

Horloge biologique, inondation et pullulations de rongeurs

Bruno Sicard
Ecophysiologiste

Wamian Diarra
Ecologiste

Nombre d'espèces de rongeurs ravagent les cultures et/ou sont des vecteurs de maladies. Ces nuisances sont dramatiques les années où certaines de ces populations pullulent. Les services de protection des végétaux des pays sahéliens, ne disposant pas d'un système d'alerte précoce, engagent une lutte curative basée sur des épandages massifs de rodenticides (Feilder, 1988 a ; Sicard, 1995 a). Cette réaction agressive pour l'environnement est peu utile car les pullulations déclenchent de puissants mécanismes de normalisation démographique (Conway, 1981 ; Poulet, 1982). On pense, en effet, que le stress engendré par les fortes densités déclenche une augmentation de l'agressivité, un effondrement reproductif et des perturbations comportementales qui amplifient l'impact des prédateurs. C'est pourquoi nombre d'expertises insistent sur la nécessité de prévoir les pullulations pour intervenir en amont (Singleton *et al.*, 1999). L'IRD, en partenariat avec la recherche au Sud et au Nord, étudie donc les mécanismes des pullulations pour caractériser les situations à risque. La valorisation des résultats nécessitant l'élaboration d'un réseau d'alerte sahélien, une collaboration est nécessaire avec l'unité de coordination technique régionale de protection des végétaux (UCTR/PV) de l'Institut du Sahel rattaché au Comité inter-Etat de lutte contre la sécheresse au Sahel (Cilss) (Sicard *et al.*, 1995).

Les suivis de populations de rongeurs réalisés en Afrique (Hubert *et al.*, 1978 ; Poulet, 1980, 1982, 1985 ; Hubert et Adam, 1983,

1985 ; Fielder, 1988 b ; Sicard *et al.*, 1994, Sicard, 1995 b ; Leirs, 1995 ; Leirs *et al.*, 1997) montrent qu'il existe des « déclencheurs de pullulation » à différents niveaux d'organisation du vivant (Leirs, 1999). Ainsi les pullulations accompagnent souvent des perturbations du climat qui touchent toute la région sahélienne (*i.e.* retour de la pluviométrie ou sécheresse). Elles peuvent coïncider avec un effondrement de la compétition, de la prédation et/ou de la pression parasitaire au sein des peuplements, ou apparaître avec des changements dans la structuration génétique, démographique ou sociale des populations. Les modèles actuellement élaborés (conceptuels, régressifs ou démographiques) considèrent tous l'impact de tels « phénomènes déclencheurs » sur la mortalité, la reproduction et/ou la mobilité. On sait que la reproduction et la mobilité sont contrôlées par une « horloge interne » selon des mécanismes spécifiques. Et cette spécificité pourrait expliquer la diversité des réponses démographiques des espèces à un même phénomène « déclencheur de pullulation » (Sicard *et al.*, 1999 a).

Presque tous les êtres vivants ont une horloge interne qui, chez les rongeurs, est composée des noyaux suprachiasmatiques (NSC) et de la glande pinéale (GP). Certains neurones des NSC expriment des « gènes-horloge » propre à chaque espèce avec une période circadienne (proche de 24 h). Synchronisés sur 24 h par l'alternance jour-nuit, *via* la rétine, les NSC contrôlent nombre de cycles physiologiques et comportementaux (mobilité, alimentation, sexualité) par rapport au cycle jour-nuit mais aussi par rapport à d'autres cycles non-photiques capables de moduler leur activité (facteurs sociaux, activité motrice, régime hypocalorique). La glande pinéale (GP) produit de la mélatonine pendant la nuit. Cette glande module en fonction des saisons (*via* les récepteurs à mélatonine des NSC) le contrôle des fonctions journalières (cycles annuels de reproduction et de dispersion). D'autres facteurs, non-photiques (température, humidité, ressources trophiques) influencent aussi l'activité de cette glande. Retenons que l'horloge perçoit la variabilité environnementale (*input*) et contrôle en conséquence les cycles biologiques (*output*). Nos recherches expérimentales et les suivis de population réalisés au Burkina Faso (1984-1991) et au Mali (1992-1999) permettent de mieux comprendre les mécanismes par lesquels l'horloge est impliquée dans la régulation de la reproduction, dans l'adaptation à la variabilité de l'environnement et dans le déterminisme des pullulations. Des exemples seront choisis pour illustrer ces aspects en soulignant les particularités des espèces des zones inondables.

Considérations méthodologiques

Les suivis de terrain ont permis de décrire des cycles relatifs à la biologie des populations (abondance, mobilité vs sédentarité, dispersion vs regroupement, état sexuel et état métabolique) qui sont corrélés à des cycles de l'environnement (photopériode, température, humidité, activités humaines, périodes de restriction trophique et/ou d'inondation). La valeur causale de ces corrélations a été étudiée en laboratoire sur des animaux issus des populations suivies et élevés dans des conditions (éclairage, alimentation, température et humidité) choisies en relation avec celles observées sur le terrain. Les méthodes utilisées (Sicard, 1987 ; Sicard *et al.*, 1985, 1988b, 1993 ; Kyelem et Sicard, 1994 ; Fuminer, 1993 ; Fuminer *et al.*, 1993) sont résumées ci-après.

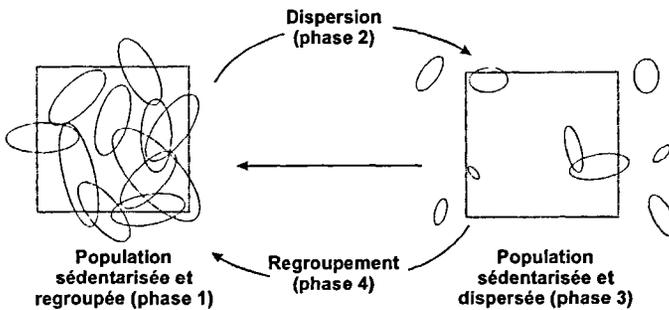


Figure 1
Les quatre phases du « cycle annuel de mobilité ».

L'analyse des positions de capture d'individus marqués et relâchés dans des dispositifs de piégeage à maille régulière a permis de suivre la dynamique des populations (cycles annuels d'abondance). L'analyse des domaines d'activité (surface, recouvrement et déplacement), du ratio migrants/résidents et de la structure des terriers a permis de suivre le cycle annuel de dispersion des populations qui, dans son expression complète, comporte 4 phases (fig. 1). L'analyse des contenus stomacaux a permis de suivre le cycle annuel alimentaire, en distinguant les aliments riches en eau

(végétaux, arthropodes) et pauvres en eau (graines, écorces et résidus). La technique à l'eau tritiée a permis de suivre l'évolution saisonnière de la réserve d'eau corporelle, de la balance hydrique et des vitesses de renouvellement de l'eau. La quantification par immunohistochimie de l'activité vasopressinergique des noyaux supraoptiques (NSO), paraventriculaires (NPV) et des NSC a permis de suivre l'évolution de l'activité anti-diurétique (*i.e.* mobilisation des mécanismes d'économie de l'eau). L'analyse des pourcentages d'adultes sexuellement actifs, et de jeunes, du nombre de cicatrices embryonnaires, des cycles œstriens (frottis vaginaux), des stéroïdes sexuels (radioimmunologie) et de l'activité GnRH de l'éminence médiane (immunohistochimie) a permis de déterminer les cycles de reproduction.

■ Quatre modèles de régulation

Les rongeurs occupent presque tous les habitats soudano-sahéliens. *Mastomys huberti* sera pris comme exemple d'espèce typique des zones domestiques et péri-domestiques (habitations, greniers, enclos à bestiaux, potagers) où la variabilité environnementale est amortie par les activités humaines (fig. 2a). *Arvicanthis niloticus* sera pris comme exemple d'espèce des plaines inondables (fig. 2b). *Taterillus gracilis* sera pris comme exemple d'espèce des milieux semi-arides (bas de pentes argilo-sableuses) caractérisés par une période de restriction trophique entre mars et mai (fig. 2c). *Taterillus petteri*, espèce jumelle de *T. gracilis* (Sicard *et al.*, 1988 a) sera pris comme exemple d'espèce des milieux arides (dune sableuse) où la période de restriction trophique dure toute l'année à l'exclusion de la saison pluvieuse (fig. 2d).

Mastomys huberti dans les milieux « stables »

Toute l'année, ces populations ont un régime alimentaire riche en eau (végétaux et insectes), un important renouvellement de l'eau corporelle et une activité anti-diurétique peu marquée (fig. 2a). Ces populations ne connaissent donc pas de restriction hydrique. Les individus sont sédentaires et regroupés. Ils habitent des terriers

dont la complexité ne présente pas de variation saisonnière. La reproduction est continue et le cycle annuel d'abondance peu marqué. Ces résultats ont conduit à l'hypothèse que les ressources trophiques stimulent en permanence la reproduction et la sédentarité de ces populations (Sicard, 1987 ; Sicard et Papillon, 1996). L'étude expérimentale a confirmé que la reproduction dépend strictement des ressources et laisse penser que cet effet s'exerce *via* le métabolisme hydro-énergétique (Sicard *et al.*, 1988 b ; Sicard et Fuminier, 1996).

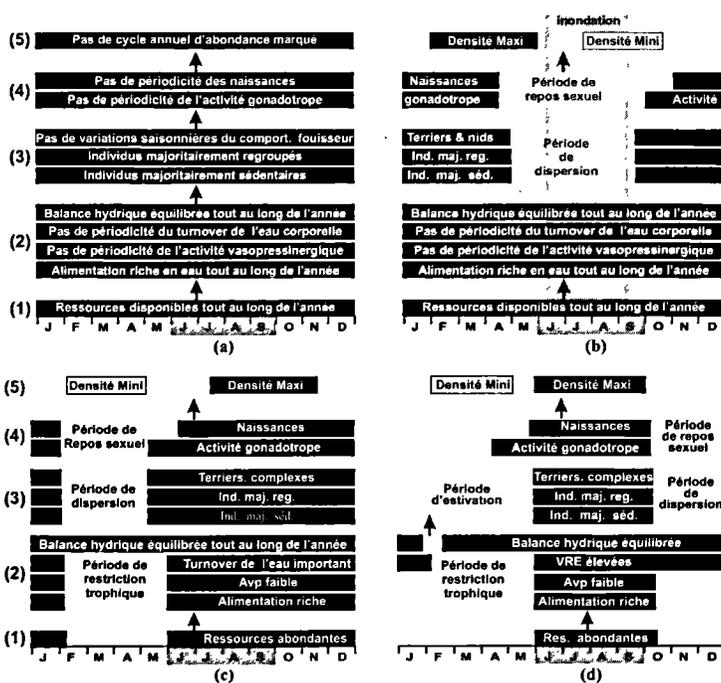


Figure 2
 Corrélation entre ressources (1), métabolisme (2), mobilité (3), reproduction (4) et abondance (5), chez les 4 « modèles » étudiés à Oursi (Burkina Faso). La saison des pluies est indiquée en gris.
 (a) *Mastomys huberti* dans les jardins potagers.
 (b) *Arvicanthis niloticus* dans les bas-fonds inondables.
 (c) *Taterillus gracilis* dans les bas de pentes des massifs de gabbro.
 (d) *Taterillus petheri* sur le cordon dunaire.
 Redessiné d'après Sicard et Papillon (1996).

Arvicantis niloticus dans les plaines inondables

Toute l'année, ces populations ont un régime alimentaire riche en eau, une activité anti-diurétique faible et un renouvellement hydrique important (fig. 2b). Une phase de dispersion et de repos sexuel coïncide avec l'inondation pendant laquelle peu de nids sont observés sur le réseau de pistes élaboré par cette espèce. En dehors de l'inondation, les individus sont sexuellement actifs, sédentaires et regroupés dans des terriers reliés à des nids de surface par des réseaux de pistes. Le cycle « reproduction et sédentarité » vs « repos sexuel et dispersion » est corrélé au cycle d'abondance (le maximum annuel d'abondance coïncide avec la fin de la reproduction et le minimum avec la fin de la dispersion). Ces résultats ont conduit à l'hypothèse que des facteurs non-trophiques participent à la régulation de la reproduction et de la mobilité chez ces populations. L'étude expérimentale (Sicard, 1987 ; Sicard *et al.*, 1998 b, 1992, 1993) a montré : (i) que la combinaison jours longs, atmosphère sèche et température élevée est gonado-inhibitrice et déclenche une phase réfractaire aux facteurs gonado-stimulants (PRFGS) ; (ii) que la combinaison ressources abondantes, jours courts, atmosphère humide et température basse est gonado-stimulante et déclenche une phase réfractaire aux facteurs gonado-inhibiteurs (PRFGI).

Dans la nature, où seule la combinaison inhibitrice est observée les années climatiques ordinaires, la reproduction se situe de part et d'autre de la phase PRFGS (fig. 3a). Les pluies exceptionnelles de janvier-février 1986, en retardant l'assèchement de l'atmosphère et en induisant une reprise passagère de la végétation, ont généré une combinaison activatrice, et donc, une phase PRFGI qui a induit un allongement de la reproduction pendant toute la saison des pluies (fig. 3b), allongement probablement impliqué dans la pullulation « reproduction-dépendante » d'*A. niloticus* en 1986-1987.

Ces résultats confirment que les pullulations peuvent coïncider avec des « anomalies » du climat touchant des régions entières, tel le Sahel (Leirs *et al.*, 1990 ; Mutze, 1991). En 1986, des pullulations de rongeurs ont aussi été observées au Tchad et au Soudan (Fielder, 1988 a). Une même « anomalie » peut cependant engendrer des réponses démographiques différentes selon les populations (celles de *Mastomys* n'ont montré aucune réponse en 1986). Les espèces d'un même peuplement ne pullulent pas en

même temps, parce qu'elles ne pullulent pas pour les mêmes raisons, les mécanismes de régulation de la reproduction étant spécifiques. Une approche biométéorologique visant à caractériser les variations inter-annuelles du profil des précipitations devrait permettre de prévoir les risques de pullulations « reproduction-dépendantes » en relation avec les connaissances acquises sur la régulation de la reproduction des espèces nuisibles (Gautun et Sicard, 1988).

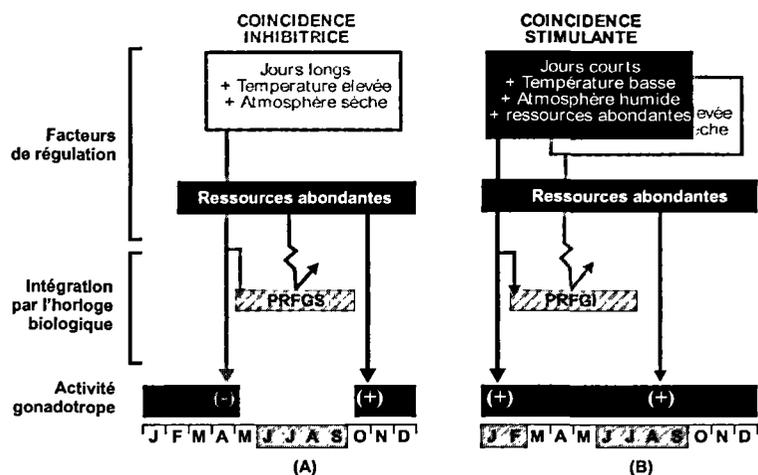


Figure 3

Régulation de la reproduction d'*A. niloticus* :

(A) années à pluviométrie ordinaire ;

(B) année 1986 à pluviométrie atypique.

PRFGS = période réfractaire aux facteurs gonado-stimulants.

PRFGI = période réfractaire aux facteurs gonado-inhibiteurs.

(+)=gonadostimulation ; (-) = gonado-inhibition. La saison pluvieuse et les pluies atypiques sont indiquées en gris foncé.

Taterillus gracilis dans les milieux semi-arides

De mars à mai, le régime alimentaire de *T. gracilis* comporte environ 70 % d'aliments pauvres en eau (graines) (fig. 2c). Alors que l'activité antidiurétique est faible et le turnover de l'eau important entre juin et février, l'activité antidiurétique augmente et le turnover de l'eau diminue de mars à mai. Cette mobilisation des mécanismes antidiurétiques qui est efficace (la balance hydrique

reste équilibrée toute l'année) coïncide avec le déclenchement de la phase de dispersion et de repos sexuel pendant laquelle les individus construisent des terriers provisoires peu élaborés en forme de «L». Avant l'arrivée des pluies, on observe un regroupement et une sédentarisation (dans des terriers complexes) qui précèdent de peu le démarrage de l'activité sexuelle. Comme dans l'exemple précédent, le maximum annuel d'abondance apparaît en fin de reproduction et le minimum d'abondance au cours de la dispersion.

Ces résultats ont conduit à formuler les hypothèses suivantes : (i) la dispersion et le repos sexuel sont induits par le changement alimentaire de février mais la sédentarisation et la reproduction sont déclenchées (avant les pluies) par des facteurs non trophiques ; (ii) il existe des interrelations entre les mécanismes régulateurs de la reproduction et de la mobilité (Sicard, 1987 ; Sicard et Papillon, 1996). L'étude expérimentale (Sicard, 1987 ; Sicard *et al.*, 1988 b ; Sicard et Fuminier, 1996) a confirmé l'effet gonado-stimulant des jours longs et montré que ce dernier est potentialisé par une alimentation riche et une atmosphère humide. Dans la nature, la régression d'activité sexuelle dépend donc bien de la restriction trophique saisonnière, et le démarrage de l'activité gonadotrope en avril dépend d'un effet stimulant des jours longs ; lequel est potentialisé par un facteur encore inconnu pour contrecarrer l'effet gonado-inhibiteur de la restriction trophique.

Taterillus petteri dans les milieux arides

L'alimentation de *T. petteri* est exclusivement granivore d'octobre à mai et herbivore-insectivore de juin à septembre (fig. 2c). La restriction hydrique d'octobre est suivie d'une intensification de l'activité antidiurétique qui coïncide avec l'arrêt reproductif et avec le début de la dispersion (comme dans l'exemple précédent). L'activité antidiurétique n'induit cependant pas une baisse significative du turnover de l'eau qui reste important jusqu'en janvier ; les dépenses hydroénergétiques liées à la dispersion sont donc probablement élevées en milieu dunaire. Pendant qu'ils se dispersent, les rongeurs construisent des terriers rudimentaires en forme de «L». En janvier-février, les animaux se sédentarisent en parcourant un vaste domaine pour approvisionner le profond terrier qu'ils construisent. Ces activités pré-estivales augmentent encore leurs dépenses hydroénergétiques à un moment de l'année où les

entrées d'eau se réduisent. L'activité antidiurétique ne permet pas d'éviter un déficit passager de la balance hydrique qui pourrait être le « signal physiologique » de l'estivation qui apparaît fin février et dure jusqu'en mai. Les animaux restent alors pendant des phases de plusieurs semaines dans leur terrier où ils présentent de courtes périodes journalières de torpeur. L'entrée en estivation s'accompagne d'un effondrement des dépenses hydroénergétiques, d'une normalisation de l'activité du système antidiurétique et d'un rétablissement de l'équilibre hydrique. Dès juin, les individus se regroupent et se sédentarisent dans les creux interdunaires où ils construisent des terriers adaptés à la reproduction. Les hypothèses suivantes sont alors retenues : (i) la dispersion et l'arrêt reproductif sont déclenchés par le changement alimentaire de février ; (ii) la sédentarisation (*i.e.* pré-estivation) est déclenchée par un facteur non-trophique ; (iii) le déficit de la balance hydrique est le signal physiologique qui déclenche l'estivation ; (iv) le démarrage de la reproduction est déclenché par des facteurs non trophiques ; (v) il existe des interrelations entre les mécanismes de régulation de la reproduction et de la mobilité.

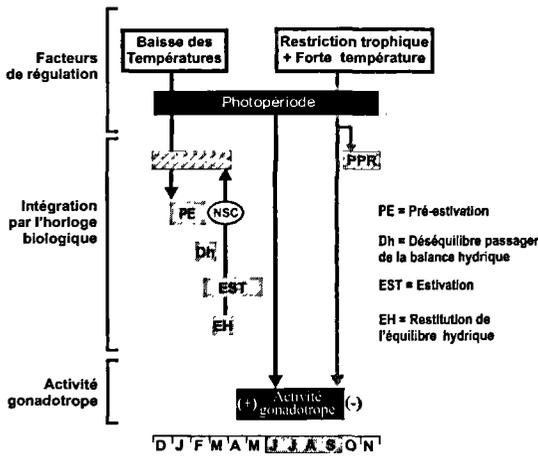


Figure 4
Régulation de la reproduction de *T. petteri*.

L'étude expérimentale (Sicard *et al.*, 1988 b ; Fuminier *et al.*, 1993 ; Sicard et Fuminier, 1996) a montré que le contrôle de la reproduction de *T. petteri* résulte d'une intégration (*via* l'horloge

biologique) d'un grand nombre de facteurs capables de moduler un effet gonado-stimulant exercé par les jours longs (fig. 4). C'est bien la restriction alimentaire qui entraîne l'arrêt sexuel *via* le déclenchement d'une phase photo-réfractaire à l'effet stimulant des jours longs. Ce sont probablement les basses températures qui induisent la phase de sédentarisation qui est à l'origine d'une réaction en chaîne qui conduit à la levée de la phase photo-réfractaire pendant l'estivation.

I Discussion

Reproduction et sédentarité

Les populations de *T. gracilis* et de *T. petteri* présentent une phase de reproduction et une phase de sédentarité pendant la période d'abondance trophique, et une phase de repos sexuel et de dispersion pendant la période de restriction trophique. Ces résultats, en accord avec les expériences de supplémentation alimentaire réalisées au Sénégal (Poulet *et al.*, 1981 ; Hubert *et al.*, 1981), montrent le rôle limitant du facteur trophique sur la reproduction et la sédentarité. Les populations d'*A. niloticus* présentent cependant une phase de dispersion et le repos sexuel pendant l'inondation à un moment de l'année où les ressources ne sont pourtant pas restreintes. L'inondation est donc aussi un facteur limitant la reproduction, probablement parce qu'elle interdit la vie en terrier. Retenons que les cycles annuels d'inondation et de restriction trophique sont les principaux facteurs qui limitent la reproduction et la sédentarité des populations de rongeurs vivant en environnement sahélien aride ou semi-aride.

Variabilité environnementale, « horloge » et « anticipation » biologiques

L'antériorité du démarrage de la phase de reproduction et de sédentarité sur l'arrivée des pluies permet aux naissances d'apparaître dès le début de la courte période favorable au développement des jeunes, ce qui présente un avantage adaptatif

(cf. *T. gracilis* et *T. petteri* en milieux semi-arides et arides). De même, l'antériorité de la phase de pré-estivation sur l'arrivée de la saison sèche et chaude permet une mise en vie ralentie avant la restriction trophique ; d'où une baisse de mortalité avantageuse (*T. petteri* en milieux arides). Enfin, l'antériorité de la phase de repos sexuel et de dispersion sur l'arrivée de l'inondation est aussi avantageuse puisque l'inondation est incompatible avec la vie fouisseuse et la reproduction (*A. niloticus*). Ces exemples illustrent que l'anticipation biologique sur les cycles de l'environnement peut présenter un avantage adaptatif, phénomène qui peut aller jusqu'à entraîner un décalage de la reproduction hors de la saison des pluies chez les populations des zones inondables.

Depuis l'origine de la vie, les organismes s'adaptent à la variabilité environnementale via la sélection des réponses biologiques les plus efficaces, dépendant de la performance et de la rapidité des réponses mais aussi de leur déclenchement par anticipation, si les variations sont prédictibles et si cela présente un avantage adaptatif. Cette anticipation biologique soumise à la sélection naturelle repose sur des horloges endogènes. Les mammifères disposent d'une horloge journalière dans les NSC dont le rythme propre est synchronisé sur 24 h par l'alternance jour-nuit via le faisceau rétino-hypothalamique qui relie les NSC à la rétine (Klein *et al.*, 1991) et selon un mécanisme qui fonctionne comme un compteur de photons (Attard *et al.*, 1995 ; Cooper *et al.*, 1998 ; Dkhissi-Benyhaya *et al.*, 2000). En aval, les NSC contrôlent les activités physiologiques et comportementales (Dijk et Edgar, 1999) en permettant, lorsque cela présente un avantage adaptatif, l'anticipation de ces activités sur l'alternance jour-nuit (anticipation du retour au terrier avant l'arrivée du jour chez les espèces nocturnes). Nombres d'oiseaux et de mammifères vivant en zones tempérées disposent de structures qui contrôlent aussi l'expression saisonnière des fonctions adaptatives (reproduction, migration, mue, hibernation, territorialisme) en relation avec l'arrivée du printemps ou de l'hiver ; et souvent la photopériode sert d'indicateur de temps saisonnier à ces espèces (Boissin et Canguilhem, 1988). Chez les oiseaux, la perception de la photopériode résulte de la photosensibilité de certaines structures cérébrales (Sicard *et al.*, 1983), alors que chez les mammifères, elle implique une voie nerveuse reliant la rétine à la glande pinéale qui ne produit de la mélatonine que pendant la nuit. La quantité de mélatonine (inversement proportionnelle à la durée du jour) permet à la glande pinéale des mammifères de moduler en fonction des

saisons le contrôle des rythmes journaliers par les NSC (Moller et Pévet, 1994) (fig. 5). L'augmentation de la photopériode participe à la stimulation (*T. gracilis* et *T. petteri*) ou à l'inhibition (*A. niloticus*) de la reproduction des populations vivant dans des environnements variables. Ce résultat confirme les suggestions de certains auteurs (Klein *et al.*, 1975 ; Khammar et Brudieux, 1986, 1987) que même certaines espèces tropicales sont photopériodiques. Ce résultat qui repousse la limite latitudinale du photopériodisme aux environs de 15°N a été considéré dans la revue de Bronson (1989). Les exemples présentés renforcent l'idée que la glande pinéale intègre tout un ensemble de facteurs photiques et non-photiques (photopériode, alimentation, température, humidité, phéromones, substances présentes dans les plantes en germination) afin de moduler en fonction des saisons le fonctionnement de l'horloge journalière (Pévet, 1987). Si les voies véhiculant les informations non-photiques sont peu connues, on sait cependant que l'humidité relative est perçue par le bulbe olfactif qui développe des relations avec la glande pinéale (Haldar et Saxena, 1988). Nous pensons que le facteur trophique agit *via* le système vasopressinergique dont l'activité est corrélée aux variations saisonnières des ressources trophiques et qui est en relation avec les NSC (fig. 5).

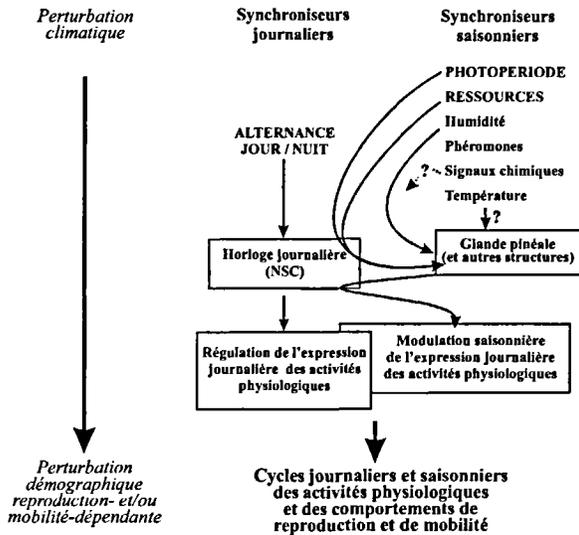


Figure 5
L'horloge biologique des mammifères.

Le maintien du photopériodisme aux basses latitudes est donc probablement associé au fait que cela présente un avantage adaptatif et que la glande pinéale puisse intégrer un ensemble de facteurs photiques et non-photiques pour « percevoir » l'avancée des saisons. L'avantage adaptatif de ce maintien (*i.e.* l'anticipation de la reproduction sur les variations saisonnières de ses facteurs limitants) est impossible en climat désertique, où les pluies sont aléatoires, et semble inutile aux basses latitudes, où la pluviométrie n'est plus un facteur limitant. Elle n'est finalement probable qu'en région soudano-sahélienne où les pluies sont prédictibles entre juin et septembre, et où l'anticipation biologique est avantageuse du fait du caractère brutal de l'inversion des conditions climatologiques. Cet avantage est d'autant plus nécessaire que la période pluvieuse est plus courte (milieux arides et semi-arides) ou que l'inondation est plus longue (zones inondables) (fig. 6).

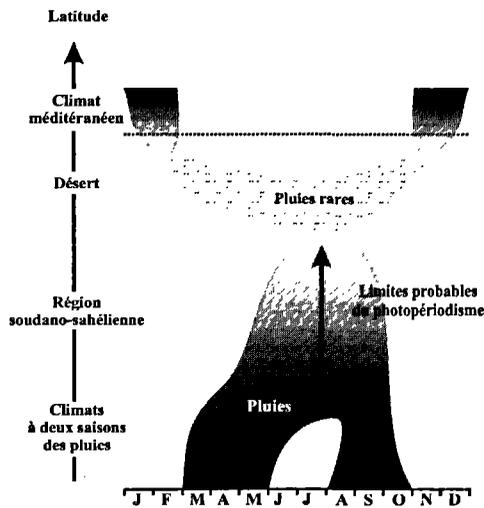


Figure 6

Le photopériodisme, adaptation au pluviopériodisme ?

Contrairement au climat désertique, le climat sahélien est prédictible car il dispose de plusieurs synchroniseurs potentiels : l'augmentation des températures (février), de la photopériode (mars) et de l'humidité atmosphérique (mai) ; l'arrivée des pluies (juin) ; la diminution simultanée des pluies, de l'humidité et de la photopériode (septembre) ; la baisse des températures (novembre).

L'implication de certains de ces facteurs dans la régulation de la reproduction laisse penser que leur variabilité inter-annuelle se situe dans une fourchette statistique compatible avec la sélection naturelle des mécanismes d'anticipation.

Stratégies d'adaptation aux périodes d'inondation et de restriction trophique

Chez *M. huberti*, seul le facteur trophique détermine la durée de la phase de sédentarité et de reproduction, qui est directement ajustée à la durée de la période trophique favorable. Cette stratégie de type « opportuniste » semble bien adaptée à la vie dans les milieux stables car la période de restriction trophique qui apparaîtrait les années à pluviométrie déficitaire serait de courte durée. Elle semble moins adaptée à la vie dans les milieux arides ou semi-arides où le temps « perdu » nécessaire à la maturation gonadique serait critique du fait de la brièveté de la période trophique favorable. Elle semble aussi peu adaptée à la vie dans les milieux inondables où il n'est pas possible de se reproduire et de rester sédentaire pendant l'inondation.

Chez *T. gracilis* et *T. petteri*, le facteur trophique joue un rôle majeur dans le déclenchement de la phase de repos sexuel et de dispersion, mais ce sont des facteurs non-trophiques qui contrôlent le déclenchement de la phase de sédentarité et de reproduction. Cette stratégie est en partie « opportuniste » puisqu'elle permet un ajustement de la phase de sédentarité et de reproduction en fonction de la durée de la période trophique favorable. Elle est aussi en partie « anticipatrice », puisqu'elle permet l'antériorité du démarrage de la reproduction sur l'arrivée des pluies ou l'antériorité de la sédentarisation sur l'arrivée de la période trophique défavorable. Cette stratégie hybride (mi-opportuniste, mi-anticipatrice) est bien adaptée à la vie dans les milieux semi-arides et arides où le temps nécessaire à la maturation gonadique ne peut être perdu au détriment de la période des naissances qui ne peuvent se produire en dehors de la courte période trophique favorable. Sa valeur adaptative s'exprime pleinement dans les milieux arides où les individus se reproduisent une fois regroupés et sédentaires, lorsque les ressources sont abondantes ; et où ils estiment une fois dispersés et sédentaires, lorsque les ressources deviennent rares. Ils optimisent ainsi leurs dépenses énergétiques tout en assurant le maintien du brassage génétique des populations.

Chez *A. niloticus*, ce sont surtout des facteurs non-trophiques qui déclenchent la phase de repos sexuel et de dispersion, mais aussi la phase de sédentarité et de reproduction. Cette stratégie plus strictement « anticipatrice », qui permet l'antériorité sur le début mais aussi sur la fin de la période d'inondation, semble plus strictement adaptée à la vie dans les zones inondables puisqu'elle empêche reproduction et sédentarité pendant la saison pluvieuse.

Pullulations et inondation

Les variations saisonnières des facteurs limitant la reproduction et la mobilité (inondation et restriction trophique) participent finalement *via* les mécanismes de régulation de la reproduction et de la mobilité, à la spécificité des cycles d'abondances (Sicard et Gautun, 1991). La connaissance de ces cycles d'abondance, mais aussi la connaissance des effets des variations inter-annuelles des facteurs limitants sur la composition des peuplements en rongeurs, sont indispensables au développement de stratégies de contrôle spécifiques et à la prévision de l'impact des rongeurs ravageurs sur les ressources renouvelables (Sicard *et al.*, 1999 a). Cette prévision est difficile car non seulement les espèces d'un même peuplement peuvent développer des stratégies adaptatives différentes (Sicard, 1992), mais les mouvements saisonniers des populations peuvent parfois leur permettre de « passer » d'un milieu à un autre au cours de l'année (Diarra, 1996). En faisant l'hypothèse qu'une espèce est d'autant plus compétitive que ses particularités adaptatives s'expriment, on peut prédire :

- qu'une pluviométrie restreinte « favorise » les espèces à stratégie hybride (*T. gracilis* et *T. petteri*) dans les milieux arides et semi-arides, mais « défavorise » *A. niloticus* dans les zones inondables ;
- qu'inversement, une pluviométrie importante « défavorise » les espèces à stratégie hybride dans les milieux arides et semi-arides (ces dernières étant d'autant moins compétitives que la période de restriction trophique est courte), mais « favorise » *A. niloticus* dans les zones inondables (cette espèce étant d'autant plus compétitive que l'inondation est importante).

Si on rapporte ces hypothèses au fait qu'*A. niloticus* est la seule espèce tropicale de type « jour court » que nous ayons pu trouver, on peut penser que cette originalité chronobiologique lui confère un avantage adaptatif qui s'exprime surtout les années à forte pluviométrie dans les zones inondables.

Conclusion

Le pouvoir sélectif de l'inondation est probablement aussi puissant que le pouvoir sélectif de la période de restriction trophique en région soudano-sahélienne. De ce fait, les variations inter-annuelles de la pluviométrie favorisent certaines espèces mais en pénalisent d'autres. Elles n'ont donc pas un effet uniforme sur les populations de rongeurs. Il se pourrait que les espèces « capables d'anticipation » soient confinées dans la zone soudano-sahélienne où l'anticipation biologique est possible et avantageuse. Les cycles annuels de restriction trophique et d'inondation, s'ajoutent donc aux facteurs qui structurent la répartition biogéographique des espèces. Il est aussi possible qu'*A. niloticus* présente des pullulations fréquentes parce que cette espèce est la « mieux adaptée » à la vie dans les zones inondables.

Tout comme l'étude du déterminisme de la reproduction a permis de modéliser le risque de pullulation « reproduction-dépendante », l'étude de la mobilité devrait permettre de modéliser les risques de pullulation « mobilité-dépendante ». Si la reproduction s'exprime surtout à l'échelle saisonnière, la mobilité a aussi une dimension spatiale et sa dimension temporelle s'exprime autant à l'échelle journalière (rythme d'activité des individus) que saisonnière (cycle de dispersion des populations). Nous devons donc chercher à comprendre comment les synchroniseurs de l'environnement modulent selon les saisons (*via* la glande pinéale) le contrôle de l'expression journalière de la mobilité par l'horloge journalière, en ciblant particulièrement les populations de rongeurs des plaines inondables du fleuve Niger. Nous sommes en mesure d'identifier sur le terrain les facteurs clés impliqués dans le déterminisme du cycle de dispersion des populations (approche écologique et génétique des populations) et d'étudier expérimentalement le déterminisme du rythme d'activité (approche chronobiologique). Une approche systématique et biogéographique permettra de comprendre le rôle des zones inondables, des fleuves et des cordons dunaires sur l'histoire phylogéographique des rongeurs soudano-sahéliens. Cette diversité des approches est rendue possible par le regroupement de plusieurs spécialistes des pullulations au sein du « Centre de biologie et de gestion des pullulations » (CBGP, Inra-IRD-Cirad-Ensam).

Bibliographie

- Attar A., Merrouche C., Kyelem M., Sicard B., Cooper H. M., 1995 – Organization of the SCN and IGL in a nocturnal rodent *Taterillus petteri*: a neuroanatomical, viral tracing and neuropeptide study. *Biological Rhythm Research*, 26 (4) : 363.
- Boissin J., Canguilhem B., 1988 – Les rythmes circannuels chez les mammifères. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 96 : 289-345.
- Bronson F. H., 1989 – *Mammalian reproductive biology*. Chicago, The University of Chicago Press, 325 p.
- Conway G., 1981 – "Man versus pests". In May R. M. (éd.) : *Theoretical ecology: principles and applications* (2nd ed.), Oxford, Blackwell : 356-386
- Cooper H. M., Sicard B., Dkhissi O., Groscurré H., 1998 – "Light-evoked c-fos expression in the SCN is different under on/off and simulated natural photoperiods". In Touitou Y. (éd.) : *Biological Clocks: mechanisms and applications*, Amsterdam, Elsevier Sc. : 181-188.
- Diarra W., 1996 – *Savoir traditionnel sur les rongeurs et sur la lutte anti-rongeurs : applications au contrôle des rongeurs nuisibles*. DEA, univ. du Mali, Bamako, Isfra, 56 p.
- Dijk D. J., Edgar D. M., 1999 – "Circadian and homeostatic control of wakefulness and sleep". In Turek F. W., Zee P. C. (éd.) : *Regulation of sleep and circadian rhythms*, New York, Marcel Dekker Inc., : 111-147.
- Dkhissi-Benyhaya O., Sicard B., Cooper H. M., 2000 – Effect of irradiance and stimulus duration on early gene expression (Fos) in the suprachiasmatic nucleus: temporal summation and reciprocity. *J. Neuroscience*, 20 (20): 7790-7797.
- Ducroz J. F., Granjon L., Chevret P., Duplantier J. M., Lombard M., Volobouev V., 1997 – Characterization of two distinct species of *Arvicanthis* (*Rodentia-Muriade*) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. *J. Zool. Lond.*, 241: 709-723.
- Duplantier J. M., Britton-Davidian J., Granjon L., 1990 – Chromosomal characterization of three species of the genus *Mastomys* in Senegal. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionforschung*, 28: 289-298.
- Fielder L. A., 1988 a – Rodent pest problem in Eastern Africa. *FAO Plant Protection Bulletin*, 36 (3): 125-134.
- Fielder L. A., 1988 b – "Rodent pest problems and management in eastern Africa". In Prakash I. (éd.) : *Rodent pest management*, Boca-Raton, CRC Press Inc.: 35-65.
- Fuminier F., 1993 – *Influences des disponibilités en eau et de la température sur le contrôle photopériodique de la reproduction chez une espèce pullulante de rongeurs sahélien, Arvicanthis niloticus*. Thèse doct., univ. Montpellier-II, 210 p.

- Fuminier F., Sicard B., Boissin-Agasse L., Boissin J., 1993 – Seasonal changes in the hypothalamic vasopressinergic system of a wild Sahelian Rodent *Taterillus petteri*. *Cells and Tissue Research*, 271: 309-316.
- Gautun J. C., Sicard B., 1988 – « Conditions climatiques et dynamique des populations de rongeurs sahéliens nuisibles aux cultures ». In Rijks D., Mathys G. (éd.) : *L'agrométéorologie et la protection des cultures dans les zones semi-arides*, Genève : 147-166.
- Haldar C., Saxena N., 1988 – Pineal gland and humidity effect on testicular function of the indian palm squirrel (*Funambulus pennanti*). *J. Pineal Research*, 5: 411-418.
- Hubert B., Adam F., Poulet A. R., 1978 – Modeling of the population cycle of two rodents in Senegal. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 6: 88-91.
- Hubert B., Couturier G., Poulet A. R., Adam F., 1981 – Conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de rongeurs (Sénégal). (I) Cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 35 : 73-95.
- Hubert B., Adam F., 1983 – The regulation of the population dynamic of two sahelian rodents in Senegal: a hypothesis. *Annales du musée royal d'Afrique centrale*, Zoologie, 237: 193-201.
- Hubert B., Adam F., 1985 – Outbreaks of *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis* in the sahelo-sudanian zone in Senegal. *Acta Zoologica Fennica*, 173: 113-117.
- Khammar F., Brudieux R., 1986 – « Variations saisonnières de l'activité testiculaire du rat des sables (*Psammomys obesus*) ». In Assenmacher I., Boissin J. (éd.) : *Endocrine regulations as adaptive mechanisms to the environment*, Paris, Ed. CNRS : 49-55.
- Khammar F., Brudieux R., 1987 – Seasonal changes in testicular contents and plasma concentrations of androgens in the Desert gerbil (*Gerbillus gerbillus*). *J. Reprod. Fertil.*, 80: 589-594.
- Klein J. M., Poulet A. R., Simonkovich E., 1975 – Observations écologiques d'une zone enzootique de peste (Mauritanie). Les rongeurs, et en particulier *Gerbillus gerbillus* Oliver, 1801 (*Rodentia, Gerbillinae*). *Cah. Orstom, sér. Ent. Med. Parasitol.*, (13) :13-28.
- Klein D. C., Moore R. Y., Reppert S. M., 1991 – *Suprachiasmatic nucleus. The mind's clock*. New York, Oxford University Press, 467 p.
- Kyelem M., Sicard B., 1994 – Ecorégulation de l'activité ovarienne : conséquences sur la modélisation des pullulations de rongeurs soudano-sahéliens. *Nuisibles Pests Pragas*, (2) : 149-160.
- Leirs H., 1995 – *Population ecology of Mastomys natalensis* (Smith, 1834). *Implications for rodent control in Africa*. Bruxelles, BADC, Agricultural Ed., 35, 268 p.
- Leirs H., 1999 – "Populations of African rodents : models and the real world". In Singleton G. R., Hinds L. A., Leirs H., Zhang Z. (éd.): *Ecologically based rodent management*, Camberra, ACIAR: 388-408.
- Leirs H., Stuyck J., Verhagen R., Verheyen W., 1990 – Seasonal variation in growth of *Mastomys erythroleucus* (Rodentia, Muridae) in Morogoro, Tanzania. *Afr. J. Ecol.*, 28: 298-306.

- Leirs H., Stenseth N. C., Nichols J. D., Hines J. E., Verhagen R., Verheyen W., 1997 – Stochastic seasonality and non-linear density dependant factors regulate population size in an african rodent. *Nature*, 389: 176-180.
- Moller M., Pévet P. (éd.), 1994 – *Advances in pineal research (vol. 8)*. London, John Libbey.
- Mutze G. J., 1991 – Mouse plagues in South Australian cereal growing areas. III - Changes in mouse abundance during plague and non plague years and the role of refugia. *Wildlife Res.*, 18: 593-604.
- Pévet P., 1987 – "The integration of environmental informations in mammals. Possible role of the pineal and of different 5-methoxyindoles". In Reiter R. J., Fraschini F. (éd.): *The pineal gland and its endocrine role*, London, Plenum press: 127-134.
- Poulet A. R., 1980 – The 1975-1976 rodent outbreak in a northern Senegal irrigated farmland. *Biotrop special publ.*, 12: 123-138.
- Poulet A. R., 1982 – *Pullulation de rongeurs dans le Sahel*. Paris, Orstom Ed., 367 p.
- Poulet A. R., 1985 – The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sahelian agrosystem. *Acta Zoologica Fennica*, 173: 107-111.
- Poulet A. R., Couturier G., Hubert B., Adam F., 1981 – Conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de rongeurs au Sénégal : (II) - Le cas de *Taterillus pygargus* en zone sahélienne. *Terre et Vie*, 35 : 195-215.
- Sicard B., 1987 – *Mécanismes écologiques et physiologiques de régulation des variations régulières et irrégulières d'abondance des rongeurs sahéliens (Burkina Faso)*. Thèse doct. d'Etat, univ. Montpellier-II, 303 pages.
- Sicard B., 1992 – « Influences de l'aridité sur la biologie des Rongeurs soudano-sahéliens ». In Le Floc'h E., Grouzis M., Bille J. C. (éd.) : *L'aridité, une contrainte au développement : caractérisation, réponses biologiques et stratégies des sociétés*, Paris, Orstom, coll. Didac. : 309-333.
- Sicard B., 1995 a – Le problème des rongeurs nuisibles soudano-sahéliens. *Sahel integrated pest management*, 1: 17-22.
- Sicard B., 1995 b – Climate variations and rodent outbreaks in the sahelian region. *European J. of plant pathology*, 101: 0830.
- Sicard B., Gautun J. C., 1991 – « Facteurs écophysiologicals de régulation des variations d'abondance des populations de rongeurs en région sahélienne ». In Le Berre M., Le Guelte L. (éd.) : *Le rongeur et l'espace*, Paris : 259-274.
- Sicard B., Fuminier F., 1994 – Relations entre les variations saisonnières du métabolisme hydrique, l'estivation et la reproduction chez *Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri* (Rodentia, Gerbillidae). *C. R. Acad. Sci.*, 317 (3) : 231-238.
- Sicard B., Fuminier F., 1996 – Environmental cues and seasonal breeding patterns in Sahelian rodents. *Mammalia*, 60 : 667-675.
- Sicard B., Papillon Y., 1996 – Water redistribution and the life cycle of sudano-sahelian rodents. *Mammalia*, 60 : 607-617.

- Sicard B., Oliver J., Baylé J. D., 1983 – Gonadotropic and photosensitive abilities of the *Lobus Paraolfactorius* : electrophysiological study in the Quail. *Neuroendocrinology*, 36 : 81-87.
- Sicard B., Navaras M., Jacquart T., Lachiver F., Croset H., 1985 – Métabolisme hydrique de populations de *Mus musculus domesticus* (Rutty) et *Mus spretus* (Lataste) soumises à divers régimes hydriques. *C. R. Acad. Sci.*, 300 (3) : 699-704.
- Sicard B., Tranier M., Gautun J. C., 1988 a – Un rongeur nouveau du Burkina Faso (ex. Haute Volta) : *Taterillus petteri* sp. nov. (Rodentia, Gerbillidae). *Mammalia*, 52 : 187-198.
- Sicard B., Maurel D., Gautun J. C., Boissin J., 1988 b – Activation ou inhibition testiculaire par la photopériode chez sept rongeurs soudano-sahéliens ; première démonstration d'une photogonadosensibilité. *C. R. Acad. Sci.*, 307 (3) : 11-16.
- Sicard B., Maurel D., Fuminier F., Boissin J., 1992 – Circadian rhythm of photosensitivity and the adaptation of reproductive function to the environment in two populations of *Arvicanthis niloticus* from Mali and Burkina Faso. *J. Reprod. Fert.*, 95 : 159-167.
- Sicard B., Fuminier F., Maurel D., Boissin J., 1993 – Temperature and water conditions mediate the effects of day length on the breeding cycle of a sahelian rodent, *Arvicanthis niloticus*. *Biol. Reprod.*, 49: 716-722.
- Sicard B., Maurel D., Fuminier F., Boissin J., 1994 – Climate, trophic factors and breeding patterns of the Nile Grassrat, *Arvicanthis niloticus* ; a five years study in the sahelian region (Burkina Faso, formerly Upper Volta). *Can. J. Zool.*, 72 : 201-214.
- Sicard B., Kyelem M., Papillon Y., Diarra W., Keita M., 1995 - *Rongeurs nuisibles soudano-sahéliens*. Institut du Sahel (éd.), coll. Recherche et développement, 48 p.
- Sicard B., Diarra W., Cooper H. M., 1999 a – « Ecophysiology and chronobiology applied to rodent pest management in semi-arid agricultural areas in sub-Saharan West Africa ». In Singleton G., Hinds L., Leirs H., Zhang Z. (éd.) *Ecologically-based management of rodent pests*, Canberra, ACIAR Monograph, 59: 409-440.
- Sicard B., Catalan J., Ag Atheyinine S., Diarra W., Britton-Davidian J., 1999 b – "Biogeographical distribution of *Arvicanthis niloticus* Demarest 1822 and *Arvicanthis ansorgei* Thomas 1910 (Rodentia, Muridae) in Mali". In : *Abstracts of the 8th International symposium on African small mammals*, Paris : 25.
- Singleton G. R., Hinds L. A., Leirs H., Zhang Z. (éd.), 1999 – *Ecologically-based management of rodent pests*. Canberra, ACIAR Monograph, 59, 479 p.