

Variation morphologique et de la reproduction de *Suncus etruscus* et *S. murinus* (famille des Soricidae) au sein du Parc National de Marojejy et ses environs, Nord-est de Madagascar

Rianja N. Randriamifidisoa^{1,2}, Toky M. Randriamoria^{1,2}, Tamby N. Ranaivoson^{1,2}, Fanasina E. Rakotoarisoa^{1,2}, Voahangy Soarimalala^{2,3} & Steven M. Goodman^{2,4}

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

² Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : randriamifidisoarianja@yahoo.fr, tokilaci@yahoo.fr, tambyranaivoson@gmail.com, fanasinaelia@gmail.com, voahangysoarimalala@gmail.com, sgoodman@fieldmuseum.org

³ Institut des Sciences et Techniques de l'Environnement, Université de Fianarantsoa, BP 1264, Fianarantsoa 301, Madagascar

⁴ Negaunee Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 South DuSable Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA
E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

Des échantillonnages menés sur les petits mammifères autour du Parc National de Marojejy, dans le Nord-est de Madagascar, entre octobre 2019 et avril 2024 ont permis de récolter des informations bioécologiques sur les deux espèces de musaraignes introduites, *Suncus etruscus* et *S. murinus* (famille des Soricidae). Cette étude a pour objectif d'analyser la variation morphométrique et d'identifier la saison de reproduction de ces deux espèces à l'intérieur et aux alentours du Parc National de Marojejy, ainsi que dans quelques maisons de trois villages situés à proximité : Mandena, Sarahandrano et Andatsakala. La méthode consiste à installer, pour chaque site d'étude, un quadrat de 10 000 m² comportant, au total 121 pièges Sherman et National, ainsi que deux lignes de trous-pièges de 100 m chacune, à proximité du quadrat pour chaque village. Les résultats ont montré que les adultes de *S. etruscus* ne présentent pas de dimorphisme sexuel. Les femelles en gestation portent deux à quatre embryons par individu, mesurant entre 1 à 5 mm (n = 6). Chez *S. murinus*, un dimorphisme sexuel a été observé. De plus, une variation morphométrique intra-site

a été mise en évidence chez les individus de *S. murinus* de Sarahandrano qui sont significativement plus petits que ceux des deux autres sites. Les femelles gestantes de *S. murinus* portent deux à cinq embryons dont la taille varie de 2 à 20 mm (n = 33). En général, les deux espèces de *Suncus* se reproduisent tout au long de l'année.

Mots clés : morphologie, reproduction, dimorphisme sexuel, saison, *Suncus* spp., Marojejy

Extended abstract

A series of small mammal trapping sessions were conducted within and around the Parc National de Marojejy, northeastern Madagascar, from October 2019 to April 2024 and captured individuals of *Suncus etruscus* and *S. murinus* (family Soricidae). The associated data provide new insights into the life-history of these two species of introduced shrews. The trapping sessions were conducted in different habitats and during three different periods of the year: the rainy and hot season (January-April), the cool and dry season (May-September), and towards the end of the dry season (October-November). The trapping method consisted of a 10,000 m² grid at each inventory site with a total of 121 Sherman and National traps. A portion of the trapping was also carried out around and in houses at three villages located close to the park: Mandena, Sarahandrano, and Andatsakala. This study aims to analyze morphometric and reproductive variation and identify the breeding season of these two shrew species.

For *S. etruscus*, two-sample t-tests analysis found no sexual dimorphism in adult size at the three sites. Analysis of variance also showed that there is no significant difference in the head-body length and weight of *S. etruscus* between the three sites. Females carry 2 to 4 embryos per pregnancy, with crown-rump length ranging from 1 to 5 mm (n = 6); the latter measurement is presumed to be maximum embryo size before parturition. Reproduction seems to show no marked seasonal pattern.

Adult *S. murinus* show pronounced sexual dimorphism in external measurements, specifically head-body length. The adult size of *S. murinus* at

Sarahandrano is significantly smaller as compared to the two other sites. Additionally, external morphological size differences were found between adult males captured in regenerating forest (*savoka*) habitat and houses. Regarding reproduction in this species, females carry 2 to 5 embryos per pregnancy, with crown-rump length ranging from 2 to 20 mm ($n = 33$) ; the latter measurement is presumed to be maximum embryo size before parturition. This species breeds throughout the year.

Keywords: morphology, reproduction, sexual dimorphism, season, *Suncus* spp., Marojejy

Introduction

Les caractéristiques et les modifications d'origine anthropique de l'environnement naturel ont fréquemment un impact sur la reproduction et la structure des populations d'organismes vivants (Vitousek *et al.*, 1997 ; Fahrig, 2003 ; Anderson *et al.*, 2008). Dans ce contexte, la morphométrie est un outil permettant d'examiner la variabilité des dimensions et de la forme des organismes. Cet outil permet à la fois l'identification des espèces et la compréhension des mécanismes d'adaptation morphologique aux contraintes environnementales (Nayman, 1965 ; Richtsmeier *et al.*, 2002).

A Madagascar, deux espèces de musaraignes, appartenant à la famille des Soricidae, dans l'ordre des Soricomorpha, dont *Suncus etruscus* et *S. murinus* (Hutterer, 2005), originaires d'Asie (Ruedi *et al.*, 1996 ; Omar *et al.*, 2011) ont été introduites par la route maritime d'Afrique orientale (Soarimalala & Goodman, 2011 ; Ramasindrazana *et al.*, 2022). *Suncus etruscus*, également appelée musaraigne étrusque ou musaraigne pygmée, est reconnue comme l'un des plus petits mammifères vivants aujourd'hui dans le monde (Jürgens, 2002). Une étude menée en laboratoire à Banyuls-sur-Mer (France) sur cette espèce a permis d'observer et de recueillir des données sur le comportement sexuel et social, l'alimentation et le toilettage (Roger, 1974). Par ailleurs, des informations relatives à la variation de la morphologie de *S. etruscus* en fonction de la température ont été rapportées dans une étude réalisée dans d'autres pays (Contoli *et al.*, 2000). De plus, de récentes recherches sur cette espèce en Corse (France) suggèrent que les facteurs incluant les changements environnementaux induits par l'homme et le changement climatique entraînent des modifications de la morphologie de sa mandibule, ayant ainsi des conséquences fonctionnelles liées à la variation du mécanisme des muscles masticateurs (Kouvari *et al.*, 2021).

En ce qui concerne la musaraigne domestique ou *S. murinus*, quelques chercheurs ont travaillé sur sa dynamique de population, sa biologie et son régime alimentaire en Inde et au Pakistan (Advani & Rana, 1981 ; Khokhar, 1991). Une étude comparative de la biologie de la reproduction de la musaraigne de Madagascar (*S. murinus*) et celle de Guam fournit une comparaison des paramètres physiques, physiologiques et comportementaux de ces musaraignes (Hasler *et al.*, 1977).

Par ailleurs, une étude sur les relations phylogénétiques des musaraignes pygmées du genre *Suncus* de Madagascar et de Malaisie a montré que l'espèce *S. madagascariensis* considérée dans la bibliographie comme endémique de Madagascar est en réalité une forme introduite de *S. etruscus* probablement originaire du Sri Lanka (Omar *et al.*, 2011). A Madagascar, cette espèce de musaraigne fréquente une grande variété d'habitats, notamment les milieux forestiers comme la forêt humide de basse altitude et la forêt de montagne, la forêt littorale, la forêt sèche caducifoliée, le bush épineux et les zones agricoles ou anthropisées (Soarimalala & Goodman, 2011). D'autre part, *S. murinus* qui se trouve aux villages, dans les zones agricoles et les milieux forestiers comme la forêt humide de basse altitude et la forêt de montagne ainsi que la forêt sèche caducifoliée, est connu pour son éventuel rôle écologique dans la transmission des zoonoses (Duplantier *et al.*, 2005 ; Soarimalala & Goodman, 2011). Des études réalisées sur cette espèce suggèrent qu'elle présente une résistance élevée et variable aux infections expérimentales causées par *Yersinia pestis*, la bactérie transmise par les puces, responsable de la maladie de la peste, ce qui prouve sa capacité à agir comme réservoir (Rahelinirina *et al.*, 2017). Cependant, peu d'études se sont focalisées sur l'écologie et la biologie de ces deux espèces de musaraignes introduites à Madagascar (Ramasindrazana *et al.*, 2022).

Afin de fournir de nouvelles informations sur la bioécologie de *S. etruscus* et de *S. murinus* à Madagascar, cette étude vise à examiner la variation morphométrique, spécifiquement le dimorphisme sexuel, ainsi que la variation saisonnière de la reproduction des individus dans les habitats anthropiques et forestiers du Nord-est de Madagascar. Pour cela, les objectifs spécifiques sont de : (1) comparer les paramètres morphométriques et le poids des individus en fonction des différents sites et de leurs habitats, (2) identifier l'existence d'un dimorphisme sexuel chez les deux espèces et (3) analyser la variation de la période de reproduction.

Matériels et méthodes

Sites et période d'étude

L'étude a été menée dans la Région SAVA, au Nord-est de Madagascar, entre octobre 2019 et avril 2024 (Tableau 1). Trois sites situés aux alentours du Parc National de Marojejy ont été échantillonnés durant cette période. Le premier site se trouve dans le Fokontany de Mandena, Commune Rurale de Maroambihy, District de Sambava. Mandena est le village le plus proche de l'entrée principale du Parc National de Marojejy. Le second site se trouve dans le Fokontany de Sarahandrano, Commune Rurale de Marovato, dans le District d'Andapa, à environ 6 km à vol d'oiseau au nord de la ville d'Andapa. Le troisième est localisé dans le Fokontany d'Andatsakala, Commune Rurale d'Andratamarina, District de Sambava, à environ 12 km à vol d'oiseau au nord-est du village de Mandena (Figure 1). Une partie de l'étude a été réalisée à l'intérieur du Parc National de Marojejy qui s'étend sur une surface de 55 885 ha avec des chaînes de montagnes culminant jusqu'à 2132 m d'altitude (Goodman *et al.*, 2018).

Description des types d'habitats

Dans chacun des trois sites (Andatsakala, Mandena, Sarahandrano), les différents habitats ci-dessous ont été les cibles de l'étude :

- Zones d'agroforesterie : il s'agit d'un complexe de champs de culture avec diverses plantations tels que la vanille, la canne à sucre, le bananier et le manioc. Un type d'habitat avec une régénération de la végétation dans les zones autrefois défrichées (*savoka* en malgache) et une rizière ont été également échantillonnés.
- Village : il s'agit des maisons.
- Forêt secondaire : il s'agit d'une forêt sempervirente de basse altitude avec *Aframomum angustifolium* (famille des Zingiberaceae) et *Clidemia hirta* (famille des Melastomataceae), ainsi que des espèces de formations secondaires telles que *Harungana madagascariensis* (famille des Hypericaceae).
- Forêt quasi-intacte : il s'agit d'une forêt humide sempervirente de basse altitude quasi-intacte à l'intérieur du Parc National de Marojejy.

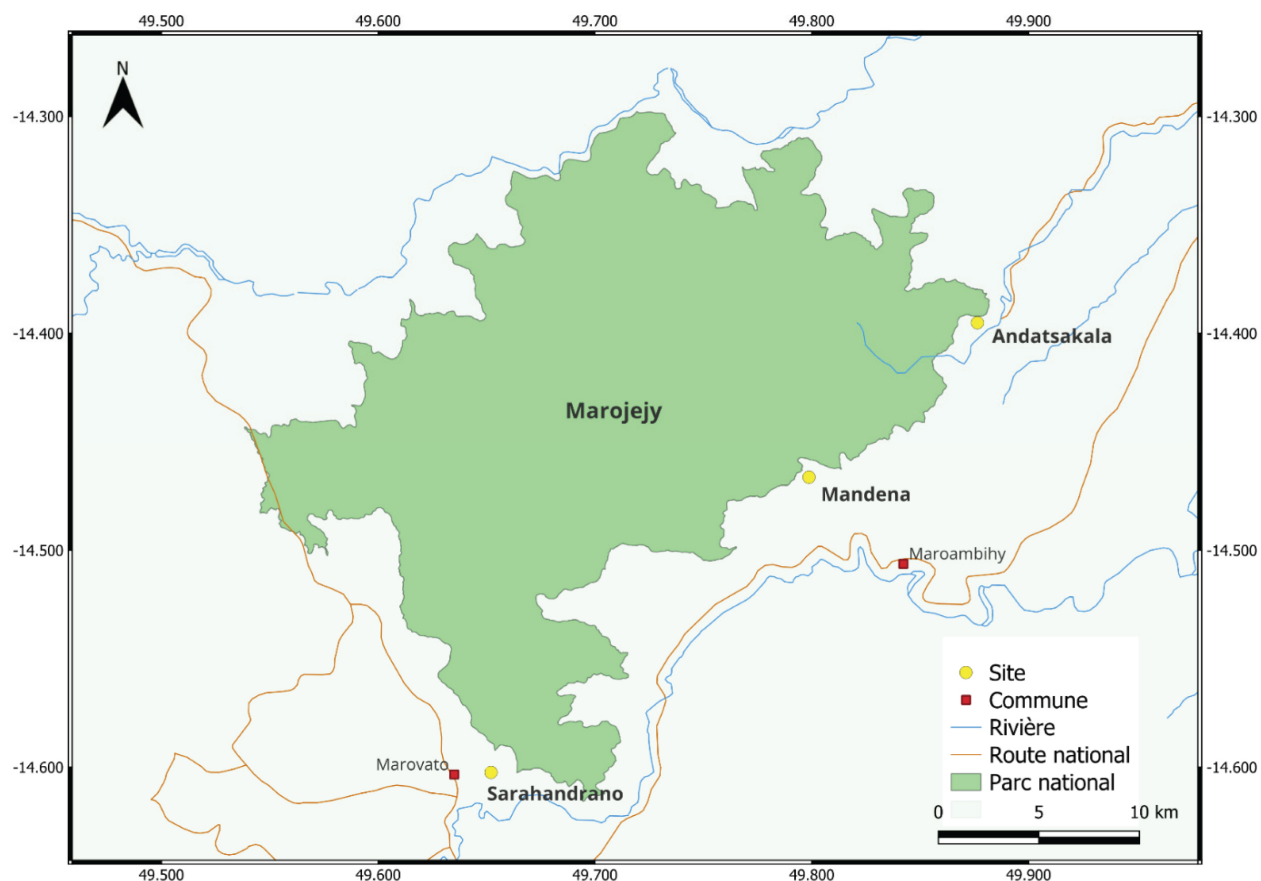


Figure 1. Carte de localisation des sites d'étude aux alentours du Parc National de Marojejy (Source : BD 500 FTM) édité par Randriamifidisoa en 2025.

Tableau 1. Site et période d'étude pendant les trois saisons de l'année autour du Parc National de Marojejy (2019-2024).

Saison	Mandena	Sarahandrano	Andatsakala	Nombre de nuits- pièges/ site/saison
	(14°28'40.39"S, 49°48'55.61"E, 100 m d'alt.)	(14°36'28.43"S, 49°38'49.00"E, 495 m d'alt.)	(14°23'53.17"S, 49°53'10.47"E, 100 m d'alt.)	
Fin de la saison sèche et fraîche	1 octobre 2019 au 24 novembre 2019	1 novembre 2020 au 25 décembre 2021	31 octobre au 18 décembre 2021	4356
Saison pluvieuse et chaude	1 mars au 19 avril 2020	21 mars au 14 mai 2021	13 mars au 30 avril 2022	4356
En pleine saison sèche et fraîche	19 juillet au 9 septembre 2020	23 juillet au 16 septembre 2021	25 juin au 03 août 2022	4356
Saison pluvieuse et chaude	6 février au 14 mars 2023	28 mars au 15 avril 2023	-	3630
Fin de la saison sèche et fraîche	26 octobre au 11 décembre 2023	-	-	4356
Saison pluvieuse et chaude	3 mars au 4 avril 2024	-	-	3630

Piégeage

Deux méthodes de piégeage ont été appliquées : les trous-pièges (pitfalls) et les pièges standard. Ce sont des techniques complémentaires utilisées par plusieurs chercheurs à Madagascar depuis plus d'une trentaine d'années. Les deux techniques ont été utilisées simultanément pendant six nuits consécutives par site, afin d'évaluer au mieux la richesse spécifique et d'estimer, entre autres, le mode d'exploitation des différents habitats par les espèces.

En premier lieu, 24 pièges standard du type National (dimensions : 39,2 x 12,3 x 12,3 cm) et 97 Sherman (dimensions : 22,5 x 8,6 x 7,4 cm) ont été utilisés. Ils sont principalement conçus pour piéger les petits mammifères. Dans chaque habitat, ces pièges ont été installés dans un quadrat de 100 x 100 m et ils sont distants de 10 m les uns des autres. Ils sont appâtés avec du beurre de cacahuète, renouvelé chaque jour et sont vérifiés tôt le matin et vers la fin de l'après-midi.

En second lieu, deux lignes de trous-pièges par site ont été installées à environ à 25 m le long des deux côtés du quadrat. Chaque ligne est composée de 11 seaux (15 l, de 275 mm de profondeur et de 220 mm de diamètre intérieur) enterrés dans le sol jusqu'au niveau du bord supérieur et distants de 10 m. Une barrière plastique d'environ 105 m de long et de 0,80 m de hauteur est fixée sur des piquets en bois pour qu'il se dresse verticalement, tout en traversant la partie centrale de l'ouverture de chaque seau pour guider les animaux vers le seau. La partie inférieure du plastique, environ 10 cm, a été couverte par de litières ou de débris de feuilles afin

d'empêcher les animaux de passer en dessous. Les deux lignes sont vérifiées tôt le matin et vers la fin de l'après-midi.

Mensuration

Les variables standards suivantes : longueur totale = LT, longueur tête-corps = LTC, longueur de la queue = LQ, longueur du pied (sans ongle) = LP et longueur de l'oreille = LO sont mesurées en millimètres (mm) et le poids en grammes (g). Les données suivantes ont été aussi collectées afin d'évaluer la capacité de reproduction des individus de *Suncus* : pour les mâles, la position des testicules (abdominale ou scrotale), la taille des testicules (longueur et largeur) et l'état de développement de l'épididyme (convoluté ou non convoluté) ; pour les femelles, la taille des mamelles (petite, large ou en lactation), leur nombre et leur position (axial, abdominal, inguinal), le nombre d'embryons sur chaque côté de l'utérus (gauche et droite), la taille de l'embryon (longueur couronne-croupe) et le nombre de cicatrices placentaires présentes dans l'utérus (gauche et droite).

Critère de détermination de l'âge des individus capturés

La détermination de la classe d'âge des musaraignes est basée sur l'état de leurs organes génitaux. Chez les mâles, la position des testicules et l'état convoluté de l'épididyme indiquent que l'individu est sexuellement mature et produit probablement du sperme. Chez les femelles, la présence d'embryon, de cicatrices placentaires et de lait dans les mamelles, ainsi que la taille de ces dernières confirment leur maturité sexuelle. Dans le cas contraire, les individus

Tableau 2. Critères de classification des catégories d'âge de *Suncus etruscus* et *S. murinus*.

Catégorie d'âge	Mâle		Femelle	
	Position du testicule	Etat de l'épididyme	Développement des mamelles	Embryons ou cicatrices placentaires
Adulte	Abdominale	Convoluté	Développées / allaitant	Présents
Juvenile		Non convoluté	Non développées	Absents

des musaraignes sont considérés comme juvéniles. Le Tableau 2 résume la méthode utilisée pour définir l'âge des individus de *Suncus* capturés dans le cadre de cette étude.

Analyses statistiques

Une analyse descriptive des données sur les individus adultes a permis d'établir les moyennes de mesures morphométriques. Les données utilisées sont celles de 2019 à 2024, tandis que celles de 2019 à 2022 ont été choisies pour comparer les effectifs de *Suncus* dans les différents sites afin que les efforts d'échantillonnage soient équilibrés. Sous R (version 4.5.1) (R Core Team, 2025), pour vérifier si la répartition de *Suncus* est due au hasard, le test de Chi-deux a été utilisé afin de déterminer s'il existe une préférence significative pour un site ou un habitat. Le Test t de Student a été choisi pour déterminer l'existence d'un dimorphisme sexuel au sein de l'espèce. Pour les données dont la distribution n'est pas normale, le test de Mann-Whitney a été utilisé.

La variation globale des mesures morphométriques en fonction des facteurs site, sexe et habitat a été examinée par un test PERMANOVA à l'aide du package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2025) afin d'évaluer la similarité des compositions multivariées. Un test univarié de Kruskal-Wallis a été ensuite utilisé pour identifier les différences entre les variables non paramétriques selon les types d'habitat. Un test post-hoc de Dunn a été appliqué avec le package *Dunn.test* (Dinno, 2024) pour identifier la paire de

groupes présentant une différence significative. Une comparaison de la taille des embryons au cours des trois saisons a été effectuée à l'aide d'un test ANOVA afin d'identifier la saison de reproduction de l'espèce.

Résultats

Variation de l'effectif de *Suncus etruscus* par site et sex-ratio

Au total, 50 individus de *Suncus etruscus* ont été capturés à l'aide des trous-pièges dans les trois sites étudiés. Les individus mâles sont plus nombreux que les femelles à Andatsakala, avec une sex-ratio de 1,3. (Tableau 3). Le résultat du test de Chi-deux ($X^2 = 32,27$, $P = 0,01$) révèle une différence significative en termes de capture entre les différents habitats. Le taux de capture varie donc en fonction du type d'habitat et le champ de vanille du site d'Andatsakala présente le plus grand nombre d'individus ($n = 13$) (Tableau 4).

Variation de l'effectif de *Suncus murinus* par site et sex-ratio

Au total, 190 individus de *Suncus murinus* ont été capturés dans les trois sites pendant les trois saisons au cours de cette étude. Parmi les 190 individus capturés, 128 sont des mâles et 62 des femelles. La sex-ratio de *S. murinus* adulte (Tableau 5) est de 0,9 pour Mandena ($n = 19$), 1,0 pour Sarahandrano ($n = 48$) et 1,3 pour Andatsakala ($n = 31$). Le résultat du test de Chi-deux ($X^2 = 160,09$, $P = 0,001$) révèle une

Tableau 3. Nombre d'individus par sexe de *Suncus etruscus* capturés dans les trois sites d'étude en fonction des classes d'âge et des saisons autour du Parc National de Marojejy (2019-2022). PC : pluvieuse et chaude (janvier-avril) ; SF : sèche et fraîche (mai-septembre) ; FSS : fin saison sèche (octobre-décembre).

Classe d'âge	Saison	Site					
		Mandena		Sarahandrano		Andatsakala	
		Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Adulte	PC	-	-	2	1	4	1
	SF	1	-	-	-	3	4
	FSS	-	1	-	-	1	1
Juvenile	PC	3	1	1	1	6	2
	SF	-	1	2	1	2	-
	FSS	3	-	-	-	6	2
Total		7	3	5	3	22	10
Sex-ratio		2,3		1,6		2,2	
Sex-ratio (adulte)		1,0		2,0		1,3	

Tableau 4. Effectif de *Suncus etruscus* capturé par habitat dans les sites d'étude autour de Marojejy (2019-2022).

	Habitat						
	Agriculture mixte	Champ de canne à sucre	Champ de vanille	Forêt secondaire	Rizièrè	Savoka	Total
Andatsakala	5	-	13	2	9	3	32
Mandena	-	4	2	1	1	2	10
Sarahandrano	-	-	1	-	7	-	8

Tableau 5. Effectif de *Suncus murinus* capturés dans les sites d'études par sexe et classe d'âge autour de Marojejy (2019-2022). PC : pluvieuse et chaude (janvier-avril), SF : sèche et fraîche (mai-septembre), FSS : fin saison sèche (octobre-décembre).

Classe d'âge	Saison	Site					
		Mandena		Sarahandrano		Andatsakala	
		Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Adulte	PC	4	6	7	8	10	4
	SF	3	-	5	10	8	9
	FSS	2	4	12	6	-	-
Juvénile	PC	7	-	14	5	7	1
	SF	5	3	16	1	15	-
	FSS	8	-	3	2	2	1
Total		29	13	57	34	42	15
Sex-ratio		2,2		1,6		2,8	
Sex ratio (adulte)		0,9		1,0		1,3	

différence significative de l'abondance relative de *S. murinus* entre les différents types d'habitats des trois sites d'étude. La rizièrè de Sarahandrano présente le nombre plus élevé de captures ($n = 39$) parmi les trois sites d'étude (Tableau 6).

Variabilité morphométrique

Dimorphisme sexuel chez Suncus etruscus

Au total, 25 individus adultes de cette espèce ont été capturés. La longueur tête-corps des individus mâles adultes varie de $46,6 \pm 3,39$ mm ($n = 3$) à Sarahandrano, à $46,7 \pm 3,57$ mm ($n = 8$) à Andatsakala. La longueur tête-corps des individus femelles adultes se situe entre 43,1 mm ($n = 1$) à

Sarahandrano, et $47,2 \pm 3,29$ ($n = 6$) à Andatsakala. Un seul individu femelle a été capturé à Sarahandrano durant les saisons d'échantillonnage. Le Tableau 7 présente la variation morphométrique des adultes de *S. etruscus* dans les trois sites d'étude.

D'après le Test t de Student ($t = 0,52$, $ddl = 16$, $P = 0,605$), aucune différence significative n'a été observée entre les mesures de la longueur tête-corps des mâles et des femelles adultes dans les trois sites. De même, en considérant la variable poids, la valeur de la probabilité P reste supérieure à celle du seuil de signification 0,05 ($t = -0,03$, $ddl = 17$, $P = 0,972$). Cela montre que la taille des mâles et des femelles de *S. etruscus* est presque identique et ne présente aucune différence significative.

Tableau 6. Effectif de *Suncus murinus* capturés par habitat dans les sites d'étude autour du Parc National de Marojejy (2019-2022).

	Agriculture mixte	Champ de canne à sucre	Champ de vanille	Forêt secondaire	Maison	Rizièrè	Savoka	Total
Andatsakala	1	-	2	-	30	20	1	54
Mandena	2	8	23	-	4	4	1	42
Sarahandrano	25	-	13	4	5	39	8	94

Tableau 7. Mesures morphométriques de *Suncus etruscus* adultes capturés aux alentours du Parc National de Marojejy (2019-2024).

	Mandena		Sarahandrano		Andatsakala	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
	($n = 4$)	($n = 3$)	($n = 3$)	($n = 1$)	($n = 8$)	($n = 6$)
LT (mm)	$80,8 \pm 3,15$	$81,3 \pm 3,12$	$80,5 \pm 3,14$	73	$80,6 \pm 3,23$	$81,3 \pm 3,18$
LTC (mm)	$46,6 \pm 3,22$	$46,9 \pm 3,08$	$46,6 \pm 3,39$	43	$46,7 \pm 3,57$	$47,2 \pm 3,29$
LQ (mm)	$33,9 \pm 2,02$	$34,1 \pm 1,94$	$33,5 \pm 1,85$	30	$33,5 \pm 1,84$	$33,8 \pm 1,77$
LP (mm)	$6,7 \pm 0,53$	$6,8 \pm 0,58$	$6,7 \pm 0,53$	6	$6,8 \pm 0,54$	$6,9 \pm 0,60$
LO (mm)	$5,4 \pm 0,54$	$5,4 \pm 0,56$	$5,4 \pm 0,55$	5	$5,5 \pm 0,56$	$5,5 \pm 0,58$
Poids (g)	$1,7 \pm 0,23$	$1,7 \pm 0,23$	$1,7 \pm 0,25$	1,6	$1,8 \pm 0,26$	$1,8 \pm 0,24$

Dimorphisme sexuel chez *Suncus murinus*

Une variation morphométrique des adultes mâles et femelles de *S. murinus* a été observée dans les sites autour du Parc National de Marojejy (Tableau 8). Au total, 129 individus adultes ont été capturés durant l'étude. La longueur tête-corps des individus mâles adultes varie de $108,3 \pm 13,09$ ($n = 29$) à $117,2 \pm 9,15$ ($n = 18$) dans les trois sites. La longueur tête-corps des individus femelles se situe entre $100,2 \pm 8,61$ ($n = 26$) et $108,8 \pm 8,33$ ($n = 31$). D'après le test de Mann-Whitney ($W = 1250$, $P = 0,0001$), une différence significative a été observée entre les longueurs tête-corps des deux sexes dans les trois sites. Les poids des individus mâles et femelles adultes sont également différents ($W = 938$, $P = 0,0001$), c'est-à-dire que les mâles sont plus lourds que les femelles.

Variations morphométriques des *Suncus murinus* entre les sites et les différents types d'habitats

Le résultat du test PERMANOVA montre qu'il existe une différence significative entre la taille de *S. murinus* adultes des trois sites d'étude ($ddl = 2$, $F = 10$, $P =$

$0,001$), le sexe ($ddl = 1$, $F = 49$, $P = 0,001$) et l'habitat ($ddl = 6$, $F = 3$, $P = 0,017$), c'est-à-dire que la taille des animaux varie en fonction de plusieurs facteurs, notamment le site, le sexe ou l'habitat. Les valeurs de la probabilité P basée sur l'analyse de l'effet des interactions entre les facteurs (site, sexe, habitat, saison) sur la taille des *S. murinus*, sont toutes au-dessus du seuil de signification. Cela indique qu'il n'y a aucune influence des interactions entre les différents facteurs sur la taille de cette espèce.

Le test de Kruskal-Wallis montre que les adultes mâles de *S. murinus* dans les trois sites diffèrent en termes de longueur tête-corps ($X^2 = 6,933$, $df = 2$, $P = 0,0312$), c'est-à-dire que la taille des individus capturés à Sarahandrano est plus petite que celle des individus de Mandena et d'Andatsakala ($P = 0,001$). De même, les femelles adultes trouvées à Sarahandrano sont plus petites que celles de Mandena ($P = 0,0007$).

Concernant l'influence des types d'habitat sur les mesures morphométriques, la comparaison par paires, réalisée à l'aide du test de Dunn a révélé une différence significative entre la longueur tête-corps des mâles adultes dans le savoka et dans le village ($P = 0,0219$) (Figure 2). Chez les individus

Tableau 8. Mesures morphométriques des individus adultes de *Suncus murinus* capturés aux alentours du Parc National de Marojejy (2019-2024).

	Mandena		Sarahandrano		Andatsakala	
	Mâle (n = 23)	Femelle (n = 31)	Mâle (n = 29)	Femelle (n = 26)	Mâle (n = 18)	Femelle (n = 13)
LT (mm)	$183,4 \pm 9,51$	$170,8 \pm 11,01$	$174,5 \pm 18,36$	$160,2 \pm 9,38$	$185,7 \pm 11,69$	$167,1 \pm 11,04$
LTC (mm)	$116,8 \pm 8,45$	$108,8 \pm 8,33$	$108,3 \pm 13,09$	$100,2 \pm 8,61$	$117,2 \pm 9,15$	$104,9 \pm 8,01$
LQ (mm)	$67,1 \pm 4,45$	$61,9 \pm 6,17$	$65,7 \pm 7,07$	$59,3 \pm 3,34$	$62,3 \pm 5,22$	$61,7 \pm 4,49$
LP (mm)	$16,9 \pm 1,5$	$15,6 \pm 0,83$	$17,3 \pm 0,95$	$15,2 \pm 0,81$	$17,6 \pm 0,97$	$15,5 \pm 0,87$
LO (mm)	$11,7 \pm 0,86$	$11,2 \pm 0,94$	$10,6 \pm 0,68$	$10,1 \pm 0,59$	$11,7 \pm 1,51$	$11,1 \pm 0,75$
Poids (g)	$36,6 \pm 8,45$	$29,2 \pm 5,41$	$32,7 \pm 8,87$	$24,3 \pm 5,20$	$41,5 \pm 8,19$	$25,2 \pm 5,82$

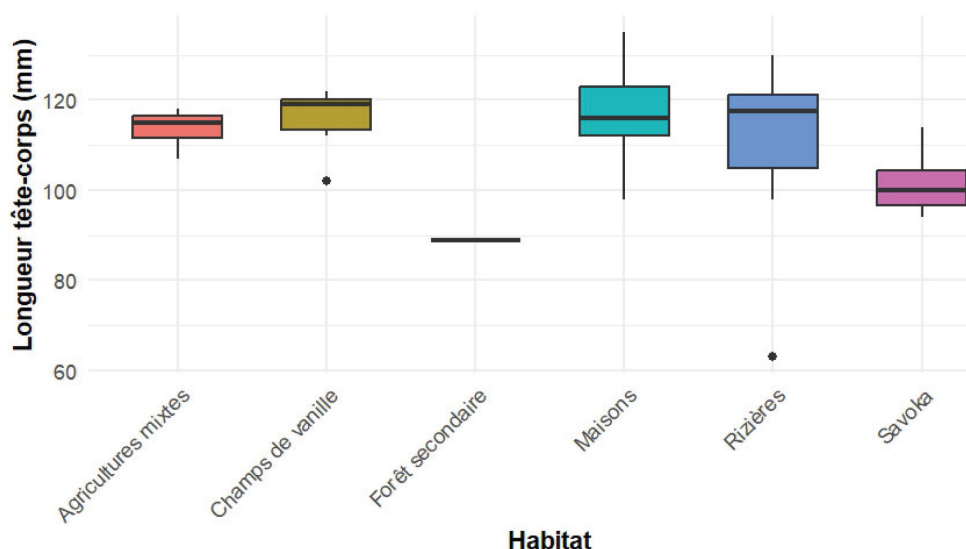


Figure 2. Variabilité morphométrique des mâles adultes de *Suncus murinus* selon les habitats aux alentours du Parc National de Marojejy.

femelles, une différence significative de la taille des individus selon l'habitat ($F = 3,41$, $df = 4$, $P = 0,008$) a également été observée (Figure 3). Cela signifie que la taille des *S. murinus* pourrait varier en fonction du type d'environnement dans lequel les animaux vivent.

Reproduction

Suncus etruscus

Maturité sexuelle des mâles et variation des effectifs suivant la saison

Les mâles adultes de *S. etruscus* ($n = 11$) ont en moyenne des testicules de $2,5 \pm 0,68$ mm de long et de $1,36 \pm 0,51$ mm de large, et tous ont des épидидymes convolutés. La répartition des individus capturés selon la saison est la suivante : six individus pendant la saison pluvieuse et chaude, un individu à la fin de la saison sèche et quatre individus durant la saison sèche et fraîche.

Maturité sexuelle des femelles et variation des effectifs suivant la saison

Sur les huit individus femelles adultes, six sont gravides et portent deux à quatre embryons. La moyenne de leur taille est de $3,3 \pm 1,51$ mm ($n = 6$) avec une variation comprise entre 1 et 5 mm. La comparaison de la taille des embryons en fonction de la saison de capture après le test ANOVA a montré qu'il n'y a pas de différence significative entre leurs tailles ($ddl = 2$, $F = 0,2$, $P = 0,82$). Ces résultats révèlent que la reproduction semble se produire

durant toutes les périodes de l'année. Les six individus gravides sont répartis en deux par saison.

Suncus murinus

Maturité sexuelle des mâles et variation de l'effectif suivant la saison

Les mâles adultes de *S. murinus* à Mandena ont des testicules d'une longueur moyenne de $7,5 \pm 1,51$ mm et une largeur moyenne de $3,7 \pm 0,66$ mm ($n = 9$). A Sarahandrano, la longueur et la largeur moyennes des testicules sont respectivement de $6,6 \pm 1,12$ mm et $3,4 \pm 0,58$ mm ($n = 24$). Pour les individus capturés à Andatsakala, les testicules mesurent $7,3 \pm 0,84$ mm de long et de $3,4 \pm 0,51$ mm ($n = 18$) de large. Au total, sur l'ensemble des trois sites d'étude, les 51 mâles adultes présentent un état reproductif actif, comme en témoignent leurs épидидymes tous convolutés. Les mâles comptent 128 individus, toutes classes d'âge confondues. L'effectif des adultes est élevé ($n = 21$) durant la saison pluvieuse et chaude, puis diminue pendant la saison sèche et fraîche ($n = 16$) et vers la fin de celle-ci ($n = 14$). Les juvéniles atteignent un effectif élevé ($n = 36$) pendant la saison sèche et fraîche, et sont moins nombreux ($n = 13$) à la fin de cette saison.

Maturité sexuelle des femelles et variation de l'effectif suivant la saison

Sur les 47 individus femelles adultes de *S. murinus*, 33 sont gestantes, deux sont parturientes et une seule est allaitante. Sept femelles gestantes ont été capturées à Mandena, 17 à Sarahandrano et neuf à

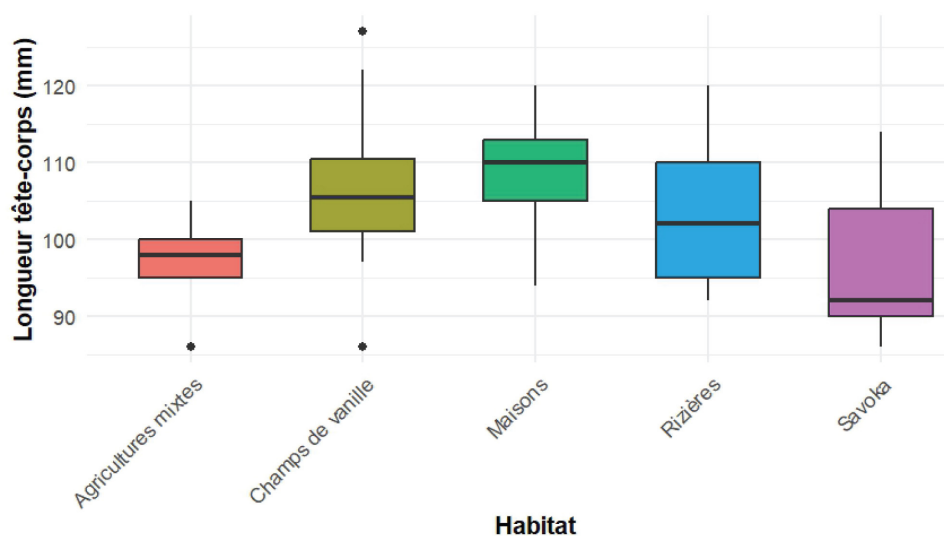


Figure 3. Variabilité morphométrique des individus femelles adultes de *Suncus murinus* selon les habitats aux alentours du Parc National de Marojejy.

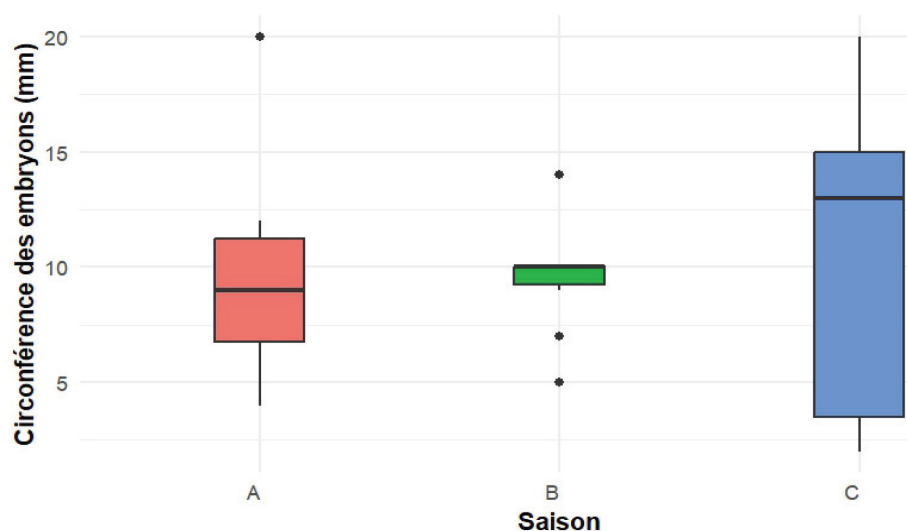


Figure 4. Variation saisonnière de la taille des embryons de *Suncus murinus* autour de Marojejy durant **A**) la saison la saison pluvieuse et chaude (janvier à avril), **B**) saison sèche et fraîche (de mai à septembre) et **C**) vers la fin de la saison sèche (octobre à décembre).

Andatsakala. Ces femelles gestantes se répartissent en 12 individus pendant la saison pluvieuse et chaude, 10 individus pendant la saison fraîche et sèche, et 11 individus à la fin de cette dernière.

Les femelles de *S. murinus* portent entre deux et cinq embryons par portée. Plus de la moitié des femelles gestantes portent quatre embryons ($n = 17$), et peu d'entre elles en portent cinq ($n = 2$). La taille moyenne des embryons est de $9,8 \pm 4,64$ mm ($n = 33$) et elle varie de 2 à 20 mm ($n = 33$). Le test d'analyse de variance a permis de comparer la variation de la taille des embryons de *S. murinus* durant les trois saisons. Le résultat du test a montré une valeur de P supérieure au seuil de signification ($ddl = 2$, $F = 0,21$, $P = 0,81$), ce qui signifie qu'il n'existe pas une différence significative de la taille des embryons suivant les trois saisons. Autrement dit, les femelles de *S. murinus* peuvent se reproduire durant toute l'année (Figure 4).

Discussion

Effectifs de *Suncus*

Les effectifs de *Suncus etruscus* dans les trois sites présentent une différence significative. En effet, le nombre d'individus capturés à Andatsakala est plus élevé que celui des autres sites. En général, cette espèce est capturée à l'aide de trous-pièges puisque le piège de type Sherman ne se déclenche pas en raison du faible poids de l'animal, ce qui lui permet de s'échapper facilement. Les résultats de capture durant cette étude ont permis de montrer l'efficacité

de cette méthode pour piéger des individus de petite taille, tels que *S. etruscus*, comme en témoignent les différences de captures entre les localités. Cependant, il est probable que la taille des seaux utilisés et la longueur de la barrière en plastique influencent les captures. Par ailleurs, les conditions écologiques du site notamment le microclimat et la disponibilité de la nourriture dans le site d'Andatsakala, pourraient être plus favorables à l'adaptation de cette espèce que celles des deux autres sites, ce qui pourrait expliquer la différence observée. Il est également probable que cette différence est liée à la période de colonisation et à l'adaptation de cette espèce aux facteurs du milieu dans ces trois sites.

Le même schéma général est également constaté chez *S. murinus*. La différence en termes de capture entre les différents sites pourrait être considérée comme une réponse au contexte écologique de chacun d'eux, incluant le niveau de nettoyage des champs de culture et des habitations. La qualité des microhabitats, qui inclut les conditions environnementales comme la couverture végétale, le pH du sol, la couverture des canopées et l'ensoleillement, pourrait jouer un rôle majeur dans les différences de capture (Decocq *et al.*, 2016). En effet, l'effectif d'une population de petits mammifères pourrait être affecté par la préférence en matière d'habitat, mais le type de milieu dans lequel les trous-pièges sont installés pourrait également influencer le nombre d'animaux capturés. Malgré cette différence, étant une espèce introduite et synanthropique, qui s'adapte bien au milieu urbain, sa colonisation dans

des différents types d'habitats pourrait s'expliquer par sa grande capacité d'adaptation à toutes sortes de conditions et par son régime alimentaire omnivore.

Sex-ratio

Chez les individus adultes, les mâles de *Suncus etruscus* sont relativement plus nombreux que les femelles à Sarahandrano et à Andatsakala. Chez *S. murinus*, la sex-ratio montre une population en équilibre dans les sites de Mandena et de Sarahandrano. En prenant en compte la sex-ratio avec les individus juvéniles, on constate que les mâles sont toujours plus nombreux que les femelles. Ceci pourrait avoir diverses implications pour la population, notamment en termes de succès reproductif et de dynamique des populations si le nombre de mâles dépasse largement celui des femelles (Varnham *et al.*, 2002). Il se peut également que les mâles parcourent de plus grandes distances que les femelles, comme c'est le cas chez d'autres espèces de petits mammifères (Hooker & Inness, 1995 ; Whisson *et al.*, 2007). Cela augmenterait les chances de les capturer dans les pièges.

Variations morphométriques et dimorphisme sexuel

Cette étude a montré que les individus de *S. murinus* de Sarahandrano sont plus petits (longueur tête-corps) que ceux de Mandena et d'Andatsakala. Ce type de variation a également été observé à Guam, où les individus de cette espèce sont plus petits que dans d'autres pays. Certaines études ont montré que la taille morphologique pouvait également varier en fonction de la région géographique (Dryden, 1968 ; Hasler *et al.*, 1977 ; Shoma, 2015). Ces différences pourraient parfois être considérées comme un indicateur de l'état de l'environnement dans lequel les animaux vivent (Weissbrod, 2010 ; Stoetzel *et al.*, 2011 ; Rofes *et al.*, 2014). En prenant en compte les types d'habitats explorés durant cette étude, une différence significative a été constatée entre la taille des mâles adultes de *S. murinus* dans le *savoka* et dans le village. La disponibilité et la qualité des ressources alimentaires dans ces sites expliqueraient la variation de la taille de ces animaux. En effet, les adaptations éco-morphologiques pourraient être liées à la disponibilité des ressources, qui est influencée par les conditions microclimatiques, telles que la température et l'humidité (Warrington & Waterman, 2022). De plus, une étude morphométrique menée sur *Rattus rattus* aux alentours du Parc National de

Marojejy a révélé que la taille des individus variait en fonction du type d'habitat fréquenté par ces rats (Ranaivoson *et al.*, 2022). Dans tous les cas, la taille des petits mammifères pourrait être affectée par des facteurs biologiques comme la compétition intraspécifique et la limitation des ressources alimentaires (Li *et al.*, 2021).

L'analyse des interactions entre les divers facteurs (village, habitat, sexe, saisons) n'a révélé aucune dépendance entre ces derniers. Ainsi, l'effet du sexe reste le même dans tous les habitats, ce qui signifie que la différence de taille entre les mâles et les femelles demeure constante quelle que soit la saison ou l'habitat. Cette constance pourrait naturellement être attribuée à divers facteurs biotiques et abiotiques.

Les résultats de cette étude ont montré l'absence de dimorphisme sexuel chez *S. etruscus*. Cette absence pourrait être liée à la taille de cette espèce, la plus petite de toutes les espèces de petits mammifères présentes dans le monde. En raison de leur petite taille, les mâles et les femelles pourraient adopter des stratégies de survie équivalentes, sans avoir besoin de jouer un rôle important dans la compétition pour les ressources ou la reproduction. Les résultats de cette étude confirment ceux rapportés précédemment (Geyer *et al.*, 2022), à savoir qu'il n'y a pas de différence de taille entre les mâles et les femelles de cette espèce avec un poids moyen inférieur à 2 g pour les deux sexes.

En revanche, pour *S. murinus*, la différence morphologique entre les mâles et les femelles est significative, avec les mâles étant plus grands dans les trois sites d'étude. La compétition entre les mâles pour l'accès aux femelles pourrait influencer la différence morphologique entre les deux sexes. Autrement dit, les mâles de grande taille auraient davantage de succès reproductif en contrôlant un territoire plus vaste. Cependant, les femelles ne sont concernées de cette compétition ce qui affecte moins leurs tailles (Lu *et al.*, 2014). Selon Lindefors *et al.* (2007), la sélection sexuelle serait donc la principale cause du dimorphisme sexuel en faveur des mâles. Les travaux effectués sur *S. murinus* ont également montré l'existence d'un dimorphisme sexuel à Bangladesh (Shoma *et al.*, 2015). En effet, le dimorphisme de taille est généralement en faveur des mâles chez les autres taxons de mammifères, (Lindenfors *et al.*, 2007). Toutefois, une étude réalisée au Pakistan a montré que la taille des mâles et des femelles de *S. murinus* était similaire (Khanam *et al.*, 2017). Ainsi, la prise en compte d'autres

facteurs abiotiques tels que la température, l'humidité ou la composition du sol au niveau des microhabitats pourrait s'avérer nécessaire pour comprendre les différences morphologiques chez cette espèce.

Reproduction

Aucune variation significative de la taille des embryons des deux espèces de *Suncus* n'a été observée au cours des trois saisons, ce qui indique également l'absence de saison de reproduction définie dans les sites explorés durant cette étude. Cependant, une étude menée en laboratoire en France a montré que l'activité sexuelle de *S. etruscus* débutait au printemps (avril-mai) et se terminait en automne (septembre-octobre). Cette différence pourrait être liée aux conditions artificielles du laboratoire (Roger, 1974). En tout cas, pour *S. murinus*, les résultats de l'étude de Khanam *et al.* (2017) ont confirmé que cette espèce se reproduit tout au long de l'année. L'absence de la saison de reproduction serait probablement liée à un approvisionnement constant en nourriture ou à un équilibre des ressources nutritionnelles dans les milieux naturels (Bronson & Heideman, 1994). La température généralement élevée dans les sites d'étude pourrait également favoriser la reproduction de l'espèce tout au long de l'année.

Conclusion

Cette étude a permis de fournir des informations détaillées sur la morphométrie et la période de reproduction de deux espèces de petits mammifères : *Suncus etruscus* et *S. murinus*. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel chez *S. etruscus*, contrairement à *S. murinus*. En effet, les mâles de *S. murinus* sont plus grands que les femelles dans les trois sites. En outre, ces deux espèces n'ont pas de saison de reproduction bien définie. Elles se reproduisent tout au long de l'année. Les informations collectées pourraient être utiles pour mener des recherches sur plusieurs aspects bioécologiques des petits mammifères, ainsi que sur les rôles écologiques de ces deux espèces étudiées et sur les maladies zoonotiques.

Remerciements

Cette étude a été financée par une subvention du NIH-NSF NIFA « Ecology and Evolution of Infectious Disease Award » (1R01-TW011493-01) attribué à Charles Nunn de l'Université Duke en tant qu'investigateur principal du projet. Nous

sommes reconnaissants envers la Direction des Aires Protégées, des Ressources Naturelles Renouvelables et des Ecosystèmes, MEDD, qui a bien voulu nous délivrer les autorisations de recherche portant les références suivantes :

- N° : 280/19/MEDD/SG/DGEF/DGRNE du 14 octobre 2019,
- N° : 337/19/MEDD/SG/DGEF/DGRNE du 5 décembre 2019,
- N° : 57/20/MEDD/SG/DGEF/DGRNE du 09 juin 2020,
- N° : 191/20/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re du 04 décembre 2020,
- N° : 307/21/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re du 16 juin 2021,
- N° : 048/22/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re du 09 Mars 2022 et 321/23/MEDD/SG/DGGE/DAPRNE/SCBE. Re du 29 septembre 2023.

Nos sincères remerciements s'adressent également à Madagascar National Parks pour leur avis favorable pour conduire la recherche dans le Parc National de Marojejy, ainsi qu'à la Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Université d'Antananarivo, pour les démarches administratives relatives à la demande des permis de recherche. Pour son aide dans le travail sur le terrain dans le parc et ses environs, nous sommes reconnaissants envers Fifaliantsoa Rasolobera. Nous remercions vivement Beza Ramasindrazana et Zafimahery Rakotomalala pour leurs commentaires sur une version antérieure de ce manuscrit.

Références bibliographiques

- Advani, R. & Rana, B. D. 1981. Food of the house shrew, *Suncus murinus sidensis* in the Indian desert. *Acta Theriologica*, 26: 133-134.
- Anderson, R. A., McBrayer, L. D. & Herrel, A. 2008. Bite force in vertebrates: Opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 709-720.
- Bronson, F. H. & Heideman, P. D. 1994. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In *The physiology of reproduction*, eds. E. Knobil & J. D. Neill, pp. 541-576. Raven Press, New York.
- Contoli, L., Battisti, C. & Buscemi, A. 2000. On the morphology of *Suncus etruscus* (Mammalia, Soricidae): A negative relation between size and temperature. *Italian Journal of Zoology*, 67: 329-332.
- Decocq, G., Andrieu, E., Brunet, J., Chabrierie, O., De Frenne, P., De Smedt, P., Deconchat, M., Diekmann, M., Ehrmann, S., Giffard, B., Gorriz, M. E., Hansen, K., Hermy, M., Kolb, A., Lenoir, J., Liira, J., Moldan, F., Prokofieva, I., Rosenqvist, L., Varela, E., Valdés, A., Verheyen, K. & Wulf, M. 2016. Ecosystem services

- from small forest patches in agricultural landscapes. *Current Forestry Reports*, 2: 30-44.
- Dinno, A. 2024.** Dunn.test: Dunn's test of multiple comparisons using rank sums. doi:10.32614/CRAN.package.dunn.test. R package version 1.3.6, <<https://CRAN.R-project.org/package=dunn.test>>
- Dryden, G. L. 1968.** Growth and development of *Suncus murinus* in captivity on Guam. *Journal of Mammalogy*, 49: 51-62.
- Duplantier, J.-M., Duchemin, J.-B., Chanteau, S. & Carniel, E. 2005.** From the recent lessons of the Malagasy foci towards a global understanding of the factors involved in plague re-emergence. *Veterinary Research*, 36: 437-453.
- Fahrig, L. 2003.** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- Geyer, B., Erickson, N. A., Müller, K., Grübel, S., Hueber, B., Hetz, S. K. & Brecht, M. 2022.** Establishing and maintaining an Etruscan shrew colony. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 61: 52-60.
- Goodman, S. M., Raherilalao, M. J. & Wohlhauser (eds.). 2018.** *Les aires protégées terrestres de Madagascar: Leur histoire, description et biote / The terrestrial protected areas of Madagascar: Their history, description, and biota*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Hasler, M. J., Hasler, J. F. & Nalbandov, A. V. 1977.** Comparative breeding biology of musk shrews (*Suncus murinus*) from Guam and Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 58: 285-290.
- Hooker, S. & Innes, J. 1995.** Ranging behaviour of forest dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. *New Zealand Journal of Zoology*, 22: 291-304.
- Hutterer, R. 2005.** Order Soricomorpha. In *Mammal species of the world*, eds. D. E. Wilson & D. M. Reeder, pp. 220-311. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Jürgens, K. D. 2002.** Etruscan shrew muscle: The consequences of being small. *Journal of Experimental Biology*, 205: 2161-2166.
- Khanam, S., Mushtaq, M., Nadeem, M. & Kayani, A. 2017.** Population characteristics of *Suncus murinus* in rural commensal habitats of Pothwar, Pakistan. *Asian Journal of Agriculture and Biology*, 5: 270-279.
- Khokhar, A. R. 1991.** Population dynamics of house shrew *Suncus murinus* in rice and wheat fields in central Punjab, Pakistan. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 88: 384-389.
- Kouvari, M., Herrel, A. & Cornette, R. 2021.** Humans and climate as possible drivers of the morphology and function of the mandible of *Suncus etruscus* in Corsica. *Journal of Archaeological Science*, 132: 105434.
- Lindenfors, P., Gittleman, J. L. & Jones, K. E. 2007.** Sexual size dimorphism in mammals. In *Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism*, eds. D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn & T. Székely, pp. 16-26. Oxford University Press, Oxford.
- Li, J., Dirzo, R., Wang, Y., Zeng, D., Liu, J., Ren, P., Zhong, L. & Ping, D. 2021.** Rapid morphological change in a small mammal species after habitat fragmentation over the past half-century. *Diversity and Distributions*, 27: 2615-2628.
- Lu, D., Zhou, C. Q. & Liao, W. B. 2014.** Sexual size dimorphism lacking in small mammals. *North-Western Journal of Zoology*, 10: 53-59.
- Nayman, W. H. 1965.** Growth and ecology of fish population. *Journal of Animal Ecology*, 20: 201-219.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., Martino, C., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro, C. E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C. & Weedon, J. 2025.** Vegan: Community ecology package. R package version 2.7-1, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- Omar, H., Adamson, E., Bhasu, S., Goodman, S. M., Soarimalala, V., Hashim, R. & Ruedi, M. 2011.** Phylogenetic relationships of Malayan and Malagasy pygmy shrews of the genus *Suncus* (Soricomorpha: Soricidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 59: 237-243.
- R Core Team. 2025.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna. <<https://www.R-project.org/>>.
- Rahelinirina, S., Rajerison, M., Telfer, S., Savin, C., Carniel, E. & Duplantier, J.-M. 2017.** The Asian house shrew *Suncus murinus* as a reservoir and source of human outbreaks of plague in Madagascar. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 11: e0006072.
- Ranaivoson, T. N., Herrera, J. P., Soarimalala, V., Randriamoria, T. M. & Goodman, S. M. 2022.** La variation morphologique de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae) dans les habitats forestiers et anthropisés du bassin-versant du Nord-est de Madagascar. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 144: 129-141.
- Ramasindrazana, B., Randriamoria, T. M., Rahelinirina, S., Duchemin, J.-B., Duplantier, J.-M., Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2022.** Introduced terrestrial small mammals. In *The new natural history of Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 2014-2022. Princeton University Press, Princeton.
- Richtsmeier, J. T., Deleon, V. B. & Lele, S. R. 2002.** The promise of geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 45: 63-91.
- Rofes, J., Murelaga, X., Martínez-García, B., Bailon, S., López-Quintana, J. C., Guenaga-Lizaso, A., Ortega, L. A., Zuluaga, M. C., Alonso-Olazabal, A., Castaños, J. & Castaños, P. 2014.** The long paleoenvironmental sequence of Santimamiñe (Bizkaia, Spain): 20,000

years of small mammal record from the latest Late Pleistocene to the middle Holocene. *Quaternary International*, 339-340: 62-75.

- Roger, F. 1974.** Le répertoire comportemental de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Revue d'Ecologie*, 1: 131-157.
- Ruedi, M., Courvoisier, C., Vogel, P. & Catzefflis, F. M. 1996.** Genetic differentiation and zoogeography of the Asian house shrew *Suncus murinus* (Mammalia: Soricidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 307-316.
- Shoma, S., Feeroz, M. & Hasan, M. K. 2015.** Morphometry of Asian house shrew (*Suncus murinus*) in Jahangirnagar University campus. *Bangladesh Journal of Zoology*, 43: 313-319.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M. A. & Denys, C. 2011.** Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60: 1-33.
- Varnham, K. J., Roy, S. S., Seymour, A., Mauremooto, J., Jones, C. G. & Harris, S. 2002.** Eradicating Indian musk shrews (*Suncus murinus*, Soricidae) from Mauritian offshore islands. In *Turning the tide: The eradication of invasive species*, eds. C. R. Veitch & M. N. Clout, pp. 342-349. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M. & Westbrooks R. 1997.** Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21: 1-16.
- Warrington, M. H. & Waterman, J. 2022.** Temperature-associated morphological changes in an African arid-zone ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 104: 410-420.
- Weissbrod, L. 2010.** Biological indicators of occupation intensity: An environmental ethnoarchaeology of Maasai settlements. In *The archaeology of anthropogenic environments*, ed. R. M. Dean, pp. 295-320. Center for Archaeological Investigations, Southern Illinois University, Carbondale.
- Whisson, D. A., Quinn, J. H. & Collins, K. C. 2007.** Home range and movements of roofrats (*Rattus rattus*) in an old-grown riparian forest, California. *Journal of Mammalogy*, 88: 589-594.