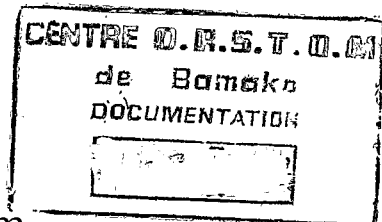


Relations entre les variations saisonnières du métabolisme hydrique, l'estivation et la reproduction chez *Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri* (Rodentia, Gerbillidae)

BRUNO SICARD, FRÉDÉRIC FUMINIER

Laboratoire de Mammalogie, Représentation ORSTOM de Bamako, BP 2528, Bamako, République du Mali.
Reprints : B. Sicard



Relations between seasonal changes in water metabolism, estivation and reproduction in Gerbillus nigeriae and Taterillus petteri (Rodentia, Gerbillidae)

RÉSUMÉ

Les variations saisonnières de la réserve d'eau corporelle (REC), de la vitesse de renouvellement de l'eau (VRE), et du bilan hydrique (BH) ont été suivies pendant près de huit ans (1984-1991) par la technique à l'eau tritiée chez 2 espèces de rongeurs sahéliens (*Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri*) qui vivent au Burkina Faso dans les dunes de la région d'Oursi (14°N). Chez ces 2 espèces sympatriques: (a) la VRE est minimale de mars à mai, maximale de juin à octobre et moyenne de novembre à février; (b) le BH reste équilibré toute l'année sauf en janvier-février où un léger déficit hydrique apparaît. Comparés aux connaissances acquises antérieurement sur l'estivation et la reproduction des 2 espèces, ces résultats nous conduisent à 3 hypothèses: (1) l'arrêt de la reproduction résulterait d'une réduction de la VRE liée à un changement d'alimentation; (2) la forte diminution de l'activité ambulatoire résulterait d'un déficit passager de la balance hydrique qui constituerait le signal physiologique de l'entrée en estivation; et (3) l'effet gonadostimulant de la photopériode, que nous avons mis en évidence précédemment, ne serait possible qu'après rétablissement de l'équilibre hydrique au cours de la période d'estivation. ▲

ABSTRACT

Seasonal variations in total body water, body water turnover rates, and body water balance were determined in wild *Gerbillus nigeriae* and *Taterillus petteri* studied from 1984 to 1991 in the Oursi region (Burkina Faso). In the 2 sympatric species: (a) body water turnover rates were minimum from March to May, maximum from June to October, and medium from November to February; (b) a slight water deficit appeared out during the rest of the year. With regard to our knowledge on estivation and reproduction in the 2 species, the results suggest that: (1) the reproductive offset would result from a decrease in water turnover rates related to dietary changes; (2) the decrease in mobility, characterizing the beginning of estivation, would result from a transitory deficit in the water balance which in this case may act as a physiological cue; (3) the recovery of the water balance during estivation would be necessary for a recovery of the previously demonstrated gonadostimulatory effect of daylength. ▲

Mots clés : vitesse de renouvellement de l'eau, bilan hydrique, *Taterillus petteri*, *Gerbillus nigeriae*, estivation, reproduction.
Key words : body water turnover rates, body water balance, *Taterillus petteri*, *Gerbillus nigeriae*, estivation, reproduction.

Note présentée par Ivan Assenmacher.

Note remise le 22 décembre 1993, acceptée après révision le 21 février 1994.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 40.504 ex 1

Cote : B

231

- 7 OCT. 1994

ABRIDGED VERSION

Largely because the rodent control program was started too late in the Sahel region, rodent outbreaks are having dramatic effects on the agriculture in these arid regions [1]. To develop a predictive model of the outbreaks, the mechanisms of the phenomenon have to be determined. In a previous study of the ecological regulation of the breeding function in *Taterillus petteri* and *Gerbillus nigeriae*, the major harmful *Gerbillidae* of the Sahel sand formations [3], we have shown that these transitory demographic disturbances mostly result from a lengthening of the annual breeding period [2]. Our laboratory and field research has shown that these 2 sympatric species have an identical endogenous mechanism of photosensitivity; the pattern is such that in Sahel latitudes, if the photoperiod was the only factor, it would exert a permanent gonadotropic effect [5]. Consequently, photosensitivity cannot provide the only explanation for the yearly breeding pause, which occurs when the animals change from a water-rich diet (herbivorous-insectivorous) to a water-poor diet (granivorous). To determine whether there are relationships between the annual breeding pattern and water metabolism, it was necessary to study the variability of water metabolism in free-ranging animals.

From 1984 to 1991, the classical tritiated water method [18] was applied as consistently as possible to *G. nigeriae* and *T. petteri* individuals occupying the old ridge of dunes in the Oursi region (14°N; Burkina Faso) [2]. The animals received 100 µl of tritiated water (0,74 MBq) i.p. and after blood samples were collected from the orbital venous plexus (OVP) using heparinized microtubes, the animals were released at the capture site. The animals were recaptured 3 to 5 days later and OVP samples were again collected. To take account of variations in body water reserves during the experiment, the animals were again given an injection of tritiated water at the end of the experiment, followed by OVP sampling. Beta radioactivity was counted with an Inter Technic counter (SL40) in 10 µl of plasma diluted in 4 ml of Lumagel. Total body water (TBW) is expressed as a percentage of body weight, and water turnover (WT) and water balance (WB) are expressed as daily percentages of the body water reserves. These parameters

Le réflexe de lutte antirongeur est si tardif en région sahélienne que des ravages considérables apparaissent les années où certaines populations de rongeurs connaissent une explosion démographique [1]. Ayant montré que la pullulation de *Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri*, observée en 1986-1987 dans la région d'Oursi (Burkina Faso: 14°N) résultait d'un démarrage précoce de la période annuelle de reproduction [2], nous avons approfondi l'étude de l'écorégulation de cette activité chez ces 2 espèces sympatriques qui sont les principaux ravageurs des milieux sableux sahéliens [3]. Ces espèces ayant une ovulation spontanée tous les 6 jours sans anoestrus saisonnier [4], le caractère cyclique de leur reproduction dépend donc des variations de l'activité testiculaire qui démarre pendant l'estivation (en avril) et décroît au début de la saison sèche (en octobre-novembre) [2] (Fig. 1A, 1B). Nous avons montré que *G. nigeriae* et *T. petteri* possèdent un rythme circadien de photogonadosensibilité [5]. Ce résultat confirme les suggestions selon lesquelles même aux basses latitudes la photopériode peut participer à l'écorégulation du cycle annuel de la reproduction chez certains rongeurs tropicaux [6-9]. Cependant, les caractéristiques des rythmes circadiens de photosensibilité de *G. nigeriae* et de

were measured in 114 *G. nigeriae* and 104 *T. petteri*. Individuals less than 8 weeks old, generally appearing between June and September, were identified using reference curves determined in the laboratory. The gravid state of the females was noted. The mean values of TBW, WT and WB were compared pairwise by considering the 32 possible combinations of the various classes of age, sex and months (Wilcoxon's nonparametric test with normal approximation). The relevance of data grouping was verified using the method of Yielding Hochberg (GT2 method), which allows *a posteriori* comparisons [21].

Statistical analysis of TBW, WT and WB, showed that the water metabolism changed little during gestation, which is generally the case in species with low fertility such as *G. nigeriae* and *T. petteri* (litters of 2 to 5) [2]. On the other hand, the water metabolism varied similarly in the 2 species depending on age, sex and seasons. The age effect clearly shows the importance of water requirements in growing animals. The sex effect and season effect were not independent: (1) a slight water deficit appeared in January and February, whereas the water balance was evened out during the rest of the year; (2) from March to May, water intake and loss were balanced at a minimum level (WT near by 10 % TBW); (3) from June to October water intake and loss were balanced at a maximum level, which was higher in the males (WT near by 40 % TBW) than the females (WT near by 30 % TBW); and (4) from November to February, water intake and loss were balanced at a medium level (WT near by 20 % TBW). In the light of our previous studies, these results show that the sex effect and season effect ultimately arise from effects of dietary water content and of the degree of general activity (locomotor and territorial) on body water turnover. To summarize, the correlations found here suggest that: (1) the breeding pause would result from a reduction in water turnover related to dietary changes; (2) the decrease in mobility characterizing the beginning of estivation would result from a transitory deficit in the water balance, which in this case may act as a physiological signal; and (3) the recovery of the water balance during estivation would be necessary to the recovery of the gonadostimulatory action of the photoperiod. ▲

T. petteri sont telles qu'aux latitudes sahéliennes où vivent ces espèces (13-16°N), la photopériode si elle agissait seule exercerait un effet gonadotrope permanent [5]. Par conséquent, les variations annuelles de la durée de l'éclaircissement journalier ne peuvent pas expliquer l'arrêt de la reproduction de ces espèces, et nous devons admettre que la régulation de cette activité dépend également d'autres facteurs. Il a été montré que la régulation de la reproduction des rongeurs tropicaux, qui peut dépendre des variations saisonnières de la température [10] ou de l'humidité atmosphérique [11], dépend surtout des conséquences de l'arrivée des pluies sur les ressources alimentaires [12]. Cet effet de l'alimentation sur la reproduction s'exercerait soit par l'intermédiaire du métabolisme hydroénergétique, soit par l'intermédiaire de l'effet gonadotrope de certaines substances synthétisées par les plantes en germination (comme la 6-méthoxybenzoxazolinone) [13]. Ayant montré que l'arrêt de la reproduction de *G. nigeriae* et *T. petteri* coïncidait avec le passage d'une alimentation herbivore-insectivore à une alimentation granivore [14], il nous a semblé intéressant de rechercher chez ces espèces l'existence d'éventuelles variations saisonnières du métabolisme hydrique. Pour cela, nous analysons dans

cet article les variations des moyennes mensuelles de la réserve d'eau corporelle, de la vitesse quotidienne du renouvellement de l'eau et du bilan hydrique quotidien, déterminées de 1984 à 1991, en appliquant aussi régulièrement que possible sur le terrain la technique à l'eau tritiée. Cette étude, qui débouche sur l'analyse des relations existant entre métabolisme hydrique, estivation et reproduction, nous conduit finalement à formuler trois hypothèses sur les mécanismes responsables de la saisonnalité de l'activité testiculaire chez *G. nigeriae* et *T. petteri*.

Matériel et méthodes

La région d'Oursi présente un climat sahélien caractérisé par une courte saison pluvieuse (juin-septembre) et une longue saison sèche (octobre-mai) comportant une période de transition (octobre-novembre), une période fraîche (décembre-février) et une période chaude (mars-mai) [15] (Fig. 1 A). Les pièges (Chauvency-CNRS), appâtés avec des arachides, sont tendus régulièrement sur un cordon sableux ancien où se succèdent dunes vives et dépressions à recouvrement ligneux lâche (*Combretum glutinosum*, *Guiera senegalensis*, *Acacia raddiana* et *Balanites aegyptiaca*) et à recouvrement herbacé presque continu en saison humide. Ce dernier est surtout constitué par des graminées à cycle court (*Cenchrus biflorus*, *Aristida mutabilis* et *Schoenefeldia gracilis*) très appréciées par *G. nigeriae* et *T. petteri*. Alors que *G. nigeriae* présente un polymorphisme chromosomique élevé ($68 < 2n < 72$ chromosomes), résultat de 6 types de fusions robertsoniennes [16], *T. petteri* présente un caryotype stable ($2n = 18-19$ chromosomes) [17].

Lors de la plupart des campagnes de piégeage réalisées à Oursi entre 1984 et 1991, nous avons appliqué aux *G. nigeriae* et *T. petteri* capturés sur le vieux cordon sableux la technique de Lifson et Mac Clintock [18] selon les conditions précisées par Nagy et Costa [19]. Les animaux sont sexés, pesés et marqués. Les courbes de croissance établies au laboratoire permettent de distinguer les jeunes âgés de moins de 8 semaines; la palpation et l'observation des glandes mammaires permettent de reconnaître les femelles gestantes. Les animaux subissent une ponction sous-orbitaire 3 h après l'injection i.p. de 100 μ l d'eau tritiée (0,74 MBq). Ils sont relâchés sur les

lieux de leur capture. Les individus recapturés 3 à 5 jours plus tard subissent une 2^e ponction sous-orbitaire. Une 2^e injection i.p. de 100 μ l d'eau tritiée (0,74 MBq) suivie d'une 3^e ponction permet de déterminer les variations du volume d'eau corporelle au cours de l'expérience. Les échantillons de sang sont centrifugés. La radioactivité bêta est mesurée (compteur Inter Technic SL 40) sur 10 μ l de plasma dilués dans 4 ml de liquide scintillant Lumagel. Trois paramètres ont ainsi été déterminés chez 114 *G. nigeriae* et 104 *T. petteri*: la réserve d'eau corporelle (REC) exprimée en pourcentage du poids corporel, la vitesse de renouvellement quotidien d'eau (VRE) et le bilan hydrique quotidien (BH) exprimés en pourcentage de la REC.]⁻¹.

L'analyse statistique comporte deux étapes. Une analyse séquentielle, conduite au moyen du test non paramétrique de Wilcoxon et du logiciel informatisé SAS [20], consiste à comparer 2 à 2 les moyennes des paramètres étudiés, en considérant toutes les combinaisons possibles (32 combinaisons) des variables mois (12 classes), sexe (2 classes) et âge (1 classe d'adulte toute l'année et 1 classe de jeunes qui n'existe qu'entre juin et septembre). Il est ainsi possible de déterminer des groupes statistiques au sein desquels les moyennes des paramètres étudiés ne diffèrent pas significativement entre elles mais diffèrent d'un groupe à l'autre. Une analyse de contrôle, conduite à l'aide d'une méthode statistique permettant de procéder à des comparaisons *a posteriori* (la méthode linéaire de Yielding Hochberg (GT2 method) [21], permet de vérifier la pertinence statistique du regroupement des données suggéré par l'analyse séquentielle.

Résultats

Variabilité du poids et de la réserve d'eau corporels (Tableau I)

L'analyse statistique des moyennes mensuelles du poids corporel (PC) et de la REC montre que chez les adultes ces deux paramètres présentent des variations saisonnières qui, d'une part, sont parallèles entre elles et, d'autre part, sont similaires chez les 2 espèces étudiées: les valeurs mesurées entre juin et septembre sont supérieures d'environ 15 % aux valeurs mesurées entre octobre et mai, et ces différences sont significatives chez *G. nigeriae*: (PC : $F = 23,04$; $p < 0,0001$) (REC : $F = 10,04$; $p < 0,0001$) comme chez *T. petteri* (PC : $F = 29,08$; $p < 0,0001$) (REC :

Tableau I

Variations saisonnières du poids et de la réserve d'eau corporels (PC, REC). Les groupes statistiques sont déduits d'une analyse séquentielle des moyennes mensuelles des paramètres étudiés

Groupes statistiques	<i>Gerbillus nigeriae</i>		<i>Taterillus petteri</i>	
	PC (g)	REC (% PC)	PC (g)	REC (% PC)
Juin-septembre	(J) $22,5 \pm 0,8$ [26]	(J) $85,7 \pm 1,3$ [26]	(J) $26,3 \pm 0,9$ [22]	(J) $84,9 \pm 0,8$ [22]
	(A) $34,5 \pm 0,5$ [35]	(A) $81,6 \pm 1,5$ [35]	(A) $50,9 \pm 0,7$ [30]	(A) $80,1 \pm 1,5$ [30]
Octobre-mai	(A) $29,9 \pm 0,4$ [53]	(A) $71,6 \pm 0,8$ [53]	(M) $44,8 \pm 0,8$ [25]	(A) $73,3 \pm 0,9$ [52]
			(F) $40,5 \pm 1,3$ [27]	

J: jeunes; A: mâles + femelles adultes; M: mâles adultes; F: femelles adultes; moyenne \pm sem [effectif].

Figure 1. Variations saisonnières de la photopériode, de la température, de l'humidité atmosphérique et de la pluviosité dans la région étudiée (climat sahélien) (A). Variations saisonnières du régime alimentaire, des comportements locomoteurs et terricoles, et de la reproduction chez *Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri* (B). Variations saisonnières de la vitesse du renouvellement quotidien de l'eau (VRE) et du bilan hydrique quotidien (BH) chez *G. nigeriae* et *T. petteri* (C).

$F = 11,06$; $p < 0,001$). Chez *T. petteri*, le PC des femelles est significativement moins important que celui des mâles pendant la saison sèche ($F = 7,94$; $p < 0,006$). Si chez les adultes des 2 espèces la REC avoisine toujours 80 % du poids corporel, chez les jeunes, qui apparaissent entre juin et septembre, elle approche 85 % du PC, et cette différence est significative chez *G. nigeriae* ($F = 3,98$; $p < 0,05$) comme chez *T. petteri* ($F = 6,51$; $p < 0,01$).

Variabilité de la vitesse de renouvellement de l'eau (Tableau II, Fig. 1C)

L'analyse statistique des moyennes mensuelles de la VRE montre que ce paramètre présente des variations saisonnières qui sont similaires chez les 2 espèces. Ainsi, chez les adultes, les moyennes des VRE mesurées entre octobre et février (23 % REC.J⁻¹ < VRE < 25 % REC.J⁻¹) sont plus faibles (d'environ 35 % chez les mâles et d'environ 15 % chez les femelles) que les moyennes mesurées entre juin et septembre (30 % REC.J⁻¹ < VRE < 40 % REC.J⁻¹), et plus importantes que les moyennes mesurées entre mars et mai (VRE voisine de 10 % REC.J⁻¹). Toutes ces différences sont fortement significatives chez *G. nigeriae* ($55,69 < F < 148,55$; $p < 0,0001$) comme chez *T. petteri* ($83,89 < F < 155,42$; $p < 0,0001$).

L'analyse statistique révèle également que de juin à septembre, chez les 2 espèces, la VRE des mâles adultes (VRE proche de 40 % REC.J⁻¹) est plus importante que la VRE des femelles adultes (VRE proche de 30 % REC.J⁻¹), et que cette différence est significative chez *G. nigeriae* ($F = 7,54$; $p < 0,008$) comme chez *T. petteri* ($F = 8,94$; $p < 0,004$). Précisons qu'aucune différence statistiquement significative entre la VRE des femelles gestantes et la VRE des femelles non gestantes n'a pu être mise en évidence.

L'analyse statistique révèle enfin que, chez les 2 espèces, la VRE est plus importante chez les jeunes qui apparaissent entre juin et septembre (VRE proche de 50 % REC.J⁻¹) que chez les adultes (30 % REC.J⁻¹ < VRE < 40 % REC.J⁻¹).

au cours de cette même période, et que cette différence est significative chez *G. nigeriae* ($F = 60,75$; $p < 0,0001$) comme chez *T. petteri* ($F = 54,82$; $p < 0,0001$).

Variabilité du bilan hydrique (Tableau III et Fig. 1C)

L'analyse statistique des moyennes mensuelles du BH quotidien montre que ce paramètre présente des variations saisonnières qui sont similaires chez les 2 espèces. Ainsi, chez *G. nigeriae* comme chez *T. petteri*, le BH des adultes est équilibré toute l'année sauf entre janvier et février, période pendant laquelle il apparaît un déficit hydrique léger mais significatif par rapport aux valeurs mesurées de mars à décembre; cela chez *G. nigeriae* ($F = 141,73$; $p < 0,0001$) comme chez *T. petteri* ($F = 156,36$; $p < 0,0001$). Cette analyse révèle également que les jeunes qui n'existent qu'entre juin et septembre ont un BH positif (voisin de 2 % REC.J⁻¹) qui diffère significativement des valeurs mesurées chez les adultes au cours de la même période; cela chez *G. nigeriae* ($F = 20,37$ et $p < 0,0001$) comme chez *T. petteri* ($F = 21,3$ et $p < 0,0001$).

Discussion

Dans leur ensemble, les résultats obtenus dans cette étude montrent que la REC, la VRE et le BH de *G. nigeriae* et de *T. petteri* ne varient pas au cours de la gestation mais en fonction de l'âge, des saisons et du sexe.

Il a été montré, chez certains rongeurs sahéliens, que la VRE augmente (*Arvicanthis niloticus* et *Mastomys huberti*), demeure inchangée (*Mastomys erythroleucus*) ou diminue (*Uranomys ruddi*) au cours de la gestation [22]. Nous pensons comme Baverstock et Watts [23] que la gestation n'influence la VRE que chez les espèces qui portent un grand nombre d'embryons, et le fait qu'aucun effet de la gestation sur la VRE ne soit mis en évidence dans ce travail n'est pas étonnant, car les 2 espèces étudiées ne portent qu'entre 3 et 5 embryons.

Tableau II

Variations saisonnières de la vitesse de renouvellement de l'eau (VRE). Les groupes statistiques sont déduits d'une analyse séquentielle des moyennes mensuelles des paramètres étudiés

Groupes statistiques	VRE (% REC.J ⁻¹)	
	<i>Gerbillus nigeriae</i>	<i>Taterillus petteri</i>
Juin-septembre	(J) $48,3 \pm 1,5$ [26]	(J) $48,9 \pm 1,6$ [22]
	(M) $39,6 \pm 2,2$ [17]	(M) $39,4 \pm 1,5$ [14]
	(F) $30,9 \pm 0,8$ [18]	(F) $30,5 \pm 1,1$ [16]
Octobre-février	(A) $23,2 \pm 1,5$ [35]	(A) $24,9 \pm 1,7$ [34]
Mars-mai	(A) $10,9 \pm 0,6$ [18]	(A) $10,7 \pm 0,5$ [18]

J: jeunes; M: mâles adultes; F: femelles adultes; A: mâles + femelles adultes; moyenne \pm sem [effectif].

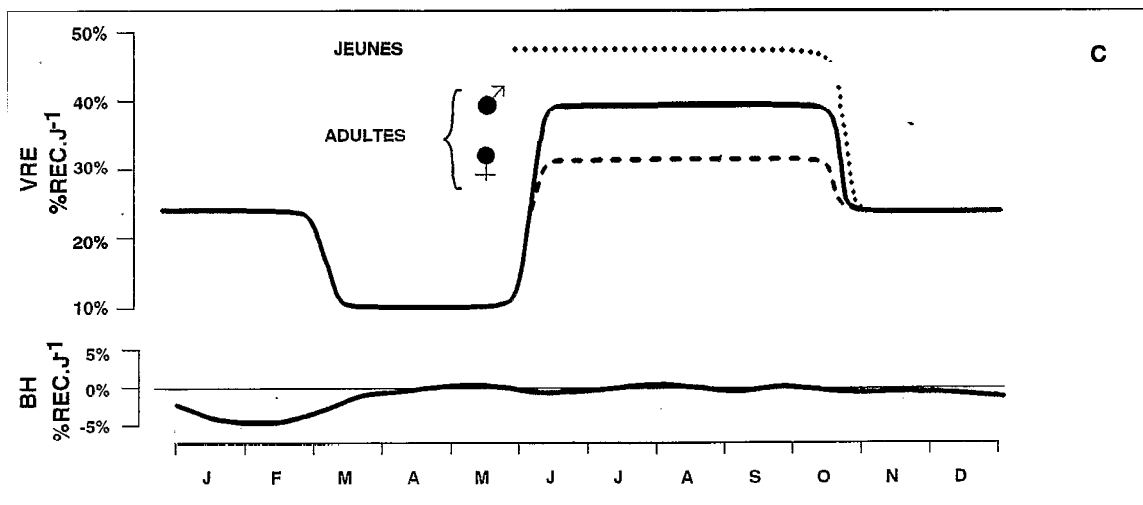
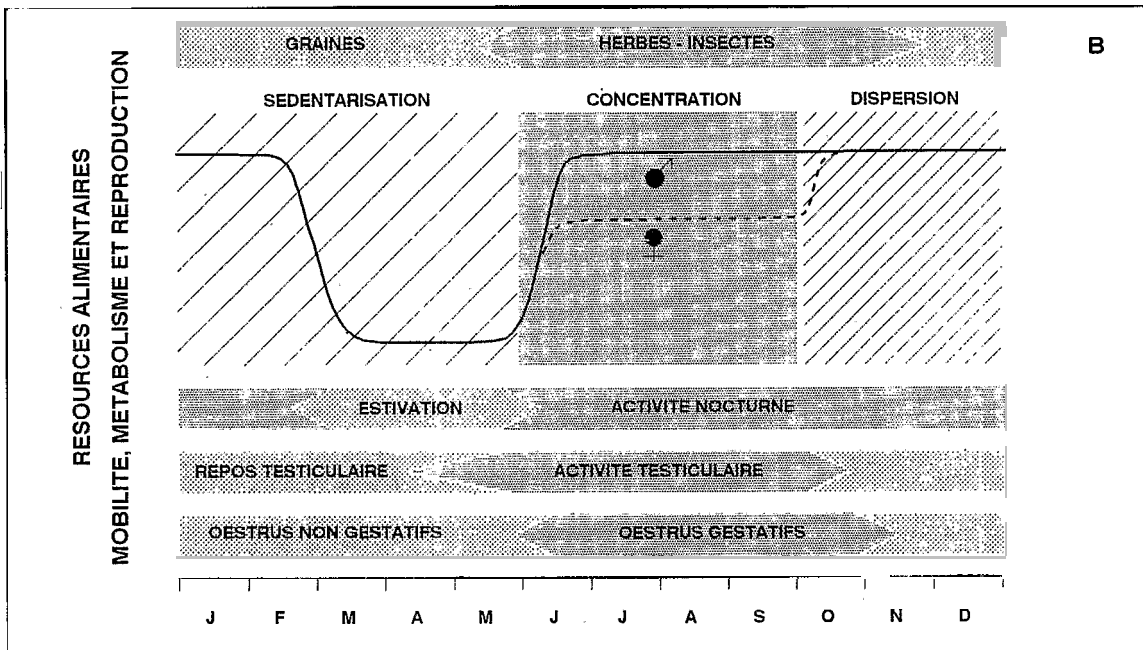
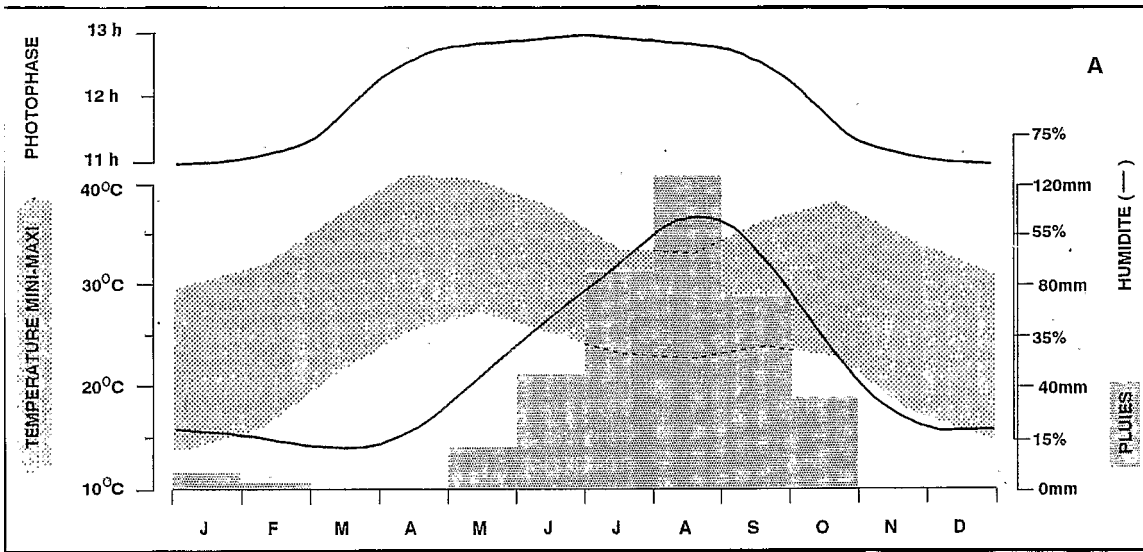


Tableau III

Variations saisonnières du bilan hydrique (BH). Les groupes statistiques sont déduits d'une analyse séquentielle des moyennes mensuelles des paramètres étudiés

Groupes statistiques	BH (% REC.J ⁻¹)	
	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. petteri</i>
Janvier-février	(A) -4,8 ± 0,3 [14]	(A) -4,9 ± 0,2 [14]
Mars-décembre	(A) 0,4 ± 0,2 [74]	(A) 0,4 ± 0,2 [68]
	(J) 1,9 ± 0,2 [26]	(J) 2,1 ± 0,2 [22]

A: mâles et femelles adultes; J: jeunes; moyenne ± sem [effectif].

Les résultats obtenus montrent que chez les 2 espèces étudiées la REC et la VRE sont plus élevées de 10 à 20 % chez les jeunes que chez les adultes. Les données de la littérature confirment l'existence d'un effet de l'âge sur la VRE et montrent que celui-ci est moins important lorsque les animaux sont étudiés dans leur environnement naturel (cet effet varie entre +20 et +25 % chez *Arvicola terrestris* [24] et *Spermophilus spilosoma* [25]) que lorsqu'ils sont maintenus en captivité (cet effet devient proche de +45 % chez *A. terrestris* [24] et varie entre +31 et +60 % chez *Uranomys*, *Arvicanthis* et *Mastomys* [22]). La revue faite par Nicol [26] montre qu'une relation allométrique entre la VRE et la masse corporelle (M) du type $VRE = K M^{0,82}$ est bien établie chez les Euthériens. L'effet de l'âge sur la VRE, qui s'explique en partie par cette relation allométrique, résulte probablement aussi de l'alimentation particulière des jeunes dont les besoins en eau sont très importants pendant la croissance. L'influence de la captivité sur cet effet pourrait s'expliquer par le fait que les jeunes maintenus en captivité consomment plus que nécessaire et se dépensent peu.

La VRE des adultes varie d'un facteur 4 au cours de l'année chez les 2 espèces étudiées. Ce résultat est voisin de ceux observés chez les rongeurs des régions arides, comme *Pseudomys albocinereus* en Australie [27], *Dipodomys merriami* et *D. microps* au Nevada [28], ou *Meriones shawii* en Tunisie [29], dont les VRE varient d'un facteur 2 à 6 au cours de l'année. L'effet de la teneur en eau de l'alimentation sur le flux entrant d'eau et l'effet de l'activité ambulatoire sur le flux sortant d'eau sont généralement évoqués pour expliquer ces variations saisonnières. Ainsi, le premier effet, démontré chez *M. shawii* [30] et *Mus spretus* [31], fut évoqué pour expliquer: (1) que la VRE soit 2 ou 3 fois plus importante chez l'herbivore *Neotoma albigula* et l'insectivore *Spermophilus spilosoma* que chez les granivores *Perognathus penicillatus* et *Dipodomys nelsoni* [32]; (2) que la VRE de *M. libycus* soit moins importante en saison sèche qu'en saison pluvieuse [29]; et (3) que la VRE de *P. albocinereus* dépende de la quantité de pluie tombée les 30 jours qui précèdent les mesures [27]. Le second effet, montré par Mullen [33] chez *Perognathus formosus*, fut évoqué pour expliquer: (1) qu'à l'exception des espèces naturellement peu actives comme *A. terrestris*, la VRE soit plus élevée chez l'animal sauvage que chez l'animal maintenu en captivité; et (2) que *N. albigula*, malgré une alimentation insectivore,

ait une VRE plus faible que *S. spilosoma* dont le domaine vital est plus important [32]. Nous avons donc comparé l'évolution saisonnière du métabolisme hydrique avec les connaissances acquises antérieurement sur le régime alimentaire et les activités ambulatoires, fouisseuses et reproductives des 2 espèces ([2, 4, 6], Fig. 1).

(1) De mars à mai, les entrées et les pertes d'eau s'équilibrent à un niveau minimal. La modicité des entrées d'eau résulte d'une alimentation exclusivement granivore tirée des réserves du terrier estival. Le BH est équilibré car les dépenses en eau liées à la thermorégulation et aux activités ambulatoires, fouisseuses et reproductives sont minimales; les rongeurs ajustent profondeur et obturation du terrier estival (avec des manchons de graines enchevêtrées de par leur adaptation à la dissémination zoochore) afin que l'atmosphère soit saturée en eau-et la température proche de la neutralité thermique. C'est la période de repos sexuel caractérisée chez le mâle par la quiescence testiculaire et chez la femelle par des cycles œstriens non gestatifs. Les rongeurs restent inactifs pendant des périodes de plusieurs semaines dans les nombreux tunnels de leur terrier estival. Au cours de ces périodes d'inactivité ils connaissent des phases de torpeur de courte durée, comparables aux phases de léthargie décrites chez les Gerbillidés de petite taille [34].

(2) De juin à septembre, les entrées et les pertes d'eau s'équilibrent à un niveau maximal. Ce dernier est plus important chez les jeunes que chez les adultes, mais aussi plus important chez les mâles adultes que chez les femelles adultes. L'importance des entrées d'eau résulte d'une alimentation herbivore-insectivore dans les dépressions interdunaires où les rongeurs se concentrent pendant la saison pluvieuse. L'importance des pertes d'eau est liée à l'intensité des activités ambulatoires, fouisseuses et reproductives. Les domaines vitaux, qui sont de grande taille, se chevauchent fortement en raison de l'intensité des relations interindividuelles qui caractérisent la reproduction. Les mâles ont les domaines vitaux les plus importants et construisent de nombreux petits terriers temporaires en forme de botte qui leur permettent de visiter un nombre important de femelles.

(3) D'octobre à décembre, les entrées et les pertes d'eau s'équilibrent à un niveau moyen et les différences entre les sexes disparaissent. À ce moment de l'année les entrées d'eau se réduisent car l'alimentation alors riche

en eau (herbivore-insectivore) devient progressivement plus pauvre en eau (granivore). Les besoins en eau des mâles et des femelles sont probablement moins importants qu'au cours de la période précédente car les activités reproductives et fousseuses diminuent, mais ils demeurent importants en raison du maintien de l'activité ambulatoire qui permet la dispersion de la population vers les zones où le sol induré par la sécheresse progressive est propice à la construction du terrier estival. Les mécanismes de réduction des pertes en eau, largement décrits chez les Gerbillidés [35], suffisent cependant au maintien de l'équilibre hydrique. La revue faite par Neal et alibhai [13] montre qu'il est admis que la régulation de la reproduction des rongeurs tropicaux dépend des conséquences de la saison pluvieuse sur la teneur en eau ou la composition de l'alimentation, ou sur l'apparition de substances chimiques dans les plantes en germination [13] ; on peut donc penser que la diminution des entrées d'eau soit à l'origine de l'arrêt de la reproduction.

(4) De janvier à février les entrées et les pertes d'eau demeurent à un niveau moyen mais un léger déficit hydrique apparaît dans les deux sexes. Les besoins en eau sont encore importants pendant la saison sèche et fraîche, car les rongeurs bien que sédentaires ont alors des activités ambulatoires et fousseuses importantes ; ils

doivent en effet approvisionner et construire un profond terrier estival à un moment de l'année où les ressources se raréfient. L'alimentation qui devient franchement granivore ne permet plus que des entrées d'eau réduites et, au moins pendant les 3 à 5 jours nécessaires aux mesures, les mécanismes anatomiques et physiologiques de réduction des pertes d'eau ne suffisent pas au maintien de l'équilibre hydrique. Une telle situation ne peut probablement pas se maintenir au-delà d'un certain seuil de déficit hydrique quotidien, et on peut penser qu'une fois ce seuil atteint, l'animal estive au fond de son terrier approvisionné.

En conclusion, les corrélations temporelles mises en évidence entre l'estivation, la reproduction et les variations saisonnières du métabolisme hydrique de *G. nigeriae* et de *T. petteri* nous conduisent aux hypothèses de travail suivantes : (1) l'arrêt de la reproduction résulterait d'un abaissement de la VRE lié au passage d'une alimentation herbivore-insectivore à une alimentation granivore ; (2) un déficit passager de la balance hydrique qui serait le signal physiologique de l'entrée en estivation expliquerait l'effondrement pré-estival de la mobilité ; et (3) la restitution de l'équilibre hydrique pendant l'estivation serait nécessaire pour permettre l'action de la photopériode, qui a été montrée par ailleurs être gonadostimulante chez ces 2 espèces. ▼

Remerciements : les auteurs remercient le Dr F. Lachiver qui, par son aide experte et ses encouragements, a permis la réalisation de ce travail et le Dr J. Boissin, responsable à l'URA 1197 de la convention tripartite ORSTOM-CNRS-Université de Montpellier II. Les recherches ont été conduites dans le cadre de la convention particulière ORSTOM, Université de Montpellier II et CNRS (URA 1197, Montpellier).

RÉFÉRENCES

1. Poulet A. R. 1982. Pullulation de rongeurs dans le Sahel. Thèse Doctorat État, UP6-Paris, 300-67.
2. Sicard B. 1987. Mécanismes de régulation des variations régulières et irrégulières de l'abondance des rongeurs du Sahel (Burkina Faso). Thèse Doctorat État, UM2-Montpellier 209-63.
3. Gautun J. C., Tranier M., Sicard B. 1985. Liste préliminaire des rongeurs du Burkina Faso (ex-Haute-Volta). *Mammalia* 49: 537-42.
4. Kyelem M. 1993. Indicateurs cytologiques et stéroïdiens du cycle œstrien des principaux *Muridae* et *Gerbillidae* du Burkina Faso. Thèse Doctorat 3^e cycle, UO-Ouagadougou, 84-6.
5. Sicard B., Maurel D., Gautun J. C., Boissin J. 1988. Activation ou inhibition testiculaire par la photopériode chez plusieurs espèces de rongeurs sahéliens : première mise en évidence d'une variation circadienne de la photogonadosensibilité. *C. R. Acad. Sci. Paris* 307: 11-7.
6. Klein J. M., Poulet A. R., 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, Ser. Ent. Med. Parasitol.* 13: 13-28.
7. Happold D. C. D. 1983. Rodents and Lagomorphs. In : Bourlière F., ed. *Tropical savannas*. Amsterdam : Elsevier Sci. Pub. Co., 363-400.
8. Khammar F., Brudieux R. 1986. Variations saisonnières de l'activité testiculaire du rat des sables (*Psammomys obesus*). In : Assenmacher I., Boissin. J., eds. *Endocrine regulation as adaptive mechanisms to the environment*. Paris : Éditions du CNRS, 49-55.
9. Khammar F., Brudieux R. 1987. Seasonal changes in testicular contents and plasma concentrations of androgens in the Desert gerbil (*Gerbillus gerbillus*). *J. Reprod. Fert.* 80: 589-94.
10. Ghobrial L. I., Hodiab A. S. K. 1982. Seasonal variations in the breeding of the Nile rat (*Arvicanthis niloticus*). *Mammalia* 49: 319-33.
11. Haldar C., Saxena N. 1988. Pineal gland and humidity effects on testicular function of the Indian palm squirrel (*Funambulus pennanti*). *J. Pin. Res.* 5: 411-8.
12. Neal B. R. 1986. Reproductive characteristics of African small mammals. *Limbebasia, Ser. A* 113-27.
13. Neal B. R., Alibhai S. K. 1991. Reproductive response of *Tatera leucogaster* (*Rodentia*) to supplemental food and 6-methoxybenzoxazolinone in Zimbabwe. *J. Zool. London* 223: 469-73.
14. Sicard B. 1992. Influences de l'aridité sur la biologie des rongeurs soudano-sahéliens. In : LeFloc'h E., Grouzis M., Bille J. C., eds. *Aridité et développement*. Paris : Éditions ORSTOM, 311-33.
15. Claude J., Grouzis M., Milleville P. 1991. Un espace sahélien la Mare d'Oursi. In : Claude J., Grouzis M., Milleville P., éd. Paris : Editions ORSTOM, 28-42.
16. Volobouev V. T., Viegas-Péquignot E., Petter F., Gautun J. C., Sicard B., Dutrillaux B. 1988. Complex chromosomal polymorphism in *Gerbillus nigeriae* (*Gerbillidae*). *J. Mammal.* 69: 131-4.
17. Sicard B., Tranier M., Gautun J. C. 1988. Un rongeur nouveau du Burkina Faso (ex-Haute-Volta). *Mammalia* 52: 187-98.
18. Lifson N., McClintock R. 1966. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance. *J. Theoret. Biol.* 12: 46-74.
19. Nagy K. A., Costa D. P. 1980. Water flux in animals ; analysis of potential errors in the tritiated water method. *Am. J. Physiol.* 238: 454-65.
20. SAS/STAT™ User's Guide, 1988, Release 6.03.
21. Freund R. J., Littell R. C., Spector P. C. 1986. SAS Linear models, SAS Institute Inc., Cary.

22. Maïga M. S. 1984. Étude des bilans hydriques et énergétiques de quelques rongeurs africains en captivité. *Mammalia* 48: 1-41.
23. Baverstock P. R., Watts C. H. S. 1975. Water balance of small lactating rodents. *Ad libitum* water intakes and effects of water restriction on growth of young. *Comp. Biochem. Physiol.* 50: 819-25.
24. Grenot C., Pascal M., Sellami M. 1982. L'équilibre hydropondéral chez le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*). *C. R. Acad. Sci. Paris* 294: 629-34.
25. Grenot C., Serrano V. 1982. Distribution spatiale et structure des communautés de petits vertébrés du désert de Chihuahua. *C. R. Soc. Biogéogr.* 58: 159-91.
26. 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: 465-73.
27. Morris K. D., Bradshaw S. D. 1980. Water and sodium turnover in coastal and inland populations of the Ash-Grey mouse (*Pseudomys albocinereus*). *Aust. Wild. Res.* 29: 519-33.
28. Mullen R. K. 1971. Respiratory metabolism, and body water turnover rates of two species of free-living kangaroo rats *Dipodomys merriami* and *D. microps*. *Comp. Biochem. Physiol.* 39: 378-90.
29. Lachiver F., Chéniti R., Bradshaw D., Berthier J. L., Petter F. 1978. Field studies in Southern Tunisia on water turnover and thyroid activity in two species of *Meriones*. In: Assenmacher I., Farner D. S., eds. *Environmental Endocrinology*. Berlin: Springer Verlag, 81-4.
30. Bradshaw D., Chéniti R., Lachiver F. 1976. Taux de renouvellement de l'eau et balance hydrique chez deux rongeurs désertiques, *Meriones shawi* et *Meriones libycus* étudiés dans leur environnement naturel en Tunisie. *C. R. Acad. Sci. Paris* 282: 481-4.
31. Sicard B., Navaras y Navaro M., Jacquart T., Lachiver F., Croset H., 1985. Métabolisme hydrique de populations de *Mus musculus domesticus* Ruffy et de *Mus spretus* Lataste soumises à divers régimes hydriques. *C. R. Acad. Sci. Paris* 19: 699-704.
32. Grenot C., Serrano V. 1979. Vitesse de renouvellement de l'eau chez cinq espèces de rongeurs désertiques et sympatriques étudiés à la saison sèche dans leur milieu naturel (Désert de Chihuahua, Mexique). *C. R. Acad. Sci. Paris* 288: 1227-30.
33. Mullen R. K. 1970. Respiratory metabolism and body water turnover rates of *Perognathus formosus* in its natural environment. *Comp. Biochem. Physiol.* 32: 259-65.
34. Petter F., Lachiver F., Checkir R. 1984. Les adaptations des rongeurs Gerbillidés à la vie dans les régions arides. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131: 365-73.
35. Rouffignac C., Bankir L., Roinel N. 1981. Renal function and concentrating ability in a desert rodent: the Goundy. *Pflüger Arch.* 390: 138-44.

