

Influences de l'aridité sur la biologie des rongeurs soudano-sahéliens

INTRODUCTION

Un suivi écophysiological des populations de rongeurs de 12 milieux dans la région de la mare d'Oursi, au Burkina Faso (de 1984 à 1988), et des séries de piéges dans les régions de Ouagadougou et de Nazinga, nous permettent de montrer l'intérêt fondamental de l'étude des adaptations des rongeurs sahéliens à l'aridité, et de comprendre les mécanismes de concentration de ces populations animales (dont certaines ravagent les cultures et transmettent des maladies à l'homme et au bétail) dans les micromilieus humides de ces zones arides.

Cette analyse nous amène également à rechercher des critères d'aridité et à étudier la hiérarchie et les aspects quantitatifs et qualitatifs des influences de l'aridité, en région sahélienne, sur la reproduction et la mobilité des rongeurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Techniques utilisées

Les techniques utilisées en laboratoire et sur le terrain sont détaillées dans les travaux de GAUTUN (1981) et de SICARD (1987) ; il s'agit :

- de techniques de détermination des espèces : biométrie, caryologie ;
- de techniques écologiques : capture-marquage-recapture, calendriers de présence, modélisation des évolutions saisonnières des densités, des domaines vitaux et des paramètres démographiques des populations de rongeurs ;
- de techniques écophysiologicals : méthode à l'eau tritiée qui permet la mesure du métabolisme hydrique des rongeurs ;
- de techniques physiologiques : analyse des contenus stomacaux et des organes sexuels, ponctions intracardiaques, dosages radio-immunologiques des hormones sexuelles, manipulations de l'environnement photopériodique, ceci, pour étudier le déterminisme de l'évolution saisonnière de la reproduction des populations de rongeurs étudiées.

Cadre géographique de l'étude (régions et milieux)

L'AXE D'ARIDITÉ CLIMATIQUE (AXE C)

De Banfora à Nazinga, Ouagadougou, Di et Oursi, les régions étudiées se situent, par leur pluviométrie (GUINKO, 1984), sur un gradient d'aridité climatique (fig. 1A) :

- zone subsoudanienne ($P > 1\ 200$ mm) ;
- zone sud-soudanienne ($900 < P < 1\ 200$ mm) ;
- zone nord-soudanienne ($750 < P < 900$ mm) ;
- zone subsahélienne ($500 < P < 750$ mm) ;
- zone sahélienne ($300 < P < 500$ mm).

L'analyse des travaux de MONIOD *et al.* (1977), CHEVALLIER *et al.* (1985) et POUYAUD (1986), nous permet de résumer l'évolution des facteurs physiques sur cet axe qui correspond à un gradient décroissant de l'intensité et de la durée de la période pluvieuse et à un gradient croissant des moyennes annuelles des températures et de l'ensoleille-

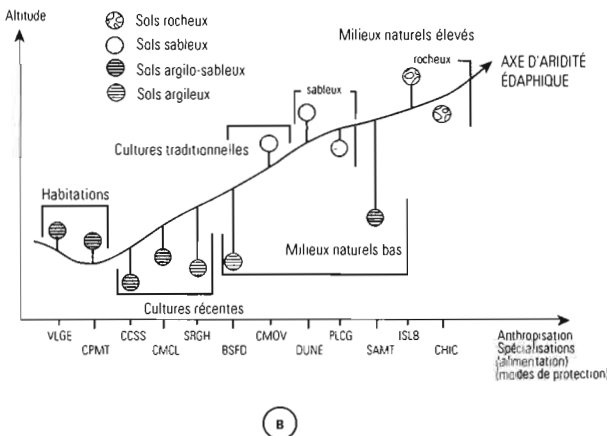
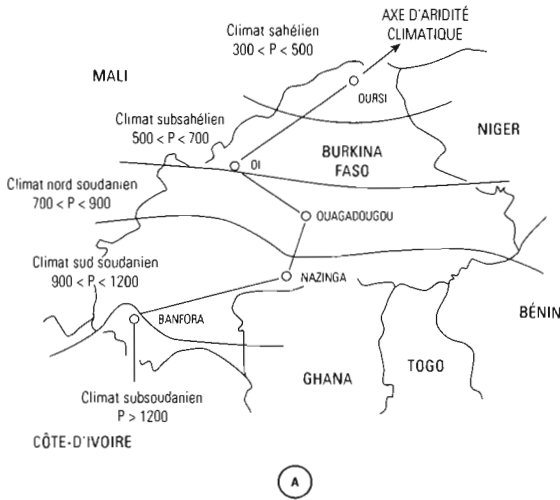


FIGURE 1. - Les axes des aridités climatique et édaphique. Les régions étudiées sont classées par ordre croissant d'aridité climatique (A). De même, les milieux étudiés sont classés par ordre croissant d'aridité édaphique : villages (VLGE), campements (CPMT), cultures de décrue (CCSS), cultures de mil encloses (CMCL), cultures de sorgho (SRGH), bas-fonds (BSFD), cultures de mil ouvertes (CMCL), dune (DUNE), placages sableux (PLCG), incisions de couverture (SAMT), inselbergs granitiques (ISLB) et chicots métamorphiques (CHIC) (b).

ment (aspect quantitatif). L'amplitude et la reproductibilité des variations annuelles de la pluviométrie (pluviosité) diminuent sur cet axe, alors que l'amplitude et la reproductibilité des variations annuelles des températures et de l'éclairement (thermophoto-périodisme) augmentent (aspect qualitatif).

LES AXES D'ARIDITÉ ÉDAPHIQUE

Les ouvrages de synthèse qui résultent des travaux scientifiques réalisés dans la région de la mare d'Oursi (LEPRUN, 1977 ; SICOT, 1978 ; JOLY *et al.*, 1980 ; GROUZIS, 1988) montrent bien la multiplicité des facteurs de redistribution de l'eau : nature du sol, pente, altitude, degré d'anthropisation. Chez les rongeurs, des facteurs spécifiques interviennent : alimentation (herbes, insectes ou graines), utilisation de l'eau de rosée (comportement nocturne) et variations saisonnières de la creusabilité et des organisations superficielles du sol (comportement terricole). Nous avons classé les milieux étudiés en fonction de l'aridité édaphique finalement perçue par les rongeurs.

Dans la région d'Oursi (fig. 1B), les milieux bas, habités (villages [VLGE] et campements [CPMT]) ou cultivés (cultures en contre-saison sur les bords de mare [CCSS] et cultures de sorgho dans les bas-fonds [SRGH]) représentent le pôle humide du gradient d'aridité locale. Viennent ensuite les milieux parcourus ou « naturels » argileux ou bas-fonds (BSFD), les cultures de mil encloses (CMCL), les cultures de mil traditionnelles à mi-pente (CMOV), les milieux parcourus sableux (dunes [DUNE] et placages sableux éoliens [PLCG]), puis les milieux « naturels » argilo-gréseux (incisions segmentaires à l'amont du réseau hydrographique [SAMT]), ou rocheux (inselbergs granitiques aux altérations granulaires et fentes favorables aux rongeurs [ISLB] et chicots métamorphiques peu altérés et pauvres en fentes de délitage [CHIC]). On retrouve dans les autres régions cette relation entre l'altitude, le degré d'anthropisation, la pédologie, la géomorphologie des milieux et l'aridité édaphique perçue par les rongeurs.

RÉSULTATS

Variations de la composition des peuplements en rongeurs en fonction de l'aridité

ESPÈCES CLIMACIQUES ET ESPÈCES UBIQUISTES

La systématique, encore inachevée, des rongeurs ne permet pas toujours de garantir le nom d'une espèce ; nous indiquons alors le nombre diploïde de chromosomes. Dans l'analyse, entre 5° de longitude est et 2° de longitude ouest (fig. 2A), les espèces non sahéliennes ont une limite septentrionale de répartition :

- subsoudanienne :

- *Lemniscomys bellieri*

(2n = 56 : Van Der Straten, 1975 ; Van Der Straten et Verheyen 1978),

- *Lemniscomys linulus* Thomas, 1910,

- *Uranomys ruddi* Dollman, 1909

(2n = 52 : Matthey, 1970) ;

- sud-soudanienne :

- *Tatera hopkinsoni* Thomas, 1911,

- *Lemniscomys striatus* (Linnaeus, 1758)

(2n = 44 : Van Der Straten, 1975 ; Van Der Straten et Verheyen 1978),

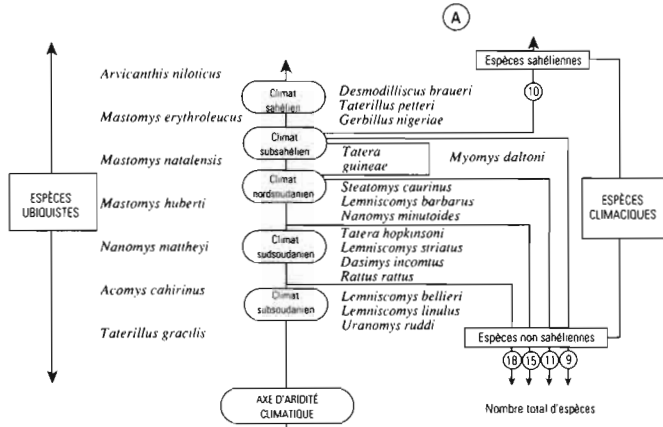
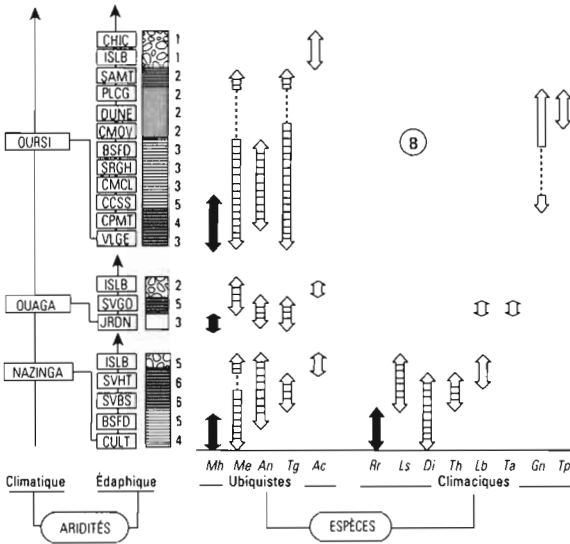


FIGURE 2. - Répartition des rongeurs et aridité : l'aridité climatique nous permet de définir les types d'espèces ubiquistes et climatiques (A), et l'aridité édaphique nous permet de définir les sous-types d'espèces généralistes et spécialistes des milieux humides et arides (B). Rappel les milieux étudiés : villages (VLGE) et campements (CPMT), jardins (JRDN) (CULT), cultures de décrue (CGSS), cultures de mil encloses (CMCL), cultures de sorgho (SRGH), bas-fonds (BSFD), savanes basses (SVBS) et hautes (SVHT), savane de Gonsé (SVGO), dune (DUNE) et placages (PLCG), incisions de couverture (SAMT), inselbergs granitiques (ISLB) et chicols métamorphiques (CHIC).



- *Dasymys incomtus* (Sundevall, 1847) ;
- nord-soudanienne :
 - *Steatomys caurinus* (Thomas, 1912),
 - *Lemniscomys barbarus* (Linnaeus, 1767) (2n = 54 : Matthey, 1954),
 - *Nannomys minutoides* (Smith, 1834) (2n = 34 : Matthey, 1966, 1967) ;
- subsahélienne :
 - *Myomys daltoni* (Thomas, 1892) (2n = 36 : Tranier et Gautun, 1979),
 - *Tatera guineae* (Thomas, 1910).

Les espèces strictement sahéliennes ont une limite méridionale de répartition :

- subsahélienne :
 - *Desmodilliscus braueri* (Wettstein, 1917),
 - *Taterillus petteri* (Gautun et al., 1985)

- (2n = 18-19 : Sicard *et al.*, 1988b),
 - *Gerbillus nigeriae* (Thomas et Hinton, 1920)
 (2n = 68-72 : Volobouev *et al.*, 1988).

Outre ces espèces climaciques, 7 espèces ubiquistes sont présentes du nord au sud du Burkina Faso :

- *Nanomys mattheyi* (2n = 36, Matthey, 1966, 1967) ;
- *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892) ;
- *Arvicanthis niloticus* (Demarest, 1822) ;
- *Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853)
 (2n = 38, NFA = 52-54 : Matthey, 1958) ;
- *Mastomys* cf. *natalensis* (Smith, 1842)
 (2n = 32, NFA = 44 : Duplantier, 1988) ;
- *Mastomys huberti* (Wroughton, 1908)
 (2n = 32, NFA = 52-54 : Duplantier, 1988) ;
- *Acomys* spp. nov. (spp. nov. 2n = 68, Gautun, 1980).

ESPÈCES SPÉCIALISTES ET ESPÈCES GÉNÉRALISTES

La figure 2B schématise la répartition des espèces ubiquistes et des espèces climaciques à Nazinga, à Ouagadougou et dans la région d'Oursi. Dans ces 3 régions, le type ubiquiste comporte 3 sous-types :

- celui des spécialistes des milieux humides (*M. huberti*) ;
- celui des spécialistes des milieux arides (*Acomys* spp. nov.) ;
- celui des généralistes (ensemble des autres espèces).

La stabilité latitudinale de la répartition des ubiquistes est limitée : en région sahélienne, les ubiquistes généralistes se rapprochent moins qu'en région soudanienne du pôle aride de l'axe d'aridité édaphique. Les espèces de type climacique de Nazinga comportent les 3 sous-types : spécialistes des milieux humides (*R. rattus*), spécialistes des milieux secs (*L. barbarus*) et généralistes (ensemble des autres espèces), mais, contrairement aux espèces ubiquistes, les espèces climaciques ne présentent plus que des spécialistes des milieux arides aux environs de Ouagadougou puis dans la région de la mare d'Oursi (*G. nigeriae*, *T. petteri*).

Métabolisme hydrique et aridité

Après injection aux rongeurs d'une dose connue d'eau tritiée (HTO) on estime, deux à quatre jours plus tard, le taux d'élimination d'HTO pour mesurer les vitesses de renouvellement de l'eau (VRE : moyennes des flux entrants et sortants d'eau) et l'équilibre hydrique (EH : différence entre les flux entrants et sortants d'eau). Ces paramètres s'expriment en ml.kg⁻¹.j⁻¹ ou en ml.kg⁰. 82.j⁻¹, mais leur signification physiologique apparaît mieux quand on les exprime en pourcentage de la réserve d'eau corporelle (REC).

ARIDITÉ CLIMATIQUE ET MÉTABOLISME HYDRIQUE

Les moyennes de VRE et EH (fig. 3) d'une dizaine d'espèces de rongeurs capturés à Nazinga et à Oursi sont comparées en conditions d'alimentation riche ou pauvre en eau (en sombre et en clair). Les types ubiquiste ou climacique et les sous-types généraliste ou spécialiste des milieux humides et spécialiste des milieux arides sont rappelés en légende:

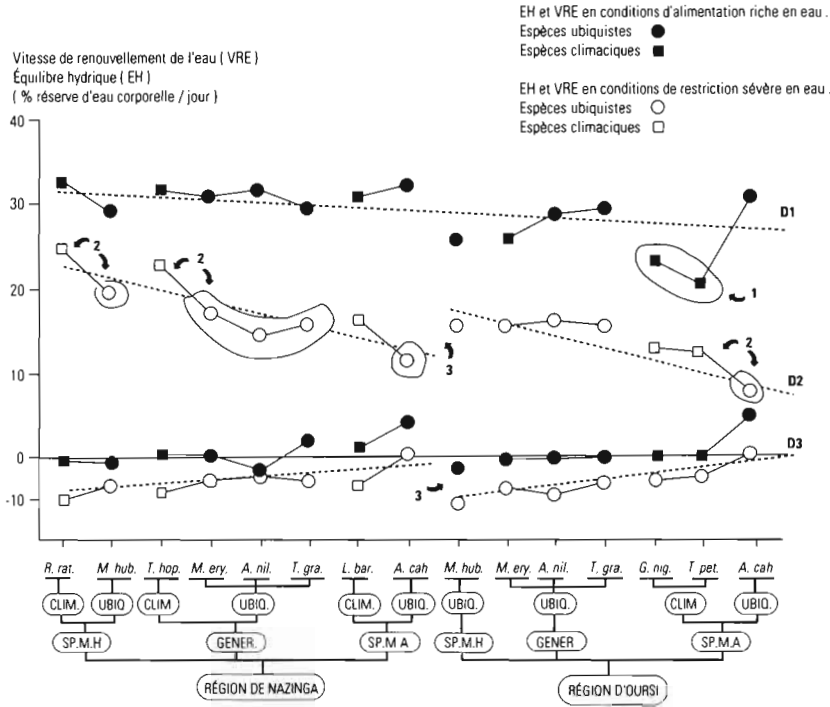


FIGURE 3. - Métabolisme hydrique des rongeurs et aridité climatique.

La privation d'eau entraîne chez toutes les espèces une diminution des VRE de 43 à 47 % selon l'origine des espèces, le record étant détenu par *Acomys* spp. nov. (75 %) à Oursi. La moyenne globale des VRE des espèces originaires de Nazinga est plus importante que celle des espèces originaires d'Oursi, ceci, en conditions d'alimentation riche (31 ± 0, 5 % REC contre 26 ± 0, 7 % REC ; n = 274 ; p < 0, 01) ou pauvre en eau (17, 7 ± 0, 3 % REC contre 13, 7 ± 0, 3 % REC ; n = 214 ; p < 0, 01), mais, dans le détail des espèces, les VRE des ubiquistes ne présentent pas de différence significative selon leur origine.

En condition d'alimentation riche en eau, aucune différence n'est observée entre les VRE d'une espèce à l'autre (fig. 3, droite D1) ; ceci, à l'exception de l'ensemble (*G. nigeriae*, *T. petteri*) par rapport aux autres espèces (22, 3 ± 1, 3 % REC contre 28, 3 ± 0, 3 % REC ; n = 239 ; p < 0, 01 ; flèche 1). Après restriction en eau, les VRE des spécialistes des milieux arides sont moins importantes que celles des généralistes, elles-mêmes moins importantes que celles des spécialistes des milieux humides (droites D2). Au sein d'un même sous-type (spécialiste ou généraliste), les VRE des ubiquistes sont moins importantes que celles des climaciques (flèche 2).

Les rongeurs sont en équilibre hydrique en condition d'alimentation riche en eau (*Acomys* spp. nov. présente même un bilan hydrique positif de 3 % REC). Après restriction sévère en eau, un déséquilibre hydrique négatif apparaît, décroissant des espèces spécialistes des milieux humides aux espèces généralistes puis aux espèces spécialistes des milieux secs (droites D3). La rupture des pentes des droites D2 et D3 montre la prévalence des conditions édaphiques sur les conditions climatiques (flèche 3).

ARIDITÉ ÉDAPHIQUE ET MÉTABOLISME HYDRIQUE

Les moyennes des paramètres VRE et EH (fig. 4A et B) de 18 groupes de populations de rongeurs sont calculées :

- selon le milieu d'origine (par ordre croissant d'aridité) :
 - cultures de contre-saison et cultures de sorgho (n° 1 et 2),
 - cultures en milieux secs (n° 3),
 - milieux parcourus argilo-gréseux (n° 4),
 - milieux parcourus sableux (n° 5),
 - milieux « naturels » rocheux (n° 6) ;
- selon les conditions de mesure :
 - alimentation riche en eau (traits épais),
 - alimentation pauvre en eau (traits fins),
 - saison sèche (pointillés),
 - saison pluvieuse (traits pleins),
 - saison fraîche (tiretés).

Comparaisons interspécifiques (en captivité)

Après restriction d'eau, les VRE sont plus faibles chez les populations des milieux arides (ensemble I) que chez les populations des milieux humides (ensemble II). Les conditions d'alimentation riche en eau ne permettent pas de mettre en évidence une telle influence de l'aridité édaphique sur les VRE ; dans ces conditions, *M. huberti*, spécialiste des milieux humides, se classe avec des populations qui vivent en milieu aride (groupe I') ; *Acomys* spp nov., spécialiste des milieux arides, se classe avec des populations qui occupent des milieux humides (groupe II').

Comparaisons intraspécifiques (dans la nature)

Les VRE sont moins importantes au pôle aride qu'au pôle humide de la répartition des espèces généralistes, ceci en conditions d'alimentation riche en eau (traits épais) ou pauvre en eau (traits fins).

Évolution saisonnière des moyennes des VRE

Les VRE de toutes les populations sont voisines en saison sèche (pointillés) et après restriction en eau (traits épais), sauf les VRE de *A. niloticus*, très élevées en saison sèche et plus importantes (groupe n° 3 et 4) que celles mesurées en alimentation riche en eau ($37,9 \pm 3$, 3 % REC contre $22,4 \pm 2$, 1 % REC ; $n = 24$; $p < 0,01$; ensembles ponctués). En saison pluvieuse, les VRE des spécialistes des milieux humides et des généralistes qui vivent au pôle humide de leur répartition, sont proches des VRE mesurées en condition d'alimentation riche en eau. Au contraire, chez les spécialistes des milieux arides (à l'exception de *Acomys* spp. nov.) et chez les généralistes qui occupent le pôle aride de leur répartition, les VRE sont plus importantes en saison pluvieuse qu'en condition d'alimentation riche en eau (ensembles ponctués). Tant au pôle aride qu'au pôle humide de la répartition de *A. niloticus* les moyennes des VRE ne diffèrent pas significativement en saison pluvieuse et en condition d'alimentation riche en eau. Enfin, les VRE mesurées au cours de la saison fraîche se situent, chez toutes les espèces, à l'intérieur des limites de ce paramètre mesurées en captivité.

Équilibre hydrique

À part *Acomys* spp. nov. et le groupe *M. erythroleucus* n° 6, toutes les populations sont en équilibre hydrique ($-2\% \text{ REC} < \text{EH} < +2\% \text{ REC}$) en condition d'alimentation

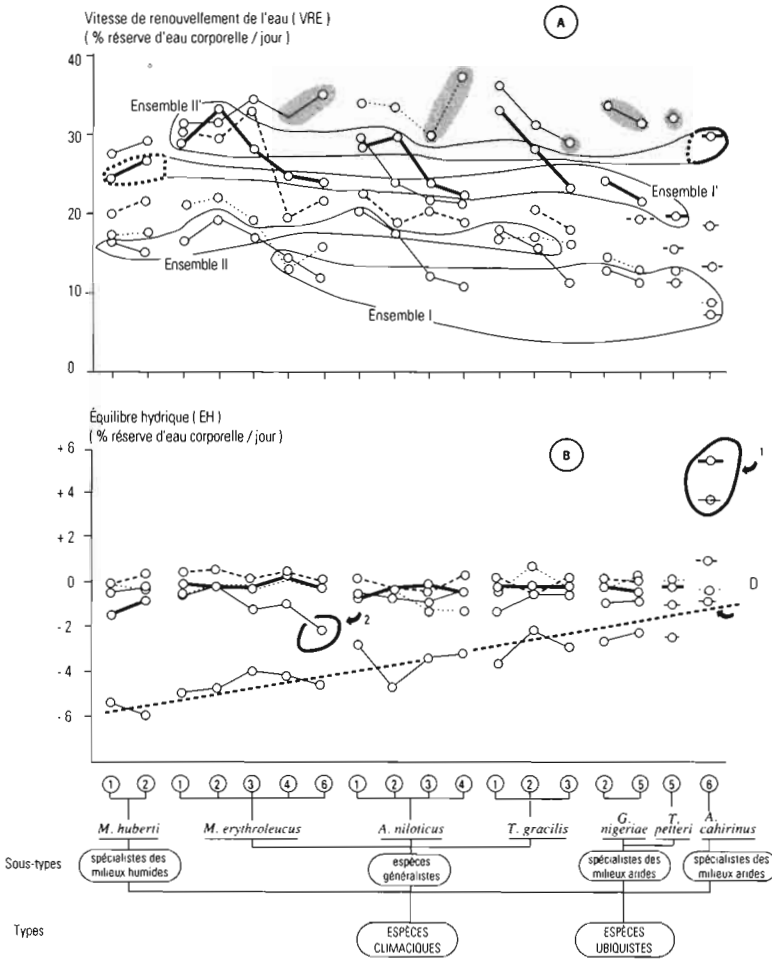


FIGURE 4. - Métabolisme hydrique des rongeurs et aridité édaphique. Les moyennes de VRE (a) et EH (b) de 18 groupes de populations de rongeurs de la région d'Oursi (cultures en milieux humides en contre-saison [n° 1] ou non [n° 2] ; cultures en milieu sec [n° 3] ; milieux peu anthropisés argileux, sableux, argilo-grésseux et rocheux [n° 4, 5 et 6]) sont comparées selon les conditions de captivité et d'alimentation riche ou pauvre en eau (—, —) et selon les conditions naturelles des saisons pluvieuse, fraîche et sèche (—, ---, ····). Les vitesses de renouvellement de l'eau (VRE) et l'équilibre hydrique quotidien (EH) des rongeurs sont calculés par espèce.

Les types (climacique et ubiquiste) et les sous-types (généraliste et spécialiste) sont indiqués en bas de figure dans chacune des deux régions étudiées : Nazinga et Oursi.

riche en eau et au cours des saisons sèche, pluvieuse ou fraîche. *Acomys* spp. nov. connaît un déséquilibre hydrique positif en condition d'alimentation riche en eau et en saison pluvieuse (+ 5, 5 % et + 3, 8 % ; flèche 1). *M. erythroleucus* n° 6 présente un déséquilibre hydrique (- 2, 4 % ; flèche 2) en saison sèche. En condition de restriction sévère en eau, un déséquilibre hydrique négatif est observé (- 6 % < EH < - 2 %), qui diminue en fonction de la tendance des espèces à occuper les milieux arides (droite D).

Reproduction et aridité

La figure 5A montre l'évolution de la position saisonnière des périodes de reproduction des principales espèces de rongeurs du climat soudano-guinéen au climat saharien. En climat soudano-guinéen, où il existe 2 saisons des pluies non aléatoires, *M. daltoni*, *L. striatus* et *T. hopkinsoni* présentent 2 ou 3 périodes annuelles de reproduction (GAUTUN, 1981). En climat soudanien, où il n'existe qu'une période pluvieuse non aléatoire, les rongeurs ne présentent plus qu'une période annuelle de reproduction ; la saison pluvieuse aléatoire des climats soudanien et sahélien ne modifie pas le nombre des périodes annuelles de reproduction, mais elle augmente la durée de la reproduction de certaines espèces de rongeurs ; elle n'est donc pas équivalente, du point de vue de son influence sur la reproduction des rongeurs, à la petite saison pluvieuse du climat soudano-guinéen.

Du climat soudano-guinéen au climat saharien, les positions relatives des périodes de reproduction et de la période pluvieuse se diversifient. Nous parlons de reproduction précoce, centrale ou tardive, selon que cette activité débute avant, pendant ou après la période pluvieuse non aléatoire la plus proche. En climat soudano-guinéen, les périodes de reproduction de *L. barbarus*, la deuxième période de reproduction de *M. daltoni* et la troisième période de reproduction de *T. hopkinsoni* sont de type central, alors que les premières périodes de reproduction de *M. daltoni* et de *T. hopkinsoni* ainsi que la deuxième période de reproduction de *T. hopkinsoni* sont de type tardif. En climat soudanien, la reproduction de la majorité des espèces, de type central, débute en saison pluvieuse et se prolonge pendant la saison fraîche, mais *A. niloticus* présente une reproduction tardive de la mi-saison fraîche à la mi-saison sèche. En climat sahélien, la reproduction de type précoce apparaît en fin de période d'estivation, avant la saison pluvieuse, et se prolonge jusqu'au début de la saison sèche l'année suivante (*G. nigeriae* et *T. petteri*). En climat saharien, le type de reproduction précoce (exemple de *G. gerbillus* d'après KLEIN *et al.*, 1975) est remplacé par le type opportuniste adapté à l'aléa de la pluviométrie.

Quant à l'influence de l'aridité édaphique sur les périodes de reproduction, remarquons que *M. erythroleucus* présente une reproduction plus avancée au pôle aride qu'au pôle humide de sa répartition (fig. 5B ; groupe n° 6). Enfin, la pluviométrie importante et précoce de l'année 1986 n'influence la reproduction que des 2 espèces qui ont pullulé. En 1986, la reproduction de *G. nigeriae* devient très précoce et durable, et la reproduction de *A. niloticus* devient continue.

DISCUSSION

Modification des peuplements en rongeurs et aridité

Les notions d'aridités climatique et édaphique nous permettent de définir des types d'espèces ubiquistes ou climacique, et des sous-types d'espèces généraliste ou spécialiste. L'aridité climatique entraîne une sélection des espèces climaciques spécialistes des milieux arides, alors que l'aridité édaphique provoque un retrait des milieux arides des ubiquistes généralistes. Il en résulte une diminution du nombre des espèces de rongeurs sur l'axe d'aridité climatique du climat subsoudanien (18 espèces) au climat sahélien (10 espèces) et une diminution du nombre des espèces de rongeurs sur l'axe d'aridité édaphique en région sahélienne. À Oursi, il existe 5 espèces de rongeurs au

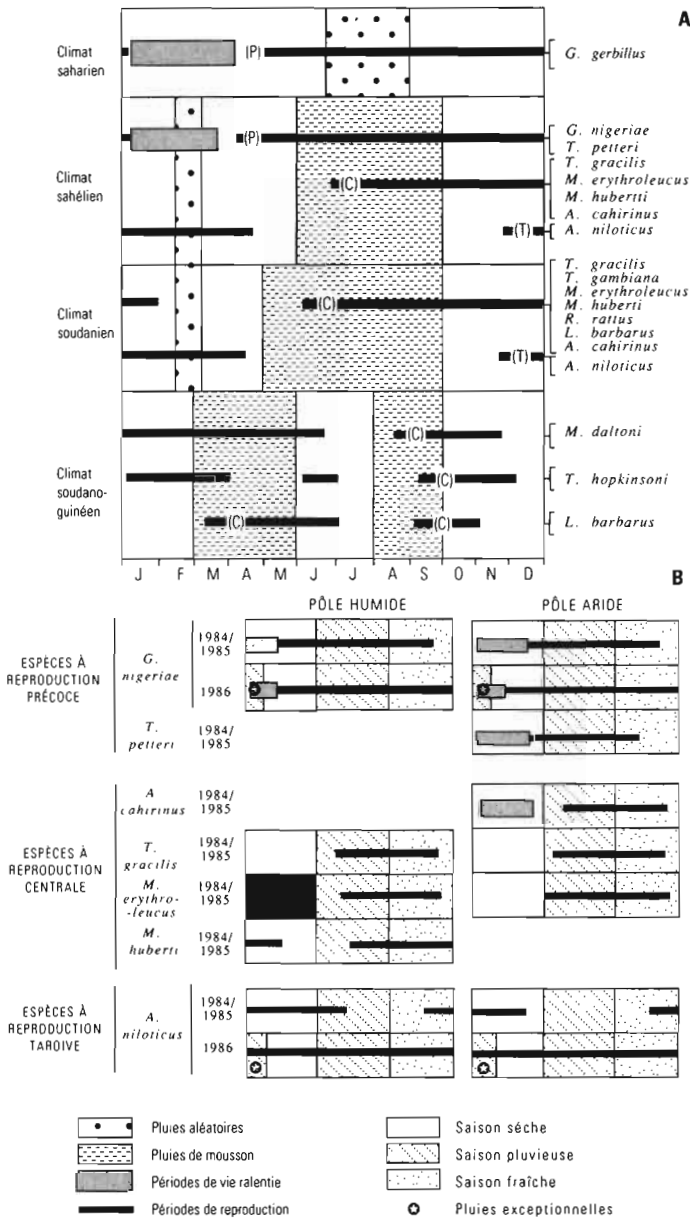


FIGURE 5. - *Reproduction et aridité. Présentation de l'évolution des types de reproduction précoce (P), centrale (C) et tardive (T) en fonction des climats, des effets de la pluviométrie et des conditions édaphique sur la reproduction.*

pôle humide et 1 à 2 espèces au pôle aride, alors qu'à Nazinga, le nombre d'espèces est identique aux 2 pôles ; les espèces adaptées à l'aridité n'occupent probablement pas les milieux humides pour des raisons de compétition. Retenons que la diminution du nombre des espèces observée sur l'axe d'aridité édaphique est une fonction croissante de l'aridité climatique.

Mobilité des rongeurs et aridité

En région sahélienne, nous avons montré à Oursi, que, à l'exception de *Acomys* spp. nov. qui possède de petits domaines vitaux en raison de son insularité, les mâles des espèces spécialistes des milieux arides et des populations des espèces généralistes qui vivent au pôle aride de leur répartition ont les domaines vitaux les plus importants et les plus mobiles : la mobilité des rongeurs est donc une fonction croissante de l'aridité.

HUBERT *et al.* (1981) et POULET *et al.* (1981) montrent, respectivement à Bandia et à Fété-Olé, au Sénégal, qu'un supplément alimentaire, en favorisant la sédentarisation des animaux, entraîne une diminution de la taille et des déplacements des domaines vitaux. La mobilité des rongeurs étant, *a priori*, fonction des ressources disponibles, ces résultats permettent d'émettre l'hypothèse que l'augmentation des domaines vitaux observée en région sahélienne résulte d'une raréfaction des ressources disponibles. Pourtant, les rongeurs sahéliens des milieux arides sont essentiellement granivores, et les disponibilités en graines enfouies sont très importantes dans les milieux étudiés (ces graines conservent d'ailleurs longtemps leur pouvoir germinatif) ; de plus, ces espèces accumulent d'énormes réserves, aussi, la raréfaction des disponibilités alimentaires n'explique pas à elle seule l'augmentation de la taille des domaines vitaux. Le suivi écophysologique des populations de rongeurs de la région d'Oursi montre, dans les milieux arides étudiés, qu'il existe des microfoyers isolés de femelles, que visitent des mâles dont l'extrême mobilité permet d'assurer le brassage génétique. Cette répartition semble permettre de localiser la reproduction dans des zones favorables (creux interdunaires à recouvrement herbacé partiel). Si l'on tient compte du fait que l'amplitude des variations saisonnières d'abondance des rongeurs est plus marquée dans les milieux élevés arides que dans les milieux bas humides (*G. nigeriae* détient le record régional des extrema saisonniers d'abondance en milieu dunaire : 0-164 ind.ha⁻¹), le type de répartition des ressources alimentaires dans les milieux arides de la zone sahélienne se traduit par des concentrations saisonnières temporaires et monospécifiques en rongeurs sont le siège d'une très forte compétition intraspécifique. La répartition et l'écologie des rongeurs désertiques ont été très étudiées ; citons les travaux de PETER (1961), pour les déserts de la région paléartique, et ceux de GRENOT et SERRANO (1979, 1982), dans le désert de Chihuahua au Mexique. Ces derniers auteurs montrent finalement que «la taille des domaines vitaux dépend du mode d'exploitation du milieu en rapport avec la compétition et les ressources disponibles». Cette augmentation du domaine vital suppose des capacités locomotrices élevées ; Peter a obtenu des distances de recapture qui vont jusqu'à 3 800 m (chez *Meriones crassus*, dans le Sahara, en 1969). Elle suppose également un sens de l'orientation et une mémoire des lieux développés (PETER, 1987). Si, malgré la diminution observée du nombre des espèces dans les milieux arides, la raréfaction des disponibilités alimentaires impose une augmentation de la taille des domaines vitaux des rongeurs, c'est bien que la compétition

interspécifique augmente avec l'aridité. En résumé, le nombre des espèces diminue avec l'aridité, mais la répartition ou la raréfaction des ressources énergétiques est telle que l'on observe finalement une augmentation des compétitions, intraspécifique en milieu sahélien, interspécifique en milieu saharien.

Aridité et métabolisme hydrique des rongeurs

INFLUENCES D'ORDRE QUANTITATIF

Une restriction en eau entraîne un effondrement des VRE de 43 % ou de 47 %, selon l'origine des espèces à Nazinga ou à Oursi. Les VRE des généralistes (mesurées en conditions d'alimentation riche ou pauvre en eau) sont moins importantes dans les milieux arides que dans les milieux humides ; Ces résultats sont en accord avec ceux de RICHEMOND *et al.* (1960, 1962), ROUFFIGNAC et MOREL (1965), MAIGA (1984) et ZNARI (1985).

BRADSHAW *et al.* (1976) montrent que les VRE de *Meriones shawi*, une espèce non désertique, sont de l'ordre de 31 % REC et de 10 % REC, selon les conditions d'alimentation riche ou pauvre en eau : la restriction hydrique entraîne donc une chute de 66 % des VRE de cette espèce, comparable à celle de *Acomys* spp. nov. (75 %). Nous avons montré (SICARD *et al.*, 1985) que la réduction des flux entrants est compensée par une augmentation de la consommation alimentaire (*Mus musculus domesticus*) ou correspond à une réduction efficace des pertes d'eau (*Mus spretus*). Le déficit hydrique observé après privation en eau indique que la réduction des flux entrants (eau de boisson, eau d'hydratation des aliments et eau métabolique) n'est pas suivie d'une réduction équivalente des flux sortants (urine, fèces et évaporation pulmo-cutanée).

Le mode de vie terricole des rongeurs en atmosphère saturée en eau permet de limiter leur évaporation pulmo-cutanée (PETTER *et al.*, 1984) ; de plus, les espèces désertiques ont un pouvoir de concentration urinaire très élevé : SCHMIDT-NIELSEN et SCHMIDT-NIELSEN (1961) ont montré que la pression osmotique du rat-kangourou est voisine de 5 000 mOsmoles.l⁻¹. WEISSER *et al.* (1970), KAISLING *et al.* (1975), BANKIR *et al.* (1979), JAMISON et ROUFFIGNAC (1979) et ROUFFIGNAC *et al.* (1969, 1973, 1981) ont également montré que le développement, l'organisation et la vascularisation de la zone médullaire des reins sont les supports anatomiques et physiologiques des capacités de concentration urinaire de *Psammomys*, des *Meriones*, du chinchilla et dans une moindre mesure du goundi. Si les différences inter- et intraspécifiques des VRE apparaissent mieux en condition de manque d'eau qu'en condition d'alimentation riche en eau, c'est justement que la restriction hydrique met en jeu l'aptitude des espèces à limiter leurs pertes d'eau. La réduction des disponibilités en eau met en évidence les adaptations des espèces à l'aridité car la réduction des flux entrants qui en découle, induit un déséquilibre hydrique négatif inversement proportionnel à l'aptitude des espèces à réduire leurs pertes d'eau ; aptitude qui repose sur des adaptations comportementales (vie nocturne et terricole), anatomiques et physiologiques (fonction rénale).

Les VRE des rongeurs (HOLLEMAN et DIETERICH, 1973), et plus généralement des marsupiaux et des euthériens (NICOL, 1978), sont plus importantes quand il s'agit d'espèces propres à des régions humides que lorsqu'il s'agit d'espèces de régions arides. Les résultats (*cf. supra*) montrent, de même, que les VRE des rongeurs sont globalement plus importantes à Nazinga qu'à Oursi. Il ne s'agit pas d'une influence directe de l'aridité climatique sur les VRE car les différences intraspécifiques entre les VRE des ubiquistes de Nazinga et ceux d'Oursi ne sont pas significatives ; Il s'agit plutôt d'une influence indirecte de l'aridité climatique sur les VRE par l'intermédiaire de son

influence sur la composition en espèces des peuplements de rongeurs : les spécialistes des milieux arides sont plus nombreux à Oursi qu'à Nazinga. Les comparaisons interspécifiques au sein d'un même sous-type (segments continus, fig. 3) montrent que les VRE des espèces climaciques sont plus élevées que celles des espèces ubiquistes. Dans la plupart des cas, les différences entre les sous-types sont inférieures ou égales aux différences entre les types (incidence de l'aridité édaphique). Quelles que soient les conditions de disponibilité en eau, les comparaisons intraspécifiques des VRE aux pôles humide et aride de répartition des ubiquistes montrent bien l'incidence de l'aridité édaphique sur la diminution des VRE. Notons que les résultats (*cf. supra*) ne sont pas aussi démonstratifs : les *maxima* et les *minima* des déséquilibres hydriques n'étant pas systématiquement observés aux pôles humide et aride d'une même espèce ubiquiste.

INFLUENCES D'ORDRE QUALITATIF

Les VRE de *M. shawi*, mesurées dans une zone relativement humide du Sud tunisien par BRADSHAW *et al.* (1976), ont des valeurs intermédiaires entre celles mesurées en laboratoire en régime alimentaire riche ou pauvre en eau (10 % REC < 19 % REC < 31 % REC). La plupart des auteurs qui ont travaillé sur le terrain (MULLEN, 1970 ; LACHIVER *et al.*, 1978 ; GRENOT et SERRANO, 1979, 1982) obtiennent, dans ce cas, des VRE plus importantes qu'en condition d'alimentation riche en eau au laboratoire. Nous pensons que, si les conditions d'alimentation riche et pauvre en eau sont respectivement équivalentes à des situations favorables et défavorables (hypothèse confirmée par l'analyse des déséquilibres hydriques, *cf. supra*), alors les VRE mesurées sous ces conditions ont valeur de limites de régulation homéostasique qui offrent un cadre d'analyse des variations saisonnières des VRE mesurées *in natura*. En général (à l'exception de *A. niloticus* et de *Acomys* spp. nov.), les VRE des spécialistes des milieux humides et des populations au pôle humide des généralistes montrent une évolution saisonnière cohérente par rapport aux similitudes entre conditions de terrain et celles de laboratoire. Les VRE mesurées en saison sèche (pluvieuse) se rapprochent respectivement des valeurs obtenues en conditions d'alimentation pauvre (riche) en eau, et les VRE mesurées en saison fraîche ont des valeurs intermédiaires ; de plus, les VRE des spécialistes des milieux arides et des populations du pôle aride des généralistes présentent des valeurs « hors limite » en saison pluvieuse. Au contraire, les VRE de *A. niloticus*, mesurées en saison sèche, sont proches des VRE mesurées en condition d'alimentation riche en eau chez les populations des milieux humides (n° 1, 2 et 3), voire elles dépassent largement ces dernières chez les populations des milieux arides (n° 4) ; en saison sèche, les VRE de *A. niloticus* sont « équivalentes » aux VRE mesurées en saison pluvieuse chez les autres espèces généralistes. Quant aux VRE de *Acomys* spp. nov., elles ne présentent aucune valeur saisonnière hors limite. Il existe donc une saison (saison sèche chez *A. niloticus*, saison pluvieuse chez les autres espèces) pendant laquelle les VRE des spécialistes des milieux arides et des populations du pôle aride des généralistes dépassent largement les valeurs mesurées en captivité en condition d'alimentation riche en eau.

Selon MAC MILLEN et CHRISTOPHER (1975), les VRE de *Perognathus fallax* et de *Dipodomys merriami* sont maximales pendant la saison chaude et minimales pendant la saison froide (28 % contre 18 % REC). Selon MORRIS et BRADSHAW (1980), les plus faibles VRE de *Pseudomys albocinereus* sont mesurées dans les milieux, ou durant les saisons, où les disponibilités en eau sont minimales, alors que les VRE les plus fortes sont mesurées dans les milieux, ou durant les saisons, où elles sont maximales. Plus généralement, GRENOT et SERRANO (1979), dans le désert de Chihuahua, montrent que les VRE sont fonction de la taille, du caractère nocturne ou diurne des espèces, mais

surtout des régimes alimentaires : *Dipodomys nelsoni*, *Dipodomys merriami* et *Perognathus penicillatus*, granivores nocturnes, ont des VRE qui varient de 78 à 117 ml.kg⁻¹.j⁻¹, alors que *Neotoma albigula* et *Spermophilus spilosoma*, herbivores spécialistes comparables aux *Psammomys* du Sahara et granivores/insectivores, présentent des VRE de 138-235 ml.kg⁻¹.j⁻¹. Cependant, les variations saisonnières de la teneur en eau des aliments ne sont pas les seules différences qui distinguent les conditions de terrain et celles de laboratoire. Si les conditions de captivité sont bien supportées par les rongeurs, ils peuvent rester pendant leur temps de captivité dans un état voisin du repos et, à conditions équivalentes d'alimentation, les différences observées entre les VRE de terrain et celles de laboratoire traduisent l'importance des dépenses énergétiques liées à l'activité locomotrice des rongeurs. Considérant le fait que les VRE saisonnières hors limites sont souvent plus élevées chez les mâles que chez les femelles (qui ont pourtant le même régime alimentaire), considérant également le fait que les mâles des populations du pôle aride des généralistes ont des VRE moins importantes que les femelles (SICARD, 1991), nous pouvons penser qu'une adaptation métabolique, particulièrement nette chez les mâles des populations des milieux arides, potentialise leur aptitude à la mobilité.

Aridité et période de vie ralentie

Les spécialistes climatiques (*G. nigeriae* et *T. petteri*) et ubiquistes (*Acomys* spp. nov.) des milieux arides ont une période de vie ralentie de la mi-saison fraîche à la mi-saison sèche :

- la période de vie ralentie de *Acomys* spp. nov. est la plus importante. Ce rongeur, insectivore temporaire ne fait aucune réserve et présente, avant sa vie ralentie, un fort déséquilibre hydrique positif (+ 6 % REC), de même qu'un gain pondéral (18 %) important ;

- la forme de vie ralentie de *G. nigeriae* est moins prononcée (des sorties du terrier sont suspectées). Cette espèce granivore constitue d'énormes réserves de *Cenchrus biflorus*, dans les nombreux diverticules de son terrier, et ne présente qu'un faible déséquilibre hydrique positif (+ 3 % REC) non accompagné de gain de poids avant sa vie ralentie. Selon PETTER et TRANIER (*comm. pers.*), *Gerbillus gerbillus* présente des périodes de torpeur comparables dans le Ténééré ;

- la torpeur observée chez *T. petteri* ressemble aux descriptions de BARTHOLOMEW et MAC MULLEN (1961), HUDSON et BARTHOLOMEW (1964), CHEW *et al.* (1965), MAC MULLEN (1965), sur *Peromyscus eremicus* et sur *Microdipodops pallidus*, avec des chutes de la température corporelle et du métabolisme de base. Cette espèce granivore fait peu de réserves et présente un déséquilibre hydrique négatif avant sa vie ralentie.

Il existe donc :

- une relation directe entre la nécessité de faire des réserves et l'importance de la vie ralentie ;

- une relation inverse entre la nécessité de faire des réserves de graines et la possibilité de faire des réserves de graisse corporelle ;

- une implication croissante des performances du métabolisme hydrique au déroulement de la période de vie ralentie de ces espèces en fonction de l'aridité édaphique.

Aridité et reproduction

INFLUENCES D'ORDRE QUANTITATIF

Exception faite de *Peromyscus leucopus* (BENDEL, 1959) et de *Rhabdomys pumilio* (CHRISTIAN, 1979), un rôle positif de l'eau sur la fécondité des femelles et sur la durée de la reproduction est en général démontré ; c'est le cas de *M. erythroleucus* (Hubert, 1977), *G. gerbillus* (Klein et al. 1975), *T. gracilis* (Poulet, 1982), *G. paeba* et *Rhabdomys pumilio* (Christian, 1979). À Oursi, la pluviométrie importante et précoce de l'année 1986 n'augmente la durée de la reproduction que des 2 espèces qui ont alors pullulé : *G. nigeriae* et *A. niloticus*. L'analyse fine des résultats de piégeage permet de comprendre le manque d'effet de cette pluviométrie exceptionnelle sur la reproduction des autres espèces. En effet, dans les milieux anthropisés où vit *M. huberti*, les conditions d'aridité sont relativement indépendantes des facteurs climatiques ; l'importante pluviométrie de 1986 était cependant insuffisante pour permettre à *Acomys* spp. nov. de « briser » les barrières d'insularité des inselbergs granitiques ; *T. gracilis* et *M. erythroleucus* d'une part, *T. petteri* d'autre part, ont subi en 1986 la compétition de *A. niloticus* et de *G. nigeriae*, espèces à reproduction plus précoce. Notons cependant que, dans les incisions amont de la couverture (SAMT), aucun allongement de la reproduction de *M. erythroleucus* n'a été observé. L'influence positive de la pluviométrie sur la durée de la reproduction est donc surtout perceptible dans les milieux arides ou chez les espèces qui ont une reproduction située en dehors de la période pluvieuse (groupes d'espèces à cycles de reproduction précoce et tardif), c'est-à-dire quand la compétition interspécifique est la plus faible.

INFLUENCES D'ORDRE QUALITATIF

Rappelons qu'aux latitudes de notre étude, le nombre de périodes annuelles de reproduction est fonction du nombre de périodes pluvieuses non aléatoires ; les reproductions de type central et tardif du climat soudanien se maintiennent, mais les reproductions précoces dominant en climat sahélien ; en climat saharien, elles sont remplacées par des reproductions de type « opportuniste ». Comme dans le cas des VRE, cette incidence de l'aridité climatique sur la précocité de la reproduction est indirecte (les ubiquistes ont le même type de reproduction en climats soudanien et sahélien) ; elle résulte de la modification de la composition des peuplements en rongeurs sur l'axe d'aridité climatique. En revanche, la reproduction précoce de *M. erythroleucus* dans les incisions arides de la couverture montre une influence directe de l'aridité édaphique sur cette activité.

L'influence de l'aridité sur la précocité de la reproduction pose le problème du déterminisme du déclenchement de cette activité. Si, chez les mammifères des régions tempérées, le photopériodisme est considéré comme le facteur déterminant dans la régulation des cycles annuels de reproduction (revue bibliographique in : ASSENMACHER et BOISSIN, 1986 ; BOISSIN et CANGUILHEM, 1988) son rôle, au contraire, n'est pas souvent envisagé chez les espèces des régions tropicales. Seuls, KLEIN (1975) et KHAMMAR (1986) attribuent à la photopériode une importance certaine dans le déclenchement de

la reproduction de *G. gerbillus* et de *Psammomys obesus* en région saharienne. La mise en évidence d'une photo-gonado-sensibilité chez la plupart des espèces étudiées (SICARD *et al.*, 1991) nous a permis de montrer que la faible amplitude des variations annuelles de la photopériode est compensée par une augmentation de la photosensibilité des espèces étudiées. Des analyses en cours cherchent à préciser les rôles effectifs de la photopériode et de la période pluvieuse dans le déclenchement de la reproduction des rongeurs sahéliens.

En résumé :

- chez les espèces à reproduction centrale, le rôle de la photopériode est synergique du rôle du thermo-pluvio-périodisme ; on peut alors penser (BEATLEY, 1969 ; FRENCH *et al.*, 1974 ; REICHMAN et VAN DE GRAAFF, 1975 ; BEATLEY, 1976) que l'effet de l'eau sur le déclenchement de la reproduction passe par les variations de la teneur en eau des aliments consommés en saison pluvieuse (REYNOLDS, 1958 ; MC CULLOCH et INGLIS, 1961 ; BRADLEY et MAUER, 1971 ; GAUTUN, 1972a et b ; SOHOLT, 1978), ou par des substances spécifiques contenues dans les plantes en germination chez *Microtus montanus* (NÉGUS et BERGER, 1977 ; NÉGUS *et al.*, 1977) ;

- chez les espèces à reproduction tardive, la reproduction intervient hors des périodes d'inhibition photopériodique ;

- chez les espèces du groupe précoce, l'action activatrice de la photopériode est permanente toute l'année, en dehors des périodes d'estivation ; la reproduction intervient systématiquement en dehors des périodes d'estivation qui s'achèvent avant la saison pluvieuse en climat sahélien (type précoce au sens strict) ou après les pluies aléatoires en climat désertique (type opportuniste). Tout au long de l'axe d'aridité climatique, le rôle synchroniseur du thermo-photo-périodisme se substitue au rôle synchroniseur du pluviopériodisme.

Notion d'aridité

LES CRITÈRES DE L'ARIDITÉ CLIMATIQUE ET ÉDAPHIQUE

L'aridité résulte tout d'abord des conditions climatiques, «elle apparaît comme un aspect du climat mondial, et dépend de certaines particularités de la circulation atmosphérique générale» (HARE, 1961).

De nombreux auteurs ont utilisé les caractéristiques saisonnières de l'intensité et de la variabilité des facteurs physiques majeurs de l'environnement, eau, chaleur et éclaircissement, pour définir des indices climatiques à l'échelle régionale. Un rôle essentiel est généralement attribué aux facteurs eau et chaleur (EMBERGER, 1952 ; MC GINNIES, 1979) ; une recherche de plus en plus poussée tend à caractériser la variabilité des phénomènes climatiques de la zone aride (FLORET et PONTANIER, 1982). Cette distinction entre aspects quantitatifs (photo-thermo-pluviométrie) et aspects qualitatifs (photo-thermo-pluviopériodisme) des facteurs climatiques est essentielle pour la compréhension des adaptations biologiques à l'aridité, aussi avons-nous distingué :

- d'une part les gradients décroissants de l'intensité et de la durée de la période pluvieuse, opposés aux gradients croissants des moyennes annuelles des températures et de l'ensoleillement ;

- d'autre part le gradient décroissant de l'amplitude et la reproductibilité des variations annuelles de la pluviométrie (pluviopériodisme), opposé au gradient croissant de l'amplitude et de la reproductibilité des variations annuelles des températures et de l'éclaircissement (thermo-photo-périodisme).

Bon nombre de facteurs tampons s'interposent entre le climat régional et l'aridité édaphique finalement perçue par les rongeurs. En effet, à l'échelle locale, la production primaire dépend de la redistribution de l'eau en fonction des unités de paysage, des types de végétation et de sol, et des types d'activité humaine (STEWART, 1968 ; FLORET et PONTANIER, 1978), mais l'aridité perçue par les rongeurs va dépendre des variations saisonnières de la creusabilité, des organisations superficielles du sol et des réserves alimentaires. Nous retiendrons que le choix de critères pertinents de l'aridité édaphique dépend des êtres vivants étudiés (animaux, végétaux) et particulièrement de leur taille et de leurs caractéristiques biologiques spécifiques.

NIVEAUX DE PERCEPTION DES INFLUENCES DE L'ARIDITÉ

Les différences entre les influences des composantes climatiques et édaphiques de l'aridité sur la composition des peuplements en rongeurs et sur les fonctions biologiques étudiées sont résumées dans la figure 6. Les VRE et la position saisonnière des périodes de reproduction des ubiquistes sont suffisamment spécifiques pour qu'une mise en évidence de l'influence de l'aridité climatique ne soit pas possible à partir des différences intraspécifiques qu'elles présentent d'une région à l'autre (crochet 1). Seules, les comparaisons interspécifiques des espèces climaciques permettent cette mise en évidence (crochet 2). Les différences intraspécifiques entre les VRE et les périodes de reproduction des populations « polaires » des ubiquistes généralistes permettent, en revanche, de mettre en évidence les influences de l'aridité édaphique (crochet 3).

Les influences de l'aridité climatique sur les VRE et sur la reproduction des rongeurs ne sont caractérisables que par des comparaisons interspécifiques car elles montrent le résultat d'une évolution. Les influences de l'aridité édaphique sur les VRE et sur la reproduction des rongeurs peuvent être caractérisées à partir de comparaisons intraspécifiques car elles montrent les étapes d'une adaptation.

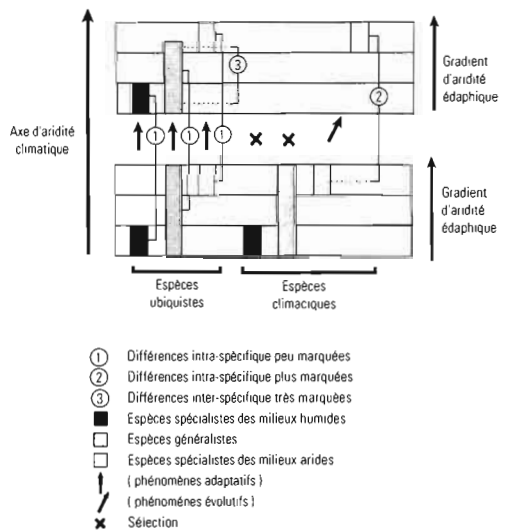


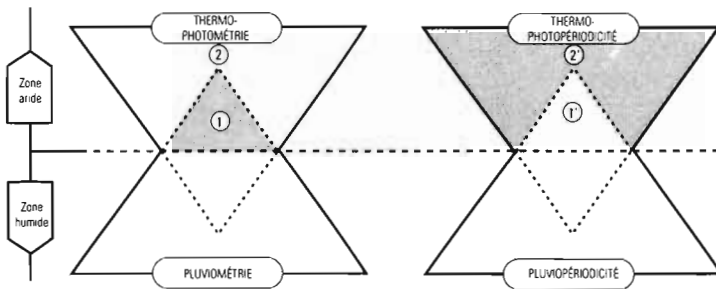
FIGURE 6

INFLUENCES QUANTITATIVES ET QUALITATIVES DE L'ARIDITÉ

L'aridité exerce une influence quantitative sur la diminution des VRE et sur l'augmentation de l'intensité-durée de la reproduction des rongeurs, mais elle exerce aussi une influence qualitative sur le calendrier des événements clés de la dynamique des populations de rongeurs : déclenchement des périodes de vie ralentie, des pics saisonniers de mobilité et des périodes de reproduction.

L'action quantitative (facilitante/limitante) de l'aridité sur le métabolisme et sur la reproduction des rongeurs s'exerce à travers les caractéristiques de la pluvio-thermophotométrie, alors que l'action qualitative (synchronisatrice) de l'aridité sur ces fonctions biologiques s'exerce à travers les caractéristiques de la pluvio-thermo-photopériodicité. En effet, les facteurs climatiques « se disputent » un rôle synchroniseur sur l'axe d'aridité climatique en fonction de leur fiabilité (variation annuelle reproductible), perceptibilité (variation annuelle « de grande » amplitude) et de leur généralité (étendue géographique de définition).

La pluviométrie et le pluviopériodisme diminuent sur l'axe d'aridité climatique alors que la thermo-photométrie et le thermo-photopériodisme augmentent. On comprend donc pourquoi le rôle synchroniseur du thermo-photopériodisme se substitue au rôle synchroniseur du pluviopériodisme sur cet axe. De même, la diminution de la pluviométrie sur l'axe d'aridité rend ce facteur limitant, alors que l'augmentation de la thermo-photométrie ne risque pas de devenir limitante chez les rongeurs qui, du fait de leur mode de vie nocturne et terricole, peuvent réguler eux-mêmes les quantités de chaleur et d'éclairement reçus. Les adaptations du métabolisme hydrique et de la reproduction des rongeurs à l'aridité correspondent, sur le plan quantitatif, à une adaptation à la rareté des ressources trophiques et, sur le plan qualitatif, à l'acquisition d'une thermo-photosensibilité qui complète la sensibilité au pluviopériodisme observée aux basses latitudes. L'aridité considérée aux échelles climatique et édaphique nous fournit un modèle d'étude des phénomènes d'évolution et d'adaptation des fonctions biologiques aux facteurs de l'environnement.



- (1) : La pluviométrie devient (par manque) le principal facteur quantitatif limitant.
 (2) : La thermo-photométrie ne devient pas (par excès) un facteur limitant essentiel chez les rongeurs du fait de leur vie terricole et nocturne.
 (1') : La pluviopériodicité trop aléatoire voit son rôle synchroniseur diminuer.
 (2') : La thermo-photopériodicité devient le principal synchroniseur

FIGURE 7

BIBLIOGRAPHIE

- ASSENMACHER (I.) et BOISSIN (J.), 1986. - Endocrine regulations as adaptative mechanisms to the environment. Éditions du CNRS, Paris, 522 p.
- BANKIR (L.), KAISLING (B.), ROUFFIGNAC (C.) et KRIZ (W.), 1979. - The vascular organisation of the kidney of *Psammomys obesus*. *Anat. Embryol.*, 155 : 149-160.
- BARTHOLOMEW (G. A.) et MAC MULLEN (R. E.), 1961. - Oxygen consumption, estivation and hibernation in the Kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus*. *Physiol. Zool.*, 34 : 177-183.
- BEATLEY (J. C.), 1969. - Dependence of desert Rodents on winter annuals and precipitation. *Ecology*, 50 : 721-724.
- BEATLEY (J. C.), 1976. - Rainfall and fluctuating plant populations in relation to distributions and numbers of desert Rodents, in Southern Nevada. *Oecologia*, 24 : 21-22.
- BENDEL (J. F.), 1959. - Food as a control of a population of white footed mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fisher). *Can. J. Zool.*, 37 : 173-209.
- BOISSIN (J.) et CANGUILHEM (B.), 1988. - Les rythmes circannuels chez les Mammifères. *Arch. Int. Physiol. Bioch.*, 96 : 289-343.
- BRADLEY (W. G.) et MAUER (R. A.), 1971. - Reproduction and food habits of Merriam's Kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. *J. Mammal.*, 52 : 497-507.
- BRADSHAW (S. D.), CHENITI (T.) et LACHIVER (F.), 1976. - Taux de renouvellement de l'eau et balance hydrique chez deux Rongeurs désertiques, *Meriones shawi* et *Meriones libicus* étudiés dans leur environnement naturel en Tunisie. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 282 : 481-484.
- CHEVALLIER (P.), CLAUDE (J.), POUYAUD (B.) et BERNARD (A.), 1985. - Hydrologie de la mare d'Oursi (Burkina Faso). Pluies en crues au sahel. *Trav. et doc. ORSTOM*, n° 190, 251 p.
- CHEW (R. M.), LINDBERG (R. G.) et HAYDEN (P.), 1965. - Circadian rhythm of metabolic rate in pocket mice. *J. Mammal.* 46 : 477-494.
- CHRISTIAN (D. P.), 1979. - Comparative demography of three namib desert Rodents : responses to the provision to the supplementary water. *J. Mammal.* 60 (4) : 679-690.
- DAGET (Ph.), 1977. - Le climat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio*, 34 (2) : 87-103.
- DUPLANTIER (J. M.), 1988. - Biologie évolutive de populations du genre *Mastomys* (Rongeur, Muridé) au Sénégal. Thèse de doc. d'État. USTL, 215 p.
- EMBERGER (L.), 1952. - Sur le quotient pluviothermique. *CR Acad. Sc. Fran.*, 234 : 2508-2510.
- FLORET (C.) et PONTANIER (R.), 1978. - Étude des relations climat sol végétation de quelques formations végétales naturelles du Sud tunisien (production, bilan hydrique des sols). Inst. Reg. Arides, Médenine, Dir. res. eau et sols, Tunis ; CNRS/Cepe, Montpellier ; ORSTOM, Paris, 196 p.
- FLORET (C.) et PONTANIER (R.), 1982. - L'aridité en Tunisie présaharienne (Climat, sol, végétation et aménagement). ORSTOM, Paris. 467 p.
- FRENCH (N. R.), MAZA (B. G.), HILL (H. O.), ASCHWANDEN (A. P.) et KAAZ (H. W.), 1974. - A population study of irradiated desert Rodents. *Ecol. Monograph.*, 44 : 45-72.
- GAUTUN (J. C.), 1972a. - Périodicité de la reproduction de quelques Rongeurs d'une savane préforestière du centre de la Côte-d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 29 : 265-287.
- GAUTUN (J. C.), 1972b. - Note sur la durée de gestation de *Lemniscomys striatus* en Côte-d'Ivoire. *Mammalia*, 36 : 309-310.
- GAUTUN (J. C.), 1980. - Captures d'*Acomys* spp. dans le sud de la Haute-Volta (Banfora : 10° 38' N, 4° 45' O). *Mammalia*, 44 : 591-592.
- GAUTUN (J.C.), 1981. - Écologie des Rongeurs de savane en moyenne Côte-d'Ivoire. Thèse doct. ès sciences, Paris-IV, 294 p.

- GRENOT (C.) et SERRANO (V.), 1979. - Vitesses de renouvellement de l'eau chez cinq espèces de Rongeurs sympatriques, étudiés à la saison sèche dans leur milieu naturel (Désert de Chihuahua, Mexique). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 288, sér. D : 1227-1230.
- GRENOT (C.) et SERRANO (V.), 1982. - Distribution spatiale et structure des communautés de petits vertébrés du désert de Chihuahua. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 58 : 159-191.
- GROUZIS (M.), 1988. - Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (mare d'Oursi, Burkina Faso). Thèse de doctorat d'État ès sciences, université de Paris-Sud. *Études et thèses*, ORSTOM, Paris, 336 p.
- GUINKO (S.), 1984. - Végétation de la Haute-Volta. Thèse doct. ès sciences. Univ. Bordeaux-III. 2 tomes, 394 p.
- HARE (K.F.), 1961. - Les causes de l'existence d'une zone aride. Histoire de l'utilisation des terres des régions arides. Unesco Paris, *Rech. Zone Aride XVII* : 27-33.
- HOLLEMAN (D. F.) et DIETERICH (R.), 1973. - Body water content and turnover in several species of Rodents as evaluated by the tritiated water method. *J. Mammal.*, 54 : 456-465.
- HUBERT (B.), 1977. - Écologie des populations de Rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *La Terre et la Vie*, 31 : 33-100.
- HUBERT (B.), COUTURIER (G.), POULET (A. R.) et ADAMS (F.), 1981. - Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de Rongeurs du Sénégal. I : le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. *La Terre et la Vie*, 35 : 73-95.
- HUDSON (J. W.) et BARTHOLOMEW (G. A.), 1964. - Terrestrial animals in dry heat : Estivators. Handbook of physiology. Section 4 : Adaptations to the environment (Ed. Dill D.B.) Baltimore : 541-550.
- JAMISON (R. L.), ROINEL (N.) et ROUFFIGNAC (C.), 1979. - Urinary concentration mechanism in the desert Rodents *Psammomys obesus*. *Am. J. Physiol.* 236 : 448-453.
- JOLY (F.), DEWOLF (Y.) et RIOU (G.), 1980. - Le bassin de la mare d'Oursi. Étude géomorphologique et géodynamique. Contraintes naturelles. Rapport université Paris-VII, 65 p.
- KAISSLING (B.), ROUFFIGNAC (C.), BARRET (J. M.) et KRIZ (W.), 1975. - The structural organization of the kidney of the desert Rodents *Psammomys obesus*. *Anat. Embryol.*, 148 : 121-143.
- KARASOV (W. H.), 1980. - Water flux and water requirement of antelope ground squirrels (*Ammospermophilus leucurus*) in laboratory and field. Thesis University of California, USA.
- KHAMMAR (F.) et BRUDIEUX (R.), 1986. - Variations saisonnières de l'activité testiculaire du rat des sables (*Psammomys obesus*). Thèse d'État.
- KLEIN (J. M.), POULET (A. R.) et SIMONKOVICH (E.), 1975. - Observations écologiques dans une zone enzootique de peste en Mauritanie : Les Rongeurs, et en particulier *Gerbillus gerbillus* Olivier, 1801 (Rodentia, Gerbillinae). *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Med. et Parasitol.*, vol. XIII, 1 : 13-18.
- LACHIVER (F.), CHÉNITI (R.), BRADSHAW (D.), BERTHIER (J. L.) et PETTER (F.), 1978. - Field study in Southern Tunisia on water turnover and thyroid activity. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 282 : 481-484.
- LEPRUN (J.-C.), 1977. - Esquisse pédologique au 1/50 000 des alentours de la mare d'Oursi avec notice et analyse des sols. DGRST-ORSTOM, Ouagadougou, 53 p.
- MAC CULLOCH (C. Y.) et INGLIS (J. M.), 1961. - Breeding period of the Kangaroo rat. *J. Mammal.*, 57 : 337-344.
- MAC GINNIES (W. G.), 1979. - General description of desert areas in Arid lands ecosystems. Vol. 1, PBI 16, Goodol and Perry eds : 5-19.
- MAC MULLEN (R. E.), 1965. - Aestivation in the cactus mouse *Peromyscus eremius*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 16A : 227-248.
- MAC MULLEN (R. E.) et CHRISTOPHER (E. A.), 1975. - The water relations of two populations of non-captive desert Rodent. *Environmental Physiology of Desert Organisms*. Hadley N. F. (Eds) : 87-177.

- MAIGA (M. S.), 1984. - Étude des bilans hydriques et énergétiques de quelques Rongeurs africains en captivité. *Mammalia*, 48 : 1-35.
- MATTHEY (R.), 1954. - Nouvelles recherches sur les chromosomes de Muridae. *Caryologia*, 6 : 1-44.
- MATTHEY (R.), 1966. - Le polymorphisme chromosomique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. *Rev. suisse de zool.*, 73 : 585-607.
- MATTHEY (R.), 1967. - Cytogénétique de *Mus* (*Leggada*) *minutoïdes musculoïdes* Temm. et des formes voisines. Étude d'une population de Côte-d'Ivoire. XXVII^e CR annuel de la Société suisse pour les recherches sur l'hérédité. : 21-30.
- MATTHEY (R.), 1969. - Chromosomes de Gerbillinae, genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33 : 522-528.
- MATTHEY (R.), 1970. - Caryotypes de Muridés et de Dendromuridés originaires de République centrafricaine. *Mammalia*, 34 : 459-466.
- MONIOD (F.), POUYAUD (B.) et SÉCHET (P.), 1977. - Le bassin du fleuve Volta. *Monogr. Hydrol.*, ORSTOM, n° 5, 514 p.
- MORRIS (K. D.), 1981. - The water and sodium metabolism of *Pseudomys albocinerus* (Gould), and other Australian Rodents. M. Sc. Thesis, Dep. of Zoology, University of Western Australia.
- MORRIS (K. D.) et BRADSHAW (S.D.), 1980. - Water and sodium turnover in Coastal and Inland Populations of the Ash-Grey mouse. *Aust. Wildl. Res.* 29 : 519-533.
- MULLEN (R. K.), 1970. - Respiratory metabolism and body water turnover rates of *Perognathus formosus* in its natural environment. *Comp. Biochem., Physiol.*, 32 : 259-265.
- NÉGUS (N. C.) et BERGER (P. J.), 1977. - Experimental triggering of reproduction in a natural population of *Microtus montanus*. *Science*, 196 : 1230-1231.
- NÉGUS (N. C.), BERGER (P. J.) et FORSLUND (L. G.), 1977. - Reproductive strategy of *Microtus montanus*. *J. Mammal.*, 54 : 347-353.
- NICOL (S. C.), 1978. - Rates of water turnover in Marsupials and Eutherians : A comparative review with new data on the Tasmanian devil. *Aust. J. Zool.*, 26 : 465-473.
- PETTER (F.), 1961. - Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques de la région paléartique. *Mammalia*, 25, n° spp., 222 p.
- PETTER (F.), 1969. - Retour au gîte et nomadisme chez un Rongeur à bulles tympaniques hypertrophiées. *Mammalia*, 32 : 537-549.
- PETTER (F.), 1987. - Particularités écologiques et physiologiques des Rongeurs désertiques. *Bull. Acad. Vét. de France*, 1987, 60 : 159-163.
- PETTER (F.), LACHIVER (F.) et CHEKIR (R.), 1984. - Les adaptations des Rongeurs Gerbillidés à la vie dans les régions arides. *Bul. Soc. bot. Fr. Actual. bot.*, 2 : 365-373.
- POULET (A. R.), 1982. - Mécanisme et déterminisme de la reproduction du cycle d'abondance de *Taterillus pygargus* et d'*Arvicanthis niloticus* (Rongeurs, Gerbillidés et Muridés) dans le sahel du Sénégal, de 1975 à 1977. Thèse de doctorat d'État, université de Paris-IV, F, 367 p.
- POULET (A. R.), COUTURIER (G.), HUBERT (B.) et ADAM (F.), 1981. - Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de Rongeurs au Sénégal : II/ Le cas de *Taterillus pygargus* en zone sahélienne. *La terre et la Vie*, 35 : 195-215.
- POUYAUD (B.), 1986. - Contribution à l'évaluation de l'évaporation de nappes d'eau libre en climat tropical sec. Thèse doctorat d'État, Paris-Sud.
- REICHMAN (O. J.) et VAN DE GRAFF (K. M.), 1975. - Association between injection of green vegetation and desert Rodents reproduction. *J. Mammal.*, 56 : 503-506.
- REYNOLDS (M. G.), 1958. - Ecology of the Merriam Kangaroo rat on the grazing lands of Southern Arizona. *Ecol. Monograph.*, 28 : 11-127.

- RICHEMOND (C. R.), LANGHAM (W. H.) et TRUJILLO (T. T.), 1962. - Comparative metabolism of tritiated water by mammals. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 59 : 45-53.
- RICHEMOND (C. R.), TRUJILLO (T. T.) et MARTIN (T. W.), 1960. - Volume and turnover of body water in *Dipodomys deserti* with tritiated method. *Proc. Soc. EXP ; Biol. Med.*, 104 : 9-11.
- ROUFFIGNAC (C.) et MOREL (F.), 1965. - Étude comparée du renouvellement de l'eau chez quatre espèces de Rongeurs dont deux d'habitat désertique. *J. Physiol.*, Paris, 58 : 309-322.
- ROUFFIGNAC (C.), LECHENE (C.), GUINNEBAULT (M.) et MOREL (F.), 1969. - Étude par microponction de l'élaboration de l'urine. III, chez le Méridon non diurétique et en diurèse par le mannitol. *Nephron*, 6 : 643-666.
- ROUFFIGNAC (C.), MOREL (F.), MOSS (N.) et ROINEL (N.), 1973. - Micropuncture study of water and electrolyte movements along the loop of henley in *Psammomys* with special reference to magnesium, calcium and phosphorus. *Pflüger Arch.*, 344 : 309-326.
- ROUFFIGNAC (C.), BANKIR (L.) et ROINEL (N.), 1981. - Renal function and concentrating ability in a desert Rodent : The Gundi (*Ctenodactylus vali*). *Pflüger Arch.*, 390 : 138-144.
- SCHMIDT-NIELSEN (B.) et SCHMIDT-NIELSEN (K.), 1951. - A complete account of the water metabolism in Kangaroo rats and an experimental verification. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 38 : 165-181.
- SCHMIDT-NIELSEN (K.) et SCHMIDT-NIELSEN (B.), 1961. - Water metabolism of desert mammals. *Physiol. rev.*, 32 : 135-166.
- SICARD (B.), 1987. - Mécanismes écologiques et écophysiologiques de régulation des variations régulières et irrégulières de l'abondance des Rongeurs du sahel (Burkina Faso). Thèse d'État, univ. Montp.-II.
- SICARD (B.), 1991. - Intérêts biogéographiques de l'étude du métabolisme hydrique des Rongeurs. (Soumis à *Mammalia*).
- SICARD (B.), NAVARAS (Y.), NAVARO (M.), JACQUART (T.), LACHIVER (F.) et CROSET (H.), 1985. - Métabolisme hydrique des populations de *Mus musculus domesticus* Ruddy et de *Mus spretus* Lataste soumises à divers régimes hydriques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 19, 699-704.
- SICARD (B.), MAUREL (D.), GAUTUN (J.-C.) et BOISSON (J.), 1988a. - Activation ou inhibition testiculaire par la photopériode chez sept espèces de Rongeurs soudano-sahéliens. Première mise en évidence d'une variation circadienne de la photogonadosensibilité. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 307 : 11-17.
- SICARD (B.), TRANIER (M.) et GAUTUN (J.-C.), 1988b. - Un Rongeur nouveau du Burkina Faso (ex-Haute-Volta) : *Taterillus petteri*, spp. nov. (Rodentia, Gerbillidae). *Mammalia*, 52 : 187-198.
- SICOT (A. M.), 1978. - ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan : Cycle de l'eau et bilan hydrique des écosystèmes dans la région de la mare d'Oursi. *Rap. multigr.* 230 p.
- SOHOLT (L. T.), 1978. - Consumption of herbaceous vegetation and water during reproduction an development of Merriam's Kangaroo rat., *Dipodomys merriami*. *Amer. Midland. Nat.*, 98 : 445-457.
- STEWART (Ph.), 1968. - Quotient pluviothermique et dégradation biosphérique : quelques réflexions. *Bull. Soc. hist. nat. Afrique du Nord, Alger*, 59 : 1-4 : 23-36.
- TRANIER (M.), 1975. - Originalité du caryotype de *Gerbillus nigeriae* (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*, 39 : 703-704.
- TRANIER (M.) et GAUTUN (J.-C.), 1979. - Recherches caryotypiques sur les Rongeurs de Côte-d'Ivoire : résultats préliminaires pour les milieux ouverts. Le cas d'*Oenomys hypoxanthus ornatus*. *Mammalia*, 43 : 252-254.
- VAN DER STRATEN (E.), 1975. - *Lemniscomys bellieri* a new species of Muridae from the Ivory Coast (Mammalia, Muridae). *Rev. Zool. afr.*, 89 : 906-908.
- VAN DER STRATEN (E.) et VERHEYEN (W. N.), 1978. - Chromosome study and biometrical analysis of *Lemniscomys striatus* (L. 1758) and *Lemniscomys bellieri* (V. D. S. 1975) from Ivory Coast (Mammalia, Muridae). *Bull. Carnegie Mus. of Nat. Hist.*, 6 : 41-47.

- WEISSER (F.), LACY (F.), WEBER (H.) et JAMISON (R.), 1970. - Renal function in the Chinchilla. *Am. Physiol.*, 209 : 1706-1713.
- ZNARI (M.), 1985. - Utilisation du sodium-22 et de l'eau tritiée (3HHO) pour l'estimation de la consommation alimentaire et des besoins hydriques de deux espèces de Rongeurs : *Acomys airensis* (Muridae) et *Meriones unguiculatus* (Gerbillidae). DEA, Paris-IV, 41 p.