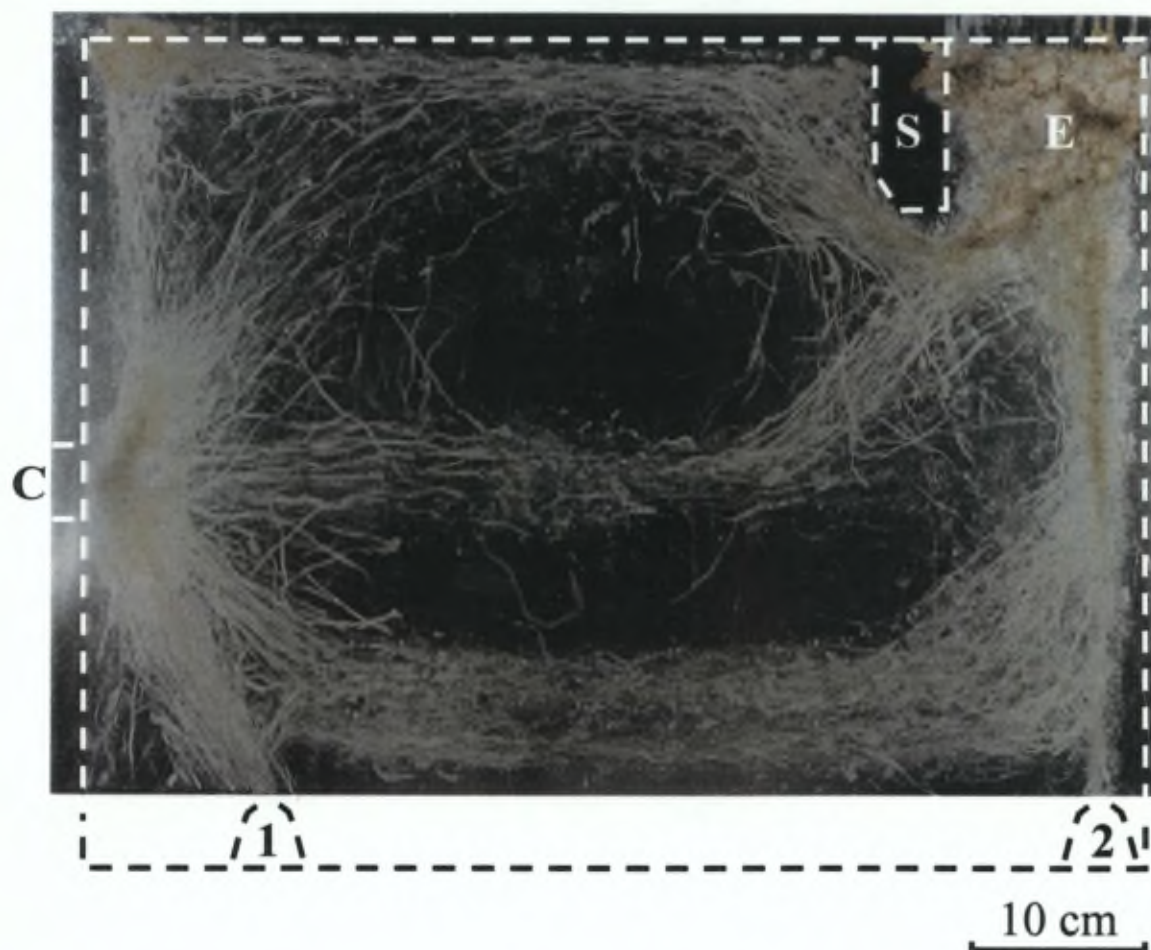


Fig. 4. Marques laissées sur le fond en aluminium d'une enceinte occupée pendant 49 jours par un groupe de deux femelles apparentées et un mâle de l'expérience du Chapitre 4. Les pointillés indiquent les limites de l'enceinte, les deux entrées du terrier (1 et 2), la base d'un pied du support (S) de la bouteille d'eau (E) et le couloir (C) menant à une deuxième enceinte identique (photo J. Jottard).

Conclusions des Chapitres 2 à 4

Les chapitres précédents se sont intéressés à l'installation de groupes de femelles, à leur composition et à leur reproduction. Après l'étude de ce problème central posé dans ce doctorat, la suite de ce travail s'intéresse à un phénomène mis en évidence lors des expériences des Chapitres 3 et 4, à savoir la présence d'un marquage considérable des dispositifs utilisés (Fig. 4). En effet, dans les enceintes, les campagnols laissent des traînées blanchâtres et épaisses le long de leurs voies principales de déplacement. Non seulement le sol en aluminium des enceintes est marqué mais aussi les parois de verre des terriers artificiels.

Dans l'étude avec de la tourbe du Chapitre 2, l'humidité a probablement empêché la détection de telles marques ; seules des fèces ont été détectée dans la tourbe. Malgré mes tentatives, je n'ai pu mettre au point une technique pour observer les traces d'urine dans la tourbe. L'urine d'animaux qui ont absorbé de la fluorescéine reste masquée dans la tourbe même sous lumière ultraviolette. Toutefois, dans les déblais de tourbe, deux tranchées sont apparues menant respectivement vers la nourriture et vers l'eau. Ces tranchées sont dues à des actes de déblaiement principalement lors des retours au terrarium.

Ainsi, à la fois en présence de tourbe humide et dans une enceinte d'aluminium, le campagnol des champs forme des "pistes". Ce phénomène jamais décrit auparavant chez cette espèce au laboratoire mérite d'être étudié. La dernière partie de ma thèse se consacre à cette tâche.

Les traces pourraient avoir au moins deux fonctions non exclusives : a) la défense territoriale, et b) l'orientation des campagnols au sein de leur environnement familial.

Le rôle de chacune de ces deux fonctions pourrait être étendu : a) selon G. Leclercq (expériences en cours), les odeurs pourraient maintenir la cohésion d'un groupe social, et b) les marques pourraient être utilisées par des étrangers pour s'orienter dans un environnement qu'ils ne connaissent pas.

Le point a) est étudié au chapitre suivant (Chapitre 5), alors que le point b) constitue la conclusion de la partie expérimentale de ce travail (la fin du Chapitre 5 et l'entièreté du Chapitre 6).

Chapitre cinq

Marquage odorant en présence d'un voisin de même sexe chez les mâles et les femelles

La passion fait souvent un fou du plus habile homme, et rend souvent les plus sots habiles.

François, duc de LA ROCHEFOUCAULD
(1613-1680), *Maximes*.

SCENT-MARKING IN PRESENCE OF A SAME-SEX NEIGHBOUR IN MALE AND FEMALE COMMON VOLES (*MICROTUS ARVALIS*)

To be submitted

ABSTRACT

Runways radiate from the burrows of common voles. Voles used them for foraging and dispersion. The runways are probably scent-marked for orientation and territory defence. This laboratory study investigated in both sexes the temporal and spatial features of the marking in pre-existing corridors, first in isolated voles then in voles with a same-sex neighbour. I observed the following facts. Firstly, the males, isolated or not, marked more than the females. The marks continued to increase in a familiar and unchanged environment, particularly in males, which also used faeces more than females did. The mark increased linearly in isolated voles. Secondly, the runway leading to the food was more marked than others even after the appearance of a neighbour. Thirdly, a neighbour stimulated the global marking and, particularly in females, the increase was important alongside the common border, where ran a corridor. Finally, the females that have marked a little when isolated showed a higher social tolerance in a future dyadic encounter than the isolated females that have marked a lot. My results highly suggest that natural runways are marked. Besides their probable orientation function, the marks on runways certainly have a social function.

INTRODUCTION

Common voles are not an entirely subterranean species. They forage above ground using runways around their burrows. Such runways are marked at least with urine in different species (Jamon 1994, Galef & Buckley 1996, Chapter 6). On pastures, these runways are often trails without vegetation, in crops or fallow, they are corridors covered by vegetation (Dienske 1979, Pelikán 1982). In the laboratory, *Microtus townsendii* prefer to use the most covered pathways (Harestad & Shackleton 1990). Although cover diminishes the risk of aerial predation (Koivunen et al. 1998), raptors use these marks of urine and faeces to detect patches with high density of voles (Viitala et al. 1995).

However, these runways are essential for foraging (rat: Galef & Buckley 1996). These trail networks are also used during escape behaviour even in an unfamiliar environment (in *M. ochrogaster*, Jacquot & Solomon 1997) and for dispersal even by foreigners (in *M. californicus*, Lidicker 1980). In *M. arvalis*, they are used for long daily excursions (Boyce & Boyce 1988c). They are also used during dispersal and, as Boyce & Boyce (1988b) suggested, could explain the almost complete absence of mortality during these trips.

On top of this orientation function, the scent-marks on runways should be the ideal way to transmit social messages. The chemical information has a territorial role with foreign passers-by, which can detect the presence and assess the characteristics of residents (Gosling 1982, Gosling & McKay 1990) as well as the availability of empty burrows at distance, therefore with smaller risk of aggressive encounter. In common voles, females never enter a foreign nest in an occupied burrow but detect the disappearance of neighbouring females and invade their burrows very quickly (< 3 h, Boyce and Boyce 1988c). This reluctance to enter a foreign nest is probably linked to the higher aggression that residents should show in a familiar environment as shown in mice and common voles (Jones & Nowell 1973, Dobly & Rozenfeld 2000). For the social function, promiscuous males could for instance find groups of females and monitor their reproductive state. The runways should permit to maintain neighbouring relationships without the necessity of any physical contact with other individuals. Indeed, the chemical communication could be very precise as different rodents can discriminate between individuals on basis of their marks (Johnston & Jernigan 1994, Gheusi et al. 1997). Such mechanisms allow the rodents to maintain a spatial segregation (Hurst et al. 1994, Rozenfeld & Denoël 1994) and a social tolerance in absence of direct encounters (Hurst et al. 1993). Besides individual quality differences in urine marking, the quantity of marks also differs between individuals. A recent study showed that in a group of common voles, mothers mark more than daughters (Heise & Rozenfeld 1999). In taiga voles and different mice, females (and juveniles) mark less than males (Wolff & Johnson 1979, Drickamer 1989, Rozenfeld et al. 1994).

While scent-marking was investigated in rodents for years (for review see Brown 1985), the differences in the marking of routes remain largely unknown. In common voles, the marks deposited along a route, observed in the laboratory, does not seem to be composed exclusively of urine but probably also of anal gland secretions (F. M. Rozenfeld & D. Van Avermaet unpubl. data). Indeed *M. montanus* and *M. xanthognathus* can scent-mark by dragging their anal regions on the floor (Jannett 1978b, Wolff & Johnson 1979).

This laboratory study investigated the temporal and spatial deposit of marks in pre-existing covered runways. I hypothesised that, as in male mice and bank voles, the marking is not only a response to the novelty and that it will continue in a familiar environment, possibly with a slight habituation (Maruniak et al. 1974, Rozenfeld & Rasmont 1987). Indeed, the marks should be regularly maintained to keep the efficiency of the chemical message. Moreover a possible overmarking would mask

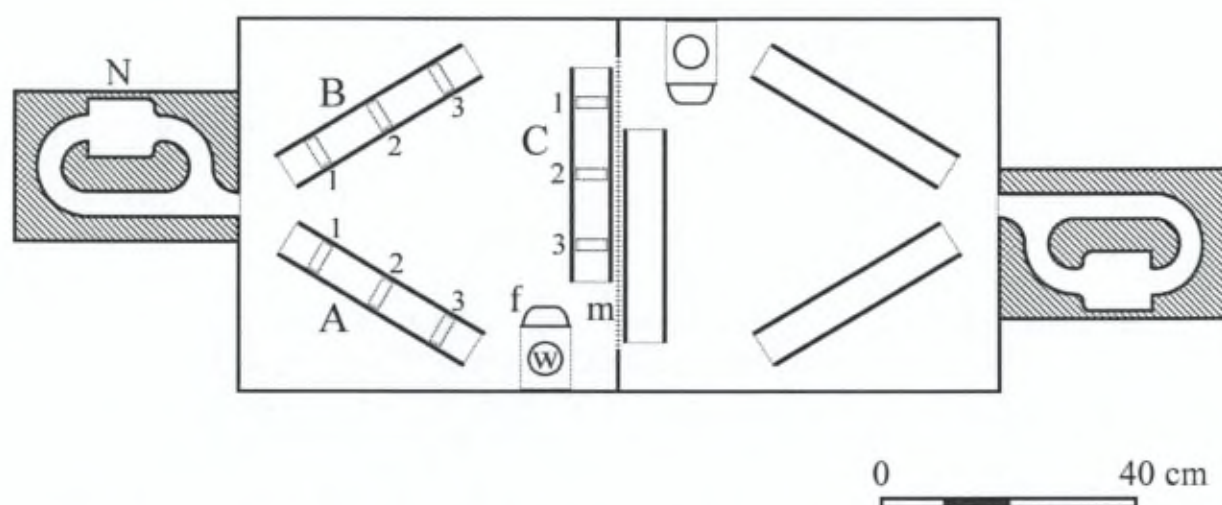


Fig. 1. Two individual enclosures in contact through a common partition with a wire-mesh window (m). Each pen contained three PVC corridors (A, B and C), a food pot (f) and a water bottle (w) on a support. Each pen was connected to a burrow with a nest chamber (N). The three zones of scent-mark recording are shown in each corridor of the left enclosure (1, 2 and 3); they are labelled according to the letter of the corridor and the number of the zone (e.g. 'C1'). The corridors, the burrow and the support of the water bottle provided cover for the voles (these covered areas are delimited by thin dotted lines).

the original odour (in bank voles and hamsters, Rozenfeld & Rasmont 1991, Johnston et al. 1994). The study also allowed me to observe the differences in scent-marking of three corridors forming a triangle, with the food, the burrow and an empty corner at the three apexes.

I also checked the presence of some sexual difference in this activity and the influence of the proximity of a conspecific, which should stimulate the marking as observed in male bank voles (Rozenfeld et al. 1987). Finally, I tested the hypothesis of a correlation between the abundance of marks in individual females and the future social tolerance.

METHODS

Subjects and rearing conditions

I used 22 males and 16 females, which were the third laboratory generation of wild voles captured in different places in Southern Belgium. They were 12 months old ($SD = 3$) and sexually experienced. At least 35 days before experimentation, each individual was isolated from its social group, composed of one adult male and one or more females, and placed in individual polycarbonate cages ($36 \times 25 \times 15$ cm). The cage contained commercial wood shavings, soft paper and a 20×4 cm PVC tube, as shelter. Water and pellets for rats, mice and hamsters were available ad libitum and, outside of experiments, were supplemented twice a week with fresh carrots. Rearing and experiments were performed at room temperature ($18-21^{\circ}\text{C}$) and humidity (50–70%) under a photoperiod of 16L:8D. Dim conditions were yellow light and were set on from 17:30 to 1:30.

Experimental enclosure

Each individual pen ($60 \times 60 \times 50$ cm, Fig. 1) was made of aluminium floor and walls. It contained three yellow PVC corridors (A, B and C, $33 \times 6 \times 4$ cm) with their own aluminium floor. In each enclosure, the 'A' corridor led to the food, which was on the right handside when coming from the burrow. The enclosure also contained 15 pellets in a small earthenware pot (f, $6 \times 4 \times 4$ cm) along the aluminium support of a water bottle (w, shaped in a reversed U, $9 \times 8 \times 11$ cm). The pen was connected to a 6-module burrow in vitrified stoneware (made by F. M. Rozenfeld) with aluminium floor, a circular gallery and a nest chamber (N). At the beginning of the experiment, three pieces (10×13 cm) of soft paper were in the middle of the enclosure as nesting material.

Experimental procedure

On day 0, each vole was transferred from its rearing cage to its new individual enclosure inside its shelter tube. The enclosures were at 1 m from each other. After 2

days, I moved pairs of enclosures closer together in order to obtain five random dyads of each sex involving unrelated and unfamiliar individuals. I put in contact both distal walls, which were removed and replaced by a common partition with a wire mesh window at floor level (m, 54×20 cm, Fig. 1). The enclosures of 12 males and 6 females remained isolated for 4 days for control. On day 4, in the experimental females, the common partition was removed and both females could interact in the common enclosure during 4 more days (until day 8). In the female controls, on day 4, I formed pairs of enclosures with a common wire mesh partition during two days like on day 2 in the experimental group. Then, on day 6, I removed the partition for a 4-day social interaction (until day 10). The only difference between experimental and control females is that the former got 2 days of isolation prior to the wire-mesh confrontation whereas control females got 4 days. After verification of the absence of behavioural difference between the female interactions in both treatments, I could compare the social relationships in eight female pairs. For both groups of males, the experiment was finished on day 4, as males are known to be highly intolerant to each other (de Jonge 1983, Dobby & Rozenfeld 2000, i.e. Chapter 2).

Data recording and analysis

From day 1 to day 4, at 14 h, I removed the corridors from the enclosure, one by one, to record scent-marks on their floor. In each corridor, I observed three zones of 5×2 cm (1000 mm^2). I recorded the number of scent-marked mm^2 (dark) versus clean aluminium (clear) through a transparent paper with millimetre squares. The zones were at 5.5, 16.5 and 27.5 cm away from both corridor entrances and labelled according to the letter of the corridor and the number of the zone (e.g. 'B3', Fig. 1). The corridors still bearing the scent-marks were then replaced in the enclosure as before. Even though I present a detailed study of the differences inside each corridor, the main analysis treated each corridor as a single passage and its three recordings were therefore pooled. For each corridor, the number of faeces was also recorded. Besides the direct analysis of the marked surface, I also assessed the increase of marks after the presence of a neighbour (on day 3) by the ratio day 3 / day 2. The treatment without neighbour was used to test the continuous marking in a known environment.

The social interaction between each female dyad was determined by three observations, lasting each 1 hour, that were performed after 4 days of interaction and classified as associated (the two females were non-aggressive and huddled in a communal nest more than 50% of the observation time) or separated (the two females lived each in her own nest and all interactions between them were aggressive).

For two independent variables, I used Mann-Whitney U test. For two dependent variables, I used Wilcoxon Matched-Pairs Signed-Ranks test (called Wilcoxon test). To compare the three recordings inside a corridor, I used Friedman Two-Way Anova. The changes in time of the marks were assessed by Spearman correlations. I also compared number of experiments with presence of faeces between types of treatments with the Fisher Exact test. Tests were two-tailed except when otherwise

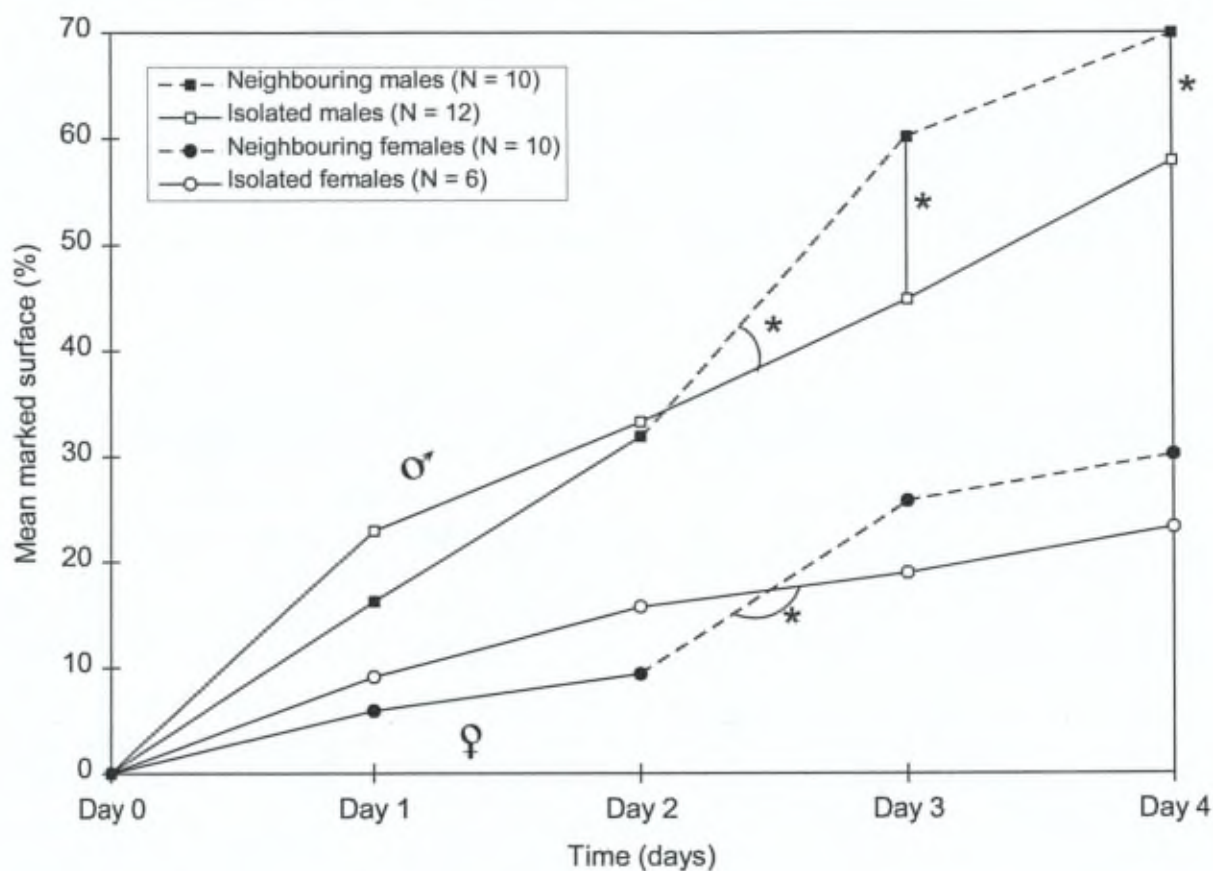


Fig. 2. Changes over time of the marked surface inside three corridors in males and females. All individuals were isolated until day 2, then, some of them were confronted through wire mesh to a conspecific of the same sex (dotted lines). The increase of marks between day 2 and day 3 was sharper in presence of a neighbour than in isolation. The sexual difference was significant on all days for all treatments. I used Mann-Whitney U test (* = $P < 0.05$).

noted. As they underwent the same treatment, experiments and controls in each sex were pooled for statistical analysis until day 2.

RESULTS

Time dynamics and spatial distribution of marks in both sexes

Voies mainly used the distal end of their burrow as urinal, where the urine was deposited in spots of 1-2 cm of diameter. The scent-mark in corridors where mainly long streaks with a more oilier aspect than urine in the burrow. During the four days of mark recording, in almost all corridors, the total marked surface significantly increased in time (one-tailed Wilcoxon test, $N = 6$ to 22, $P < 0.037$, Fig. 2 for a global view). The exceptions were the 'C' corridor of neighbouring females between days 3 and 4, and most corridors of control females after day 2. However, the total increase was significantly linear in both controls (Spearman correlation, $N = 5$, both $P = 0.000$, Fig. 2). No habituation was detected over the 4 days (Friedman Two-Way Anova, $N = 6$ to 12, $DF = 3$, $P > 0.05$). Furthermore, the males marked significantly more than the females in every corridor with or without a neighbour (Mann-Whitney U test, $N = 16$ to 38, $P < 0.049$, Fig. 2). Finally, after day 2, the control males increased their marks more than the control females (between days 2 and 3, and between days 3 and 4, Mann-Whitney U test, $N = 18$, both $P = 0.019$).

On days 1 and 2, in males and females, the marks were more abundant firstly in 'A' corridor than in the other two, but also more abundant in 'C' than in 'B' corridor (Wilcoxon test, $N = 16$ and 22, $P < 0.05$). In fact, except in neighbouring males on day 3, the 'A' corridor was more marked than the 'B' corridor in all conditions (Wilcoxon test, $N = 6$ and 22, $P < 0.037$).

During the 4 days of mark recording, in both female groups, 'A3' was more marked than 'A1' (Friedman Two-Way Anova, $N = 6$ to 16, $DF = 2$, $P < 0.05$). Similarly, on day 4 in neighbouring males, 'A3' and 'C3' were more marked than respectively A1 and C1 (Friedman Two-Way Anova, $N = 10$, $DF = 2$, $P < 0.027$). Likewise, 'B3' was more marked than 'B1' (Friedman Two-Way Anova, $N = 10$, $DF = 2$, $P < 0.020$).

There were faeces in corridors in 13 male replicates out of 22 and in 3 female replicates out of 16 (59% vs. 19%, Fisher Exact test, $N = 38$, $P < 0.05$). In males, they were mainly present in 'C' corridor (66% of occurrences). In females, they were exclusively present in 'C' corridor, even without neighbour.

Outside corridors, I observed elongated marks on the enclosure floor forming trails. They were not precisely quantified but looked identical to those inside corridors. They went through three corners of the enclosure (not through the corner to the left when exiting the burrow, Fig. 1). Through both distal corners (between 'B3'-'C1' and between 'A3'-'C3'), they thus linked the corridors together. Through the

Table 1. Ratio of the mark increase between day 3 and day 2 in presence and in absence of a same-sex neighbour.

Corridor	Males			Females		
	Neighbouring (<i>N</i> = 10)		Isolated (<i>N</i> = 12)	Neighbouring (<i>N</i> = 10)		Isolated (<i>N</i> = 6)
'A'	2,5 [1,0-6,9]	>	1,2 [1,0-2,5]	>	1,6 [1,0-8,8]	1,0 [0,8-7,9]
'B'	3,2 [1,2-13,8]	>>	1,6 [1,2-3,3]	>>	2,1 [0,9-20,4]	1,4 [0,8-2,0]
'C'	1,9 [0,7-9,5]	-	1,4 [1,0-3,9]	-	1,8 [1,0-12,0]	0,9 [0,8-8,5]
All	2,8 [0,7-13,8]	>	1,4 [1,0-3,9]		1,9 [0,9-20,4]	1,0 [0,8-8,5]

>: $P < 0.05$, >>: $P < 0.025$ with one-tailed Mann-Whitney U test. In neighbouring voles, the 'A' and 'B' corridors, but not the 'C' corridor, increased more in males than females (central column).

corner close to the 'A' corridor, they skirted around the 'A' corridor and reach the food along walls from the burrow. Finally, marks linked the entrances of 'A' and 'B' corridors to that of the burrow.

Influence of a neighbouring conspecific on the pattern of marking

In both sexes, the marks increased more between day 2 and day 3 in presence of a neighbour than in isolation (one-tailed Mann-Whitney U test, $N=22$ and 16 , $P=0.028$ and 0.041 ; Table 1). The analysis of each corridor separately showed two main sexual differences (see Table 1 for details). Firstly, in each sex, the increase of the marks in one of the corridors was not higher in neighbouring voles than in isolated voles (the 'C' corridor in males and the 'B' corridor in females). Secondly, the increase in neighbouring males was greater than in neighbouring females in 'A' and 'B' but not in 'C' corridor (Table 1). The increases between day 3 and day 4 were similar with or without a neighbour.

By comparing the absolute increase in marks between day 2 and day 3, and not the ratio like in the previous paragraph and Table 1, 'C' corridor showed a bigger increase than 'B' corridor in the neighbouring females, whereas this was the opposite in the isolated females (Wilcoxon test, $N=10$ and 6 , $P=0.022$ and 0.046).

On days 3 and 4, 'C' corridor was more marked than 'B' corridor in neighbouring voles but not in isolated voles (Wilcoxon test, $N=6$ to 12 , $P(\text{neighbour}) < 0.05$). As already mentioned, the 'A' corridor was always more marked than 'B' except in neighbouring males on day 3. There was no difference between 'A' and 'C' corridors, except in isolated males on day 3 where 'A' was more marked than 'C' (Wilcoxon test, $N=12$, $P < 0.019$).

Social interactions in females

After 4 days of interaction in eight pairs of females, four pairs showed no aggression during the observation and lived in the same nest. The four other pairs were separated and two of them showed aggression with a clear dominance hierarchy. The pairs of females from experiments ($N=5$) as well as the pairs of females from controls ($N=3$) showed each the two types of social relationships (associated and separated). I thus pooled both treatments. The eight females from the four pairs that remained separated had marked more before the encounter (recorded on day 2 in both treatments) than the future tolerant ones (15.2 vs. 7.7 % of marked surface, Mann-Whitney U test, $N=16$, $P=0.046$). Although the number of pairs was too small to do relevant statistics, the mean discrepancy of age between tolerant females was lower than that between separated females (30.2 vs. 134.0 days).

DISCUSSION

Males marked more than females. This sex difference could be due to the greater weight of males, to their higher mobility (Boyce & Boyce 1988c) and to their known intolerance higher than that of females towards neighbours (de Jonge 1983, Doby & Rozenfeld 2000, i.e. Chapter 2). This is confirmed by the presence of more faeces in males, which allow sex recognition in some voles (Ferkin et al. 1994, Ferkin & Johnston 1995) and individual discrimination in hamsters (Lai & Johnston 1994) but also territorial defence in different Muridae (Wolton 1985, Zuri et al. 1997). In male *Clethrionomys glareolus*, intraspecific faeces trigger handling and licking; this over-marking depends on the hierarchical background of the donor (Rozenfeld & Rasmont 1991). As they are less washed away by rain than urine, which is moreover absorbed by the substrate, the lifetime of the message of faeces should be longer (Wolton 1985), which is useful on distant runways used by different individuals (Harper & Batzli 1996b). Most faeces were observed in the 'C' corridor, which could have been perceived as a border as it ran alongside the most distal partition from the burrow. The faeces could indicate the presence and maybe the social status of the resident male to visitors.

Like in bank voles (Rozenfeld & Rasmont 1987), the marking does not stop over time, even in the familiar environment without changes I used. Moreover, no significant habituation was noticed contrary to what happens in male mice receiving a clean substrate every day (Maruniak et al. 1974). As the intensity of the chemical signalling declines in time, it should be regularly renewed. The linear increase in isolated voles could even mean that the marking investment augmented in time, as my measure of the accumulated marked surface would record as asymptotic the addition of a constant surface on a more and more marked surface.

The marks were more abundant in the corridor leading to the food. This could simply be a consequence to the more frequent ways through this corridor and would support my hypothesis that a part of the marks is deposited passively. The higher quantity of marks at the distal sides of corridors than close to the burrow could be consequent to numerous sessions of vigilance as well as comings and goings through from the end of corridors leading to an uncovered place. Rats use the marks to find their bearings in darkness (Lavenex & Schenk 1998), such a directional marking pattern could help the vole orientation in darkness. My present experiments cannot clearly establish whether the marks would be used for orientation, I deal with this question in another study (Chapter 6). Moreover the marking of the food area could also have played a role in the emergence of the directional pattern in corridors and could maybe protect the food from heterospecific competitors, which avoid male common vole odour (de Jonge 1980). Such protection mechanism was observed with the exclusion of *Acomys russatus* by sympatric species both in the laboratory and in the field (Haim & Rozenfeld 1998, Doby, Rozenfeld & Haim submitted⁹).

⁹ Doby A., Rozenfeld F. M. & Haim A. Field experimental feeding behaviour in a diurnal rodent from an extreme arid environment. Submitted to *The Journal of Chemical Ecology*.

As already observed in other species (Maruniak et al. 1974, Rozenfeld & Rasmont 1987), the presence of a neighbour caused an increase of the marks. However, the response was different in males and females. The males showed a higher increase than the females except in the corridor close to the common partition ('C', Fig. 1), which augmented as if without neighbour in males. This absence of sex difference in the increase in 'C' corridor could be due to the lighter marking in females before the appearance of their neighbour. It is also possible that the males began to mainly patrol and mark outside the 'C' corridor with a full-access to the wire-mesh, whereas they mostly used the 'A' corridor to visit the common partition. Anyway, the marking in the 'B' corridor remained scarce.

The proportion of 50% of tolerant females after a 4-day interaction was comparable to the tolerance level in another study with pairs of sexually naive females, which were completely unfamiliar (60%, $N = 10$ dyads, Chapter 3). The current results mean that under my conditions the familiarity did not imply social tolerance in the long term contrary to what is commonly observed at least in the short term (Kareem & Barnard 1982, Ferkin 1988).

It is noteworthy that the quantity of marks in females in social isolation could predict their future social interactions. This first confirms the social role of recorded marks. This linkage could be intrinsic to each female, the amount of marks being an indirect measure of her aggressiveness or due to her past social experience as shown in male bank voles (Rozenfeld & Rasmont 1991). However, it is also possible that the difference during interaction was consequent to the presence of the marks themselves. Indeed, in unfamiliar *M. arvalis* and *Mus spretus*, marks trigger reluctance to stay close to the odour as well as defensive behaviour of an intruder (de Jonge 1980, Hurst et al. 1994). In common voles, this hostile effect of odours could be related to the reproductive monopolisation observed in high-density groups of a mother with two of her daughters (Heise & Rozenfeld 1999). My study thus highly suggests that scent-marks is used in competitive ability signalling and maybe in orientation.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank A. Higgins for the correction of English and the FRIA for financial support throughout my PhD (Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture).

REFERENCES

- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 723-736

- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988c. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 737-754
- Brown, R. E. 1985. The rodents II: suborder Myomorpha. in: Social odours in mammals, Brown, R. E. & MacDonald, D. W. (eds), Clarendon Press, 1(9), 345-457
- de Jonge, G. 1980. Response to con- and heterospecific male odours by the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* with respect to the competition for space. *Behaviour* 73, 277-303
- de Jonge, G. 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour* 84, 1-73
- Dienske, H. 1979. The importance of social interactions and habitat in competition between *Microtus agrestis* and *Microtus arvalis*. *Behaviour* 71, 1-126
- Dobly, A. & Rozenfeld, F. M. 2000. Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137, 1443-1462
- Drickamer, L. C. 1989. Patterns of deposition of urine containing chemosignals that affect puberty and reproduction by wild stock male and female house mice (*Mus domesticus*). *J. Chem. Ecol.* 15, No. 5, 1989
- Ferkin, M. H. 1988. The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*: a laboratory and field study. *Anim. Behav.* 36, 1816-1822
- Ferkin, M. H. & Johnston, R. E. 1995. Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. *Anim. Behav.* 49, 37-44
- Ferkin, M. H., Ferkin, F. H. & Richmond, M. 1994. Sources of scent used by prairie voles, *Microtus ochrogaster*, to convey sexual identity to conspecifics. *Can. J. Zool.* 72, 2205-2209
- Galef, B. G. & Buckley, L. L. 1996. Use of foraging trails by Norway rats. *Anim. Behav.* 51, 765-771
- Gheusi, G., Goodall, G. & Dantzer, R. 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Anim. Behav.* 53, 935-944
- Gosling, L. M. 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.* 60, 89-118
- Gosling, L. M. & McKay, H. V. 1990. Competitor assessment by scent matching: an experimental test. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 415-420
- Haim, A. & Rozenfeld, F.M. 1998. Spacing behaviour between two desert rodents, the golden spiny mouse *Acomys russatus* and the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus*. *J. Arid Environ.* 39, 593-600
- Harestad, A. S. & Shackleton, D. M. 1990. Cover and use of travel routes by female Townsend's voles in a laboratory arena. *Biol. Behav.* 15, 196-204
- Harper, S. J. & Batzli, G. O. 1996b. Monitoring use of runways by voles with passive integrated transponders. *J. Mammal.* 77, 364-369
- Heise, S. & Rozenfeld, F.M. 1999. Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles. *J. Chem. Ecol.* 25, 1671-1685

- Hurst, J.L., Fang, J. & Barnard, C.J. 1993. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim. Behav.* 45, 997-1006
- Hurst, J. L., Hayden, L., Kingston, M., Luck, R. & Sorensen, K. 1994. Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecifics. *Anim. Behav.* 48, 1219-1229
- Jacquot, J. J. & Solomon, N. G. 1997. Effects of site familiarity on movement patterns of male prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Am. Midl. Nat.* 138, 414-417
- Jamon, M. 1994. An analysis of trail-following behaviour in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Anim. Behav.* 47, 1127-1134
- Jannett, F. J. Jr. 1978b. Dosage response of the vesicular, preputial, anal and hip glands of the male vole, *Microtus montanus*, to testosterone propionate. *J. Mammal.* 59, 772-779
- Johnston, R. E. & Jernigan, P. 1994. Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. *Anim. Behav.* 48, 129-136
- Johnston, R. E., Chiang, G. & Tung, C. 1994. The information in scent over-marks of golden hamsters. *Anim. Behav.* 48, 323-330
- Jones, R.B. & Nowell, N.W. 1973. The effect of familiar visual and olfactory cues on the aggressive behaviour of mice. *Physiol. Behav.* 10, 221-223
- Kareem, A. M. & Barnard, C. J. 1982. The importance of kinship and familiarity in social interactions between mice. *Anim. Behav.* 30, 594-601
- Koivunen, V., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 1998. Refuge sites of voles under owl predation risk: priority of dominant individuals. *Behav. Ecol.* 9, 261-266
- Lai, S.C. & Johnston, R.E. 1994. Individual odors in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Ethology* 96, 117-126
- Lavenex, P. & Schenk, F. 1998. Olfactory traces and spatial learning in rats. *Anim. Behav.* 56, 1129-1136
- Lidicker, W. Z., Jr. 1980. The Social Biology of the California vole. *The Biologist* 62, 46-55
- Maruniak, J. A., Owen, K., Bronson, F. H., Desjardin, C. 1974. Urinary marking in male house mice: responses to novel environmental and social stimuli. *Physiol. Behav.* 12, 1035-1039
- Pelikán, J. 1982. *Microtus arvalis* on mown and unmown meadow. *Acta Sc. Nat. Brno* 16, 1-36
- Rozenfeld, F. M. & Denoël, A. 1994. Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). *J. Chem. Ecol.* 20, 803-813
- Rozenfeld, F. M. & Rasmont, R. 1987. Urine marking in bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia). *Ann. Soc. r. zool. Belg.* 117, 237-245
- Rozenfeld, F. M. & Rasmont, R. 1991. Odour cue recognition by dominant male bank voles, *Clethrionomys glareolus*. *Anim. Behav.* 41, 839-850

- Rozenfeld, F. M., Le Boulangé, E. & Rasmont, R. 1987. Urine marking by male bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia) in relation to their social rank. *Can. J. Zool.* 65, 2594-2601
- Rozenfeld, F. M., Rasmont, R. & Haim, A. 1994. Home site scent marking with urine and an oral secretion in the golden spiny mouse (*Acomys russatus*). *Israel J. Zool.* 40, 161-172
- Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P. & Koivula, M. 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373, 425-427
- Wolff, J. O. & Johnson, M. F. 1979. Scent marking in taiga voles, *Microtus xanthognathus*. *J. Mammal.* 60, 400-404
- Wolton, R. J. 1985. A possible role for faeces in range marking by the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Notes fr. Mammal Soc.* 50, 286-291
- Zuri, I., Gazit, I. & Terkel, J. 1997. Effect of scent-marking in delaying territorial invasion in the blind mole-rat *Spalax ehrenbergi*. *Behaviour* 134, 867-880

RÉSUMÉ FRANÇAIS (non inclus dans l'article original)

Des sentesradient depuis les terriers des campagnols des champs. Les campagnols les utilisent pour la recherche de nourriture et la dispersion. Les sentes portent des marques odorantes probablement pour l'orientation et la défense territoriale. Cette étude au laboratoire a examiné chez les deux sexes les caractéristiques temporelles et spatiales du marquage dans des couloirs préexistants, premièrement chez des campagnols isolés, ensuite chez des campagnols avec un voisin de même sexe. J'ai observé les faits suivants. Premièrement, les mâles, isolés ou non, ont marqué plus que les femelles. La surface marquée a continué à augmenter dans un environnement familier et sans changement, particulièrement chez les mâles, qui ont aussi utilisé des fèces plus que les femelles ne l'ont fait. Les marques ont augmenté linéairement chez les animaux isolés. Deuxièmement, le passage menant à la nourriture était plus marqué que les autres même après l'apparition d'un voisin. Troisièmement, un voisin a stimulé le marquage global et, particulièrement chez les femelles, l'augmentation était importante le long de la frontière commune, où se situait un couloir. Finalement, les femelles qui ont peu marqué lorsqu'elles étaient isolées ont montré une plus grande tolérance sociale lors d'une future rencontre dyadique que les femelles isolées qui avaient beaucoup marqué. Mes résultats suggèrent fortement que les sentes naturelles sont marquées. Outre leur probable fonction d'orientation, les marques sur les sentes ont certainement une fonction sociale.

Compléments et conclusions du chapitre

1. Relations sociales entre deux femelles

Jusqu'à présent, chacun des quatre articles inclus dans ce doctorat a entre autres décrit l'interaction sociale de deux femelles non apparentées en repos sexuel. Il est temps de donner une vue globale des résultats de ces expériences qui diffèrent par certaines variables. Ces données ne doivent pas être considérées comme faisant partie d'une expérience à part entière destinée à tester une hypothèse précise. En effet, les expériences de chaque chapitre sont également destinées à tester d'autres hypothèses au-delà de la question des liens entre femelles. Dans le tableau suivant, les abréviations diffèrent légèrement de celles des tableaux précédents car celui-ci traite des femelles avant leur éventuelle fécondation.

Tableau 2. Variations entre les expériences étudiant les relations sociales de deux femelles non familières en absence de mâle

	Chapitre 2	Chapitre 3	Chapitre 4	Chapitre 5
Types de femelles confrontées	Nu+Nu	Nu+Nu	Pa+Je	Pa+Pa
Familiales depuis	4 jours	–	–	2 jours
Origine	Nature	Laboratoire	Laboratoire	Laboratoire
Expérimentées sexuellement	Non (?)	Non	1 ♀ / 2	Oui
Adultes	Oui	Oui	1 ♀ / 2	Oui
Type de terrier	Modifiable	Grand	Grand	Petit
Nombre d'enceintes (30 dm ²)	2	2	1	2
Nombre de répétitions	N = 6	N = 10	N = 14	N = 8
Tolérance après 1 jour	100%	40%	93%	50%
Tolérance après 4 jours	100%	60%	[♂ présent]	50%

Nu = femelle adulte et nullipare en début d'expérience, Je = jeune femelle nullipare en début d'expérience, Pa = femelle (multi)pare en début d'expérience. Un petit terrier a un volume à peu près deux fois moindre que celui d'un grand.

Comme discuté au Chapitre 3 (page 65), malgré les différences entre les expériences des Chapitres 2 et 3, leur comparaison indique que la familiarité améliore la tolérance sociale entre deux femelles adultes non apparentées sans expérience sexuelle. Toutefois la familiarité n'est pas suffisante comme le montre le Chapitre 5. Dans celui-ci, l'expérience sexuelle a probablement joué un rôle négatif sur la tolérance (ainsi que peut-être la taille réduite des terriers).

Comme brièvement mentionné dans la discussion de l'article de ce chapitre (page 100), la proportion comparable de femelles tolérantes aux Chapitres 3 et 5

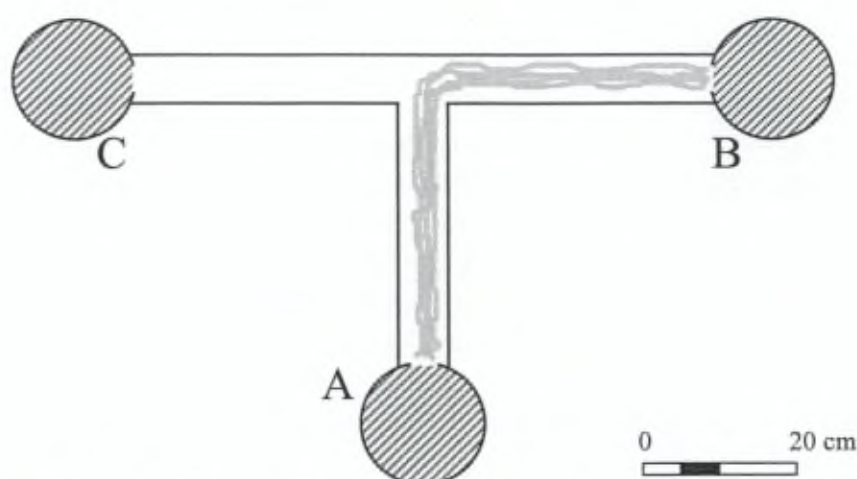


Fig. 3. Schéma du dispositif utilisé pour étudier le suivi de marques. Il comporte trois branches constituées chacune d'un couloir en PVC jaune translucide (comme dans l'expérience du Chapitre 5), et d'une chambre en PVC au plafond en verre (hachures). Deux des couloirs contiennent les marques continues d'un groupe de femelles, alors que le dernier est vierge, tout comme les trois chambres (A, B et C). Un mâle est placé dans la chambre de départ (A) et est libre de circuler dans le dispositif pendant 15 min. La piste est orientée à droite dans la moitié des cas. Le dispositif est arbitrairement divisé en sept zones (voir tableau suivant).

Tableau 3. Pourcentages moyens du temps passé par 14 mâles pendant 15 min dans un labyrinthe en T portant une piste dans deux de ses branches

Localisation (cf. Fig. 3)	$\bar{x}$ (%)	s_{n-1} (%)	Anova
Couloir de départ (A)	20,4	11,2	} +
Couloir marqué (B)	21,5	7,1	
Couloir non marqué (C)	9,8	5,8	
Chambre de départ (A)	7,5	5,2	} -
Chambre côté marqué (B)	13,4	9,3	
Chambre côté non marqué (C)	7,1	5,1	
Bifurcation centrale	20,3	9,3	

$\bar{x}$ (%) = pourcentages moyens, s_{n-1} (%) = écart-type de ces pourcentages. Anova = au sein de chaque triade de valeurs, celles suivies d'un '+' sont supérieures à celles suivies d'un '-' (Two-Way Anova de Friedman avec $ddl = 2$, $N = 14$ et $p < 0.012$).

montre que la familiarité n'est pas indispensable pour une tolérance mutuelle à long terme entre deux femelles non apparentées.

Enfin, il est bon de rappeler que la différence d'âge entre les femelles est un facteur essentiel pour leurs relations sociales (voir la discussion du Chapitre 3 page 65 et les résultats du Chapitre 4 page 79).

2. Marquage odorant

Ce chapitre a décrit la dynamique temporelle et spatiale du dépôt de marques odorantes chez des animaux isolés et puis en présence d'un conspécifique comme voisin. Ces résultats laissent présager une fonction sociale du marquage, liée à l'indication d'un espace vital voire d'un territoire, ainsi qu'une fonction d'orientation lors de la recherche de nourriture sans toutefois démontrer de tels rôles. La fonction d'orientation est cohérente et a été modélisée (Benhamou 1989). L'étape suivante dans l'étude des fonctions du marquage du campagnol des champs sera donc de tester cet éventuel rôle de l'olfaction dans l'orientation.

Lors d'une première expérience, j'ai cherché à répondre à l'interrogation suivante : quelle est la réaction d'un animal face aux marques d'un groupe étranger, les suivra-t-il ? Je présente ici un bref résumé de cette courte étude.

J'ai testé si de jeunes mâles suivent une piste d'un groupe de femelles étrangères lors de l'exploration d'un environnement inconnu. Les mâles auraient un double avantage à suivre de telles pistes. Premièrement, ils éviteraient de se risquer sans information préalable sur un terrain qu'ils ne connaissent pas. La présence de marques de conspécifiques indique que le chemin est emprunté et donc a plus de chance d'être sûr qu'un autre. Deuxièmement, ils pourraient atteindre un groupe de femelles étrangères qu'ils pourraient éventuellement féconder.

Les tests ont eu lieu dans un labyrinthe fermé, en forme de T, dont le couloir central et un des couloirs transversaux contiennent une piste fraîche continue. La piste se trouvait dans la branche droite dans la moitié des cas. Un labyrinthe en T oblige les mâles à s'arrêter avant de choisir une des voies, ce qui limite l'intervention du hasard dû à une course continue.

La piste utilisée a été fournie en 48h par un groupe de trois femelles sans activité sexuelle (une mère accompagnée de deux de ses filles âgées de 35 jours). Chaque extrémité du labyrinthe était reliée à une chambre circulaire de 15 cm de diamètre au plafond en verre (Fig. 3). Les mâles, âgés de 54 jours ($s_{n-1} = 5$), ont été introduits dans la chambre de la branche unique du T (A : chambre de départ). Leur position entre sept zones (voir Tableau 3) a été enregistrée à la seconde près pendant 15 minutes.

Lors de leur première exploration, 12 des 14 mâles testés ont suivi la piste (test binomial unilatéral, $N = 14$, $p = 0,006$). Ils ont mis en moyenne 29 s pour entrer dans

le couloir (latéral) marqué contre 59 s pour le couloir non marqué (test de Wilcoxon unilatéral, $N = 14$, $p = 0,004$). Pour la visite des chambres prolongeant ces deux couloirs (qui, elles, ne contiennent pas de marques), neuf mâles sont entrés en premier dans la chambre du couloir marqué (64%, test binomial, $N = 14$, $p = 0,20$; NS), ce qui correspond à des temps moyens de 70 s contre 84 (test de Wilcoxon, $N = 14$, $p = 0,08$; NS). La différence n'est donc plus significative pour ces endroits non marqués.

Au cours des 15 minutes d'observation, les animaux ont passé significativement plus de temps dans un des deux couloirs avec une piste plutôt que dans le couloir non marqué (Two-Way Anova de Friedman, $N = 14$, $ddl = 2$, $p = 0,001$; Tableau 3). Toutefois, ils ont séjourné davantage dans la chambre du couloir marqué (B) que dans l'une ou l'autre des deux chambres (A et C), dont une seule donnait sur un couloir non marqué (Two-Way Anova de Friedman, $N = 14$, $ddl = 2$, $p = 0,012$). Ceci indique que le dispositif est polarisé pour les individus. Lors de leurs multiples déplacements, ils font en effet la différence entre l'endroit où ils sont entrés ("départ" de la piste) et la chambre prolongeant la "fin" de la piste. Cela ne veut pas dire que la piste est elle-même "polarisée" mais c'est une possibilité.

De plus, les animaux étaient plus souvent dans les couloirs (sans compter le centre) que dans les chambres (test de Wilcoxon, $N = 14$, $p = 0,008$). Cependant, la relation est moins nette pour le couloir et la chambre non marqués (Tableau 3, C), ce qui appuie encore la constatation d'une différence du point de vue des animaux entre les deux chambres aux extrémités de la piste.

Enfin, lors de leur séjour, lorsque les campagnols arrivent à la bifurcation sur la piste (c.-à-d. depuis A ou B), ils préfèrent suivre la piste, en allant en B ou A respectivement plutôt que de la quitter en allant en C (test de Wilcoxon, $N = 14$, $p = 0,050$ et $0,014$). Lorsqu'ils arrivent à la bifurcation depuis le couloir sans piste, ils continuent tout droit (C vers B, test de Wilcoxon, $N = 14$, $p = 0,023$). Les demi-tours restent rares (moins de 6% des visites du centre).

L'hypothèse d'un suivi préférentiel de pistes semble donc justifiée par plusieurs indices. Lors du chapitre suivant, elle sera étudiée à long terme dans un labyrinthe complexe qui permet l'utilisation d'un autre sens que l'olfaction pour l'orientation, à savoir la vision (grâce à des repères à distance).

Chapitre six

Déplacements des mâles dans un labyrinthe : rôle des marques odorantes et des repères visuels lointains

[On voit les lemmings] tout à coup se réunir en nombre incommensurable, surtout dans la région montagneuse, puis bientôt se mettre en marche par colonnes serrées et s'avancer alors droit devant eux, sans qu'aucun obstacle, quel qu'il soit, puisse désormais les arrêter. [...] Si c'est un bateau qu'ils rencontrent, ils ne nagent pas autour du bateau, mais l'escaladent, l'investissent de leur grouillement surnaturel, vont plonger de l'autre bord. Leur foule est parfois si innombrable que [...] plusieurs embarcations envahies ainsi faillirent sombrer.

René THÉVENIN, *Les migrations des animaux*, Presses Universitaires de France (1941).

MOVEMENT PATTERNS IN A NETWORK OF Y-JUNCTIONS: ROLE OF
SCENT-MARKS AND DISTANT VISUAL CUES IN MALE COMMON VOLES
(*MICROTUS ARVALIS*)

To be submitted

ABSTRACT

Common voles use networks of runways around their burrows dug in meadows. This work tested in an artificial and regular network of passages whether male voles would use olfactory and/or visual cues to go to their food. I studied for 5 days the movements of a male in a multi Y-junction maze containing food close to its centre. I showed that males quickly marked their environment. They preferentially moved in the periphery of the maze, which was correlated with their scent-marks. However, in 78% of the direct trips from the peripheral nest to the food, they used one of the shortest routes, which went through the central part of the maze. These shortest routes contained the most slightly marked zones. The voles preferred two different shortest routes to go to the food and to come back from it. These two facts suggest that male common voles base their choices on the general direction of their goal (the food or the nest) rather than on clearly established trails. Finally, there was no major difference between the early exploration of a clean and of a scent-marked maze.

INTRODUCTION

Common voles (*Microtus arvalis*) often live in pastures with short vegetation contrary to close species like *M. agrestis*, who need dense and wet plant cover (Dienske 1979, Pelikán 1982, Pusenius & Viitala 1993a). In this environment, networks of runways radiate from their burrows (Mackin-Rogalska 1979, Pelikán 1982, Blumenberg 1986). These networks link together the entrances of a given burrow but also those of different burrows. They are probably used for foraging but also for the transfer of individuals between burrows, which is common (Blumenberg 1986), and for dispersal, which involves almost no mortality, maybe because of the presence of such runways, as suggested by Boyce & Boyce (1988b). In *M. pennsylvanicus* and *M. ochrogaster*, a given runway can be used by up to 10 voles in 24 h (Harper & Batzli 1996b). In other small rodent species, it was reported that even strangers and heterospecifics use the same runways (Pearson 1960, Andrzejewski & Olszewski 1963, Lidicker 1980). In wood mice, scented-trail networks could make orientation easier (Jamon 1994). This assemblage of features can explain the ability

of *M. arvalis* to quickly colonise new habitats (Frank 1953, Delattre et al. 1996), which is crucial during peaks of high population density and which is responsible for causing agricultural plagues.

The complexity and the large size of these networks presuppose an efficient spatial processing by the voles, which is not documented in *M. arvalis*. In the variety of papers dealing with mammal spatial ability, many questions remain unanswered (Thinus-Blanc 1996, for a review). The majority of studies mainly investigated the processing of visual information. However, in rodents, one can expect that olfactory cues would also play a determining role, as shown in wood mice and rats, which follow foraging trails with olfactory marks (Jamon 1994, Galef & Buckley 1996). It is probable that rats use olfactory cues, which complement other orientation mechanisms (Lavenex & Schenk 1998). In this study, I tested which mechanisms would prevail in common voles in a complex environment related to the trail networks surrounding their burrows.

I designed an ordered maze according to natural networks of runways or galleries in a burrow, which mainly contained bifurcations of three ways (Airoldi & de Werra 1993, Mankin & Getz 1994, Doby & Rozenfeld 2000, i.e. Chapter 2). This design exclusively offered dichotomous choices to the animals. The size of my set-up was adapted to common voles, which spent about 96% of their trips at less than two meters from a burrow entrance (Boyce & Boyce 1988c). Common voles represent an ideal subject for this study as they live in established networks of trails, probably scent-marked and built in an open field, which could provide distant visual cues. I studied movement patterns of a male inside this maze containing a central food source hidden from the nest. I chose to work on males for several reasons. They mark more than females (Chapter 5) and they have larger home range (Reichstein 1960), which should offer them a better spatial ability than females like in another promiscuous vole, *M. pennsylvanicus* (Gaulin & FitzGerald 1986, 1989, Kavaliers et al. 1998). Moreover, in the laboratory, isolated females stay in their burrows in median 99.5% of observations under light conditions (Chapter 3).

According to optimal foraging, I predicted that isolated voles would be able to quickly use one of the shortest routes going directly to the food rather than to follow the periphery of the maze. The first possibility is quicker but demands a spatial knowledge, the second one is longer but easier to process as it is enough to follow the partition and to turn off when the food is seen or smelled. I expected the voles to be able to rely on external cues (visual in my experiment) to assess the direction to the food. Visual information should be sufficient but voles could establish olfactory trails during their foraging trips, which should help as a second source of information, e.g. in the dark or inside runways completely covered by the vegetation.

My work also studied the main characteristics of the early exploration in this new network by a naive individual. This exploration was compared in a clean and a scent-marked maze. As adults do not avoid male odours (de Jonge 1980) and as fresh tracks indicate the reassuring recent presence of a conspecific, I hypothesised that the voles would enter the maze quicker than in absence of scent-marks. If the position of

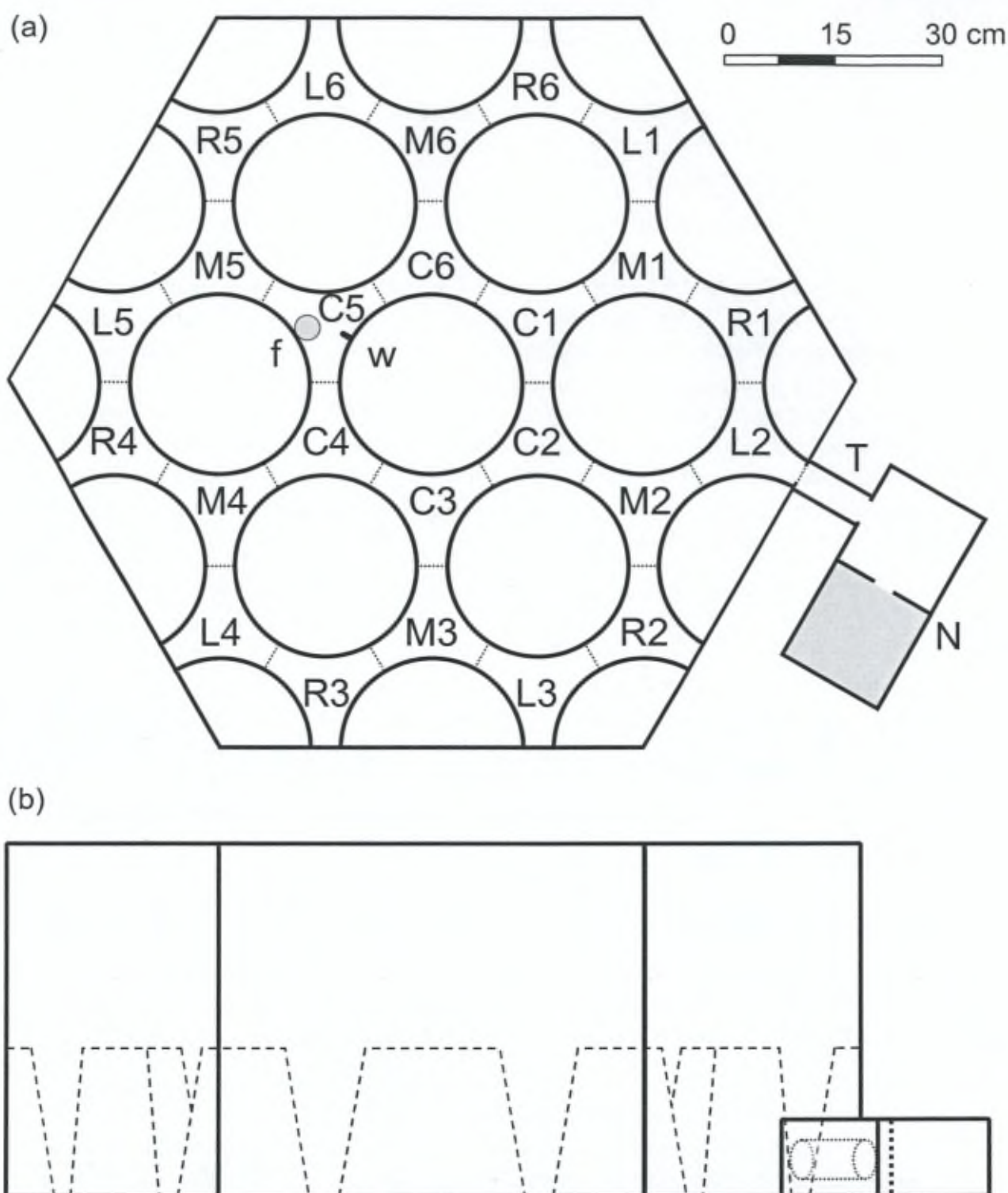


Fig. 1. Top view (a) and front view (b) of the aluminium enclosure used as a maze. Upside down flowerpots (circles and part of circles in 'a', trapeziums in 'b') formed between themselves a network of 24 three-way bifurcations. The bifurcations were numbered in six clockwise sectors and labelled according to their position (C: central; M: median; L and R: left and right when coming from the corresponding median zone, L and R zones are defined as peripheral). f: small jar with oat flakes; w: nozzle with water; T: glass tube; N: nesting box covered by a pane of glass, shade represents a red filter.

the main point of interest in the maze (the food) is pointed out by trails, I expected the naive males to reach the food quicker than in a clean maze without trails.

METHODS

Subjects

I used 16 adult males bred in the laboratory through less than five generations from wild parents captured in southern Belgium. They were reared in polycarbonate cages ($36 \times 25 \times 15$ cm) containing 2 cm-high commercial wood shavings, soft paper as nesting material and a 20×4 cm polyvinyl chloride tube as refuge. Water and dry pellets for rats, mice and hamsters were available *ad libitum*. Once a week, voles received oat flakes to get habituated to this food. They were 8.3 months old ($SD = 3.5$) and each one was used only once. Rearing and experiments were performed at room temperature ($18\text{--}21^\circ\text{C}$) and humidity (50–70%) under a photoperiod of 16L:8D. The light conditions were provided by four 120W bulbs and were set on from 1:30 hours to 17:30 hours. The dim conditions involved one 60W yellow bulb.

Experimental enclosure

The enclosure was a regular hexagon with walls (each 60×50 cm) and floor in aluminium (Fig. 1). Nineteen brown polypropylene flowerpots (21 cm high, 26 and 19 cm of extreme diameters, 7.5 L, Soparco) were glued upside down on the enclosure floor. They had six symmetrical indentations (1.7×1.7 cm) around their upper end, thus the front view of all bifurcations looked the same. One pot was in the centre of the enclosure, six others circled it along the diagonals of the hexagon, the vertical half of six other were at the middle of each wall and the vertical third parts of the six last ones were in each corner. As voles cannot climb the pots, the free floor between the pots formed a network of 4-cm wide passages with a total length of 7.6 m. By taking into account the dead ends facing the partitions, this network contains only three-way bifurcations (Y-junctions, $N = 24$). Each bifurcation was defined as a zone (of 125 cm^2). The zones were numbered according to six clockwise sectors and labelled according to their position from the middle of the maze: six central (C1 to C6), six median (M1 to M6) and 12 peripheral zones (L1 to L6 and R1 to R6 respectively for those to the left and to the right when coming from the median zone of the corresponding sector). When I referred to all the zones from one category, I called them centre, median zones, and periphery. The C5 zone contained a small jar with oat flakes (f) and the nozzle from a water bottle (w), which was inside the central flowerpot. I chose oat flakes because their small size compelled voles to regularly go out to eat and was not detected by the video tracking system (see below). Oat flakes were permanently available as new ones were added every morning to fill up the jar. The water contained methylene blue (1 g/l, Hoechst, Rozenfeld et al. 1987) in order to stain the vole urine for an easier identification. One day before the

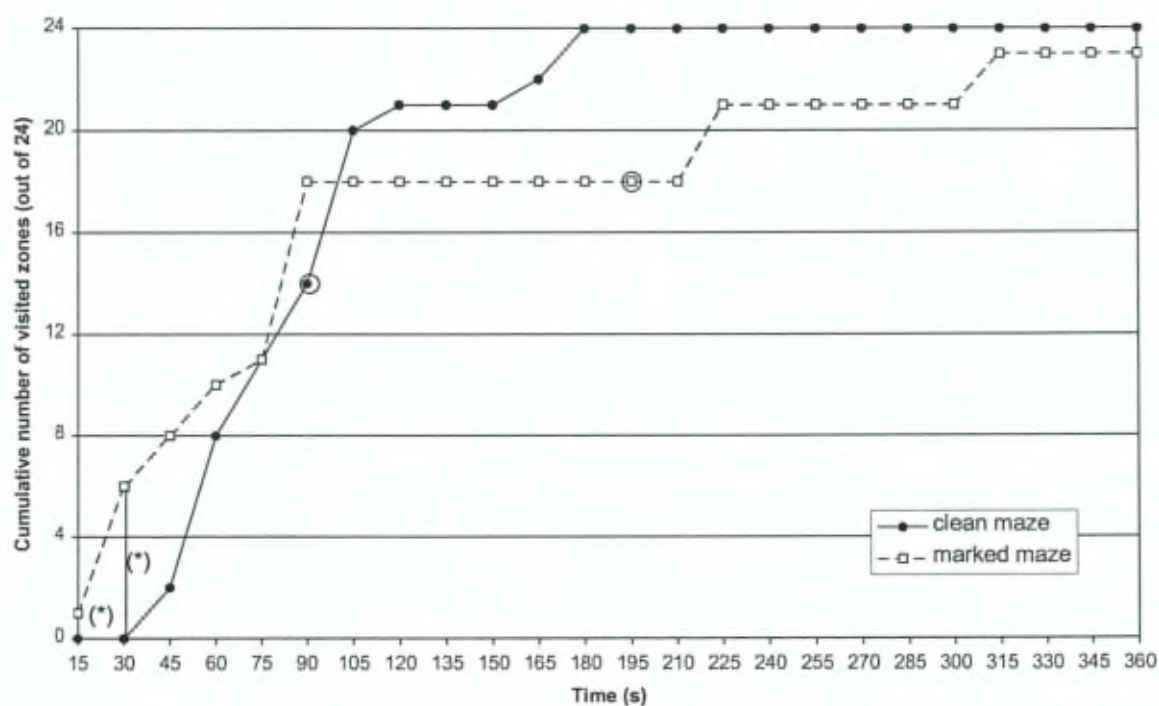


Fig. 2. Median cumulative number of different zones visited during the first 6 min of exploration of a clean and a scent-marked maze. Circled marks indicate the mean queue number of the food zone. Only two tendencies were detected (Mann-Whitney U test, $N = 16$, $P < 0.10$).

experiment, the future resident vole of the enclosure (see below) already drank blue water in its isolation cage. The nesting box (N) was constructed of aluminium walls and contained two square chambers ($15 \times 15 \times 8$ cm) connected by a central opening (5 cm in diameter) and covered by a pane of glass. The distal chamber was darkened by a red filter and contained 5 cm-long wool pieces ($N = 60$). The nesting box was connected to the main enclosure by a glass tube (T, 10×4 cm).

The enclosure was on the floor of a room with white walls. The voles could see some external cues, e.g. the wire or the support of the camera, which was at the vertical of the enclosure. The light sources were at 3 m high, behind a 3×2 m hanging white sheet (to the right on the Fig. 1).

The inconvenience of thigmotaxis that makes the voles follow walls during their movements (an edge effect) was suppressed in this set-up as the voles were always in contact with the side of at least one object. The 3-way junctions correspond not only to the choices in natural networks (in burrows, Airolidi & de Werra 1993) but are also well adapted to rodent learning ability (Poucet et al. 1990).

Experimental procedure

The movements of a male inside the maze were observed during 5 days ($N = 9$ replicates). All manipulations were carried out at 12:00 hours. On day 0, a small aluminium plate closed the connection between the tube and the maze. A naive male was gently transferred from its refuge tube to the nesting box and after 10 min the small plate was removed. As soon as he put its four legs inside the glass tube, the recording began for 3 hours. Then, each day until day 4, a 3-h recording was started at 12:00 wherever the animal was. At the end of the last recording, the male and his nesting material were removed from the set-up and a naive male, unrelated and unfamiliar with the resident male, was put inside the closed nesting box for 10 min ($N = 7$). He had then free access to the scent-marked maze for 34 min. The (blue) marks from the resident were then recorded along every border between two zones of the maze ($N = 30$) on a 1×4 cm band (400 mm^2) through transparent paper bearing millimetre squares.

Data recording and analysis

The recordings were carried out with a video tracking software (Ethovision, Noldus). A colour CCD camera (Elmo with Tamron 3.5–8 lens) was suspended from the ceiling over the enclosure at a height of 305 cm and connected to a computer provided with a video digitiser card. The position of the vole was determined every 340 ms, for a total of 31765 samples in 3 hours. For the naive male on day 4, the recording included 6000 samples, which were compared to the first 6000 samples from the resident on day 0.

Each route from the nesting box until the first return to the nesting box was defined as a "trip". A "visit" to a given zone refers to a single presence of the vole in this zone. When a vole rapidly crossed a zone without being actually detected in it by

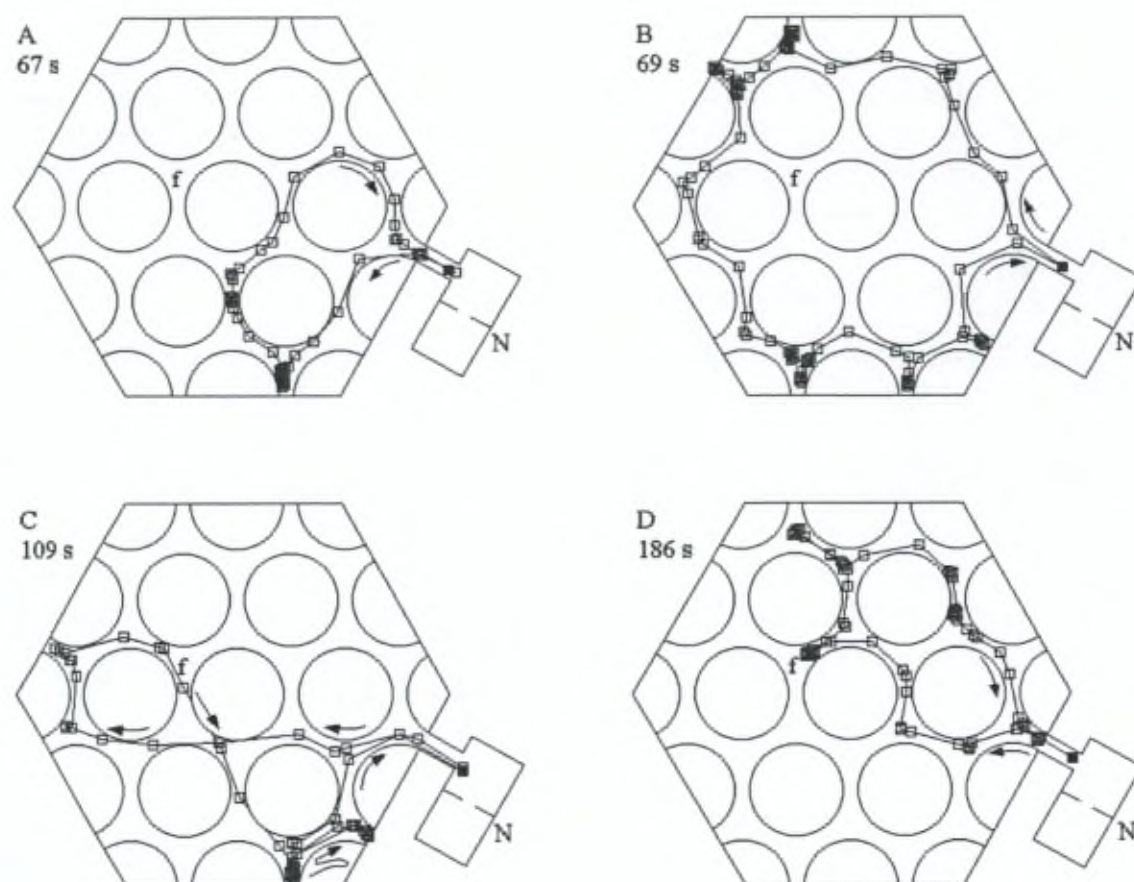


Fig. 3. Four main types of pathways of the voles inside the maze on day 1. The voles started from the black square in the nesting box and came back to the nesting box (N). The squares represent the positions of the voles every 340 ms. The arrows show the direction taken. The numbers are the duration of the trip (in seconds). A) Short trip, B) Long trip without visit to the food zone (noted f), C) Trip crossing the food zone without stop in it, and D) Feeding trip.

Table 1. Characteristics of the different types of trips observed during 3 h in nine voles having access to the maze for 1 day.

Classification of trips		Number of trips	Visited zones		
Name	Visits to C5		Total	Median/trip	Before C5
Short	No visit	15	108 (6%)	9 [1-11]	—
Long	No visit	12	288 (15%)	20 [13-63]	—
Crossing	Only crossing	19	772 (40%)	29 [11-155]	13.0 [5-39]
Feeding	Stop(s) >15 s	28	760 (39%)	21 [13-73]	5.0 [5-21]
Total		74	1928	19 [1-155]	

the tracking system, I nevertheless considered that as a "visit". I defined a "stop" in a zone as a visit to this zone during at least 15 s. In addition to the parameters calculated by the tracking system, I manually analysed in detail each recorded trip on day 1 with at least one visit to the food zone (C5 zone). I determined the sequence of visited zones and the zones with stops. For days 0 to 4, for each trip I also manually analysed the choice made by the voles at the first bifurcation out of the nesting box (M2 vs. R1 zones, called the left zone and the right zone).

As successive trips from one vole on a given day were not considered as independent, when necessary, I used the mean per animal for all trips of a day. I used two-tailed non-parametric statistics. To compare changes between two days or two zones, I used Wilcoxon Matched-Pairs Signed-Ranks test. I used Mann-Whitney U-test to compare exploration in a clean or marked maze and Friedman 2-Way Anova for the change on several days or for ranking number of visits or marks in zones.

RESULTS

First exploration of a clean maze

Quickly after the opening of the tube, the males went in the maze. They explored it in all directions and had quickly visited all zones (Fig. 2). When they entered the food zone (C5) for the first time, they did not stop. The first long stop (> 2 min) occurred in the nesting box after 30 min [12–74], while the first long rest (> 10 min) occurred after 48 min [33–96]. During the 3-h observation, the nine males entered the maze in median 27 [15–99] times and the centre 48 [22–113] times. On average, the voles spent 24% of the total time of exploration in the C5 zone, which was the zone with the longest duration of visits. Only three other zones (L2, L3 and R3) showed a visit time longer than the average (9.6, 8.6 and 7.6%). Globally, 58% of the total time was spent in the periphery, 11% in the median zones and 31% in the centre.

During the 3-h observation, the left zone at the first choice out of the nesting box was entered more times than the right zone (M2 vs. R1; Wilcoxon test, $N = 9$, $P = 0.008$). Moreover, each vole was seen taking at least one of the direct and shortest trajectories (i.e. which comprised five zones) to go from the nesting box to the food and vice versa. No voles was seen taking the same route to go to the food and to come back from it.

Pathways after 1 day with access to the maze

On day 1, each vole performed in median 6 [2–18] trips in the maze, for a total of 74 trips, which was less than on day 0 (Wilcoxon test, $N = 9$, $P = 0.008$). I classified the trips in four types according to their shape, their length and the visits to the food zone (Fig. 3 and Table 1): (A) short trips of less than 90 s and less than 12 visited zones with no visit to C5, (B) long trips with no visit to C5, (C) trips crossing

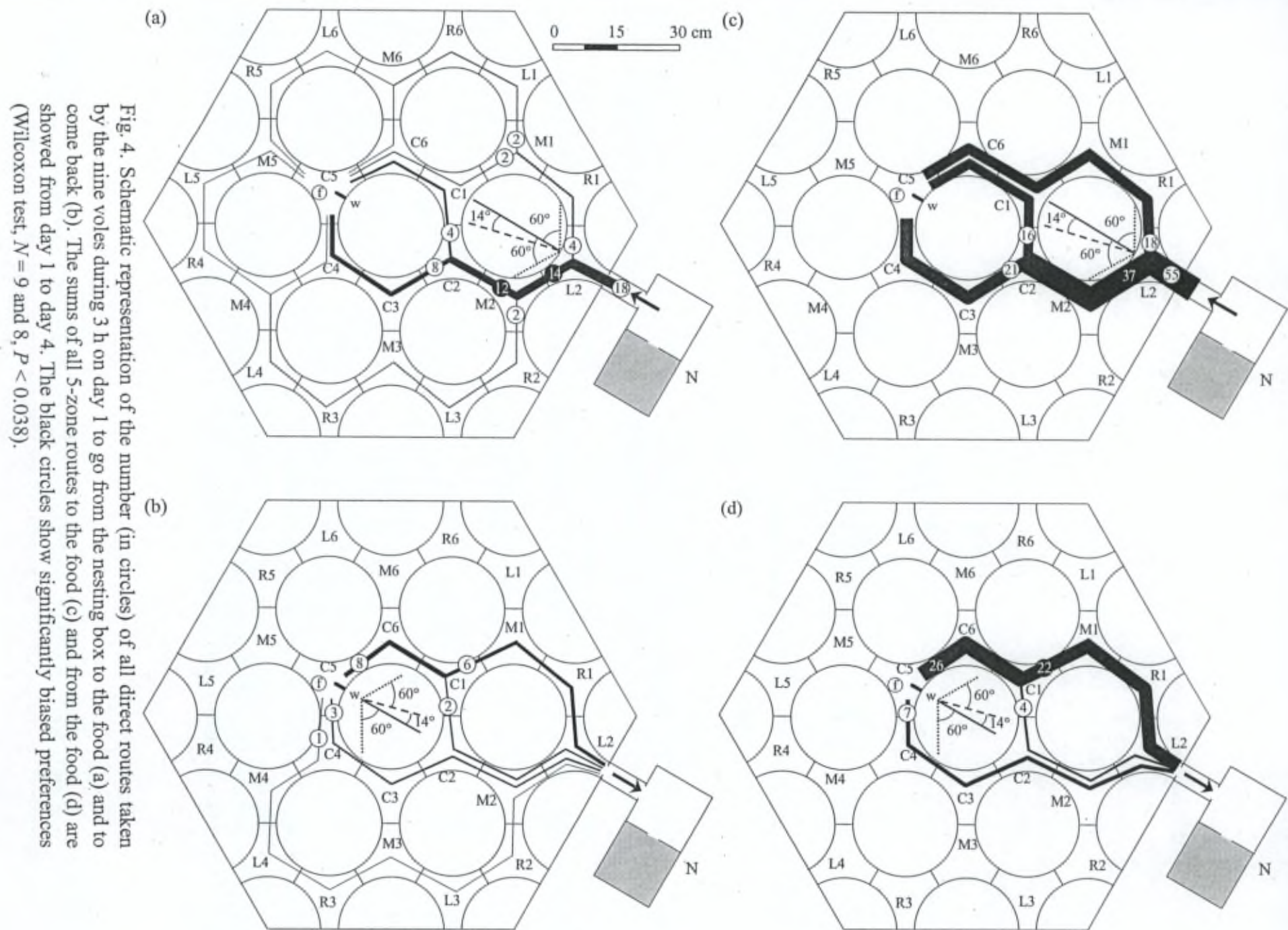


Fig. 4. Schematic representation of the number (in circles) of all direct routes taken by the nine voles during 3 h on day 1 to go from the nesting box to the food (a) and to come back (b). The sums of all 5-zone routes to the food (c) and from the food (d) are showed from day 1 to day 4. The black circles show significantly biased preferences (Wilcoxon test, $N = 9$ and 8 , $P < 0.038$).

C5 without any stop in it, and (D) trips with at least one feeding stop of more than 15 s in C5. I compared the crossing and feeding trips, which all included at least one visit to the food.

During the feeding trips, the initial choice at the first bifurcation (L2) was biased in favour of the left zone (M2), whereas both ways were almost equivalent during the crossing trips (Wilcoxon test, $N = 9$, $P = 0.018$ and 0.910). For the return, there was no difference between M2 and R1 zones in both types of trips (Wilcoxon test, $N = 9$, $P > 0.39$).

In the feeding trips but not in the crossing trips, fewer zones were visited to go from the nesting box to the food than to return from the food to the nesting box (Wilcoxon test, $N = 9$, $P = 0.018$). This small number of visited zones before stopping in C5 showed that animals went directly to the food (Table 1, last column). In only one instance, a vole took the same pathway to go and to come back to its nest from the food.

In only 10 feeding trips performed by seven voles (36%), the vole made a detour by the periphery and/or stopped in the periphery before eating in C5. In the other 18 feeding trips of eight voles (64%), the vole went directly to the food, 14 followed one of the three shortest routes, which comprised five zones, in 5 s [1-16] (Fig. 4a). The preferred shortest route was through the M2 and C2 zones (Wilcoxon test, $N = 8$, $P = 0.018$, Fig. 4a). In 12 feeding trips of six voles (43%), the vole was in the food zone before coming back to the nesting box without stopping or half-turning. In 11 of these direct returns, the vole used one of the shortest routes but now with a preference for the R1 way, which was not significant because only six voles were seen coming back from the food (Fig. 4b, but see the analysis over 4 days below).

The stops did not occurred in random zones. Except the C5 zone, which represented 35% of all stops (44 out of 124), voles stopped exceptionally in central or median zones (1 and 5 occurrences). They thus stopped mainly in the periphery (60%) except in front of the nesting box entrance (L2 zone), in which stops occurred during other trips (e.g. short trips). Only two trips out of 47 (4%) contained an even number of visited zones. This was probably due to the configuration of the maze.

Time dynamics of movements

A male died before day 2, it thus remained eight experiments for days 2, 3 and 4. The distance covered and the number of visits were greater on day 0 than on the following days (Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 4$, $P = 0.001$ and 0.005 , Table 2). However the time spent in the maze did not significantly diminish after day 0 (Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 4$, $P = 0.095$). Thus the speed of the vole was higher on day 0 than during the following days (Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 4$, $P = 0.001$). This was due to more frequent and/or longer stops from day 1 onwards. It is worth to mention that the time spent in the food zone did not diminish after day 0; on the contrary, on day 4, it reached a maximum of 42% (SD = 8.5) of the

Table 2. Median time spent and distance covered in the maze by eight male voles during 3-h observations on 5 days

	Day 0		Day 1		Day 2		Day 3		Day 4	
Time in maze (%)	30	[18-59]	20	[8-48]	19	[9-67]	25	[6-39]	15	[11-46]
Distance covered (m)	166	[99-488]	> 42	[10-122]	39	[18-175]	33	[12-182]	32	[14-105]

> = Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 4$, $P = 0.001$

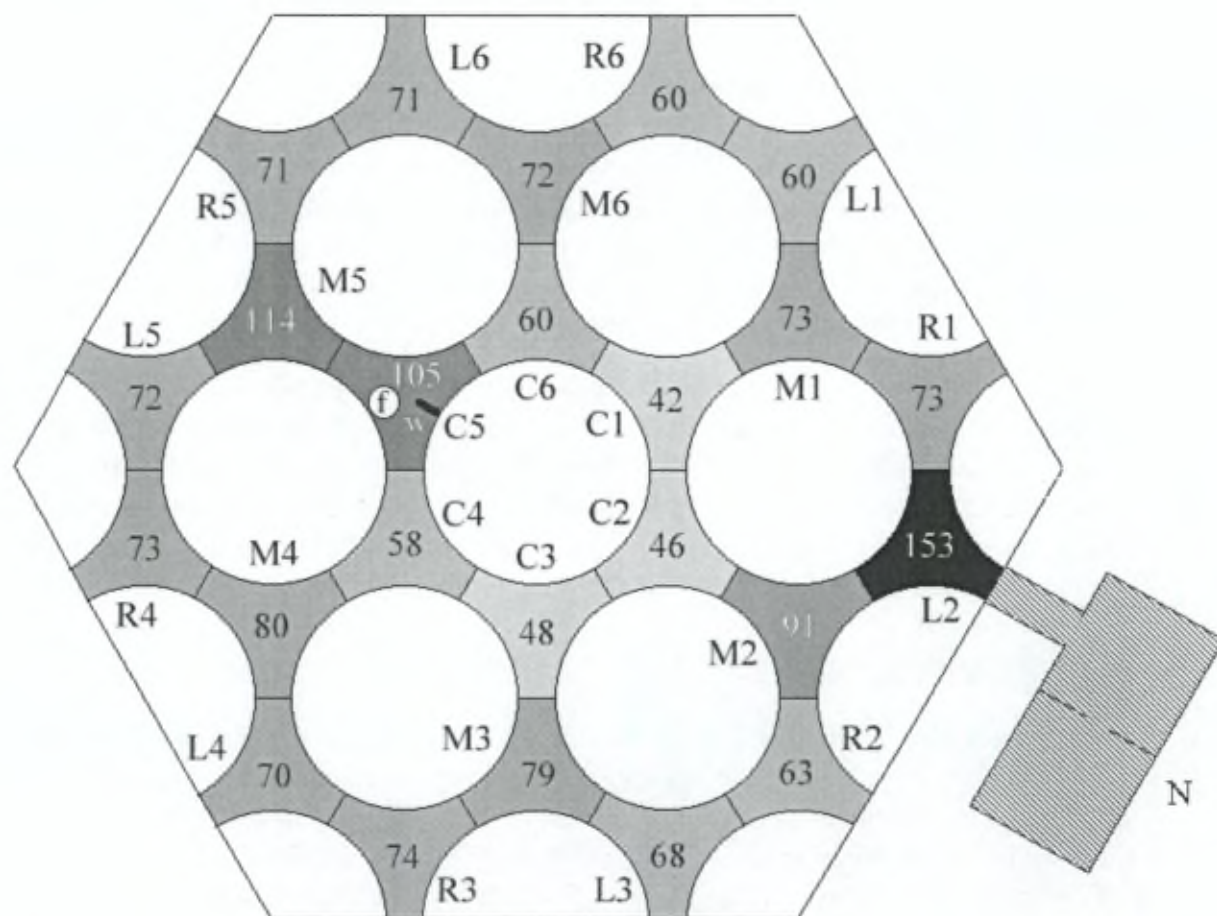


Fig. 5. Mean of the cumulative numbers of observed visits in zones during the 3-h sessions from day 0 to day 4 in eight male voles. Darker areas mean more visits (from 40 to 159 visits by step of 15 visits). The nesting box (N, hatched) was not taken into account. The names of the zones are written inside the flowerpots. f: food, w: water.

total time spent in the maze. The voles also spent some time gnawing at the base of the partition in dead ends of different peripheral zones.

During the whole experiment, besides the entrance to the maze (L2 zone), the most frequently visited zones were, in decreasing order, the link between the food and the periphery (M5), the left choice at the entrance (M2) and the food zone (Friedman 2-way Anova, $N = 9$ and 8 , $DF = 23$, $P = 0.001$, Fig. 5). The left zone (M2) from the first bifurcation was significantly more visited than the right zone (R1). Similarly, despite their more distant position from the nesting box, a part of the left peripheral way to the food (R3–L4–M4 zones) was more visited than its equivalent to the right (L1–R6–M6 zones). From day 1 to day 4, the 5-zone routes between the nesting box and the food zone went twice as much through the M2 zone as through the R1 zone (Wilcoxon test, $N = 8$, $P = 0.018$, Fig. 4c). However, the reverse was true for the 5-zone returns to the nesting box from the food zone after feeding, the voles ran twice as much by the C6 zone as by the C4 zone (Wilcoxon test, $N = 8$, $P = 0.027$, Fig. 4d).

Network of scent-marked tracks

After 24 h, all passages were already marked by a central trail surrounded on both sides by footprints. The marks were not completely blue but included also whitish trails. Urine was used in large quantities in the dead ends of peripheral zones, which were highly marked by blue spots. The observed marks (on all borders between two zones) on day 4 were correlated with the number of transitions between zones observed on day 1 (Spearman Correlation, $N = 30$, $P = 0.000$). This confirms the preference for the peripheral zones as the peripheral borders (between L–R, L–M and R–M zones) were on average more marked than radial (C–M) and central (C–C) borders (Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 2$, $P = 0.002$).

However, a possible preference for the left peripheral route to the food is slightly confirmed. Indeed, only R3–L4 was more marked than L1–R6 (Wilcoxon test, $N = 8$, $P = 0.025$). Amongst the borders between median and central zones, the M5–C5 and M4–C4 borders were the most marked (Friedman 2-way Anova, $N = 8$, $DF = 5$, $P = 0.001$, Fig. 6). Thus M4–C4 was more marked than M6–C6. Finally, the shortest ways to the food comprised the less marked zone borders (C1–C2 and C1–M1).

Comparison of the exploration of a clean and a scent-marked maze

The main statistical analysis is shown in Table 3. The entire maze was visited as quickly when it was clean as when it was marked (Fig. 2) but both zones from the first bifurcation (M2 and R1) were quicker visited in a marked maze. During the first trip, in a clean maze the M2 zone was more visited than the R1 zone, whereas there was no difference in a marked maze (Mann-Whitney U-test, $N = 16$, $P = 0.015$ and 0.68). The first trip was more extensive in a clean maze than in a scent-marked one, but the pattern of movements (i.e. the relative frequency of visits as a percentage) showed that the M2 and C5 zones were proportionally more visited in a clean maze than in a marked maze. This was not true for the R1 zone.

Table 3. Comparison of the first exploration by a naive male between a clean and a scent-marked maze

	Clean maze ($N = 9$)		Marked maze ($N = 7$)
	First trip (even very brief with quick turn back)		
Zone chosen at the first bifurcation	6 M2 / 9 voles	NS	5 M2 / 7 voles
	First extended trip with at least five zones visited		
Zone chosen at the first bifurcation	7 M2 / 9 voles	(*)	2 M2 / 7 voles
Time before both M2 & R1 were visited (s)	69 [45-482]	**	39 [9-80]
Time before food contact (s)	94.5 [36.7-662.3]	NS	276.4 [27.9-2040.0]
Percentage of the number of visits to R1	2.0% [0.0-7.7]	***	14.3% [2.7-20.0]
Number of visits to the M2 zone	2 [2-4]	***	1 [0-2]
First stop was in the C5 zone	7 voles / 9	**	1 vole / 7
Number of visited zones	39 [17-60]	**	11 [5-37]
	All trips (during 34 min)		
Time of exploration (%)	58.5 [31.1-74.9]	NS	53.6 [14.3-78.1]
Distance covered (m)	97.0 [54.5-214.2]	NS	89.2 [42.6-153.1]
Number of visited zones	468 [188-1074]	NS	410 [232-765]

M2 and R1 zones = left and right zones from the nesting box, C5 = the food zone (see Fig. 1). Mann-Whitney U-test was used ($N = 16$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.025$, ***: $P < 0.01$). The (*) indicates a tendency ($P = 0.057$).

For all trips during the 34-min observations, there was no preference at the first choice between the M2 and the R1 zones (Mann-Whitney U-test, $N = 16$, $P > 0.05$). Under both conditions, the peripheral zones (divided by two to represent the same surface than median or central zones) were on average longer explored than central ones (Friedman 2-way Anova, $N = 9$ and 7 , $DF = 2$, $P < 0.000$ and 0.002). However, in a clean maze, the voles spent more time close to the wall (periphery), whereas in a marked maze, they could stay on the median zones. Indeed, in a clean maze, the median zones were shortly visited like the central ones, whereas in a marked maze the median zones were highly visited as the peripheral ones.

There was no other major difference. Voles moved as much in a clean maze as in a scent-marked maze (Table 3). Under both conditions, the longer visited zones were, in decreasing order: L2, C5, R3, L6 and R2 (which totalled 41% of the exploration time).

DISCUSSION

To improve the observation of spatial capacities in voles, I first tried to diminish the stress in my set up in order to avoid non-runner voles as observed by Teskey et al. (1998) who put the animal inside a tube in the middle of a radial maze. Moreover, as the animals were not starved, they could quietly choose a preferred pathway. Finally, as the goal (food and water) was hidden from the starting point, the voles had to process spatial representations rather than being visually attracted by the goal, as reported in cats and chicks (Poucet et al. 1983, Regolin et al. 1994).

This study first described the activity dynamics during early exploration as well as the pattern of trips the next days. As one can expect, the initial trip in the maze was dedicated to exploration and not to feeding. This exploration was characterised by high-speed movements and should help the voles to visually integrate the spatial invariance and the distant visual landmarks as well as to mark the new environment.

In my set-up, the voles preferred to move and to stop in the periphery, even during early exploration of an entirely scent-marked network. This can be explained by the preference to use travel routes with overhead cover or darker areas to forage, as documented in *M. townsendii* (Harestad & Shackleton 1990). The periphery meets these requirements better than the centre because of the proximity of the high partition, which shields one of the vole's sides. For the following days, a second explanation could be the attempts to exit the maze or to dig a hole in corners, as some gnawing showed.

However, common voles do not seem to follow the partition to find their way in the maze, contrary to mice in absence of distant landmarks, which was not the case in my experiment (Alyan & Jander 1994). During the majority of the feeding trips, the voles preferred a direct pathway rather than a peripheral route. These direct routes were more exposed to potential aerial predators, of which the overhead flight causes a

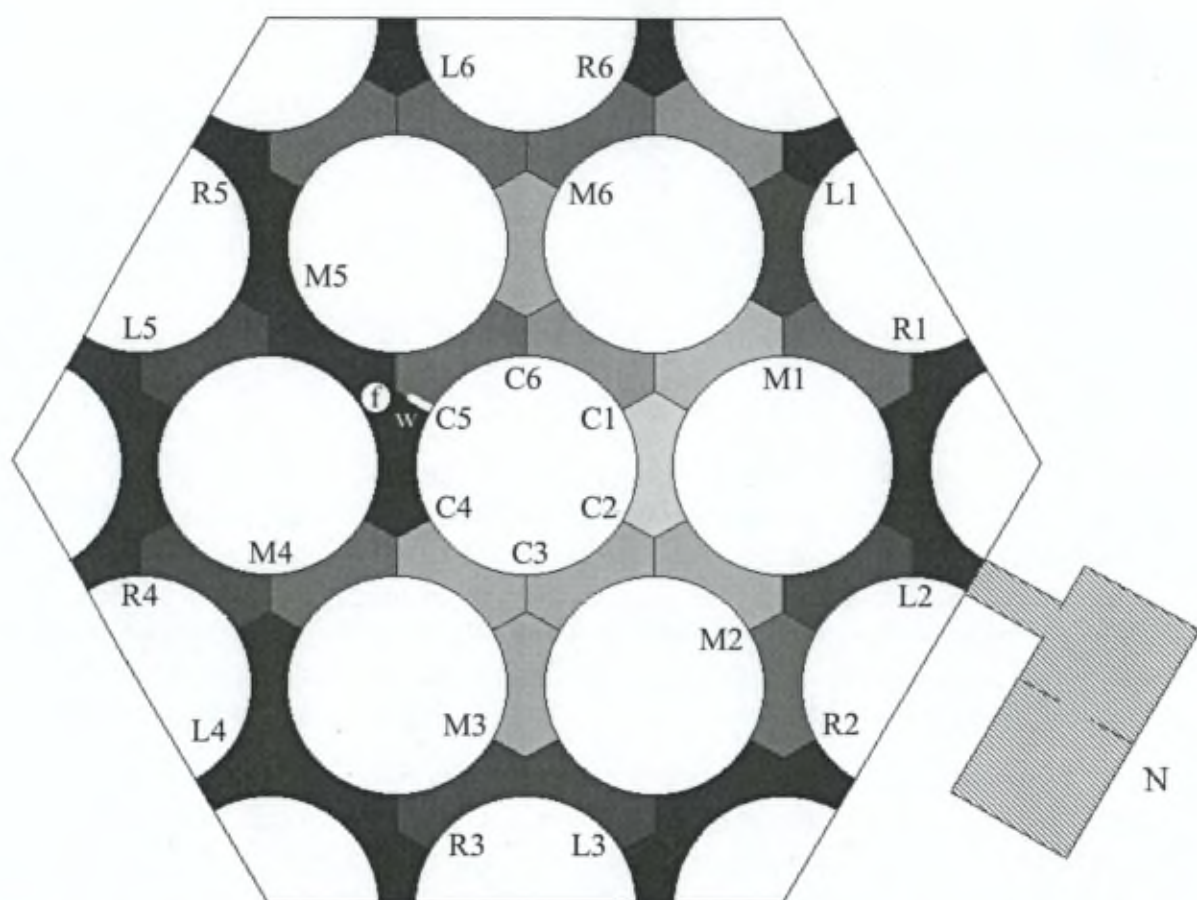


Fig. 6. Quantity of scent-marks observed after 4 days at the borders between the zones defined in Fig. 1. The zone names are given besides each set of three converging lines, which indicates the centre of a zone. Darker areas mean more scent-marks on average (from 0.1 to 21% of the total surface of the zone, by step of 3%). The nesting box (N) and dead ends were not recorded; dead ends are in black as they were highly marked with urine spots. f: food, w: water.

strong anti-predatory response in common voles (even with a kestrel model, Gerkema & Verhulst 1990). This minimised the travel time and energy expenditure of the foraging and, as I expected, was probably made easier by the permanent contact with a flowerpot, which was sufficient to a certain extent for the thigmotaxis of the vole.

This highlights the spatial ability of the common voles, which were able to assess the general direction to the food from their nest. During direct trips to the food, the animals preferred not only one of the shortest routes but also, amongst them, the way to their left. This prevalence can be explained as it corresponded to the general direction towards the goal (food). Indeed at the first bifurcation (L2), the food, though hidden, was positioned at 14° to the left of the body axis when coming from the nesting box, whereas the two available ways were at 60° either to the left or to the right (Fig. 4). As, for example, cats do (Poucet et al. 1983), voles chose the way on the side of the goal. Moreover, during the returns from the food, they used another shortest route than that to go to the food. This suggests that they did not follow a trail linking the nest and the food together. This inversion for the returns stems from the same goal perception mechanism than that to go to the food. Indeed, the goal direction is again biased to the left of the voles and so are the majority of the routes taken by them over four days. This inversion of routes to go and come back could explain why the scent-marks are not biased to the right or the left at the nestbox exit.

These two observations, as well as the fact that the shortest pathways comprised several of the less marked zones, indicate that the marking of the shortest foraging routes, as itinerary indicator, did not prevail as orientation mechanism. It seems rather that the voles knew the general direction between the food and the nesting box, probably by using distant visual cues (or auditory cues from the PC), as in my maze, close front views looked all the same and were thus confounding. Distant information is also perceived by red-backed voles and allows them to detect remote wooded habitats (Gillis & Nams 1998). Moreover, in golden hamsters and mice, distal visual landmarks are preferred as navigational reference rather than path integration and guided orientation by close cues (Etienne et al. 1990, Alyan & Jander 1994). I cannot exclude the use of some olfactory information but they are probably not the main way of orientation inside my set-up. This hypothesis is supported by the inverted returns from the food to the nest and by the high speed without stopping during the direct feeding routes, which probably did not allow precise choices by sniffing. A future interesting experiment would be to study the pattern of feeding trips with a different position of the food. The main question would be to determine whether one would observe the same direct routes to the food and the same circling pattern with a different way for the coming back from the food.

As soon as during the first 3 hours of exploration and throughout the experiment, the voles went more times in the zone to the left of the first bifurcation than in the zone to the right (M2 and R1 zones on Fig. 1). I saw that this was probably not due to the bias during feeding trips. This is most likely due to the fact that the M2 zone is a bifurcation contrary to R1 and could thus be reached from one more zone than the R1 zone.

The observation of the marks left in 4 days of presence first reveals that there were at least two types of markings: the tracks along the routes and the spot at dead ends. The trails were not made up of urine only, as the faint blue showed (Barnett et al. 1980, Brinck & Hoffmeyer 1984). They can also be composed of secretions from plantar and/or anal glands, which were studied in other rodents (Pacit 1952, Griffiths & Kendall 1980, F. M. Rozenfeld & D. Avermaet unpubl. data). The important marking of the dead ends, which correspond to the borders of the available area, were probably not linked to orientation but rather to the marking of a familiar area (Wolff & Johnson 1979). As males are intolerant towards strange males, such marks could provide information for a possible visitor (Ralls 1971).

The quantity of marks was correlated with the main area of movements and stays of the voles, so the main routes as well as the food proximity were marked. The trails were constituted by the repeated passages of the voles, maybe as a passive act. My observations showed that common voles do not need to follow trails in a complex environment with distant visual cues. Whereas this ability is probably present in this species, it is supplemented by other sources of information. In hamsters, even in total darkness without auditory or geomagnetic cues, homing is not affected by the absence of olfactory cues, probably thanks to the use of path integration (Etienne et al. 1986).

Males were quicker when visiting the two zones next to the first bifurcation in a marked but unknown area than in a clean unknown maze. It is probable that the naive voles in a marked maze, rather than to choose one of both ways out of the nesting box, first investigated the beginning of both trails of the resident. They were also quicker to come back to the nesting box. This could be linked to the comparison of foreign odours and/or to the search of the donor. However, the males in a marked maze visited the median zones as much as the peripheral ones, which was not true in a clean maze, they thus seemed less reluctant to enter the maze than males in a clean area. This is astonishing as in a marked maze the dead ends in the periphery were marked with a lot of urine spots, which could attract the naive vole. However this diminution of neophobia could be explained by the fresh olfactory cues from a conspecific, which could make the new area less foreign, as already colonised. Indeed, rat pups prefer to explore and feed in areas with residual olfactory cues from females, even nulliparous that are non-kin to them (Galef & Heiber 1976). Moreover Jamon (1994) stated that wood mice would be reassured by conspecific olfactory trails, which show the relative safety of this route against predators.

Contrary to what I expected, the existing scent-marks did not lead the naive male towards the food. Two explanations can be put forward: there were no effective trails, and/or the priority for the males was to explore and not to look for food. Indeed, firstly, as already pointed out, the routes towards the food were less marked than other zones. Secondly, even in a clean maze, during the initial exploration, the males did not stop when they found the food for the first time. Moreover, the odour of a potential competitor could lead the males in a marked maze to look for the resident and not for food, especially because the males were not starving.

This work showed that common voles are able to find their way in a limited but intricate environment after a period of exploration. This ability does not require scent-marked tracks. Though such marks were present, they were probably rather linked to the signalling of familiar area.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank J.-L. Deneubourg for the motivating discussions. R. Rasmont gave me pertinent suggestions at the beginning of the study. M. Sayers corrected English. Support was obtained from the Banque Nationale de Belgique and the Fonds National de la Recherche Scientifique. I benefited from a F.R.I.A. PhD grant (Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture).

REFERENCES

- Airoldi, J.-P. & de Werra, D. 1993. The burrow system of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris* scherman Shaw.) (Mammalia, Rodentia): an approach using graph theoretical methods and simulation models. *Mammalia* 57, 423-433
- Alyan, S. & Jander, R. 1994. Short-range homing in house mouse, *Mus musculus*: stages in the learning of directions. *Anim. Behav.* 48, 285-298
- Andrzejewski, R. & Olszewski, J. 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol.* 7, 155-168
- Barnett, S. A., Dickson, R. G. & Warth, K. G. 1980. Social status, activity and preputial glands of wild and domestic house mice. *Zool. J. Linnean Society* 70, 421-430
- Blumenberg, D. 1986. Telemetrische und endoskopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Angew. Zool.* 73, 337-344
- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 723-736
- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988c. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 737-754
- Brinck, C. & Hoffmeyer, I. 1984. Marking urine and preputial gland secretion of male bank voles (*Clethrionomys glareolus* L.): chemical analyses and behavioural tests. *J. chem. Ecol.* 10, 1295-1307
- de Jonge, G. 1980. Response to con- and heterospecific male odours by the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* with respect to the competition for space. *Behaviour* 73, 277-303

- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quéré, J.-P. & Fichet, E. 1996. Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecol.* 11, 279-288
- Diencke, H. 1979. The importance of social interactions and habitat in competition between *Microtus agrestis* and *Microtus arvalis*. *Behaviour* 71, 1-126
- Dobly, A. & Rozenfeld, F. M. 2000. Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137, 1443-1462
- Etienne, A. S., Maurer, R., Saucy, F. & Teroni, E. 1986. Short-distance homing in the golden hamster after a passive outward journey. *Anim. Behav.* 34, 696-715
- Etienne, A. S., Teroni, E., Hurni, C. & Portenier, V. 1990. The effect of a single light cues on homing behaviour of the golden hamster. *Anim. Behav.* 39, 17-41
- Frank, F. 1953. Zur Entstehung übernormaler populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 81, 610-624
- Galef, B. G. & Heiber, L. 1976. Role of residual olfactory cues in the determination of feeding site selection and exploration patterns of domestic rats. *J. Comp. Phys. Psych.* 90, 727-739
- Galef, B. G. & Buckley, L. L. 1996. Use of foraging trails by Norway rats. *Anim. Behav.* 51, 765-771
- Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. 1986. Sex difference in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *Am. Nat.* 127, 74-88
- Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. 1989. Sexual selection for spatial-learning ability. *Anim. Behav.* 37, 322-331
- Gerkema, M. P. & Verhulst, S. 1990. Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. *Anim. Behav.* 40, 1169-1178
- Gillis, E. A. & Nams, V. O. 1998. How red-backed voles find habitat patches. *Can. J. Zool.* 76, 791-794
- Griffiths, J. & Kendall, M. D. 1980. Structure of the plantar sweat glands of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *J. Zool. Lond.* 191, 1-10
- Harestad, A. S. & Shackleton, D. M. 1990. Cover and use of travel routes by female Townsend's voles in a laboratory arena. *Biol. Behav.* 15, 196-204
- Harper, S. J. & Batzli, G. O. 1996b. Monitoring use of runways by voles with passive integrated transponders. *J. Mammal.* 77, 364-369
- Jamon, M. 1994. An analysis of trail-following behaviour in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Anim. Behav.* 47, 1127-1134
- Kavaliers, M., Ossenkopp, K.-P., Galea, L. A. M. & Kolb, B. 1998. Sex differences in spatial learning and prefrontal and parietal cortical dendritic morphology in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Brain Res.* 810, 41-47
- Lavenex, P. & Schenk, F. 1998. Olfactory traces and spatial learning in rats. *Anim. Behav.* 56, 1129-1136
- Lidicker, W. Z., Jr. 1980. The Social Biology of the California vole. *The Biologist* 62, 46-55
- Mackin-Rogalska, R. 1979. Elements of the spatial organization of a common vole population. *Acta Theriol.* 24, 171-199

- Mankin, P. C. & Getz, L. L. 1994. Burrow morphology as related to social organization of *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* 75, 492-499
- Paclet, J. 1952. Scent glands in the bank vole. *Experientia* (Basel) 8, 464
- Pearson, O. P. 1960. Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders. *Ecol. Monogr.* 30, 231-250
- Pelikán, J. 1982. *Microtus arvalis* on mown and unmown meadow. *Acta Sc. Nat. Brno* 16, 1-36
- Poucet, B., Thinus-Blanc, C. & Chapuis, N. 1983. Route-planning in cats related to the visibility of the goal. *Anim. Behav.* 31, 594-599
- Poucet, B., Bolson, B. & Herrmann, T. 1990. Spatial behaviour of normal and septal rats on alternate route maze problems. *Q. J. Exp. Psychol. B* 42, 369-384
- Pusenius, J. & Viitala, J. 1993a. Demography and regulation of breeding density in the field vole, *Microtus agrestis*. *Ann. Zool. Fenn.* 30, 133-142
- Ralls, K. 1971. Mammalian scent marking. *Science* 171, 443-449
- Regolin, L., Vallortigara G. & Zanforlin M. 1994. Perceptual and motivational aspects of detour in young chicks. *Anim. Behav.* 47, 123-131
- Reichstein, H. 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus (*Microtus arvalis*, Pall.). *Z. Säugetierkd.* 25, 150-169
- Rozenfeld, F. M., Le Boulangé, E. & Rasmont, R. 1987. Urine marking by male bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia) in relation to their social rank. *Can. J. Zool.* 65, 2594-2601
- Teskey, G. C., Ossenkopp, K-P, Kavaliers, M., Innis, N. K. & Boon, F. H. 1998. Individual differences in radial maze performance and locomotor activity in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiol. Behav.* 65, 555-561
- Thinus-Blanc, C., 1996. Animal spatial cognition: Behavioral and neural approaches. World Scientific Publishing, Singapore, 259 pp.
- Wolff, J. O. & Johnson, M. F. 1979. Scent marking in taiga voles, *Microtus xanthognathus*. *J. Mammal.* 60, 400-404

RÉSUMÉ FRANÇAIS (non inclus dans l'article original)

Les campagnols des champs utilisent des réseaux de sentes autour de leurs terriers creusés dans des prairies. Ce travail a testé dans un réseau de passages artificiels et réguliers si des campagnols mâles utilisent des signaux olfactifs et/ou visuels pour aller à leur nourriture. J'ai étudié pendant cinq jours les mouvements d'un mâle dans un labyrinthe constitué de jonctions en Y et contenant de la nourriture près de son centre. J'ai montré que les mâles marquaient rapidement leur environnement. Ils se sont préférentiellement déplacés à la périphérie du labyrinthe, ce qui est corrélé avec leurs marques odorantes. Toutefois, dans 78% des voyages directs depuis le nid périphérique vers la nourriture, ils ont utilisé un des chemins les plus courts qui traversait la partie centrale du labyrinthe. Ces chemins les plus courts contenaient les zones les moins marquées. Les campagnols ont préféré deux chemins

les plus courts différents pour aller à la nourriture et pour en revenir. Ces deux faits suggèrent que les campagnols des champs mâles basent leur choix sur la direction générale de leur but (nourriture ou nid) plutôt que sur des pistes clairement établies. Enfin, il n'y a pas eu de différences majeures entre l'exploration d'un labyrinthe propre ou marqué de traces odorantes.

Chapitre sept

Discussion et conclusion générales

*On dit peu de choses solides, lorsqu'on
cherche à en dire d'extraordinaires.*

Luc de Clapiers, marquis de
VAUVENARGUES (1715-1747).

Les résultats présentés dans ce travail permettent d'éclairer d'une lumière nouvelle certains aspects des trois enjeux de la biologie du campagnol des champs présentés en introduction, à savoir, (1) la construction et la défense d'un terrier par des émigrants (Chapitre 2), (2) la formation et le maintien des groupes sociaux, y compris leur reproduction (Chapitres 3 et 4), et enfin (3) les déplacements autour du terrier sur des sentes marquées de traces odorantes (Chapitres 5 et 6).

Les observations expérimentales de cette étude ont déjà été discutées individuellement au terme de chaque chapitre de résultats (Chapitres 2 à 6). La partie qui suit regroupe et complète ces premières réflexions en les réunissant par sujet, certaines répétitions avec les chapitres précédents sont dès lors inévitables. Le deuxième enjeu, les groupes sociaux, est celui qui présente le plus de zones d'ombre et qui fait l'objet principal de ce doctorat ; il constitue la majeure partie de ce chapitre.

1. Premier enjeu : les terriers

L'étude du fouissage du Chapitre 2 a tout d'abord montré que le campagnol des champs est très prompt à fouir. Toutefois, bien que le fouissage soit identique entre les sexes, les femelles adultes sont plus rapides pour construire un terrier que les mâles et que les jeunes femelles. Cette conclusion corrobore l'observation selon laquelle les femelles seraient les principaux animaux fouisseurs (Blumenberg 1986). On trouve une différence sexuelle comparable chez le mulot (Dufour 1978).

Ces expériences ont aussi montré que construire un nouveau terrier même de taille réduite prend plusieurs heures pour un ou pour deux individus et que les jeunes femelles doivent améliorer leur fouissage, très probablement par la pratique et/ou l'imitation, avant d'atteindre l'efficacité d'un adulte. L'installation dans un nouveau terrain oblige donc sûrement les campagnols, qu'ils soient jeunes ou adultes, à une grande dépense d'énergie et à un risque accru de prédation, ce qui est en concordance avec les hypothèses de l'impact des terriers sur les cycles démographiques (n°8, page 17). De ce fait, la dispersion des jeunes femelles fécondées ou des adultes en fin de gestation, observée par Boyce & Boyce (1988b), est donc peut-être restreinte aux situations dans lesquelles les terriers représentent un facteur très limitant à cause d'une surpopulation ou de la dureté du sol. D'ailleurs, dans ces deux cas, la stratégie répandue est la récupération de terriers existants mais inoccupés depuis peu, à cause de la mort probable de ses occupants (Boyce & Boyce 1988c). Vu que la présence de refuges artificiels diminue la dispersion au moins des jeunes femelles, des conditions favorables de fouissage influencent certainement l'organisation sociale et le succès reproducteur de *M. arvalis*. Par exemple, chez *M. pinetorum*, lorsque les jeunes restent au nid, ils agissent comme "helpers" d'un unique couple reproducteur ; ils s'occupent ainsi activement de la portée suivante et en améliorent la survie (Solomon 1991, Powell & Fried 1992). De même, chez la souris, la diminution de sol adéquat

au fouissage peut provoquer une réduction de tolérance sociale et de reproduction (Newsome 1979).

L'hypothèse que les terriers constituent un facteur limitant est confirmée par les diverses expériences comportant des terriers modifiables (Chapitre 2) ou artificiels (Chapitres 3 à 5). En effet, au cours de ces expériences, ils font l'objet d'une très grande compétition, mise en évidence par le fait que les subordonnés des deux sexes n'y ont quasi pas accès et doivent souvent vivre dans les enceintes expérimentales, comme décrit aux Chapitres 2 et 3 (étude des terriers et de deux femelles adultes).

Mis à part cela, les terriers creusés par des femelles ou des mâles solitaires sont de complexité comparable après quelques jours de fouissage. Toutefois, une interaction sociale avec un voisin de même sexe a une influence très rapide et très nette sur la structure des terriers. Leur complexité stagne chez les mâles, qui sont intolérants, alors qu'elle augmente chez les femelles, qui sont groupées. Chez les mâles, la situation provient probablement d'une forme de fouissage destructrice (voir le bas de la page). Chez les femelles, cependant, ni une coopération, ni même une coordination dans le fouissage, n'ont pu être mises en évidence. Il est néanmoins important de noter que, dans la littérature, seules de simples coordinations dans le fouissage sont trouvées chez quelques autres espèces (Flannelly & Lore 1977, Wolfe & Esher 1977, Ebensperger & Bozinovic 2000) alors que les véritables coopérations restent plus que rares ; une coopération doit en effet impliquer un résultat à plusieurs supérieur à la somme des résultats des mêmes individus séparés.

Parallèlement à ces constatations, lors des rencontres dyadiques entre voisins de même sexe, on a pu constater de l'immobilité au fond des terriers comme décrit lors des excavations expérimentales réalisées sur le terrain (Boyce & Boyce 1988c). Ce moyen de défense semble donc employé non seulement contre un prédateur ayant accès au terrier (par excavation ou par invasion des galeries, Boyce & Boyce 1988c) mais aussi contre l'incursion d'un conspécifique. Il est à noter que ce comportement n'est probablement pas très utile lors d'inondations, du moins artificielles (Mackin-Rogalska et al. 1986) mais, dans le cas de galeries refuge assez profondes, il pourrait protéger contre certaines pratiques agricoles.

Lors de ces rencontres, on a aussi pu mettre en évidence une forme offensive de fouissage, qui détruit souvent les structures existantes. Ce comportement pourrait avoir pour rôle de montrer la capacité compétitive d'un campagnol intrus en donc de raccourcir l'opposition directe avec le résident, source possible de blessures. L'agression, elle-même, est donc probablement différente au sein d'une galerie qu'à découvert. Cela est non seulement dû au fouissage offensif qui pourrait influencer l'issue d'une confrontation mais aussi à la configuration du lieu. Celle-ci protège souvent les flancs et les hanches des animaux, qui constituent un des endroits privilégiés des attaques entre divers campagnols car ils sont le siège de glandes odorantes (Quay 1968, Jannett 1981a, 1986). En outre, le fait d'élever des rats en présence de terriers les rends plus agressifs envers des intrus (Nikoletseas & Lore 1981). Ces informations à propos de l'influence des terriers sur l'agression peuvent

avoir une importante portée sur la conception d'expériences impliquant des espèces plus ou moins fouisseuses.

Enfin, un dernier résultat est intéressant chez les dyades de femelles apparentées du Chapitre 4 qui avaient accès à deux terriers artificiels. L'observation d'un déménagement du nid d'un terrier à l'autre juste avant la mise bas chez la plupart de ces groupes est cohérent avec la construction d'une nouvelle chambre ou la dispersion par les femelles en gestation observées sur le terrain (Boyce & Boyce 1988b). En effet, uniquement dans ces expériences impliquant des femelles apparentées, la chambre de nidification devait accueillir les portées de deux femelles. Dans certains terrains naturels comme au laboratoire, la difficulté ou la quasi-impossibilité de construire une nouvelle chambre est une cause probable d'un tel déplacement, comme l'ont suggéré Boyce & Boyce (1988c). Un tel déménagement pourrait brièvement exposer les femelles aux prédateurs aériens mais serait motivé par la recherche d'un nid plus propre pour une mise bas en commun ce qui diminuerait les futurs risques de parasitisme et de détection du nid par d'éventuels prédateurs (Madison 1984).

2. Deuxième enjeu : les groupes sociaux (et leur reproduction)

Comme annoncé, les conclusions principales de ce travail concernent la formation et la reproduction des groupes de femelles. En effet, cette problématique présente le plus d'implications théoriques et constitue donc le sujet central de cette discussion.

2.1. Cohabitation de deux femelles en absence de mâle

Du Chapitre 2 au Chapitre 5, les dyades de femelles sont en majorité tolérantes, au moins en l'absence de mâle. Au cours des expériences successives, divers facteurs ont très probablement exercé une action positive sur l'apparition de cette tolérance sociale : la familiarité et le lien de parenté entre les femelles, une faible différence d'âge entre les femelles adultes, l'absence d'expérience sexuelle, et enfin la présence d'un terrier modifiable. Étonnamment, la différence de poids entre les femelles semble peu importante (ce n'est probablement pas le cas chez les mâles). L'effet de la différence d'âge mérite une précision : une grande différence provoque de l'intolérance sociale sauf si une des femelles est sub-adulte (mais très probablement mature). Cette constatation est cohérente avec une plus grande tolérance envers les jeunes individus (Ayer & Whitsett 1980, De Jonge 1983, Boonstra 1984, Blumenberg 1986).

Ces observations témoignent d'une forte propension à se grouper chez les femelles du campagnol des champs. Cette tendance au groupement ne me semble pas principalement nécessitée par un avantage thermique vu la température douce lors de mes expériences. L'apprentissage social est probablement aussi peu important, surtout en absence de terrier modifiables (Laland & Plotkin 1992). La possibilité de la

sûreté dans le nombre pourrait être un moteur de tels groupements ne fut-ce que par la synchronisation des phases de recherche de nourriture (Gerkema & Verhulst 1990), toutefois aucune indication de la présence d'un prédateur n'a été fournie aux animaux.

Ces observations chez le campagnol des champs vérifient relativement bien l'idée de Heske et al. (1988) selon laquelle les interactions sociales ne sont pas stressantes a priori, citée en Introduction en défaveur des hypothèses du "Stress social" (hypothèse n°2, page 13), de "l'Eclatement social" (n°4, page 14) et de la "Barrière sociale" (n°6, page 16).

2.2. Reproduction de deux femelles groupées

a. Importance de la familiarité et de la parenté

Au moins dans mes conditions expérimentales, deux femelles non apparentées, et au départ non familières, ne parviennent pas à élever des jeunes en commun, même en restant socialement tolérantes au sein d'un nid commun. En effet, une dominance n'impliquant pas d'agression est présente, comme l'indique la monopolisation de la reproduction par une des deux femelles et la forte mortalité juvénile entre femelles non apparentées (mais familières et tolérantes depuis le début de la gestation). Deux femelles apparentées, elles, élèvent leurs jeunes en commun.

Ces observations sont en accord avec une compétition sexuelle et avec la théorie générale de la sélection de la parentèle. Ainsi, elles supportent une plus grande reproduction au sein de groupes de femelles apparentées comme prédit l'hypothèse de Charnov & Finerty (1980) de l'influence de la sélection de la parentèle sur les cycles démographiques (n°3, page 13). Toutefois, la deuxième affirmation de cette hypothèse –des interactions agressives entre non-familiers– n'est pas vérifiée chez les femelles du campagnol des champs au laboratoire, même sans grande possibilité d'émigration.

Un point intéressant est que, lors de la deuxième mise bas, due à l'œstrus post-partum, au Chapitre 4, les femelles non apparentées mais maintenant familières ne parviennent toujours pas à se reproduire en groupe. Bien au contraire, le nombre de juvéniles produits chute par rapport au cycle reproductif précédent. Cette diminution de la fertilité est peut-être un mécanisme qui éviterait de gaspiller de l'énergie dans la production de jeunes dans un environnement social défavorable (la cohabitation de femelles non apparentées). Cela confirme que ces paires non apparentées ne sont pas stables et suggère donc fortement que les groupes de femelles reproductrices du campagnol des champs soient constitués de femelles non seulement familières mais probablement génétiquement apparentées.

b. Risque du manque de discrimination des juvéniles

Peut-on mettre en évidence une raison à l'absence de double reproduction au sein d'une paire de femelles non apparentées ? A mon avis, l'hypothèse d'une reconnaissance difficile de ses propres jeunes dans un nid communautaire est une possibilité convaincante. On pourrait s'étonner d'une telle difficulté chez les rongeurs dont le système olfactif permet la reconnaissance de différents conspécifiques (Brennan et al. 1990, Rozenfeld & Rasmont 1991, Gheusi et al. 1994) et même de différents hétérospécifiques (chez le hamster, Johnston & Robinson 1993). Toutefois, chez deux espèces de souris américaines (*Peromyscus spp.*), une mère traite de la même façon un juvénile trouvé en dehors du nid qu'il lui appartienne ou qu'il lui soit étranger (Wolff & Cicirello 1989). De même, chez le rat, pour qu'une mère puisse différencier ses propres juvéniles familiers d'étrangers, il faut que ces derniers lui soient à la fois non apparentés et non familiers (Solomon 1993b). Cette dernière discrimination agit probablement par l'odeur de nid que portent les jeunes sur eux. Il est donc peu surprenant que, dans un nid communautaire, les femelles du campagnol des champs ne parviennent pas à distinguer des juvéniles étrangers portant l'odeur du groupe. Cela va même plus loin ; en effet, elles montrent une grande tendance non seulement à adopter des conspécifiques étrangers (Boyce & Boyce 1988a) mais aussi à incorporer des hétérospécifiques dans leur portée (obs. pers.), comme fait le hamster (Mainardi et al. 1970). König (1989) a suggéré que l'absence de discrimination pourrait être due au fait qu'avant un certain âge, les juvéniles ne produisent pas les protéines nécessaires pour une reconnaissance de la parentèle. Toutefois, chez la souris, les types d'odeurs, qui dépendent du complexe majeur d'histocompatibilité, sont exprimés aussi tôt que in utero (Beauchamp et al. 1994). Enfin, même si une telle discrimination fonctionnait parfaitement, des femelles non apparentées nidifiant en groupe auraient encore du mal à empêcher les jeunes étrangers de les téter (Packer et al. 1992). Elles seraient dès lors confrontées à un choix entre ce risque et les avantages de la vie en commun avec d'autres femelles (une meilleure thermorégulation des jeunes grâce à des sorties de recherche de nourriture alternées, une meilleure défense du nid contre l'infanticide extérieur et la confusion de paternité, Manning et al. 1995).

c. Quelles stratégies sont disponibles face à ce risque ?

Comment ne pas bannir la formation de groupes de femelles, qui peuvent présenter de nombreux avantages, tout en diminuant le risque d'une baisse de succès reproducteur dû à un investissement parental dans des juvéniles étrangers, difficilement reconnaissables. Ce danger pourrait être diminué, dans l'ordre chronologique, par (1) un système de sélection de partenaires adéquats à la nidification, (2) l'inhibition de la reproduction des autres femelles du groupe, ou (3) l'infanticide des juvéniles étrangers peu après leur naissance s'ils ne sont pas reconnaissables plus tard. Je vais exposer plus en détail ces trois stratégies.

(1) La nidification en commun mène à l'élevage des jeunes en commun (Manning et al. 1995), qui est défavorable entre femelles non apparentées car elles ne

peuvent profiter d'une augmentation d'aptitude globale. Les femelles pourraient donc choisir de se grouper, si possible, uniquement avec des partenaires apparentées (König 1994a). Si un tel système de discrimination fonctionnait, il pourrait conduire à l'absence d'une forte pression de sélection à la reconnaissance des juvéniles. Ainsi, n'importe quel petit corps chaud à proximité du nid émettant des ultrasons à une certaine fréquence (Blake 1992) serait interprété comme appartenant à une des mères du groupe. Ce qui pourrait expliquer la forte tendance de certaines espèces à adopter même des hétérospécifiques (cf. Point b ci-dessus).

Le Chapitre 4 a montré que les femelles du campagnol des champs se comportent différemment au sein d'une dyade si elles sont apparentées ou non (meilleure tolérance et succès reproducteur). Cela doit probablement être basé sur la familiarité, comme montré chez les femelles de cette espèce (Lambin & Mathers 1997) ainsi que chez d'autres espèces (Gavish et al. 1984, Ferkin & Rutka 1989, Berger et al. 1997). Toutefois, rien ne peut exclure un mécanisme plus précis telle que la reconnaissance du phénotype ("Phenotype matching", Gosling & McKay 1990, Heth et al. 1998), comme peuvent le suggérer les 50% de femelles devenues intolérantes malgré leur familiarité au Chapitre 5 (voir Tableau 2 page 104). Néanmoins, dans mes expériences, la présence éventuelle d'un tel mécanisme n'a pas empêché la nidification en commun de femelles non apparentées alors qu'il y avait assez de terriers individuels (Chapitre 3). Cela conduit les femelles à utiliser au moins une des deux stratégies détaillées dans les deux paragraphes suivants.

(2) La première de ces autres stratégies est l'inhibition de la reproduction de la deuxième femelle, comme observée au moins au Chapitre 4. La fertilité des sœurs des jeunes femelles testées laisse peu de chances à une autre explication. Le mécanisme de cette inhibition peut se rapprocher de celui par lequel les phéromones urinaires de femelles retardent la maturation sexuelle ou suppriment la reproduction d'autres femelles, comme décrit chez divers muridés (McIntosh & Drickamer 1977, Massey & Vandenberg 1980, Getz et al. 1983, Kruczek et al. 1989, Jemioło & Novotny 1994). Chez différents campagnols, ce mécanisme permet aux femelles territoriales, même jeunes, d'inhiber à haute densité leurs voisines matures ou pas, mais probablement plus jeunes qu'elles, et ce, avec ou sans agression (Saitoh 1981, Getz et al. 1983, Bujalska 1985, Kawata 1987a, Rozenfeld & Denoël 1994). Une telle inhibition peut également se produire au sein de groupes de femelles apparentées, à haute densité, comme décrit à la fin du Chapitre 4 et chez Heise & Rozenfeld (1999). Après une inhibition de longue durée, mes résultats laissent penser qu'il faut non seulement l'absence de la femelle inhibitrice mais probablement aussi la présence d'un nouveau mâle pour qu'une femelle inhibée puisse se reproduire.

(3) L'infanticide est une autre stratégie entre femelles voisines non apparentées, qui est commune chez les arvicolinés (Mallory & Brooks 1980, Boonstra 1984). D'ailleurs, d'après certains auteurs, la territorialité des femelles serait due, non pas à la monopolisation de nourriture, mais au risque d'infanticide (Wolff 1993b, Fortier & Tamarin 1998). L'infanticide serait une autre voie dans la compétition intraspécifique pour s'accaparer les ressources. Il serait également une stratégie de nourrissage

alternatif (Wolff & Cicirello 1989, Trulio 1996) et devrait se produire entre femelles non apparentées (Johnstone & Cant 1999). Je ne dispose pas de preuve directe sur l'origine de la mortalité juvénile au sein des paires de femelles non apparentées du Chapitre 4. Toutefois, du cannibalisme a été observé et, sans agression directe entre femelles, l'infanticide constitue la cause la plus probable de cette mortalité.

d. Raisons pour deux femelles non apparentées de rester groupées

Ces deux dernières stratégies, probablement utilisées par les femelles non apparentées de mes expériences, peuvent coûter cher, à cause du grand risque d'infanticide. Pourquoi dès lors restent-elles groupées au laboratoire ? En effet, dans les expériences des Chapitres 3 et 4 sans possibilité d'émigration à grande distance, malgré le risque d'un futur infanticide, un peu plus de la moitié des femelles reproductrices ont laissé la femelle non apparentée qu'elles inhibaient nidifier avec elles. Cela concerne un tiers des dyades de femelles adultes du Chapitre 3 et 70% des dyades d'une femelle âgée et d'une jeune du Chapitre 4.

En tout premier lieu, comme mentionné plus haut (au Point 2.1, page 125), la cohabitation plus fréquente entre femelles quand une des deux est jeune est cohérente avec la plus grande tolérance envers les jeunes individus. Ensuite, bien que l'émigration à grande distance était impossible dans mes expériences, la plus jeune aurait pu quitter le groupe, au moins dans les triades où le mâle a déménagé chez les femelles, pour aller s'installer dans le terrier vacant, ce qui n'a pas été observé. Les possibles raisons de rester dans le groupe pour la jeune femelle sont décrites au point suivant. Les femelles dominantes dans la reproduction, quant à elles, sont très probablement confrontées à un choix : activement chasser la deuxième femelle ou la laisser dans leur nid.

La chasser permet de diminuer le risque d'infanticide de leur future progéniture mais implique trois inconvénients : une grande dépense d'énergie, un éventuel risque accru de prédation lors des patrouilles probablement plus fréquentes, et un risque de blessure lors des confrontations. De plus, sur le terrain, une femelle chassée hors de l'espace vital d'une dominante pourrait ne plus être inhibée.

La deuxième possibilité pour les femelles dominantes est donc de nidifier avec leur compétitrice tout en inhibant sa reproduction. Cette stratégie présente un plus faible coût énergétique et moins de risques directs mais expose la future progéniture des femelles dominantes à un plus grand risque d'infanticide et peut aussi diminuer la vitesse de croissance des juvéniles qui risquent de perdre du temps et de l'énergie à téter la deuxième femelle non allaitante (Sayler & Salmon 1971).

Notons qu'une troisième stratégie est trouvée chez les souris. Chez cette espèce, des femelles non apparentées peuvent se reproduire en groupe tout en évitant de perdre de l'énergie dans les juvéniles qui ne leur appartiennent pas mais en continuant de bénéficier des avantages de la nidification en commun. Cette situation demande toutefois un décalage dans les mises bas (qui diffèrent de 3 à 10 jours, König 1989) vu que les souris peuvent différencier des juvéniles de différents âges (Sayler &

Salmon 1971) et que l'agression maternelle contre des intrus est complètement exprimée seulement après la période de l'œstrus post-partum, c.-à-d. trois à quatre jours après la mise bas (Parmigiani 1986, Svare 1990).

e. Reproduction des femelles subordonnées, jeunes ou solitaires

Selon la théorie du biais reproducteur (Vehrencamp 1983, Cant 1998, Johnstone & Cant 1999), pour qu'une paire de femelles non apparentées groupées soit évolutivement stable, la femelle subordonnée devrait toutefois bénéficier d'une faible part de la reproduction. Sans cela, le seul avantage direct de rester dans un tel groupe pour une femelle jeune inhibée serait l'expérience parentale qu'elle pourrait y acquérir (comme permet aussi l'adoption de juvéniles étrangers, Holmes 1990, Roberts et al. 1998a). Une telle stratégie d'attente de la disparition de la femelle dominante peut être payante quand les lieux de nidification sont très limités¹, comme le montre, chez le campagnol des champs, la récupération en un temps très bref de tout terrier vidé de ces occupantes (Boyce & Boyce 1988c) et, chez *M. pinetorum*, le remplacement de femelles reproductrices retirées de leur groupe par une immigrante (Solomon et al. 1998). De plus, vu la difficulté d'entrer en reproduction pour la première fois (chez *Clethrionomys glareolus*, entre autres à cause d'ovulations stériles, Westlin & Gustafsson 1984, Clarke 1985), les jeunes femelles pourraient ne pas avoir d'autres choix que d'attendre.

Une autre raison pourrait expliquer qu'une jeune femelle reste avec une femelle âgée non apparentée qui l'inhibe. En effet, chez les animaux qui ont plusieurs portées, l'investissement maternel envers les juvéniles est fonction de l'âge et de l'expérience de la mère. La théorie classique dit que les jeunes mères sont peu efficaces et doivent donc investir plus que des vieilles pour atteindre une production acceptable de juvéniles sevrés. Toutefois, de jeunes mères ont beaucoup à perdre si elles mettent leur vie en danger pour leur première portée car elles manqueraient l'opportunité de produire une ou deux portées supplémentaires (Fairbanks 1996). Les mères plus âgées, qui, elles, se sont déjà assurées une descendance, ont une plus grande probabilité d'être en train d'élever leur dernière portée, elles auraient donc intérêt à investir beaucoup dans celle-ci.

En outre, le plus faible nombre de juvéniles chez les jeunes femelles primipares que chez les femelles multipares, déjà observé chez le campagnol roussâtre et chez le cobaye (Westlin & Gustafsson 1984, Künkele 2000), représente aussi un biais reproducteur en faveur de la femelle dominante, la plus âgée dans ce cas-ci. Il pourrait faciliter l'acceptation initiale de la reproduction d'une jeune femelle par sa mère.

Enfin, contrairement à ce qui se passe chez la souris (König 1994a), une femelle isolée ne produit pas moins de juvéniles qu'une femelle groupée (Chapitre 4). Cette constatation est cohérente avec les observations de Boyce & Boyce (1988a) qui montrent que les femelles groupées ont une meilleure survie à long terme que les

¹ Ce qui était le cas chez *M. arvalis* au moins lors de l'étude de Boyce & Boyce (1988c).

solitaires (c'est-à-dire qu'elles survivent à un déclin de population) mais qu'elles ne produisent pas plus de jeunes, du moins à court terme. Cela pourrait vouloir dire que l'intérêt de vivre en groupe ne résiderait pas dans un succès reproducteur élevé à court terme mais plutôt dans une meilleure survie des femelles qui pourraient ainsi avoir plus de portées.

Il est intéressant de conclure en insistant sur la mise en évidence d'une dominance sans agression physique entre deux femelles partageant un même nid. Cette dominance, probablement basée sur la communication phéromonale, permet à une des femelles d'empêcher la reproduction de l'autre.

2.3. Odeurs des mâles et leur place dans les nids de femelles

Un premier résultat important à propos des liens entre mâles et femelles est que, dans mes conditions expérimentales, l'odeur seule d'un mâle a peu d'influence sur des femelles groupées ou non, alors qu'elle peut provoquer de la lordose chez des femelles de *C. glareolus* (après deux expositions à 24 heures d'intervalle, Rozenfeld 1992) et l'activation de la reproduction chez *M. ochrogaster* (Carter et al. 1980), ce qui n'a pas l'air d'être le cas chez *M. arvalis* vu le délai de deux jours observé dans la reproduction des jeunes femelles. La présence d'un mâle semble nécessaire pour observer un effet net sur une paire existante de femelles (c.-à-d. dans mes expériences, pour que certaines femelles deviennent intolérantes envers leur compétitrice).

Ensuite, les expériences du Chapitre 3, et surtout celles du Chapitre 4, ont mis en évidence qu'après une rencontre hétérosexuelle, un mâle peut vivre avec une, voire avec deux femelles et qu'il peut rester dans le nid des femelles, même après leur mise bas. Toutefois, le campagnol des champs montre une grande variation interindividuelle dans ce comportement social, comme constaté dans les soins parentaux chez *C. gapperi* (McGuire 1997).

Au Chapitre 4, plus de mâles ont nidifié avec des femelles non apparentées ou solitaires qu'avec des femelles apparentées. Deux raisons peuvent justifier cette observation. Premièrement, deux femelles gestantes (chez les apparentées) ont pu être plus réticentes à accepter un individu supplémentaire dans une chambre aux dimensions restreintes que l'unique femelle gestante des deux autres expériences. Deuxièmement, les couples d'une femelle et d'un mâle ont pu nidifier en commun pour un faible avantage thermique pendant la gestation mais sans doute principalement pour une meilleure protection thermique et surtout défensive des futurs juvéniles, comme mentionné en b du Point 2.2 (page 127). En effet, comme les juvéniles sont moins nombreux et plus souvent seuls s'il n'y a qu'une mère, la présence du mâle au nid se fait plus cruciale.

Toutefois, dans mes conditions expérimentales, les mâles ont exhibé peu de comportements paternels ; ils ont passivement réchauffé les juvéniles et les ont ramenés au nid sur de courtes distances lorsqu'ils étaient plus âgés et donc plus mobiles. Même si une femelle en reproduction peut vivre avec un mâle, le peu de

comportements paternels confirme que *M. arvalis* n'est pas monogame ; en effet, chez les espèces monogames, le mâle s'occupe des juvéniles depuis leur naissance et peut passer plus de temps à les réchauffer que la mère elle-même (Dewsbury 1990, Bubernick et al. 1993, Roberts et al. 1998b, Patris & Baudoin 2000). Le degré de comportements parentaux de *M. arvalis* ressemble beaucoup à celui d'un lemming assez proche des campagnols, *Lemmiscus curtatus*, chez qui un couple isolé en laboratoire partage un nid commun pendant tout l'allaitement mais sans que le mâle ne participe beaucoup à l'élevage des jeunes (Hofmann et al. 1989).

On peut conclure que les femelles groupées peuvent très bien élever leurs jeunes sans la moindre aide d'un mâle alors que les femelles solitaires seraient plus enclines à vivre avec leur partenaire sexuel pour une meilleure protection des juvéniles, sans que ces couples correspondent aux critères de la monogamie obligatoire. Comme décrit par Boyce & Boyce (1988c), l'organisation sociale du campagnol des champs dépend dès lors au moins de la densité, ce qui pourrait expliquer les données souvent contradictoires sur sa structure sociale.

3. Le troisième enjeu : le marquage odorant des sentes

Les résultats des Chapitres 2 et 5 (sur les terriers et les marques) sont en concordance avec l'hypothèse selon laquelle les sentes des campagnols des champs se forment probablement à proximité des terriers par l'accumulation de la terre excavée et à plus grande distance par les passages répétés des animaux (auxquels s'ajoute peut-être aussi la consommation de la végétation). De plus, *M. arvalis* dépose vraisemblablement au moins de l'urine le long de ces sentes, comme le fait *M. agrestis* dans la nature (Viitala et al. 1995). Dans mes expériences, ce marquage est régulièrement entretenu. L'information olfactive que contiennent ces pistes parcourant l'espace vital d'un individu est certainement essentielle chez le campagnol des champs. Elle semble toutefois plus déterminante dans un contexte social (Chapitres 2 et 5) que dans un contexte d'orientation (Chapitre 6).

En effet, de nombreux reniflements sont observés lors de l'approche de l'entrée d'un terrier étranger, dont, par exemple chez *C. glareolus*, les alentours sont marqués par de l'urine et des fèces (Rozenfeld et al. 1987, Rozenfeld & Denoël 1994). De plus, au moins chez les femelles, une plus grande quantité de marques semble avoir une influence négative sur l'issue d'une interaction sociale (Chapitre 5). De même, au Chapitre 2, le temps de reniflement avant de visiter le terrier d'un conspécifique étranger de même sexe est plus court chez les mâles que chez les femelles. L'explication la plus simple est que les marques de mâles sont rapidement détectées, peut-être à cause de leur quantité plus abondante, comme montré au Chapitre 5.

A côté de ces fonctions sociales des marques lors de l'interaction entre deux voisins, le campagnol des champs doit probablement pouvoir suivre les traces olfactives comme des pistes, mais il ne le fait pas en présence de repères visuels à distance. Il est en effet probable que, comme chez les rats (Lavenex & Schenk 1998),

à la fois l'olfaction et la vision peuvent être utilisées pour l'orientation. Les deux sens sont utilisés en même temps mais la vision semble primordiale lorsqu'elle peut être employée ; elle est toutefois plus ou moins efficacement suppléée par l'olfaction si nécessaire. En outre, le Chapitre 5 montre que les pistes varient d'intensité sur leur longueur. Ce phénomène est peut-être un des mécanismes permettant aux rongeurs de se repérer dans le noir complet et mériterait d'être étudié plus en détail. Il est en outre à noter que non seulement le sol mais aussi les parois des terriers artificiels que j'ai utilisés sont marqués.

En réalité, les fonctions sociales et d'orientation des traces odorantes se mêlent car le marquage des campagnols sert certainement, à la fois aux résidents et aux visiteurs, à connaître quels endroits ont déjà été visités, par qui et depuis quel délai.

En outre, les marques urinaires dans les culs-de-sac du labyrinthe du Chapitre 6 correspondent à celles trouvées dans les urinoirs que les campagnols forment au laboratoire. Vu qu'il ne semblait pas y avoir un urinoir principal comme souvent dans un des coins d'une enceinte rectangulaire mais plutôt 11 culs-de-sac marqués, on peut émettre l'hypothèse que cette deuxième forme de marquage (différente des longues traînées contenant peu d'urine le long des voies de déplacement) joue un rôle précis probablement lié au marquage des limites de l'espace vital ou d'un éventuel territoire, s'il existe chez les mâles.

Enfin, un autre rôle des marques est révélé lors de l'exploration de ce labyrinthe du Chapitre 6 par un mâle intrus. La présence de marques odorantes semble rendre les mâles moins hésitant à l'exploration. Les marques de mâle semblent donc moins repousser un compétiteur (du moins en absence complète du résident) que le rassurer sur la relative sûreté de l'endroit. Cette situation corrobore le fait que les étrangers puissent utiliser les sentes de l'espace vital d'un résident sans risquer d'être attaqués (Boyce & Boyce 1988b). Une observation chez le rat pourrait aussi appuyer l'idée que les étrangers puissent utiliser les sentes ; en effet, les résidents dominants montrent plus de surmarquage face à l'urine de subordonnés familiers que face à celle d'intrus subordonnés non familiers (Brown 1992). Il serait intéressant de comparer l'exploration d'une aire étrangère marquée en présence ou non des bruits émis par l'activité du résident.

4. Conclusion : l'organisation sociale de *M. arvalis*

Trois conclusions majeures peuvent être tirées des résultats obtenus au sujet de l'organisation sociale du campagnol des champs :

- 1) cette espèce montre une importante variabilité dans ses comportements,
- 2) les groupes reproducteurs sont probablement constitués de femelles apparentées,
- 3) le mâle peut vivre au sein de ces groupes et s'occuper un minimum des juvéniles.

Cette dernière constatation, en corrélation avec le fort dimorphisme sexuel, rendrait l'espèce plutôt polygyne que volage (voir plus bas). Je développe ci-dessous chacune de ces trois conclusions.

1) La première est donc une large plasticité de cette espèce. La structure sociale peut non seulement se modifier en réponse à différentes conditions extérieures mais elle montre aussi une large variabilité interindividuelle sous des conditions contrôlées identiques. Comme décrit dans l'Introduction (page 23), la plasticité sociale n'est certainement pas un cas isolé, ni chez les rongeurs comme en témoignent diverses espèces (*Dipodomys spectabilis*, Randall 1991 ; *Peromyscus spp.*, Wolff 1994 ; *Microtus agrestis*, Agrell 1995 et *M. ochrogaster*, Roberts et al. 1998b), ni chez les oiseaux, comme le montre l'exemple classique des accenteurs mouchets (*Prunella modularis*, Davies & Lundberg 1984). Chez cette dernière espèce, les femelles sont moins espacées quand les ressources alimentaires sont abondantes, un mâle peut dès lors avoir accès à plus de femelles. Les différentes organisations sociales peuvent ainsi être classées selon un gradient de succès reproducteur des mâles. Le gradient est le suivant en partant du plus faible succès –le nombre habituel de femelles par mâle (♀/♂) est donné entre parenthèses pour chaque catégorie– : sans femelle (0/1), polyandrie (1/3 ou 1/2), monogamie (1/1), polygynandrie (2/2 ou 3/2) et polygynie (2/1). La plasticité sociale serait donc parfois inévitable et constituerait une très bonne stratégie face aux demandes de différents milieux.

La grande variabilité interindividuelle est plus difficile à interpréter. Elle a été décrite chez au moins un autre campagnol (*M. pennsylvanicus*, Teskey et al. 1998) mais reste très peu étudiée. Elle peut être due (1) à certaines différences génétiques, (2) à une influence hormonale in utero entre embryons voisins (qui peut masculiniser des femelles ou féminiser des mâles chez la souris et ainsi influencer leurs futurs comportements, vom Saal et al. 1983, Kinsley 1990, Svare 1990), et (3) au passé social de l'individu (qui par exemple influence ses odeurs, Rozenfeld & Rasmont 1991).

2) Malgré l'inconvénient de la variation interindividuelle que l'on ne peut totalement éviter, ce travail a en partie lever l'ambiguïté sur la composition des groupes de femelles. En effet, deux femelles se reproduisent ensemble et élèvent leurs jeunes en commun uniquement si elles sont apparentées et familières.

Néanmoins, deux femelles complètement étrangères peuvent former une paire tant qu'aucune reproduction n'est envisagée. Cette situation pourrait entre autres correspondre aux groupes formés à la venue de l'hiver bien que le campagnol des champs semble être grégaire même en l'absence de nécessité d'un grand avantage thermique. Néanmoins, une faible différence d'âge entre des femelles étrangères adultes facilite leur tolérance sociale.

L'âge continue d'être déterminant chez les femelles non apparentées après l'apparition d'une activité sexuelle, due à la rencontre d'un mâle. En effet, seules les paires de femelles composées de deux adultes se séparent (plus de 50% des cas, Chapitre 3) alors qu'une femelle adulte et une jeune mature restent ensemble (sauf dans 10% des cas, Chapitre 4).

De plus, l'accès à la reproduction au sein de paires de femelles non apparentées semble aussi être déterminé plus par un âge que par un poids supérieur. Ainsi, c'est la femelle adulte qui inhibe la reproduction d'une jeune femelle mature non apparentée et non l'inverse. Il est enfin probable que l'âge importe aussi dans la tolérance entre mâles vu que, primo, chez le rat, il existe une corrélation entre le temps passé dans une colonie (c.-à-d. souvent l'âge) et la probabilité d'être dominant (Berdoy et al. 1995) et, secundo, au Chapitre 2, les seuls mâles tolérants étaient très probablement les plus jeunes, ce qui est cohérent avec les résultats obtenus chez le campagnol roussâtre (Martin 1993 –Mémoire de licence–).

3) Les mâles sont intolérants entre eux mais un mâle peut vivre avec une femelle reproductrice isolée, voire avec deux. La reproduction en couple ne correspond toutefois pas aux divers critères de la monogamie. On peut néanmoins penser que de tels couples sont la base de futurs groupements familiaux, tels qu'on en rencontre chez *M. pennsylvanicus* (Madison et al. 1984). Chez *M. arvalis*, les jeunes femelles resteraient dans leur terrier natal si le fouissage permet son renouvellement par son agrandissement.

En fait, au-delà de sa plasticité sociale, dans mes expériences, *M. arvalis* semble montrer une taille de portée et des soins parentaux intermédiaires entre ceux des campagnols principalement monogames et ceux avec presque pas de contact entre mâles et femelles. Les premiers présentent moins de quatre juvéniles par portées et des soins biparentaux, tels que *M. ochrogaster* et *M. pinetorum*. Les seconds ont plus de cinq juvéniles par portée et une absence complète de soins paternels, tels que *M. pennsylvanicus*, qui est volage, et *M. montanus*, qui est probablement polygyne mais avec peu de contact entre mâles et femelles (McGuire & Novak 1984, 1986).

De même, les différences sexuelles, en faveur des mâles, dans la taille et le poids (Pelikán 1982 –ainsi que dans le marquage, Chapitre 5–), observée chez *M. arvalis*, indiquent habituellement un mode de vie polygyne avec une capacité de monogamie facultative car il y a une forte compétition au sein des mâles pour l'accès aux femelles (Boonstra et al. 1993, Ostfeld & Heske 1993). Un faible dimorphisme

caractérise les espèces volages ou obligatoirement monogames où la compétition est plus faible (libre accès aux femelles ou une femelle par mâle).

Ces résultats, sans en être une preuve irréfutable, abondent donc dans le sens de la flexibilité de l'organisation sociale de *M. arvalis*. Il pourrait se rapprocher de *M. californicus* qui est monogame à basse densité (sans lien fort entre les deux parents et avec peu de soins paternels, comme chez *M. arvalis*) et polygyne à haute densité (Lidicker 1980) bien que ce serait l'inverse chez *M. arvalis*.

Chapitre huit

Bibliographie

Habent sua fata libelli.

(Les livres ont leur destinée)

Aphorisme de Terentius MAURUS.

- Adamczewska-Andrzejewska, K. A. 1981. 2. Population structure of *Microtus arvalis* (Pall.) against the background of a community of rodents in crop fields. *Pol. Ecol. Stud.* 7, 193-211
- Adamczewska-Andrzejewska, K. A. & Nabaglo, L. 1977. Demographic parameters and variations in numbers of the common vole. *Acta Theriol.* 22, 431-457
- Adamczewska-Andrzejewska, K. A., Bujalska, G. & Mackin-Rogalska, R. 1981. 1. Changes in numbers of *Microtus arvalis* (Pall.), *Apodemus agrarius* (Pall.) and *Apodemus flavicollis* (Melch.) of chosen crop fields. *Pol. Ecol. Stud.* 7, 175-192
- Adamczewska-Andrzejewska, K. A., Mackin-Rogalska, R. & Nabaglo, L. 1982. The role of burrow systems in inducing cyclic fluctuations of the number of a common vole population, *Microtus arvalis* (Pall. 1779). *Wiadomosci Ekologiczne* 28, 181-198
- Adamczewska-Andrzejewska, K. A., Mackin-Rogalska, R., Mystkowska, E. T. & Nabaglo, L. 1989. Karyotype of the common vole from the Warsaw suburbs. *Acta Theriol.* 34, 163-165
- Agrell, J. 1995. A shift in female social organization independent of relatedness: an experimental study on the field vole (*Microtus agrestis*). *Behav. Ecol.* 6, 182-191
- Airoidi, J.-P. 1985. Nest placement in the burrows of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris shermani*): an approach using the graph theory. *Acta Zool. Fenn.* 173, 51-52
- Airoidi, J.-P. 1992. Dynamique du développement du terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* L.) en terrarium vertical et dans le terrain. *Revue suisse Zool.* 99, 87-108
- Airoidi, J.-P. & de Werra, D. 1993. The burrow system of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris shermani* Shaw.) (Mammalia, Rodentia): an approach using graph theoretical methods and simulation models. *Mammalia* 57, 423-433
- Alibhai, S. K. & Gipps, J. H. W. 1985. The population dynamics of bank voles. In: *The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice*, Symp. zool. Soc. Lond. 55, Flowerdew, J. R., Gurnell, J. & Gipps, J. H. (eds), Clarendon Press, Oxford, 277-313
- Almaça, C. 1973. Sur la structure des populations des *Pitymys* ibériques. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa (Série C)* 17, 383-426
- Alyan, S. & Jander, R. 1994. Short-range homing in house mouse, *Mus musculus*: stages in the learning of directions. *Anim. Behav.* 48, 285-298
- Andersen, D. C. 1988. Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. *J. Mammal.* 69, 565-582
- Andersson, M. & Erlinge, S. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29, 591-597
- Andrzejewski, R. & Olszewski, J. 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol.* 7, 155-168

- Armitage, K. B. 1991. Social and population dynamics of yellow-bellied marmots: results from a long-term research. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 379-407
- Ayer, M., & Whitsett, J. M. 1980. Aggressive behaviour of female prairie deer mice in laboratory populations. *Anim. Behav.* 28, 763-771
- Babinska-Werka, J. 1979. Effects of common vole on alfalfa crop. *Acta Theriol.* 24, 281-297
- Barash, D. P. 1973. Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 21, 579-584
- Barash, D. P. 1974. The evolution of marmot societies: a general theory. *Science* 185, 415-420
- Barnett, S. A., Dickson, R. G. & Warth, K. G. 1980. Social status, activity and preputial glands of wild and domestic house mice. *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 70, 421-430
- Baron, G. & Pottier, J. 1977. Determination of activity patterns of *Clethrionomys gapperi* in an artificial tunnel system. *Naturaliste canadien* 104, 341-351
- Batzli, G. O. 1988. The role of nutrition and carrying capacity in models of small rodent population dynamics. *Oikos* 52, 224-226
- Batzli, G. O. & Cole, F. E. 1979. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage. *J. Mammal.* 60, 740-750
- Batzli, G. O. & Henttonen, H. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *J. Mammal.* 74, 868-878
- Batzli, G. O. & Pitelka, F. A. 1971. Condition and diet of cycling population of the California vole, *Microtus californicus*. *J. Mammal.* 52, 141-163
- Bäumler, W. 1990. Naturschutz und Mäusebekämpfung in Forstkulturen. *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtschaft.* 264, 16-22
- Beauchamp, G. K., Yamazaki, K., Wysocki, C. J., Slotnick, B. M., Thomas, L. & Boyse, E. A. 1985. Chemosensory recognition of mouse major histocompatibility types by another species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82, 4186-4188
- Beauchamp, G. K., Yamazaki, K., Curran, M., Bard, J. & Boyse, E. A. 1994. Fetal H-2 odortypes are evident in the urine of pregnant female mice. *Immunogenetics* 39, 109-113
- Bekoff, M. 1981. Vole populations cycles: kin selection or familiarity? *Oecologia* 48, 131
- Benhamou, S. 1989. An olfactory orientation model for mammals' movements in their home ranges. *J. theor. Biol.* 139, 379-388
- Berdoy, M., Smith, P. & Macdonald, D. W. 1995. Stability of social status in wild rats: age and the role of settled dominance. *Behaviour* 132, 193-211
- Berger, Z. & Dobroruka, L. J. 1987. Guide des Mammifères d'Europe. Hatier, Fribourg, 189 pp
- Berger, P. J., Negus, N. C. & Day, M. 1997. Recognition of kin and avoidance of inbreeding in the montane vole, *Microtus montanus*. *J. Mammal.* 78, 1182-1186

- Bernard, J. & Nicolas, J. 1982. Les rongeurs de Belgique. *Note technique du Centre de Recherches Agronomiques de l'Etat* 4, 17 pl.
- Berry, R. J. & Rose, F. E. N. 1975. Islands and the evolution of *Microtus arvalis* (Microtinae). *J. Zool., Lond.* 177, 395-409
- Bertram, B. C. R. 1976. Kin selection in lions and in evolution. In: *Readings in sociobiology*, Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. (eds), reprint from *Growing points in ethology*, Freeman (1978), San Francisco, 160-182
- Blake, B. H. 1992. Ultrasonic vocalization and body temperature maintenance in infant voles of three species (Rodentia : Arvicolidae). *Dev. Psychobiol.* 25, 581-596
- Blumenberg, D. 1986. Telemetrische und endoskopische Untersuchungen zur Soziologie, zur Aktivität und zum Massenwechsel der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). *Z. Angew. Zool.* 73, 301-344
- Boice, R. 1977. Burrows of wild and albino rats: effects of domestication, outdoor raising, age, experience, and maternal state. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91, 649-661
- Bond, M. L. & Wolff, J. O. 1999. Does access to females or competition among males limit male home-range size in a promiscuous rodent. *J. Mammal.* 80, 1243-1250
- Bondrup-Nielsen, S & Ims, R. A. 1990. Reversed sexual size dimorphism in microtines: are females larger than males or are male smaller than females? *Evol. Ecol.* 4, 261-272
- Bondrup-Nielsen, S. & Karlsson, F. 1985. Movements and spatial patterns in populations of *Clethrionomys* species: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 22, 385-392
- Boonstra, R. 1984. Aggressive behavior of adult meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) towards young. *Oecologia* 62, 126-131
- Boonstra, R. 1994. Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evol. Ecol.* 8, 196-219
- Boonstra, R. & Hogg, I. 1988. Friends and strangers: a test of the Charnov-Finerty Hypothesis. *Oecologia* 77, 95-100
- Boonstra, R., Gilbert, B. S. & Krebs, C. J. 1993. Mating systems and sexual dimorphism in mass in microtines. *J. Mammal.* 74, 224-229
- Bowen, D. W. & Brooks, R. J. 1978. Social organisation of confined male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill). *Anim. Behav.* 26, 1126-1135.
- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988a. Population biology of *Microtus arvalis*. I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females. *J. Anim. Ecol.* 57, 711-722.
- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988b. Population biology of *Microtus arvalis*. II. Natal and breeding dispersal of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 723-736
- Boyce, C. C. K. & Boyce, J. L., III 1988c. Population biology of *Microtus arvalis*. III. Regulation of numbers and breeding dispersion of females. *J. Anim. Ecol.* 57, 737-754.

- Braude, S., Tang-Martinez, Z. & Taylor, G. T. 1999. Stress, testosterone, and the immunoredistribution hypothesis. *Behav. Ecol.* 10, 345-350
- Brennan, P., Kaba, H. & Keverne, E. B. 1990. Olfactory recognition: a simple memory system. *Science* 250, 1223-1226
- Brinck, C. & Hoffmeyer, I. 1984. Marking urine and preputial gland secretion of male bank voles (*Clethrionomys glareolus* L.): chemical analyses and behavioural tests. *J. chem. Ecol.* 10, 1295-1307
- Bronson, F. H. & Macmillan, B. 1983. Hormonal responses to primer pheromones. In: *Pheromones and reproduction in mammals*, Vandenbergh, J. G. (ed.), Academic Press, New York, 175-197
- Bronson, F. H. 1999. Rodentia. In: *Encyclopedia of reproduction*, Knobil, E. & Neill, J. D. (eds), Academic Press, San Diego, Vol. 4, 282-289
- Brown, R. E. 1985. The rodents II: suborder Myomorpha. in: *Social odours in mammals*, Brown, R. E. & MacDonald, D. W. (eds), Clarendon Press, Oxford, 1, 345-457
- Brown, R. E. 1992. Responses of dominant and subordinate male rats to the odors of male and female conspecifics. *Aggressive Behav.* 18, 129-138
- Brown, R. E., Singh, P. B. & Roser, B. 1987. The major histocompatibility complex and the chemosensory recognition of individuality in rats. *Physiol. Behav.* 40, 65-73
- Brownell, E. 1983. DNA/DNA hybridization studies of Muroid rodents: symmetry and rates of molecular evolution. *Evolution* 37, 1034-1051
- Bruce, H. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*, 4680, 105
- Bubernick, D. J., Wright, S. L. & Brown, R. E. 1993. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.* 46, 539-546
- Bujalska, G. 1981. 4. Reproduction strategies in populations of *Microtus arvalis* (Pall.) and *Apodemus agrarius* (Pall.) inhabiting farmland. *Pol. Ecol. Stud.* 7, 229-243
- Bujalska, G. 1985. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus*. *Ann. Zool. Fenn.* 22, 331-342
- Bujalska, G. 1990. Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 155-167
- Butet, A. & Leroux, A. 1993. Effect of prey on a predator's breeding success. A 7-year study on common vole (*Microtus arvalis*) and Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in a West France marsh. *Acta Oecol.* 14, 857-865
- Butet, A. & Leroux, A. 1994. Spatial and temporal density fluctuations in common vole populations in a march in Western France. *Pol. Ecol. Stud.* 20, 137-146
- Cant, M. A. 1998. A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Anim. Behav.* 55, 163-169

- Carroll, D. & Getz, L. L. 1976. Runway use and population density in *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* 57, 772-776
- Carter, C. S. & Getz, L. L. 1985. Social and hormonal determinants of reproductive patterns in the prairie vole. In: *Neurobiology*, Gilles, R. & Balthazart, J. (eds), Springer, Verlag Berlin Heidelberg, 18-36
- Carter, C. S. & Getz, L. L. 1993. Monogamy and the prairie vole. *Sci. Am.*, June 1993, 100-106
- Carter, C. S., Getz, L. L., Gavish, L., McDermott, J. L. & Arnold, P. 1980. Male related pheromones and the activation of female reproduction in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Biol. Reprod.* 23, 1038-1045
- Carter, C. S., De Vries, A. C. & Getz, L. L. 1995. Physiological substrates of mammalian monogamy: the prairie vole model. *Neurosci. Biobehav. R.* 19, 303-314
- Chaline, J. & Mein, P. 1979. Les rongeurs et l'évolution. Doin éditeurs, Paris, 235 pp.
- Chaline, J. & Graf, J.-D. 1988. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence. *J. Mammal.* 69, 22-33
- Charnov, E. L. & Finerty, J. P. 1980. Vole population cycles: a case for kin-selection? *Oecologia* 45, 1-2
- Chelkowska, H. 1978. Variations in number and social factors in a population of field voles. *Acta Theriol.* 23, 213-238.
- Christian, J. J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 32, 247-259
- Christian, J. J. 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution. *Science* 168, 84-90
- Christian, J. J. & Davis, D. E. 1964. Endocrines, behavior, and population. *Science* 146, 1550-1560
- Clarke, J. R. 1956. The aggressive behaviour of the vole. *Behaviour* 9, 1-23.
- Clarke, J. R. 1985. The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Symp. zool. Soc. Lond.* 55, 33-59
- Colvin, D. V. 1973. Agonistic Behaviour in males of five species of voles *Microtus*. *Anim. Behav.* 21, 471-480.
- Coppola, D. M. & Vandenberg, J. G. 1985. Effect of density, duration of grouping and age of urine stimulus on the puberty delay pheromone in female mice. *J. Reprod. Fert.* 73, 517-522
- Cotton, M. J. & Griffiths, D. A. 1967. Observations on temperature conditions in vole nests. *J. Zool., Lond.* 153, 541-568.
- Daan, S. & Slopsema, S. 1978. Short-term rhythms in foraging behaviour of the common vole, *Microtus arvalis*. *J. Comp. Physiol.* 127, 245-227
- Dalimier, P. 1955. Les campagnols de Belgique au point de vue de l'écologie. *Mammalia* 19, 498-506

- Dalton, C. L. 2000. Effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-tailed vole, *Microtus canicaudus*. *Oikos* 90, 153-159
- Danell, K. 1978. Population dynamics of the muskrat in a shallow Swedish lake. *J. Anim. Ecol.* 47, 697-709
- Davies, N. B. & Lundberg, A. 1984. Food distribution and a variable mating system in the dunnoek, *Prunella modularis*. *J. Anim. Ecol.* 53, 895-912
- de Jonge, G. 1980. Response to con- and heterospecific male odours by the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* with respect to the competition for space. *Behaviour* 73, 277-303
- de Jonge, G. 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition. *Behaviour* 84, 1-73.
- de Jonge, G. & Dienske, H. 1979. Habitat and interspecific displacement of small mammals in the Netherlands. *Netherlands J. Zool.* 29, 177-214
- de Jonge, G. & Ketel, N. A. J. 1981. An analysis of copulatory behaviour of *Microtus agrestis* and *M. arvalis* in relation to reproductive isolation. *Behaviour* 78, 227-259
- Delattre, P., Giraudoux, P. & Pascal, M. 1991. L'échinococcose alvéolaire. *La Recherche* 230, 294-303
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Musard, P., Toussaint, M., Truchetet, D., Stahl, P., Poule, M.L., Artois, M., Damange, J.-P. & Quéré, J.-P. 1992. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agric. Ecosystems Environ.* 39, 153-169
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quéré, J.-P. & Fichet, E. 1996. Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecol.* 11, 279-288.
- Desy, E. A. & Thompson, C. F. 1983. Effects of supplemental food on a *Microtus pennsylvanicus* population in central Illinois. *J. Anim. Ecol.* 52, 127-140
- DeVries, A. C., Gerber, J. M., Richardson, H. N., Moffatt, C. A., Demas, G. E., Taymans, S. E. & Nelson, R. J. 1997. Stress affects corticosteroid and immunoglobulin concentrations in male house mice (*Mus musculus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Comp. Biochem. Physiol. A* 118, 655-663
- Dewsbury, D. A. 1990. Individual attributes generate contrasting degrees of sociality in voles. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 1-9
- Diakow, C. & Dewsbury, D. A. 1978. A comparative description of the mating behaviour of female rodents. *Anim. Behav.* 26, 1091-1097
- Dienske, H. 1979. The importance of social interactions and habitat in competition between *Microtus agrestis* and *Microtus arvalis*. *Behaviour* 71, 1-126
- Dobly, A. & Rozenfeld, F. M. 2000. Burrowing by common voles (*Microtus arvalis*) in various social environments. *Behaviour* 137, 1443-1462

- Dobrowolska, A. & Adamczewska-Andrzejewska, K. A. 1991. Seasonal and long-term changes in serum gamma-globulin levels in comparing the physiology and population density of the common vole, *Microtus arvalis* Pall. 1779. *J. interdiscipl. Cycle Res.* 22, 1-19
- Dobson, F. S., Jacquot, C. & Baudoin, C. 2000. An experimental test of kin association in the house mouse. *Can. J. Zool.* 78, 1806-1812
- Draper, J. 1980. The direction of desert locust migration. *J. Anim. Ecol.* 49, 959-974
- Drickamer, L. C. 1989. Patterns of deposition of urine containing chemosignals that affect puberty and reproduction by wild stock male and female house mice (*Mus domesticus*). *J. chem. Ecol.* 15, 1407-1421
- Drickamer, L. C., Vandenberg, J. G. & Colby, D. R. 1973. Predictors of dominance in the male golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Anim. Behav.* 21, 557-563
- Dufour, B. A. 1978. Le terrier d'*Apodemus sylvaticus* L.: sa construction en terrarium et son adaptation à des facteurs externes et internes. *Behav. Processes* 3, 57-76
- Ebensperger, L. A. & Bozinovic, F. 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47, 365-369
- Elton, C. & Nicholson, M. 1942. Fluctuations in numbers of the muskrat (*Ondatra zibethica*) in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11, 96-126
- Elwood, R. W. 1983. Paternal care in rodents. In: *Parental behaviour of rodents*, Elwood, R. W. (ed.), Wiley-Interscience, Salisbury, 235-257
- Erlinge, S. 1987. Predation and noncyclicality in a microtine population in southern Sweden. *Oikos* 50, 347-352
- Etienne, A. S., Maurer, R., Saucy, F. & Teroni, E. 1986. Short-distance homing in the golden hamster after a passive outward journey. *Anim. Behav.* 34, 696-715
- Etienne, A. S., Teroni, E., Hurni, C. & Portenier, V. 1990. The effect of a single light cues on homing behaviour of the golden hamster. *Anim. Behav.* 39, 17-41
- Fadao, T., Tingzheng, W. & Yajun, Z. 2000. Inbreeding avoidance and mate choice in the mandarin vole (*Microtus mandarinus*). *Can. J. Zool.* 78, 2119-2125
- Fairbanks, L. A. 1996. Individual differences in maternal style: causes and consequences for mothers and offspring. *Adv. Stud. Behav.* 25, 579-611
- Fajardo, I. 2001. Monitoring non-natural mortality in the barn owl (*Tyto alba*), as an indicator of land use and social awareness in Spain. *Biol. Conserv.* 97, 143-149
- Ferkin, M. H. 1988. The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*: a laboratory and field study. *Anim. Behav.* 36, 1816-1822
- Ferkin, M. H. & Johnston, R. E. 1995. Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. *Anim. Behav.* 49, 37-44
- Ferkin, M. H. & Rutka, T. F. 1989. Mechanisms of sibling recognition in meadow voles. *Can. J. Zool.* 68, 609-61

- Ferkin, M. H., Ferkin, F. H. & Richmond, M. 1994. Sources of scent used by prairie voles, *Microtus ochrogaster*, to convey sexual identity to conspecifics. *Can. J. Zool.* 72: 2205-2209
- Firestone, K. B., Thompson, K. V. & Carter, C. S. 1991. Female-female interactions and social stress in prairie voles. *Behav. Neural. Biol.* 55, 31-41
- FitzGerald, R. W. & Madison, D. M. 1983. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13, 183-187
- Flannelly, K. & Lore, R. 1977. Observations of the subterranean activity of domesticated and wild rats (*Rattus norvegicus*): a descriptive study. *Psychological Record* 2, 315-329.
- Fortier, G. M. & Tamarin, R. H. 1998. Movement of meadow voles in response to food and density manipulations: a test of the food-defense and pup-defense hypotheses. *J. Mammal.* 79, 337-345
- Frank, F. 1952. Adoptionsversuche bei Feldmäusen, *Microtus arvalis* (Pallas). *Zool. Tierpsychol.* 9, 415-423
- Frank, F. 1953. Zur Entstehung übernormaler populationsdichten im Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas). *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 81, 610-624.
- Frank, F. 1954a. Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Teil I: Gehegeversuche. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 82, 354-404.
- Frank, F. 1954b. Die Kausalität der Nagetier-zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* 43, 321-356
- Frechkop, S. 1958. Faune de Belgique : Mammifères, Myomorphes. Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, 429-500
- Galef, B. G. & Buckley, L. L. 1996. Use of foraging trails by Norway rats. *Anim. Behav.* 51, 765-771
- Galef, B. G. & Heiber, L. 1976. Role of residual olfactory cues in the determination of feeding site selection and exploration patterns of domestic rats. *J. Comp. Phys. Psych.* 90, 727-739
- Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. 1986. Sex difference in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. *Am. Nat.* 127, 74-88
- Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. 1989. Sexual selection for spatial-learning ability. *Anim. Behav.* 37, 322-331
- Gavish, L., Hofmann, J. E. & Getz, L. L. 1984. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Anim. Behav.* 32, 362-366
- Gerkema, M. P. & Verhulst, S. 1990. Warning against an unseen predator: a functional aspect of synchronous feeding in the common vole, *Microtus arvalis*. *Anim. Behav.* 40, 1169-1178.
- Gerkema, M. P., Daan, S., Wilbrink, M., Hop, M. W. & van der Leest, F. 1993. Phase control of ultradian feeding rhythms in the common vole (*Microtus arvalis*): The roles of light and the circadian system. *J. Biol. Rhythms* 8, 181-171

- German, A. 1990. Harem breeding of levant voles (*Microtus guentheri*) in the laboratory. *Israel J. Zool.* 37, 89-95
- Getz, L. L. 1965. Humidities in vole runways. *Ecology* 46, 548-551
- Getz, L. L. & Carter, C. S. 1996. Prairie-vole partnerships. *Am. Sci.* 84, 56-62
- Getz, L. L. & Hofmann, J. E. 1986. Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18, 275-282
- Getz, L. L., Dluzen, D. & McDermont, J. L. 1983. Suppression of reproductive maturation in male-stimulated virgin female *Microtus* by a female urinary chemosignal. *Behav. Processes* 8, 59-64
- Getz, L. L., Solomon, N. G. & Pizzuto, T. M. 1990. The effects of predation of snakes on social organization of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Am. Midl. Nat.* 123, 365-371
- Getz, L. L., McGuire, B., Pizzuto, T., Hofmann, J. E. & Frase, B. 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *J. Mammal.* 74, 44-58
- Getz, L. L., Simms, L. E. & McGuire, B. 2000. Nestling survival and population cycles in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Can. J. Zool.* 78, 1723-1731
- Gheusi, G., Bluthé, R. M., Goodall, G. & Dantzer, R. 1994. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. *Behav. Processes* 33, 59-88
- Gheusi, G., Goodall, G. & Dantzer, R. 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Anim. Behav.* 53, 935-944
- Gibb, J. A. 1981. What determines the numbers of small herbivorous mammals? *New Zeal. J. Ecol.* 4, 73-77
- Gillis, E. A. & Nams, V. O. 1998. How red-backed voles find habitat patches. *Can. J. Zool.* 76: 791-794
- Gliwicz, J. 1988. The role of dispersal in models of small rodent population dynamics. *Oikos* 52, 219-221
- Gliwicz, J. 1990. The first born, their dispersal, and vole cycles. *Oecologia* 83, 519-522
- Gliwicz, J. 1997. Space use in the root vole: basic patterns and variability. *Ecography* 20, 383-390
- Gosling, L. M. 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories. *Z. Tierpsychol.* 60, 89-118
- Gosling, L. M. & McKay, H. V. 1990. Competitor assessment by scent matching: an experimental test. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 415-420
- Goszczynska, W. & Goszczynski, J. 1977. Effect of the burrowing activities of the common vole and the mole on the soil and vegetation of the biocenose of cultivated fields. *Acta Theriol.* 22, 181-190
- Grant, E. C. & Mackintosh, J. H. 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour* 21, 246-259
- Griffiths, J. & Kendall, M. D. 1980. Structure of the plantar sweat glands of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *J. Zool. Lond.* 191, 1-10

- Gromov, I. M. & Polyakov, I. Y. 1992. Voles (Microtinae). Fauna of the U.S.S.R., Vol. 3, Oxonian Press, New Delhi, 725 pp
- Gheusi, G., Goodall, G. & Dantzer, R. 1997. Individually distinctive odours represent individual conspecifics in rats. *Anim. Behav.* 53, 935-944
- Haim, A. & Rozenfeld, F.M. 1998. Spacing behaviour between two desert rodents, the golden spiny mouse *Acomys russatus* and the bushy-tailed gerbil *Sekeetamys calurus*. *J. Arid Environ.* 39, 593-600
- Halle, S. & Lehmann, U. 1987. Circadian activity patterns, photoperiodic responses and population cycles in voles. I. Long-term variations in circadian activity patterns. *Oecologia* 71, 568-572
- Hansen, T. F., Stenseth, N. C. & Henttonen, H. 1999. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence. *Am. Nat.* 154, 129-139
- Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E. & Henttonen, H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364, 232-235
- Hansson, L. 1979. Food as a limiting factor for small rodent numbers: tests of two hypotheses. *Oecologia* 37, 297-314
- Hansson, L. 1987. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions. *Oikos* 50, 308-318
- Hansson, L. 1997. Population growth and habitat distribution in cyclic small rodents: to expand or to change? *Oecologia* 112, 345-350
- Hansson, L. & Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 67, 394-402
- Harestad, A. S. & Shackleton, D. M. 1990. Cover and use of travel routes by female Townsend's voles in a laboratory arena. *Biol. Behav.* 15, 196-204
- Harper, S. J. & Batzli, G. O. 1996a. Effects of predators on structure of the burrows of voles. *J. Mammal.* 77, 1114-1121
- Harper, S. J. & Batzli, G. O. 1996b. Monitoring use of runways by voles with passive integrated transponders. *J. Mammal.* 77, 364-369
- Hasler, J. F. 1975. A review of reproduction and sexual maturation in the microtine rodents. *The Biologist* 57, 52-86
- Haukioja, E., Kapiainen, K., Niemelä, P. & Tuomi, J. 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: complementary or exclusive alternatives? *Oikos* 40, 419-432
- Hayes, L. D. 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim. Behav.* 59, 677-688
- Heise, S. & Rozenfeld, F. M. 1999. Reproduction and urine marking in laboratory groups of female common voles. *J. chem. Ecol.* 25, 1671-1685
- Henttonen, H. 1987. The impact of spacing behavior in microtine rodents on the dynamics of least weasels *Musrtela nivalis* - a hypothesis. *Oikos* 50, 366-370

- Henttonen, H., Oksanen, T., Jortikka, A. & Haukialmi, V. 1987. How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? *Oikos* 50, 353-365
- Heske, E. J. & Bondrup-Nielsen, S. 1990. Why spacing behavior does not stabilize density in cyclic populations of microtine rodents. *Oecologia* 83, 91-98
- Heske, E. J., Ostfeld, R. S. & Lidicker, W. Z. Jr 1988. Does social behaviour drive vole cycles? An evaluation of competing models as they pertain to California voles. *Can. J. Zool.* 66, 1153-1159
- Hestbeck, J. B. 1982. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. *Oikos* 39, 157-163
- Hestbeck, J. B. 1988. Population regulation of cyclic mammals: a model of the social fence hypothesis. *Oikos* 52, 156-168
- Heth, G., Todrank, J. & Johnston, R. E. 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim. Behav.* 56, 409-417
- Hofmann, J. E. & Getz, L. L. 1986. Duration of postpartum estrus in the prairie vole. *Bull. Psychonomic Soc.* 24, 300-301
- Hofmann, J. E., McGuire, B. & Pizzuto, T. M. 1989. Parental care in the sagebrush vole (*Lemmus curtatus*). *J. Mammal.* 70, 162-165
- Holmes, W. G. 1990. Parent-offspring recognition in mammals: a proximate and ultimate perspective. In: *Mammalian Parenting*, Krasnegor, N. A. & Bridges, R. S. (eds), Oxford University Press, New York, 21, 441-460
- Hoogenboom, I., Daan, S., Dallinga, J. H. & Schoenmakers, M. 1984. Seasonal change in the daily timing of behaviour of the common vole, *Microtus arvalis*. *Oecologia* 61, 18-31
- Huck, U. W., Pratt, N. C., Labov, J. B. & Lisk, R. D. 1988. Effects of age and parity on the litter size and offspring sex ratio in golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *J. Reprod. Fert.* 83, 209-214
- Hurst, J. L., Fang, J. & Barnard, C. J. 1993. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim. Behav.* 45, 997-1006
- Hurst, J. L., Hayden, L., Kingston, M., Luck, R. & Sorensen, K. 1994. Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecifics. *Anim. Behav.* 48, 1219-1229
- Ims, R. A. 1987a. Differential reproductive success in a peak population of the greysided vole *Clethrionomys rufocanus*. *Oikos* 50, 103-113
- Ims, R. A. 1987b. Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *J. Anim. Ecol.* 56, 585-596
- Ims, R. A. 1987c. Male spacing systems in microtine rodents. *Am. Nat.* 130, 475-484
- Jacquot, J. J. & Solomon, N. G. 1997. Effects of site familiarity on movement patterns of male prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Am. Midl. Nat.* 138, 414-417

- Jacquot, J. J. & Vessey, S. H. 1998. Recruitment in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) as a function of litter size, parity, and season. *J. Mammal.* 79, 312-319
- Jamon, M. 1994. An analysis of trail-following behaviour in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Anim. Behav.* 47, 1127-1134
- Jannett, F. J. Jr. 1978a. The density-dependent formation of extended maternal families of the montane vole, *Microtus montanus nanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 245-263
- Jannett, F. J. Jr. 1978b. Dosage response of the vesicular, preputial, anal and hip glands of the male vole, *Microtus montanus*, to testosterone propionate. *J. Mammal.* 59, 772-779
- Jannett, F. J. Jr. 1981a. Scent mediation of intraspecific, interspecific, and intergeneric agonistic behavior among sympatric species of voles (Microtinae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 293-296
- Jannett, F. J. Jr. 1981b. Sex ratios in high-density populations of the montane vole, *Microtus montanus*, and the behavior of territorial males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8, 297-307
- Jannett, F. J. Jr. 1982. Nesting patterns of adult voles, *Microtus montanus*, in field populations. *J. Mammal.* 63, 495-498
- Jannett, F. J. Jr. 1986. Morphometric patterns among microtine rodents. I. Sexual selection suggested by relative scent gland development in representative voles (*Microtus*). In: *Chemical signals in vertebrates, 4: ecology, evolution and comparative biology*, Duvall, D., Müller Schwarze, D. & Silverstein, R. M., (eds), Plenum Press, New-York, 541-550
- Jannett, F. J. Jr. 1990. Population constancy of the rock vole, *Microtus chrotorrhinus*, in northeastern Minnesota. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 81-87
- Jemiolo, B. 1983. Reproduction in a laboratory colony of the female pine voles, *Pitymys subterraneus*. *Acta Theriol.* 28, 197-207
- Jemiolo, B. & Novotny, M. 1994. Inhibition of sexual maturation in juvenile female and male mice by a chemosignal of female origin. *Physiol. Behav.* 55, 519-522
- Jemiolo, B., Harvey, S. & Novotny, M. 1986. Promotion of the Whitten effect in female mice by synthetic analogs of male urinary constituents. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 83, 4576-4579
- Jenkins, D., Watson, A. & Miller, G. R. 1967. Population fluctuations in the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *J. Anim. Ecol.* 36, 97-122
- Jobsen, J. A. 1988. Plagues of *Microtus arvalis* in grassland areas in the Netherlands. *EPPO Bull. (Oxford)* 18, 271-276.
- Johnston, R. E. & Jernigan, P. 1994. Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. *Anim. Behav.* 48, 129-136
- Johnston, R. E. & Robinson, T. A. 1993. Cross-species discrimination of individual odors by hamsters (Muridae: *Mesocricetus auratus*, *Phodopus campbelli*). *Ethology* 94, 317-325

- Johnston, R. E., Chiang, G. & Tung, C. 1994. The information in scent over-marks of golden hamsters. *Anim. Behav.* 48, 323-330
- Johnstone, R. A. 2000. Models of reproductive skew: A review and synthesis. *Ethology* 106, 5-26
- Johnstone, R. A. & Cant, M. A. 1999. Reproductive skew and indiscriminate infanticide. *Anim. Behav.* 57, 234-24
- Jones, R.B. & Nowell, N.W. 1973. The effect of familiar visual and olfactory cues on the aggressive behaviour of mice. *Physiol. behav.* 10, 221-223
- Kareem, A. M. & Barnard, C. J. 1982. The importance of kinship and familiarity in social interactions between mice. *Anim. Behav.* 30, 594-601
- Kavaliers, M., Ossenkopp, K-P, Galea, L. A. M. & Kolb, B. 1998. Sex differences in spatial learning and prefrontal and parietal cortical dendritic morphology in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Brain Res.* 810, 41-47
- Kawata, M. 1985. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Oikos* 45, 181-190
- Kawata, M. 1987a. Pregnancy failure and suppression by female female interaction in enclosed populations of the red backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 89-97
- Kawata, M. 1987b. The effect of kinship on spacing among female red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Oecologia* 72, 115-122
- Kawata, M. 1990. Fluctuating populations and kin interaction in mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5, 17-20
- Kinsley, C. H. 1990. Prenatal and postnatal influences on parental behavior in rodents. In: *Mammalian Parenting*, Krasnegor, N. A. & Bridges, R. S. (eds), Oxford University Press, New York, 17, 347-371
- Klemola, T., Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 1998. Does avian predation risk depress reproduction of voles? *Oecologia* 115, 149-153
- Klemola, T., Koivula, M., Korpimäki, E. & Norrdahl, K. 2000. Experimental tests of predation and food hypotheses for population cycles of voles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 351-356
- Klemola, T., Norrdahl, K., Korpimäki, E. 2000. Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? *Oikos* 90, 509-516
- Koivunen, V., Korpimäki, E. & Hakkarainen, H. 1998. Refuge sites of voles under owl predation risk: priority of dominant individuals. *Behav. Ecol.* 9, 261-266
- König, B. 1989. Behavioural ecology of kin recognition in house mice. *Ethol. Ecol. Evol.* 1, 99-110
- König, B. 1993. Maternal investment of communally nursing female house mice (*Mus musculus domesticus*). *Behav. Processes* 30, 61-74
- König, B. 1994a. Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice – a laboratory study. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34, 275-283

- König, B. 1994b. Fitness effects of communal rearing in house mice: the role of relatedness versus familiarity. *Anim. Behav.* 48, 1449-1457
- König, B. 1994c. Communal nursing in mammals. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 87, 115-127
- Korpimäki, E. 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of long-eared owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance. *Can. J. Zool.* 70, 2373-2381
- Korpimäki, E. 1993. Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation? *Oikos* 66, 359-363
- Korpimäki, E., Norrdahl, K. & Valkama, J. 1994. Reproductive investment under fluctuating predation risk: microtine rodents and small mustelids. *Evol. Ecol.* 8, 357-368
- Korpimäki, E., Koivunen, V. & Hakkarainen, H. 1996. Microhabitat use and behavior of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? *Behav. Ecol.* 7, 30-34
- Krebs, C. J. 1978a. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* 56, 2463-2480
- Krebs, C. J. 1978b. Aggression, dispersal, and cyclic changes in populations of small rodents. In: *Aggression, dominance, and individual spacing*, Krames, L. et al. (eds), Plenum publishing corporation, 49-60
- Krebs, C. J. & De Long, K. T. 1969. A *Microtus* population with supplemental food. *J. Mammal.* 46, 566-573
- Kruczek, M., Marchlewska-Koj, A. & Drickamer, L. C. 1989. Social inhibition of sexual maturation in female and male bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Acta Theriol.* 34, 479-485
- Künkele, J. 2000. Does primiparity affect the efficiency of converting energy to offspring production in the guinea-pig? *Can. J. Zool.* 78, 300-306
- Lai, S. C. & Johnston, R. E. 1994. Individual odors in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Ethology* 96, 117-126
- Laine, K. & Henttonen, H. 1983. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos* 40, 407-418
- Laland, K. N. & Plotkin, H. C. 1992. Further experimental analysis of the social learning and transmission of foraging information amongst Norway rats. *Behav. Processes* 27, 53-64.
- Lambin, X. & Krebs, C. J. 1991. Spatial organization and mating system of *Microtus townsendii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 353-363
- Lambin, X. & Mathers, C. 1997. Dissipation of kin discrimination in Orkney voles, *Microtus arvalis orcadensis*: a laboratory study. *Ann. Zool. Fennici* 34, 23-30
- Lambin, X., Krebs, C. J. & Scott, B. 1992. Spatial organization of the tundra vole (*Microtus oeconomus*) during the breeding season in Canada's western Arctic. *Can. J. Zool.* 70, 2068-2072

- Landete-Castillejos, T., Andreás-Abellán, M., Argandoña, J. J. & Garde J. 2000. Distribution of the Cabrera vole (*Microtus cabreræ*) in its reported areas reassessed by live trapping. *Biol. Conserv.* 94, 127-130
- Lavenex, P. & Schenk, F. 1998. Olfactory traces and spatial learning in rats. *Anim. Behav.* 56, 1129-1136
- Le Boulengé, E. 1972. Etat de nos connaissances sur l'écologie du rat musqué *Ondatra zibethica* L. *La Terre et la Vie* 1, 3-37
- Lehmann, U. & Halle, S. 1987. Circadian activity patterns, photoperiodic responses and population cycles in voles. II. Photoperiod responses and population cycles. *Oecologia* 71, 573-576
- Lehmann, U. & Sommersberg, C. W. 1980. Activity patterns of the common vole, *Microtus arvalis* - Automatic recording of behaviour in an enclosure. *Oecologia* 47, 61-75
- Lenders, A. 1999. Comportements d'affouragement et de reproduction du campagnol des champs [*Microtus arvalis* Pall. 1779 (Mammalia, Rodentia)] en présence de kairomones de prédateurs. Travail de fin d'étude présenté à l'Université Libre de Bruxelles, 67 pp.
- Libois, R. M. 1975. La détermination des petits mammifères belges (Chiroptères exceptés) en main et d'après les restes crâniens présents dans les pelotes de réjection des rapaces. *Les Naturalistes belges* 56, 165-188
- Libois, R. M. 1984. Essai synécologique sur les micromammifères d'Europe occidentale et ouest méditerranéenne : étude par analyse du régime alimentaire de la Chouette effraie, *Tyto alba* (Scopoli). Thèse de doctorat, Faculté des Sciences de l'Université de Liège, 200 pp
- Lidicker, W. Z., Jr. 1980. The social biology of the California vole. *The Biologist* 62, 46-55
- Lidicker, W. Z., Jr. 1985. Population structuring as a factor in understanding microtine cycles. *Acta Zool. Fenn.* 173, 23-27
- Lidicker, W. Z., Jr. & Ostfeld, R. S. 1991. Extra-large body size in California voles: causes and fitness consequences. *Oikos* 61, 108-121
- Liro, A. 1974. Renewal of burrows by the common vole as the indicator of its numbers. *Acta Theriol.* 19, 259-272
- Loman, J. 1988. Alternative prey that decreases vole population cyclicity: a simulation study based on field data. *Ecol. Model.* 40, 265-310
- Lott, D. F. 1991. Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. Cambridge University Press, Cambridge, 238 pp.
- Mackin-Rogalska, R. 1979. Elements of the spatial organisation of a common vole population. *Acta Theriol.* 24, 171-199
- Mackin-Rogalska, R. & Nabaglo, L. 1990. Geographical variation in cyclic periodicity and synchrony in the common vole, *Microtus arvalis*. *Oikos* 59, 343-348

- Mackin-Rogalska, R., Adamczewska-Andrzejewska, K. & Nabaglo, L. 1986. Common vole numbers in relation to the utilization of burrow systems. *Acta Theriol.* 31, 17-44
- Madison, D. M. 1980. An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus*. *The biologist* 62, 20-33
- Madison, D. M. 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. In: *Winter Ecology of Small Mammals*, Merritt, J. F. (ed.), Carnegie Museum Natural History, Special publication 10, 267-274
- Madison, D. M. 1990. Social organizational modes in models of microtine cycling. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 25-34
- Madison, D. M. & McShea, W. J. 1987. Seasonal changes in reproductive tolerance, spacing, and social organization in meadow voles: a microtine model. *Behav. Ecol.* 6, 182-191
- Madison, D. M., FitzGerald, R. W. & McShea, W. J. 1984. Dynamics of social nesting in overwintering meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*): possible consequences for population cycling. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15, 9-17
- Mainardi, D., Mainardi, M., Pasquali, A. & Zadra, C. F. 1970. Adoption of mice by golden hamsters. *Atti Soc. It. Sc. Nat. e Museo Civ. St. Nat. Milano* 110, 150-154
- Malinowski, W. & Nabaglo, L. 1979. Estimating the range of penetration of individuals of *Microtus arvalis* (Pall. 1779) population inhabiting alfalfa and rape fields. *Bull. Acad. polon. Sc. biol.* 27, 359-361
- Mallory, F. F. & Brooks, R. J. 1980. Infanticide and pregnancy failure: reproductive strategie of the female collared Lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Biol. Reprod.*, 22, 192-196
- Mankin, P. C. & Getz, L. L. 1994. Burrow morphology as related to social organization of *Microtus ochrogaster*. *J. Mammal.* 75, 492-499
- Manning, C. J., Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K. & Potts, W. K. 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Anim. Behav.* 50, 741-751
- Mappes, T., Ylonen, H. & Viitala, J. 1995. Higher reproductive success among kin groups of bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Ecology* 76, 1276-1282
- Marfori, M. A., Parker, P. G., Gregg, T. G., Vandenberg, J. G. & Solomon, N. G. 1997. Using DNA fingerprinting to estimate relatedness within social groups of pine voles. *J. Mammal.* 78, 715-724
- Martin, P. 1993. Interactions entre juvéniles d'âge croissant et mâles socialisés chez le campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780). Mémoire présenté à l'Université Libre de Bruxelles. 59 pp.
- Maruniak, J. A., Owen, K., Bronson, F. H., Desjardin, C. 1974. Urinary marking in male house mice: responses to novel environmental and social stimuli. *Physiol. Behav.* 12, 1035-1039

- Massey, A. & Vandenberg, J. G. 1980. Puberty delay by a urinary cue from female house mice in feral populations. *Science* 209, 821-822
- Matthiopoulos, J., Moss, R. & Lambin, X. 1998. Models of red grouse cycles. A family affair? *Oikos* 82, 574-590
- McGuire, B. 1997. Influence of father and pregnancy on maternal care in red-backed voles. *J. Mammal.* 78, 839-849
- McGuire, B. & Getz, L. L. 1991. Response of young female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) to nonresident males: implications for population regulation. *Can. J. Zool.* 69, 1348-1355
- McGuire, B. & Getz, L. L. 1998. The nature and frequency of social interactions among free-living prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 271-279
- McGuire, B. & Novak, M. 1984. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*). *Anim. Behav.* 32, 1132-1141
- McGuire, B. & Novak, M. 1986. Parental care and its relationship to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*). *J. Mammal.* 67, 305-311
- McGuire, B., Pizzuto, T. & Getz, L. L. 1990. Potential for social interaction in a natural population of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 68, 391-398
- McIntosh, T. K. & Drickamer, L. C. 1977. Excreted urine, bladder urine, and the delay of sexual maturation in female house mice. *Anim. Behav.* 25, 999-1004
- McShea, W. J. & Madison, D. M. 1984. Communal nesting between reproductively active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.* 62, 344-346
- Meadows, P. S. 1991. The environmental impact of burrows and burrowing animals—conclusions and a model. *Symp. zool. Soc. Lond.* 63, 327-338.
- Middleton, A. D. 1930. Cycles in the numbers of British voles (*Microtus*). *J. Ecol.* 18, 156-165
- Mihok, S. 1979. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* 57, 1520-1535
- Mihok, S. 1981. Chitty's hypothesis and behaviour in subarctic red-backed voles *Clethrionomys gapperi*. *Oikos* 36, 281-295
- Moen, J., Gardfjell, H., Oksanen, L., Ericson, L. & Ekerholm, P. 1993. Grazing by food-limited microtine rodents on a productive experimental plant community: does the "green desert" exist? *Oikos* 68, 401-413
- Moss, R., Watson, A. & Parr, R. 1996. Experimental prevention of a population cycle in red grouse. *Ecology* 77, 1512-1530
- Myllymäki, A. 1977. Interactions between the field vole *Microtus agrestis* and its microtine competitors in Central-Scandinavian populations. *Oikos* 29, 570-580

- Nabaglo, L. 1981. Demographic processes in a confined population of the common vole. *Acta Theriol.* 26, 163-183
- Neal, B. R., Pulkinen, D. A. & Owen, B. D. 1973. A comparison of faecal and stomach contents analysis in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*). *Can. J. Zool.* 51, 715-721
- Nelson, J. 1995. Determinants of male spacing behavior in microtines: an experimental manipulation of female spatial distribution and density. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 217-223
- Newsome, A. E. 1979. A population study of house mice permanently inhabiting a reed-bed in South Australia. *J. Anim. Ecol.* 38, 361-377
- Nikoletseas, M. & Lore, R. 1981. Aggression in domesticated rats reared in a burrow-digging environment. *Aggressive Behav.* 7, 245-252
- Norrdahl, K. & Korpimäki, E. 1995. Mortality factors in a cyclic vole population. *Proc. R. Soc. Lond.* 261, 49-53
- Novotny, M., Jemiolo, B., Harvey, S., Wiesler, D. & Marchewska-Koj, A. 1986. Adrenal-mediated endogenous metabolites inhibit puberty in female mice. *Science* 231, 722-725
- Novotny, M., Jemiolo, B. & Harvey, S. 1990. Chemistry of rodent pheromones: molecular insights into chemical signalling in mammals. In: *Chemical Signals in Vertebrates 5*, MacDonald, D. W., Muller-Schwaerze, D. & Natynczuk, S. E. (eds), Oxford University Press, Oxford, 1, 1-22
- Nubbemeyer, R. 1999. Progesterone and testosterone concentrations during oestrous cycle and pregnancy in the common vole (*Microtus arvalis* Pallas). *Comp. Biochem. Physiol. A* 122, 437-444
- O'Donoghue, M. & Krebs, C. J. 1992. Effects of supplemental food on snowshoe hare reproduction and juvenile growth at a cyclic population peak. *J. Anim. Ecol.* 61, 631-641
- Ostfeld, R. S. 1985a. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat.* 126, 1-15
- Ostfeld, R. S. 1985b. Experimental analysis of aggression and spacing behavior in California voles. *Can. J. Zool.* 63, 2277-2282
- Ostfeld, R. S. 1986. Territoriality and mating system of California voles. *J. Anim. Ecol.* 55, 691-706
- Ostfeld, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends Ecol. Evol.* 5, 411-415
- Ostfeld, R. S. & Heske, E. J. 1993. Sexual dimorphism and mating systems in voles. *J. Mammal.* 74, 230-233
- Ostfeld, R. S. & Klosterman, L. L. 1990. Microtine social systems, adaptation, and the comparative method. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 35-44
- Ostfeld, R. S. & Tamarin, R. H. 1986. The role of seasonality in vole cycles. *Can. J. Zool.* 64, 2871-2872

- Ostfeld, R. S., Canham, C. D. & Pugh, C. D. 1993. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature* 366, 259-261
- Packer, C., Lewis, S. & Pusey, A. 1992. A comparative study of non-offspring nursing. *Anim. Behav.* 43, 265-281
- Paclt, J. 1952. Scent glands in the bank vole. *Experientia* (Basel) 8, 464
- Pallas, P. S. 1778. *Novæ species quadrupedum e glirium ordine*. Erlangæ, S. W. Waltheri.
- Paradis, E. 1995. Survival, immigration and habitat quality in the Mediteranean pine vole. *J. Anim. Ecol.* 64, 579-591
- Paradis, E. & Croset, H. 1995. Assessment of habitat quality in the Mediteranean pine vole (*Microtus duodecimcostatus*) by the study of survival rates. *Can. J. Zool.* 73, 1511-1518
- Parmigiani, S. 1986. Rank order in pairs of communally nursing female mice (*Mus musculus domesticus*) and maternal aggression towards conspecific intruders of differing sex. *Aggressive Behav.* 12, 377-386
- Patris, B. & Baudoin, C. 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behav. Processes* 51, 35-43
- Paz y Miño, C. G. & Tang-Martínez, Z. 1999. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Can. J. Zool.* 77, 1631-1636
- Pearson, O. P. 1960. Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders. *Ecol. Monogr.* 30, 231-250
- Pearson, O. P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *J. Anim. Ecol.* 35, 217-233
- Pelikán, J. 1982. *Microtus arvalis* on mown and unmown meadow. *Acta Sc. Nat. Brno* 16, 1-36
- Perrin, M. R. 1981. Seasonal changes in agonistic behavior of *Clethrionomys gapperi* in Southeastern Manitoba and its possible relation to population regulation. *Am. Midl. Nat.* 106, 101-110
- Petty, S. J., Lambin, X., Sherratt, T. N., Thomas, C. J., Mackinnon, J. L., Coles, C. F., Davison, M. & Little, B. 2000. Spatial synchrony in field vole *Microtus agrestis* abundance in a coniferous forest in northern England: The role of vole-eating raptors. *J. Appl. Ecol.* 37, 136-147
- Porter, R. H. 1988. The ontogeny of sibling recognition in rodents: superfamily Muroidea. *Behav. Genet.* 18, 483-494
- Poucet, B., Thinus-Blanc, C. & Chapuis, N. 1983. Route-planning in cats related to the visibility of the goal. *Anim. Behav.* 31, 594-599
- Poucet, B., Bolson, B. & Herrmann, T. 1990. Spatial behaviour of normal and septal rats on alternate route maze problems. *Q. J. Exp. Psychol. B* 42, 369-384

- Powell, R. A. & Fried, J. J. 1992. Helping by juveniles pine voles (*Microtus pinetorum*), growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociability. *Behav. Ecol.* 3, 325-333
- Pusenius, J. & Viitala, J. 1993a. Demography and regulation of breeding density in the field vole, *Microtus agrestis*. *Ann. Zool. Fenn.* 30, 133-142
- Pusenius, J. & Viitala, J. 1993b. Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. *Ann. Zool. Fenn.* 30, 143-152
- Pusenius, J., Viitala, J., Marienberg, T. & Ritvanen, S. 1998. Matrilineal kin clusters and their effect on reproductive success in the field vole *Microtus agrestis*. *Behav. Ecol.* 9, 85-92
- Quay, W. B. 1968. The specialized posterolateral sebaceous glandular regions in microtine rodents. *J. Mammal.* 49, 427-445
- Ralls, K. 1971. Mammalian scent marking. *Science* 171, 443-449
- Randall, J. A. 1991. Mating strategies in a nocturnal rodent (*Dipodomys spectabilis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 215-220
- Reeve, H. K., Emlen, S. T. & Keller, L. 1998. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders? *Behav. Ecol.* 9, 267-278
- Regolin, L., Vallortigara, G. & Zanforlin, M. 1994. Perceptual and motivational aspects of detour in young chicks. *Anim. Behav.* 47, 123-131
- Reichstein, H. 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus (*Microtus arvalis*, Pall.). *Z. Säugetierkd.* 25, 150-169.
- Ribble, D. O. 1992a. Lifetime reproductive success and its correlates in the monogamous rodent, *Peromyscus californicus*. *J. Anim. Ecol.* 61, 457-468
- Ribble, D. O. 1992b. Dispersal in a monogamous rodent, *Peromyscus californicus*. *Ecology* 73, 859-866
- Ribble, D. O. & Salvioni, M. 1990. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, a monogamous rodent. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 9-15
- Roberts, R. L., Miller, A. K., Taymans, S. E. & Carter, C. S. 1998a. Role of social and endocrine factors in alloparental behavior of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 76, 1862-1868
- Roberts, R. L., Williams, J. R., Wang, A. K. & Carter, C. S. 1998b. Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: influence of the sire and geographical variation. *Anim. Behav.* 55, 1131-1140
- Romankow-Zmudowska, A. & Grala, B. 1989. Occurrence of *Microtus arvalis* in Poland, 1969-1985. *EPPO Bull.* 19, 655-659
- Romankow-Zmudowska, A. & Grala, B. 1994. Occurrence and distribution of the common vole, *Microtus arvalis* (Pallas), in legumes and seed grasses in Poland between 1977 and 1992. *Pol. Ecol. Stud.* 20, 503-508
- Rothstein, B. E. & Tamarin, R. H. 1977. Feeding behavior in the insular beach vole, *Microtus breweri*. *J. Mammal.* 58, 84-85

- Rozenfeld, F. M. 1992. Importance des signaux chimiques dans la biologie du campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780). *Acad. roy. Belg., Cl. Sc.* 3, 187-199
- Rozenfeld, F. M. & Denoël, A. 1994. Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). *J. chem. Ecol.* 20, 803-813.
- Rozenfeld, F. M. & Rasmont, R. 1987. Urine marking in bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, Microtidae, Rodentia). *Ann. Soc. r. zool. Belg.* 117, 237-245
- Rozenfeld, F. M. & Rasmont, R. 1991. Odour cue recognition by dominant male bank voles, *Clethrionomys glareolus*. *Anim. Behav.* 41, 839-850
- Rozenfeld, F. M., Le Boulanger, E. & Rasmont, R. 1987. Urine marking by male bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780; Microtidae, Rodentia) in relation to their social rank. *Can. J. Zool.* 65, 2594-2601
- Rozenfeld, F. M., Rasmont, R. & Haim, A. 1994. Home site scent marking with urine and an oral secretion in the golden spiny mouse (*Acomys russatus*). *Israel J. Zool.* 40, 161-172
- Saitoh, T. 1981. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *J. Anim. Ecol.* 50, 79-87
- Salamolard, M., Butet, A., Leroux, A. & Bretagnolle, V. 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81, 2428-2441
- Salvioni, M. 1986. Domaines vitaux, relations sociales et rythme d'activité de trois espèces de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Lausanne. 135 pp
- Salvioni, M. 1988. Home range and social behavior of three species of European *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22, 203-210
- Sayler, A. & Salmon, M. 1971. An ethological analysis of communal nursing by the house mouse (*Mus musculus*). *Behaviour* 40, 61-85
- Schadler, M. H. 1990. Social organisation and population control in the pine vole, *Microtus pinetorum*. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 121-130
- Siegel, S. & Castellan, N. J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw Hill, Singapour, 399 pp.
- Solomon, N. G. 1991. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 277-282
- Solomon, N. G. 1993a. Comparaison of parental behavior in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 71, 434-437
- Solomon, N. G. 1993b. Preference for own versus conspecific pups by inbred and outbred rats. *Behav. Processes* 30, 317-322
- Solomon, N. G., Vandenberg, J. G. & Sullivan, W. T., Jr. 1998. Social influences on intergroup transfer by pine voles (*Microtus pinetorum*). *Can. J. Zool.* 76, 2131-2136

- Spitz, F. 1963. Etude des densités de population de *Microtus arvalis* P. à Saint-Michel en l'Herm (Vendée). *Mammalia* 27, 497-531
- Stamatopoulos, C. V. & Ondrias, J. C. 1986. Observations on the underground activity and behaviour of the vole *Pitymys atticus* (Mammalia, Rodentia). *Säugetierk. Mitt.* 33, 253-259
- Stamatopoulos, C. V. & Ondrias, J. C. 1987. Notes on the ingestive behavior of the vole *Pitymys atticus* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 51, 39-44
- Steen, H., Yoccoz, N. G. & Ims, R. A. 1990. Predators and small rodent cycles: an analysis of a 79-year time series of small rodent population fluctuations. *Oikos* 59, 115-120
- Stenseth, N. C. 1977. Evolutionary aspects of demographic cycles: the relevance of some models of cycles for microtine fluctuations. *Oikos* 29, 525-538
- Stenseth, N. C. 1988. The social fence hypothesis: a critique. *Oikos* 52, 169-177
- Stenseth, N. C. & Oksanen, L. 1987. Small rodents with social and trophic interactions in a seasonally varying environment. *Oikos* 50, 319-326
- Stenseth, N. C., Hansson, L. & Myllymäki, A. 1977. Food selection of the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos* 29, 511-524
- Stoddart, D. M. 1970. Individual range, dispersion and dispersal in a population of water voles (*Arvicola terrestris* (L.)). *J. Anim. Ecol.* 39, 403-425
- Storey, A. E., Bradbury, C. G. & Joyce, T. L. 1994. Nest attendance in male meadow voles: the role of the female in regulating male interactions with pups. *Anim. Behav.* 47, 1037-1046
- Svare, B. B. 1990. Maternal aggression: hormonal, genetic, and developmental determinants. In: *Mammalian Parenting*, Krasnegor, N. A. & Bridges, R. S. (eds), Oxford University Press, New York, 7, 118-132
- Taitt, M. J. & Krebs, C. J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: II. Voles (*Microtus townsendii*). *J. Anim. Ecol.* 50, 125-137
- Tamarin, R. H. 1977. Demography of the beach vole (*Microtus breweri*) and the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in southeastern Massachusetts. *Ecology* 58, 1310-1321
- Tamarin, R. H. & Pugh, S. R. 1990. A test of the Charnov and Finerty hypothesis of population regulation in meadow voles. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 111-120
- Teskey, G. C., Ossenkopp, K-P, Kavaliers, M., Innis, N. K. & Boon, F. H. 1998. Individual differences in radial maze performance and locomotor activity in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*. *Physiol. Behav.* 65, 555-561
- Thinus-Blanc, C. 1996. Animal spatial cognition: behavioral and neural approaches. World Scientific Publishing, Singapore, 259 pp.
- Tkadle, E. & Zejda, J. 1995. Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos* 73, 231-236

- Trulio, L. A. 1996. The functional significance of infanticide in a population of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 97-103
- Tuomi, J., Agrell, J. & Mappes, T. 1997. On the evolutionary stability of female infanticide. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 227-233
- Turchin, P., Oksanen, L., Ekerholm, P., Oksanen, T. & Henttonen, H. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature* 405, 562-565
- Vandenbergh, J. G. 1988. Pheromones and mammalian reproduction. In: *The physiology of reproduction*, Knobil, E. et al. (eds), Raven Press, New York, 1679-1696
- Vandenbergh, J. G. 1999. Whitten effect. In: *Encyclopedia of reproduction*, Knobil, E. & Neill, J. D. (eds), Academic Press, San Diego, Vol. 4, 1020-1024
- Van Den Brink, F. H. 1977. A field guide to the Mammals of Britain and Europe. Collins, London, 221 pp
- Van Wijngaarden, A. 1957. De periodiciteit in de populatiemaxima van de veldmuis, *Microtus arvalis* Pallas, in Nederland, 1806-1956. *Vakblad voor Biologen* 4, 1-8
- Vehrencamp, S. L. 1983. Optimal degree of skew in cooperative societies. *Amer. Zool.* 23, 327-335
- Viitala, J. & Hoffmeyer, I. 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: social odours, chemistry and biological effects. *Ann. Zool. Fenn.* 22, 359-371
- Viitala, J. & Pusenius, J. 1990. A comparative study of phenotypic changes in *Microtus* social organisation. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 131-142
- Viitala, J. & Ylönen, H. 1993. From population dynamics to experimental evolutionary ecology: causes and consequences of social processes in voles. *Ann. Zool. Fenn.* 30, 177-186
- Viitala, J., Hakkarainen, H. & Ylönen, H. 1994. Different dispersal in *Clethrionomys* and *Microtus*. *Ann. Zool. Fenn.* 31, 411-415
- Viitala, J., Korpimäki, E., Palokangas, P. & Koivula, M. 1995. Attraction of kestrels to vole scent marks visible in ultraviolet light. *Nature* 373, 425-427
- vom Saal, F. S., Grant, W. M., McMullen, C. W. & Laves, K. S. 1983. High fetal estrogen concentrations: correlation with increased adult sexual activity and decreased aggression in male mice. *Science* 220, 1306-1309
- von Holst, D. 1998. The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Advances in the study of behavior* 27, 1-131
- Wang, Z. & Novak, M. A. 1994. Parental care and litter development in primiparous and multiparous prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J. Mammal.* 75, 18-23
- Waring, A. & Perper, T. 1979. Parental behaviour in the mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval. *Anim Behav* 27, 1091-1097

- Waring, A. & Perper, T. 1980. Parental behaviour in mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions. *Anim. Behav.* 28, 331-340
- Watts, C. H. S. 1968. The foods eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 37, 25-41
- Westlin, L. M. & Gustafsson, T. O. 1984. Influence of age and artificial vaginal stimulation on fertility in female bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *J. Reprod. Fert.* 71, 103-106
- Whitten, W. K., Bronson, F. H. & Greenstein, J. A. 1968. Estrus-inducing pheromone of male mice: transport by movement of air. *Science* 161, 584-585
- Wiger, R. 1979. Demography of a cyclic population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 33, 373-385
- Wiger, R. 1982. Roles of self regulation mechanisms in cyclic populations of *Clethrionomys* with special reference to *C. glareolus*. *Oikos* 38, 60-71
- Williams, G. R. 1963. A four-year population cycle in California quail, *Lophortyx californicus* (Shaw) in the south island of New Zealand. *J. Anim. Ecol.* 32, 441-459
- Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (eds) 1993. *Mammal Species of the World*. Smithsonian Institution Press, 1206 pp.
- Wolfe, J. L. & Esher, R. J. 1977. Burrowing behaviour of old-field mice (*Peromyscus polionotus*): A Laboratory investigation. *Biol. Behav.* 2, 343-351
- Wolff, J. O. 1993a. Does the "Chitty effect" occur in *Peromyscus*? *J. Mammal.* 74, 846-851
- Wolff, J. O. 1993b. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68, 364-370
- Wolff, J. O. 1994. Reproductive success of solitarily and communally nesting white-footed mice and deer mice. *Behav. Ecol.* 5, 206-209
- Wolff, J. O. & Cicirello, D. M. 1989. Field evidence for sexual selection and resource competition infanticide in white-footed mice. *Anim. Behav.* 38, 637-642
- Wolff, J. O. & Johnson, M. F. 1979. Scent marking in taiga voles, *Microtus xanthognathus*. *J. Mammal.* 60, 400-404
- Wolff, J. O. & Lidicker, W. Z. Jr. 1980. Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. *Can. J. Zool.* 58, 1800-1812
- Wolton, R. J. 1985. A possible role for faeces in range marking by the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Notes fr. Mammal Soc.* 50, 286-291
- Yamaguchi, M., Yamazaki, K., Beauchamp, G. K., Bard, J., Thomas, L. & Boyse, E. A. 1981. Distinctive urinary odors governed by the major histocompatibility locus of the mouse. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78, 5817-5820
- Ylönen, H. 1989. Weasels *Mustela nivalis* suppress reproduction in cyclic bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 55, 138-140
- Ylönen, H. 1990. Phenotypic flexibility in the social organization of *Clethrionomys*. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 203-212

- Ylönen, H. 1994. Antipredatory behaviour of voles and vole cycles. *Trends Ecol. Evol.* 9, 426-430
- Ylönen, H., Kojola, T. & Viitala, J. 1988. Changing female spacing behaviour and demography in an enclosed breeding population of *Clethrionomys glareolus*. *Holarct. Ecol.* 11, 286-292
- Ylönen, H., Mappes, T. & Viitala, J. 1990. Different demography of friends and strangers: an experiment on the impact of kinship and familiarity in *Clethrionomys glareolus*. *Oecologia* 83, 333-337
- Ylönen, H., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W. & Heikkilä, J. 1992. Antipredatory behaviour of *Clethrionomys* voles - 'David and Goliath' arms race. *Ann. Zool. Fenn.* 29, 207-216
- Ylönen, H., Mappes, T. & Viitala, J. 1993. Female relatedness and microtine population dynamics: experience from cyclic populations. *Ann. Zool. Fenn.* 30, 77-80
- Zakharov, K. V. 1998a. Intromissions in voles: response of males to behaviour of females. *Proc. Latvian Acad. Sci. B* 52, n° 112 (594/595), 54-57
- Zakharov, K. V. 1998b. Cycling and postpartum copulation of voles *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev (Rodentia, Cricetidae). I. Copulatory plugs in two types of matings. *Baltic J. Lab. Anim. Sci.* 8, 77-80
- Zakharov, K. V. 1998c. Cycling and postpartum copulation of voles *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev (Rodentia, Cricetidae). II. Quantitative differences in behaviour. *Baltic J. Lab. Anim. Sci.* 8, 169-176
- Zuri., I., Gazit, I. & Terkel, J. 1997. Effect of scent-marking in delaying territorial invasion in the blind mole-rat *Spalax ehrenbergi*. *Behaviour* 134, 867-880
- Zwicker, K. 1990. Social structure of the beach vole, *Microtus breweri*. In: *Social systems and population cycles in voles*, Tamarin, R. H. et al. (eds), Birkhäuser, Basel, 143-153

Annexes

*Read everything you can read and
Learn everything you can learn
Cause there is no tomorrow like today
And there is no today like tomorrow
And they will stick you in the end.*

Gordon GANO (1963-).

Annexe 1. Taxonomie adoptée dans ce travail

La taxonomie des mammifères utilisée dans cette étude est basée sur la classification de la "Smithsonian Institution" (Wilson & Reeder 1993). Le gras indique la position de *Microtus arvalis*.

Classe : MAMMALIA (4629 espèces)

Ordre : RODENTIA (2103 espèces)

Sous-ordre : **SCIUROGNATHI** (1779 espèces)

Familles :

Aplodontidae
Sciuridae
Castoridae
Geomyidae
Heteromyidae
Dipodidae
Muridae Illiger 1815 (1325 espèces)
Anomaluridae
Pedetidae
Ctenodactylidae
Myoxidae

Sous-familles :

<i>Arvicolinae</i> Gray 1821	26 genres	143 espèces
<i>Calomyscinae</i> Vorontsov & Potapova 1979	1 genre	6 espèces
<i>Cricetinae</i> G. Fischer 1817	7 genres	18 espèces
<i>Cricetomyinae</i> Roberts 1951	3 genres	6 espèces
<i>Dendromurinae</i> Alston 1876	8 genres	23 espèces
<i>Gerbillinae</i> Gray 1825	14 genres	110 espèces
<i>Lophiomyinae</i> Milne Edwards 1867	1 genre	1 espèce
<i>Murinae</i> Illiger 1815	122 genres	529 espèces
<i>Myospalacinae</i> Lilljeborg 1866	1 genre	7 espèces
<i>Mystromyinae</i> Vorontsov 1966	1 genre	1 espèce
<i>Nesomyinae</i> Major 1897	7 genres	14 espèces
<i>Otomyinae</i> Thomas 1897	2 genres	14 espèces
<i>Petromyscinae</i> Roberts 1951	2 genres	5 espèces
<i>Platacanthomyinae</i> Alston 1876	2 genres	3 espèces
<i>Rhizomyinae</i> Winge 1887	3 genres	15 espèces
<i>Sigmodontinae</i> Wagner 1843	79 genres	422 espèces
<i>Spalacinae</i> Gray 1821	2 genres	8 espèces

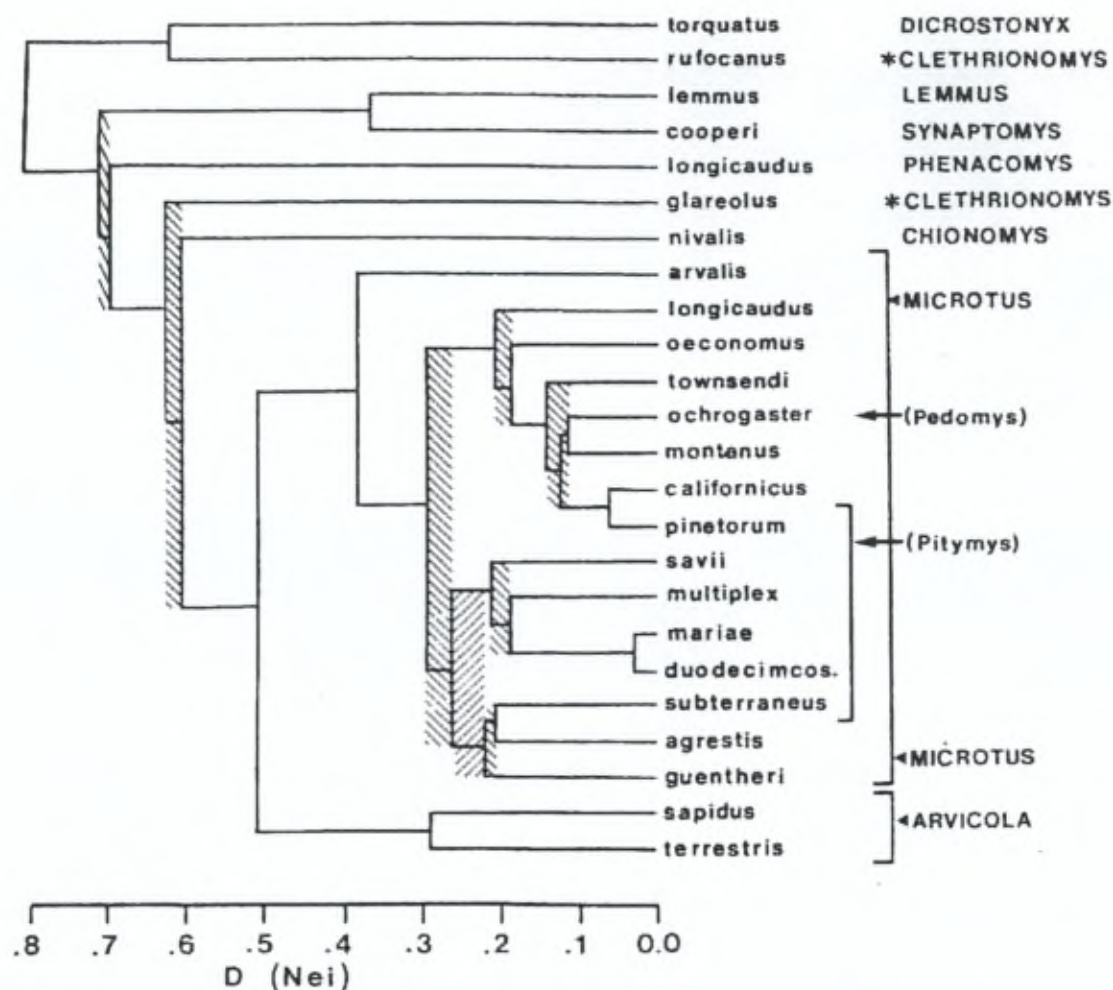


Fig. 1. Différenciation génétique sous forme de dendrogramme basé sur l'analyse de 19 loci enzymatiques chez 24 espèces d'arvicolinés. Les nœuds hachurés signalent un faible support des clades indiqués. Les deux espèces de *Clethrionomys* sont précédées d'un astérisque. $D(Nei)$ = Distance génétique de Nei. D'après Chaline & Graf (1988).

Genres d'Arvicolinae :

Alticola
Arborimus
Arvicola Lacepède 1799
Blanfordimys
Chionomys
Clethrionomys Tilesius 1850
Dicrostonyx *
Dinaromys
Ellobius
Eolagurus *
Eothenomys
Hyperacrius
Lagurus *

Lasiopodomys
Lemmiscus *
Lemmus *
Microtus Schrank 1798
Myopus
Neofiber
Ondatra
Phaulomys
Phenacomys
Proedromys
Prometheomys
Synaptomys
Volemys

Les trois genres de campagnols actuels communément étudiés sont suivis du nom de leur descripteur, cinq genres de lemmings sont indiqués par un astérisque (*Lemmiscus* est proche de *Microtus* mais semble bien être un lemming). *Alticola* et *Phaulomys* sont très proches de *Clethrionomys*. *Blanfordimys*, *Proedromys* et *Volemys* sont proches de *Microtus* mais leur taxonomie reste souvent obscure ou à vérifier, et de plus, ils font l'objet de très peu d'études éco-éthologiques.

On peut souligner que les liens entre genres et espèces d'arvicolinés soulèvent encore bien des interrogations (Fig. 1).

Dans la description des trois genres de campagnols ci-dessous, les astérisques indiquent les espèces pour lesquelles au moins une étude a été réalisée et qui sont mentionnées dans ce travail.

Le genre *Arvicola*

Son espèce-type est *Mus amphibius* (Linnaeus) 1758, équivalent à *Mus terrestris* (Linnaeus) 1758. Il comprend actuellement deux espèces : *A. sapidus* * et *A. terrestris* *.

Le genre *Clethrionomys*

Son espèce-type est *Mus rutilus* Pallas 1779. Il comprend sept espèces :

C. californicus
C. centralis
C. gapperi *
C. glareolus *

C. rufocanus *
C. rutilus *
C. sikotanensis

Le genre *Microtus*

Son espèce-type est *Microtus terrestris* (Schränk) 1798, décrite en premier lieu comme *Mus arvalis* par Pallas en 1778. Le genre *Microtus* a englobé le genre *Pitymys*, qui est indiqué entre parenthèse après les cinq espèces concernées. Il existe 61 espèces de *Microtus* :

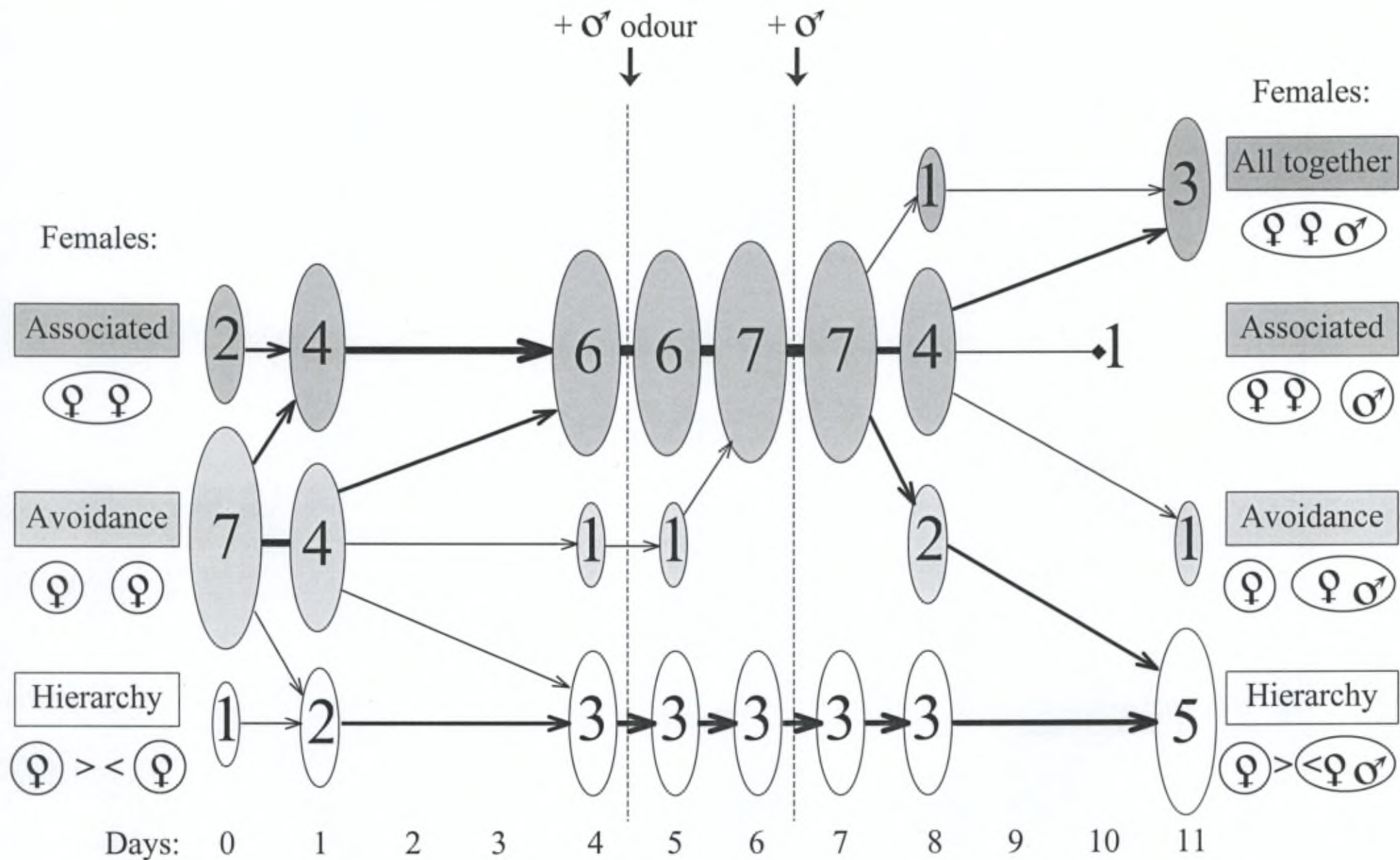
<i>M. abbreviatus</i>	<i>M. middendorffi</i>	
<i>M. agrestis</i> *	<i>M. miurus</i> *	
<i>M. arvalis</i> (Pallas) 1778 *	<i>M. mongolicus</i>	
<i>M. bavaricus</i>	<i>M. montanus</i> *	
<i>M. breweri</i> *	<i>M. montebelli</i>	
<i>M. cabreræ</i>	<i>M. mujanensis</i>	
<i>M. californicus</i> *	<i>M. multiplex</i> *	(<i>Pitymys</i>)
<i>M. canicaudus</i> *	<i>M. nasarovi</i>	
<i>M. chrotorrhinus</i> *	<i>M. oaxacensis</i>	
<i>M. daghestanicus</i>	<i>M. obscurus</i> *	
<i>M. duodecimcostatus</i> * (Pitymys)	<i>M. ochrogaster</i> *	
<i>M. evoronensis</i>	<i>M. oeconomus</i> *	
<i>M. felteni</i>	<i>M. oregoni</i>	
<i>M. fortis</i>	<i>M. pennsylvanicus</i> *	
<i>M. gerbei</i>	<i>M. pinetorum</i> *	
<i>M. gregalis</i>	<i>M. quasiater</i>	
<i>M. guatemalensis</i>	<i>M. richardsoni</i>	
<i>M. guentheri</i> *	<i>M. rossiaemeridionalis</i> *	
<i>M. hyperboreus</i>	<i>M. savii</i> *	(Pitymys)
<i>M. irani</i>	<i>M. sachalinensis</i>	
<i>M. irene</i>	<i>M. schelkovnikovi</i>	
<i>M. juldaschi</i>	<i>M. sikimensis</i>	
<i>M. kermanensis</i>	<i>M. socialis</i>	
<i>M. kirgisorum</i>	<i>M. subterraneus</i> *	(Pitymys)
<i>M. leucurus</i>	<i>M. tatricus</i>	
<i>M. limnophilus</i>	<i>M. thomasi</i> *	
<i>M. longicaudus</i> *	<i>M. townsendii</i> *	
<i>M. lusitanicus</i> * (Pitymys)	<i>M. transcaspicus</i>	
<i>M. majori</i>	<i>M. umbrosus</i>	
<i>M. maximowiczii</i>	<i>M. xanthognathus</i> *	
<i>M. mexicanus</i>		

M. epiroticus est parfois trouvé dans la littérature récente (Korpimäki 1992, Korpimäki et al. 1994), bien que depuis 1992, cette espèce, tout comme *M. subarvalis*, se nomme *M. rossiaemeridionalis*. Il s'agit d'une variation chromosomique parapatric de *M. arvalis* avec 54 chromosomes au lieu de 46 (Adamczewska-Andrzejewska et al. 1989).

L'ancien *Pitymys atticus* (Stamatopoulos & Ondrias 1986, 1987) est devenu *M. thomasi*.

On peut conclure ce bref aperçu de la taxonomie des campagnols en insistant sur le flou qu'a subi le classement de ce groupe zoologique, comme l'indiquent les 39 synonymes de *M. arvalis* qui ont été relevés.

<i>M. albus</i>	<i>M. incertus</i>
<i>M. angularis</i>	<i>M. incognitus</i>
<i>M. arvensis</i>	<i>M. levis</i>
<i>M. assimilis</i>	<i>M. meldensis</i>
<i>M. asturianus</i>	<i>M. meridianus</i>
<i>M. brauneri</i>	<i>M. orcadensis</i>
<i>M. calypsus</i>	<i>M. oyaensis</i>
<i>M. caucasicus</i>	<i>M. principalis</i>
<i>M. cimbricus</i>	<i>M. ronaldshaiensis</i>
<i>M. contigua</i>	<i>M. rousiensis</i>
<i>M. cunicularius</i>	<i>M. rufescentefuscus</i>
<i>M. depressa</i>	<i>M. ruthenus</i>
<i>M. duplicatus</i>	<i>M. sandayensis</i>
<i>M. flava</i>	<i>M. sarnius</i>
<i>M. fulva</i>	<i>M. simplex</i>
<i>M. galliardi</i>	<i>M. terrestris</i>
<i>M. grandis</i>	<i>M. variabilis</i>
<i>M. heptneri</i>	<i>M. vulgaris</i>
<i>M. howelkae</i>	<i>M. westrae</i>
<i>M. igmanensis</i>	



Annexe 2. Détails des résultats

Le tableau et la figure suivants détaillent les données séparément pour chaque dyade du Chapitre 3. Les termes sont laissés en anglais pour faciliter la comparaison avec le Chapitre 3.

	Day 1		Days 4 - 6		Day 7 (+♂)		Day 8		Day 11
1	Associated	—	Associated	—	Associated	↗	All together 5/6	—	All together
2	Avoidance	↗	Associated	—	Associated	—	Associated	↗	All together
3	Associated	—	Associated	—	Associated 82	—	Associated	↗	All together 14
4	Associated	—	Associated	—	Associated 52	—	Associated 48	?	A ♀ escaped —
5	Avoidance	↗	Associated	—	Associated	—	Associated	↘	Couple
6	Avoidance	—	Avoidance	↗	Associated —	↘	Couple 0/20	↘	Hierarchy
7	Associated	—	Associated	—	Associated 33/5	↘	Couple	↘	Hierarchy
§8	Avoidance	↘	Hierarchy	—	Hierarchy 53	—	Hierarchy	—	Hierarchy
9	Hierarchy	—	Hierarchy	—	Hierarchy 41	—	Hierarchy	—	Hierarchy
10	Hierarchy	—	Hierarchy	—	Hierarchy 28	—	Hierarchy	—	Hierarchy —

Changes in time of the social tolerance in the 10 female dyads, classified by decreasing female tolerance on day 11. "Associated", "Avoidance" and "Hierarchy" are defined in the first paragraph of the results in Chapter 3 (page 61). "All together" = Associated females and male in a common nest, "Couple" = one female with the male and exclusion of the other female. "A ♀ escaped" = interrupted test. Females' tolerance: ↗ = improvement, ↘ = deterioration, — = no change. On day 5 the odour of the male was added without noticed disturbance in social organisation, on day 7 the male was added (+♂). Numbers refer to the observed mounts of one of the females (the reproducing female given in the first place), no number = no mount observed, — = no observation. § (line 8) = only replicate with two observed litters.

Legend of the Figure.

Changes in time of the social tolerance in the 10 female dyads during 11 days. See the previous Table for definitions and explanations. The size and the numbers of the ellipses refer to the number of dyads with a given social organisation. The thickness of the arrows is proportional to the number of changing dyads.

