

Caractères et répartition de trois phénotypes d'*Acomys* (Rodentia, Muridae) au Burkina Faso

par B. SICARD¹ et M. TRANIER²

¹ Centre ORSTOM de Bamako, BP 2528, Bamako, Mali

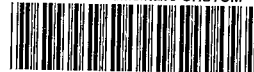
² Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux) Muséum national d'Histoire naturelle,
55, rue de Buffon, Paris, France.

Summary. – Among specimens of recently collected *Acomys* from Burkina Faso, three types of dorsal pigmentation can be distinguished: brown, red and grey. Based upon dental morphology, these specimens belong to the widely distributed *Acomys cahirinus* group. These forms are not syntopic. The bigger brownish form can be distinguished immediately from the two others by its pelage colour, large size and large teeth (very broad molars with a prominent pre-lobe). The greyish and reddish *Acomys* are less differentiated from each other: the greyish form has a pale bluish-grey pelage, and almost no t^3 on M^3 , whereas the reddish form has a rich fulvous pelage and a noticeable t^3 on M^3 . All three forms have a standard karyotype which shows only small amounts of variability, with $2N = 66$ or 68 , and $NF = 68$ to 74 ; all or most of the autosomes are acrocentric. Both geographically and morphologically, these *Acomys* seem close to *Acomys johannis* Thomas, 1912 described from northeastern Nigeria. Only the brownish form occupies the sandstone cliffs called « Falaise de Banfora » in southwestern Burkina Faso. The greyish and reddish forms are sympatric, but not syntopic, in central and eastern Burkina Faso. When the greyish and reddish forms share the same rocky areas, a minimum distance of 850 m separates their respective populations; in such regions, the greyish form seems more frequent than the reddish one. The « insularity » of these three *Acomys* depends on the isolation of inselbergs and cliffs, and the nature of the soil. The brownish form has probably been isolated long ago from the two others on a homogenous substrate by permanent rivers and rockless soils, that probably constitute efficient barriers. We think that speciation is at work on these three *Acomys*, with two different levels of differentiation.

Résumé. – Si le pelage ventral des nombreux spécimens d'*Acomys* collectés au Burkina Faso est toujours d'un blanc pur, leur pelage dorsal présente une grande diversité de coloris. Ces coloris permettent de reconnaître trois types morphologiques appelés provisoirement forme brune, forme grise et forme roussâtre. De par leur morphologie dentaire, ces trois formes appartiennent au vaste groupe « *cahirinus-dimidiatus* », mais les dents de la forme brune sont un peu différentes de celles des deux autres formes. La taille, le poids corporel, et les dimensions de certains caractères crâniens, sont plus importants chez la forme brune qui se distingue, finalement, nettement des formes grise et roussâtre. Toutes ces formes ont des cariotypes standard similaires mais légèrement variables ($2N = 66$ ou 68 ; $NF = 68$ à 74), et l'étude des chromosomes acrocentriques de ces *Acomys*, par dénaturation en bandes, devrait nous aider à savoir si ces trois formes sont référables ou non à une même espèce. Nous rapportons provisoirement ces formes à *Acomys johannis* Thomas, 1912 du Nigeria. Nous avons étudié la répartition des trois formes d'*Acomys* pour tenter de comprendre les raisons de la « divergence » entre la forme

Mammalia, t. 60, n° 1, 1996 : 53-68.

Fonds Documentaire ORSTOM



010020059

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: Bx20059 Ex: unique

brune et les deux autres formes. La forme brune occupe seule les imposantes (> 100 km de longueur) formations de grès de Banfora (1 300 mm de pluie) situées au sud du Burkina Faso. La forme roussâtre occupe seule les collines (> 10 km de longueur) du lieu-dit « La Petite Suisse » (800 mm de pluie). Les formes grise et roussâtre se partagent, avec exclusion réciproque, les petits inselbergs granitiques ou métamorphiques (100-200 m de diamètre) des régions de Nazinga (900 mm de pluie) et d'Oursi (350 mm de pluie). L'analyse d'une image satellite de la région d'Oursi permet de montrer comment l'insularité des populations d'*Acomys* dépend de l'isolement des éléments du dispositif rocheux et de la nature des altérites superficielles des sols ; une distance moyenne de 850 mètres entre flots rocheux et un substrat sableux entraînent une bonne séparation des formes grise et roussâtre d'*Acomys* ; une distance moyenne de 450 mètres entre ces flots et un substrat plus rocailleux ne le permettent pas, et alors la forme grise est seule trouvée. La forme brune qui se cantonne aux parties les plus humides de l'aire de répartition d'*Acomys* au Burkina Faso est moins « insulaire » que les formes grise et roussâtre ; elle a dû être isolée de ces dernières par le réseau hydrographique et la végétation, mais surtout par une « barrière » de sols dépourvus de rochers. Cet isolement explique probablement la divergence entre la forme brune et les formes grise et roussâtre qui, elles, divergent moins d'*Acomys johannis*. Plus généralement, cette étude permet de penser que l'isolement important des populations d'*Acomys* explique la diversification morphologique de ce genre au Burkina Faso, comme ailleurs.

INTRODUCTION

D'après Rosevear (1969), le genre *Acomys* présente une répartition large et discontinue dans toute la région afro-indienne ; on le connaît au Proche Orient, du Sinaï à la Palestine et à la Turquie ; il est représenté en Arabie et dans le Caucase, puis à l'est jusque dans le Sind (Inde). Il existe dans certaines grandes îles méditerranéennes comme la Crète et Chypre, mais il n'existe nulle part sur le continent européen. Le genre *Acomys* est principalement représenté en Afrique, car sur les 33 formes citées par Ellerman (1941), 32 se répartissent de l'extrême nord à l'extrême sud du continent africain. L'étude de la répartition et de la systématique du genre *Acomys* a été réalisée en région saharienne (Petter 1954), puis à l'échelle du continent (Setzer 1971, Petter 1983, Denys *et al.* 1994), mais nous ne disposons pas d'informations pour les régions sahéliennes et soudano-sahéliennes de l'Afrique de l'Ouest.

Au Burkina Faso, les premières captures d'*Acomys*, réalisées dans la région de Banfora (10°38'N, 4°45'W) remontent à 1980 (Gautun 1980) (fig. 1) ; depuis lors, les nombreuses prospections (Gautun *et al.* 1985, Sicard 1987, Sicard 1992) réalisées dans les diverses régions du pays, ont permis de collecter un grand nombre de spécimens de souris épineuses (Fig. 1).

Comme le fait remarquer Petter (1983), les affinités systématiques du genre *Acomys* sont mal perçues et le nombre d'espèces sûres indéterminable. Par ailleurs, les exigences écologiques (la rupicolie, en particulier) de la plupart des espèces d'*Acomys* (sinon toutes) font que leur répartition est souvent morcelée. Au Burkina Faso, les *Acomys* diffèrent selon le lieu de capture ; une première forme occupe seule l'Ouest burkinabè, alors que deux autres formes se rencontrent au Centre du pays, où elles se partagent l'habitat (fig. 1). Nous présentons ici une analyse écogéographique, et un aperçu caryologique des individus collectés dans diverses régions du Burkina Faso, dans le but d'essayer de caractériser les types morphologiques des formes d'*Acomys* dans ce pays.

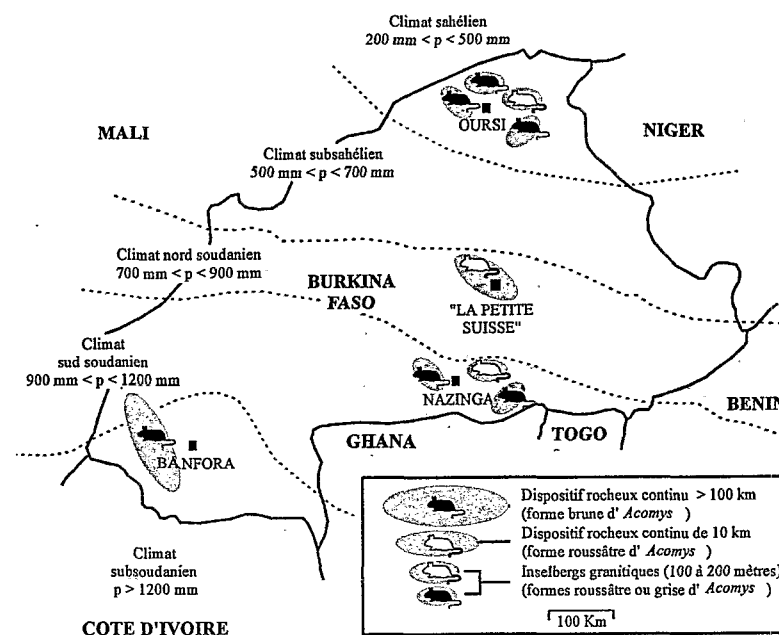


Fig. 1. — Répartition des 3 formes d'*Acomys* du Burkina Faso. Les grands massifs rocheux (grandes ellipses) sont distingués des petits inselbergs (petites ellipses). Les formes brune, grise et roussâtre d'*Acomys* apparaissent respectivement en noir, gris et en blanc.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Quatre sites ont été régulièrement prospectés (Fig. 1) : Banfora (10°38'N-4°45'W) au sud-ouest, Nazinga (11°10'N-1°25'W) au sud, la région de collines dite « La Petite Suisse » (12°23'N-1°18'W) au centre-est, et la région d'Oursi (14°41'N-0°27'W) au nord-est. Les dénominations climatiques à partir des isohyètes (Fig. 1), qui sont celles de Guinko (1984), ont été établies sur des moyennes qui couvrent les 50 dernières années ; elles ne représentent donc pas les réalités climatiques actuelles. Les moyennes annuelles actuelles des précipitations sont de 1 117 mm à Banfora, 879 mm à Nazinga, 800 mm à « La Petite Suisse » (calculées sur la période 1966-1980), et de 330 mm à Oursi (calculées sur la période 1974-1991).

L'interprétation d'une composition colorée d'une image satellite SPOT (traitement photographique) au 1/50 000 (Mode : XS ; KJ ; 55/321), nous a permis de caractériser

le dispositif rocheux de la région d'Oursi où nous avons pu capturer des *Acomys* (Fig. 2 et Tabl. 1). Ce dispositif comporte des gros massifs de gabbro (Kolel et Warga), des buttes cuirassées (Kouni-Kouni, Tazawal, et le lieu-dit « La Butte aux chats »), et 55 petits inselbergs répartis en 7 grands ensembles qui émergent au milieu de jupes sableuses éoliennes, d'arènes granitiques ou d'altérites schisteuses. Les moyennes des distances les plus proches entre ces 7 grands ensembles d'inselbergs (DMEI) sont très variables (2,8 km < DMEI < 5,5 km ; Tabl. 1). Chacun de ces grands ensembles comporte un nombre d'inselbergs (NIS) très variable (1 < NIS < 22), dont la taille

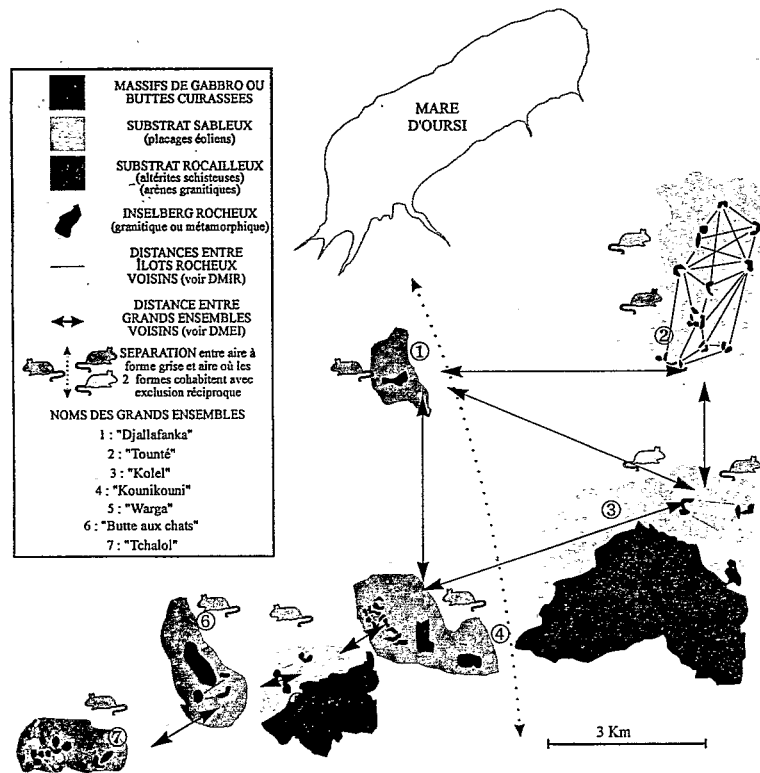


Fig. 2. — Répartition des formes grise et roussâtre d'*Acomys* dans la région de la Mare d'Oursi. Les 55 inselbergs rocheux (en noir) se répartissent en 7 grands ensembles qui émergent sur des substrats différents. Les distances les plus proches entre ces grands ensembles sont indiquées par des double-flèches en trait épais. Les distances entre les îlots rocheux (ensembles d'inselbergs distants de moins de 150 mètres) voisins d'un même grand ensemble sont indiquées par des traits fins. La forme grise occupe seule la région ouest alors que les deux formes se partagent la région est (voir double-flèche en pointillés).

TABLEAU 1. — Caractérisation de l'isolement des inselbergs rocheux de la région d'Oursi. Moyenne des distances minimales entre les grands ensembles d'inselbergs voisins (DMEI). Nombre d'inselbergs dans un grand ensemble (NIS). Taille moyenne d'un inselberg (TIS). Distance moyenne entre îlots rocheux (un îlot rocheux regroupe des inselbergs distants de moins de 150 mètres) d'un même grand ensemble (DMIR). Nombre d'îlots rocheux au sein d'un grand ensemble (NIR). Taille des îlots rocheux (TIR = valeurs moyenne, minimale et maximale du grand axe des îlots rocheux).

Grands Ensembles Rocheux	DMEI (km)	NIS	TIS (m)	DMIR (m)	NIR	TIR (m)		
						Ø Moyen	Ø Mini	Ø Maxi
"DJALLAFANKA"	5,57	1	150	-	1	150	150	150
"TOUNTE"	4,95	22	117	801	10	212	60	480
"KOLEL"	4,72	4	153	918	3	200	150	230
"KOUNIKOUNI"	4,70	13	131	-	1	1050	1050	1050
"WARGA"	2,85	3	145	363	3	143	70	210
"BUTTE AUX CHATS"	3,13	3	165	425	3	250	100	400
"TCHALOL"	4,11	9	98	560	2	460	350	570

moyenne (TIS) est peu variable (98 < TIS < 165 m). Au sein de chacun de ces grands ensembles, les inselbergs peuvent être nettement séparés ou présenter des relations de continuité ; aussi nous appellerons îlots rocheux, tout ensemble d'inselbergs distants entre eux de moins de 150 mètres. Le nombre de ces îlots rocheux (NIR), leur taille (TIR), ainsi que la moyenne des distances inter-îlots au sein d'un même ensemble (DMIR) sont très variables d'un ensemble à l'autre.

Piégeage, caryotype et spécimens

Les dispositifs de piégeage utilisés ont été décrits par Gautun *et al.* (1985) et par Sicard (1987). Selon les milieux explorés, les pièges, ouverts pendant 6 jours, sont disposés en lignes parallèles espacées de 25 à 50 mètres ; les lignes comportent 50 pièges distants de 5 à 10 mètres. Dans les inselbergs de petite taille (moins de 150 m de grand diamètre), les pièges sont disposés par groupes de 10 autour de rochers numérotés et choisis de telle sorte que le dispositif de piégeage recouvre la totalité de l'inselberg. Le piégeage est réalisé au moyen de tapettes et de pièges Chauvancy (Licence CNRS), généralement appâtés avec des arachides enduites de pâte d'arachide. Les caryotypes ont été réalisés selon une technique adaptée par Tranier (1978) à partir de la technique de Baker (1970). Une partie seulement des spécimens étudiés a pu être conservée : ils sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris, où ils ont été préparés en crânes seuls, ou en peaux plus crânes (voir en annexe).

Biométrie

Pour les comparaisons statistiques, le lot d'*Acomys* d'Oursi a été composé de 9 spécimens sauvages et de 14 spécimens nés en captivité et âgés de 3 à 9 mois. Les autres échantillons considérés ne comportaient que des spécimens sauvages adultes.

Traitement statistique des résultats

Considérant la taille relativement faible des effectifs, les comparaisons des moyennes deux à deux ont été réalisées au moyen du test non paramétrique de Wilcoxon et du logiciel informatisé SAS (SAS/STAT™ User's Guide, 1988, Release 6.03).

RÉSULTATS

Existence de trois phénotypes chez les *Acomys* du Burkina Faso

Variations caryotypiques

Les caryotypes que nous avons établis présentent un nombre fondamental NF = 68 à 74 et un nombre diploïde 2N de 66 ou 68 chromosomes ; on trouve, en effet, de 0 à 3 paires de chromosomes submétacentriques. Les résultats de l'étude caryotypique donnent 2N = 68 pour la forme brune de Banfora et pour la forme grise d'Oursi, et 2N = 66 pour la forme roussâtre de « La Petite Suisse ». Cette faible variation du nombre diploïde de chromosomes semble donc résulter de l'alternance entre une paire de submétacentriques et deux paires d'acrocentriques. L'étude en cours par « banding » des chromosomes des diverses formes d'*Acomys* devrait nous permettre de confirmer ou non l'hétérogénéité des diverses formes d'*Acomys* du Burkina Faso.

Variations du pelage

Les sujets capturés à Banfora sont de couleur brun foncé, avec le museau et les flancs gris ou beige à brun grisâtre (forme brune). Les individus capturés au lieu-dit « La Petite Suisse », et une partie des sujets capturés à Oursi et à Nazinga sont roussâtres avec des extrêmes chocolat ou fauve, le museau et les flancs allant de chocolat à orangé (forme roussâtre). La plupart des sujets d'Oursi sont gris bleuâtre, gris fer ou gris beige (forme grise). Ces tons variés d'apparence tiquetée sont dus au mélange, en proportions variables, de soies grises et de soies fauve roussâtre dans le pelage. Toutes les soies ont une pointe foncée qui s'éclaircit du sud au nord du pays. L'observation de plus d'une vingtaine de jeunes *Acomys* des trois formes, tous nés au laboratoire, montre que leur pelage demeure uniformément gris jusqu'à l'âge de cinq semaines chez les trois formes, et que la « robe » des adultes se met en place progressivement, de l'arrière vers l'avant comme l'a observé Petter (1954) pour *A. cahirinus*, et à l'inverse de ce qu'a montré Bonhote (1912) chez *A. russatus*.

Variations biométriques

La moyenne des poids corporels (PC) et celle des longueurs tête-plus-corps (LTC) des adultes capturés, montrent que les spécimens de la forme brune sont significativement ($p < 0,01$) plus lourds et plus grands que les spécimens des formes grise et roussâtre (Fig. 3 et Tabl. 2).

Certaines mesures crâniennes sont significativement ($p < 0,01$) plus importantes chez les spécimens de la forme brune que chez les spécimens des formes grise et roussâtre, entre lesquelles ces valeurs ne diffèrent pas significativement. Il en est ainsi de la distance inter-orbitaire (IO) et de la longueur de la rangée molaire supérieure (LM). La forme grise tend à présenter une distance inter-orbitaire plus importante, mais une longueur de la rangée molaire supérieure moins importante, que la forme roussâtre (Fig. 3 et Tabl. 2).

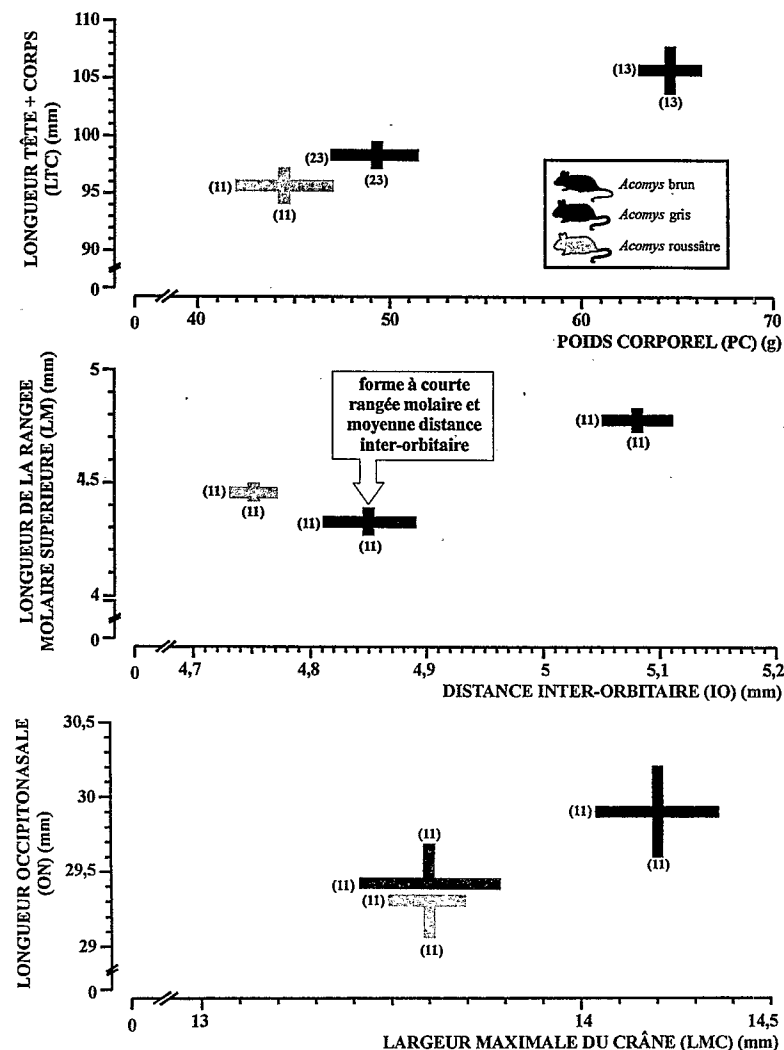


Fig. 3. — Caractères biométriques des trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso. Haut : Moyennes du poids corporel (PC) et de la longueur tête + corps (LTC). Milieu : Moyennes de la distance interorbitaire (IO) et de la longueur de la rangée molaire supérieure (LM). Bas : Moyennes de la longueur occipitonasale (ON) et de la largeur maximale du crâne (LMC). Les mesures sont faites chez des adultes des formes brune (rectangles noirs), grise (rectangles gris foncé) et roussâtre (rectangles gris clair). Les rectangles délimitent les valeurs des erreurs standard des moyennes et les chiffres entre parenthèses précisent le nombre de spécimens sur lesquels les mesures ont pu être effectuées.

D'autres dimensions crâniennes, comme la longueur occipitonasale (ON) et la largeur maximale du crâne (LMC), ne diffèrent pas significativement d'une forme à l'autre, mais présentent les mêmes tendances : - d'une part les valeurs mesurées sur les spécimens de la forme brune sont plus importantes que celles mesurées sur les spécimens des formes grise et roussâtre; - d'autre part les valeurs mesurées sur les spécimens des formes grise et roussâtre sont toujours très proches (Fig. 3 et Tabl. 2).

TABLEAU 2. - Variations biométriques des trois formes d'*Acomys*. Poids corporel (PC), longueur tête + corps (LTC), distance inter-orbitaire (IO), longueur de la rangée molaire supérieure (LM), largeur maximale du crâne (LMC), et longueur occipitonasale (ON). Moyennes \pm erreur standard de la moyenne (nombre de spécimens mesurés). Les différences statistiques significatives (test non paramétrique de Wilcoxon) sont indiquées de la façon suivante : forme brune vs forme grise : (***) = $p < 0,01$; forme brune vs forme roussâtre : (\$\$) = $p < 0,01$.

Formes d' <i>Acomys</i>	PC (g)	LTC (mm)	IO (mm)	LM (mm)	LMC (mm)	ON (mm)
<i>Acomys</i> brun	64,7 \pm 1,7 (13)	105,8 \pm 2 (13)	5,08 \pm 0,03 (11)	4,78 \pm 0,05 (11)	14,2 \pm 0,17 (11)	29,9 \pm 0,31 (11)
<i>Acomys</i> gris	49,2 \pm 2,4 (23)	98 \pm 1,2 (23)	4,85 \pm 0,04 (11)	4,32 \pm 0,05 (11)	13,6 \pm 0,19 (11)	29,4 \pm 0,26 (11)
<i>Acomys</i> roussâtre	44,5 \pm 2,6 (11)	95,5 \pm 1,6 (11)	4,75 \pm 0,02 (11)	4,46 \pm 0,02 (11)	13,6 \pm 0,11 (11)	29,3 \pm 0,26 (11)
	(**)(\$\$)	(**)(\$\$)	(**)(\$\$)	(**)(\$\$)	NS	NS

Variations de la morphologie crâniodentaire (Tab. 3)

Les dents des *Acomys* du Burkina Faso sont caractéristiques du sous-genre *Acomys* (Petter 1983), sans tubercules « t' » sur les molaires supérieures M¹ et M², mais avec un « t' » sur la M³ (Denys et Michaux 1992). Ces *Acomys* appartiennent à première vue au groupe « *cahirinus-dimidiatus* » (Petter 1983). Ce groupe de formes apparentées est surtout un « fourre-tout », où restent les taxons que l'on ne parvient pas à caractériser. Petter (1983) en isole, entre autres, *A. mullah* Thomas, 1904 d'Ethiopie et *A. brockmani* Dollman, 1911 de Somalie, caractérisés par leur grande taille; dans les deux formes, les molaires sont longues et larges, la M² et la M³ particulièrement, et la M¹ est caractérisée par une angulation entre « t' » et « t' ». Ces caractères se retrouvent chez les *Acomys* du Burkina Faso, qui leur sont peut-être apparentés (Fig. 4). Par ailleurs, les trois formes connues du Burkina se différencient entre elles par des détails ténus, mais caractérisables. Les dents de la forme grise et de la forme roussâtre ressemblent à celles du type d'*Acomys johannis* Thomas, 1912, du plateau Baoutchi (Kabwir) au Nigeria; toutefois, la forme roussâtre ne présente presque pas de « t' » sur la M³ (Fig. 4). Quant aux dents de la forme brune, elles présentent une angulation entre « t' » et « t' », ainsi qu'une faible ébauche de « t' » sur la M³ (Fig. 4). Les forams palatins antérieurs de la forme brune descendent loin au niveau des deux premières racines de la première molaire; ils sont donc plus longs que ceux des formes grise et roussâtre de quelques dixièmes de millimètres (Fig. 4). Les spécimens âgés de la forme brune présentent une angulation accentuée de l'apophyse zygomatique du maxillaire.

TABLEAU 3. - Comparaison des caractères crâniodentaires chez les trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso et chez quelques espèces géographiquement proches. Largeur du palais mesurée aux bords labiaux des molaires M¹ (LDP). Longueur de la rangée molaire supérieure (LM). Largeur de la première molaire supérieure (LAM¹). Moyenne \pm erreur standard de la moyenne (nombre de spécimens mesurés). Le test non paramétrique de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les moyennes deux à deux. Les résultats des tests sont toujours indiqués dans le même ordre (forme X vs forme brune / forme X vs forme grise / forme X vs forme roussâtre), avec : (*) pour $p < 0,05$, (**) pour $p < 0,01$, et (***) pour $p < 0,001$.

Variables	<i>Acomys</i> brun (Burkina)	<i>Acomys</i> gris (Burkina)	<i>Acomys</i> roussâtre (Burkina)	<i>Acomys chudeani</i> (Mauritanie)	<i>Acomys chudeani</i> (Maroc)	<i>A. seurati</i> (Hoggar) (Tassili)	<i>Acomys airensis</i> (Air)
n	9	16	9	7	6	16	10
LDP (mm)	6,355 $\pm 0,027$	6,150 $\pm 0,034$ (* / NS)	6,211 $\pm 0,018$ (NS / NS / -)	5,700 $\pm 0,026$ (***) (***) (***)	6,016 $\pm 0,013$ (** / **)	5,737 $\pm 0,059$ (***) (***) (***)	5,640 $\pm 0,059$ (***) (***) (***)
LM (mm)	4,633 $\pm 0,015$	4,437 $\pm 0,027$ (* / NS)	4,455 $\pm 0,022$ (* / NS / -)	4,071 $\pm 0,019$ (***) (***) (***)	4,483 $\pm 0,013$ (* / NS / NS)	4,168 $\pm 0,015$ (***) (***) (***)	4,050 $\pm 0,022$ (***) (***) (***)
LAM ¹ (mm)	1,622 $\pm 0,001$	1,631 $\pm 0,004$ (NS / NS)	1,600 $\pm 0,007$ (NS / NS / -)	1,364 $\pm 0,003$ (***) (***) (***)	1,516 $\pm 0,002$ (* / **)	1,425 $\pm 0,001$ (***) (***) (***)	1,395 $\pm 0,002$ (***) (***) (***)

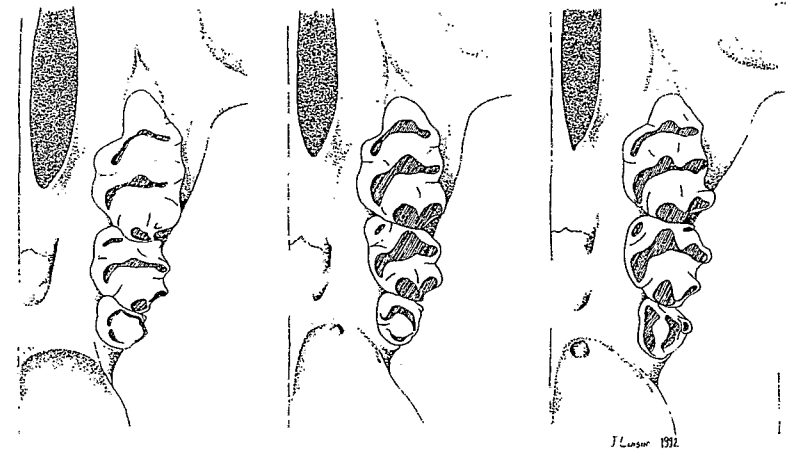


Fig. 4. - Morphologie dentaire des trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso (molaires supérieures). Les dents des formes grise et roussâtre diffèrent par leur largeur et surtout par la présence ou l'absence d'un tubercule « t' » sur la molaire M². Les dents de la forme brune montrent une forte angulation entre les tubercules « t' » et « t' », ainsi qu'une ébauche de « t' » sur la M³; chez cette dernière forme, on note que les forams palatins antérieurs atteignent le niveau de la deuxième rangée de cuspides de la première molaire M¹.

Répartition des trois formes d'*Acomys* au Burkina Faso

Répartition générale

Les *Acomys* du Burkina Faso vivent dans divers milieux rocheux. Parmi les localités prospectées du sud au nord du pays, au moins quatre d'entre elles abritent des populations d'*Acomys* (Fig. 5). Il s'agit des grands massifs rocheux de Banfora, du massif rocheux du lieu-dit « La Petite Suisse », et des inselbergs granitiques ou métamorphiques de Nazinga et de la région d'Oursi.

A Banfora, la forme brune d'*Acomys* occupe seule d'imposantes formations de grès étendues sur près de 100 km, mais on peut capturer des *Acomys* assez loin des pierriers, sur les berges de petits cours d'eau. Au lieu-dit « La Petite Suisse », la forme roussâtre d'*Acomys* occupe seule un îlot collinaire long de 10 km et très riche en éboulis localisés en bas de pente. A Nazinga et à Oursi, les formes grise et roussâtre d'*Acomys* se partagent de façon exclusive de petits îlots granitiques ou métamorphiques larges d'une centaine de mètres. A Oursi, les captures d'*Acomys* sont strictement limitées aux inselbergs alors qu'à Nazinga, les *Acomys* peuvent être capturés aux alentours immédiats des inselbergs quand la végétation est dense (Fig. 5).

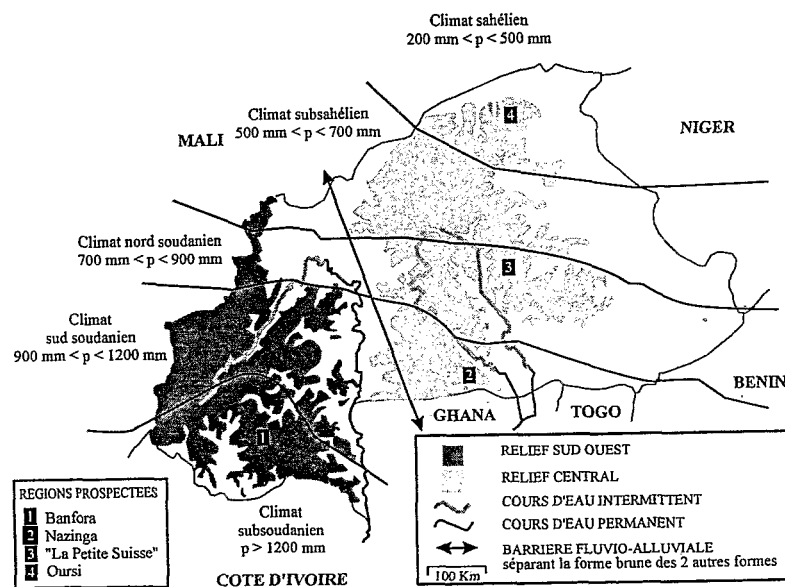


Fig. 5. — Isolement des formes d'*Acomys* du Burkina Faso. La forme brune (à l'ouest) est séparée des deux autres formes (à l'est) par une barrière fluvio-alluviale et une large zone dépourvue de rochers.

Répartition des formes d'*Acomys* dans la région d'Oursi

Les prospections réalisées depuis 1984 montrent que les formes grise et roussâtre d'*Acomys* ne sont pas assez présentes, ni dans les gros massifs de gabbro, ni dans les buttes cuirassées, pour pouvoir être étudiées : seulement une dizaine d'animaux furent capturés dans les bas de pente riches en éboulis de ces deux types de formations. Par contre, de nombreux *Acomys* furent régulièrement capturés dans les petits inselbergs. Nous n'avons prospecté que 20 inselbergs (choisis au hasard) parmi les 55 inselbergs cartographiés (Fig. 2). *Acomys* était présent en abondance dans ces 20 inselbergs, et la probabilité pour qu'un des 35 inselbergs non visités soit dépourvu d'*Acomys* doit être faible : nous considérerons donc que les 55 collines cartographiées sont probablement toutes occupées par *Acomys*. La forme grise d'*Acomys* occupe seule les îlots rocheux situés à l'ouest de la région étudiée, alors que les formes grise et roussâtre se partagent les îlots rocheux situés à l'est (Fig. 2 : double flèche pointillée). Ces deux formes, lorsqu'elles coexistent au sein d'un grand ensemble (est), n'occupent jamais, ni le même inselberg, ni le même îlot rocheux.

Les reliefs, où seule la forme grise d'*Acomys* est capturée, émergent généralement d'arènes granitiques ou d'altérites schisteuses, et présentent un moindre degré d'isolement ($363 \text{ m} < \text{DMIR} < 560 \text{ m}$) que les îlots rocheux qui séparent les formes grise et roussâtre ($801 \text{ m} < \text{DMIR} < 918 \text{ m}$), qui, eux, émergent de placages sableux éoliens (Fig. 2 et Tabl. 1). Ces résultats montrent donc qu'une distance moyenne de 850 mètres entre des îlots rocheux permet une bonne séparation des formes grise et roussâtre d'*Acomys*, et donc leur coexistence à cette échelle. L'absence d'échange entre les deux formes se comprend d'autant mieux que le substrat sableux est peu propice aux déplacements à découvert de ces rongeurs. Inversement, une distance moyenne de 450 mètres entre les îlots d'un dispositif rocheux ne paraît pas empêcher le contact entre les deux formes, et ceci, d'autant plus si le substrat est rocaillieux ; le résultat de ce contact semble alors devoir être l'élimination de la forme roussâtre. En d'autres termes, à moins de 450 mètres d'une population d'*Acomys* gris, on ne trouve éventuellement qu'une autre population d'*Acomys* gris.

DISCUSSION

Le caryotype ($2N = 66$ ou 68) des trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso est original par rapport aux caryotypes des espèces d'*Acomys* géographiquement les plus proches : $2N = 38$ chez *A. seurati* du Hoggar (Matthey 1968), $2N = 40$ chez le supposé *A. chudeaui* du Maroc (Benazzou 1983), et $2N = 42$ chez *A. airiensis* (Tranier 1975). Ceci montre qu'il s'agit probablement d'une espèce nouvelle, sous réserve qu'il n'y ait pas identité entre les *Acomys* du Burkina et *Acomys johannis*, pour lequel aucune donnée caryologique n'existe.

Les populations des trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso vivent dans des pierriers de taille variable : d'une centaine de mètres à une centaine de kilomètres. D'après Osborn et Helmy (1980), les *Acomys cahirinus* d'Égypte occupent principalement des milieux rocheux, mais peuvent également être rencontrés dans les habitations et dans leur voisinage, dans les herbes, les cultures, les arbres, les ruines et les dépôts d'ordures. D'après notre expérience, l'anthropophilie d'*Acomys* semble liée à la zone désertique. Au Burkina Faso, on peut trouver *Acomys* dans des ruines ou des termitières, mais nous ne l'avons pas trouvé dans des milieux franchement anthropisés. Cette popu-

lation est, en latitude, aussi méridionale que celle du Ghana, que Rosevear (1969) appelle *A. cahirinus*. A ce jour, seul *A. johannis* du Nigeria est plus méridional encore (Thomas 1912), mais l'altitude de la localité (Kabwir, environ 900 m) la met dans la même zone bioclimatique que les spécimens du Burkina Faso et du Ghana.

D'un point de vue purement morphologique, les *Acomys* du Burkina Faso diffèrent aussi bien d'*Acomys chudeaui* (Mauritanie, et peut-être Maroc, quoique l'*Acomys* de ce pays paraisse différent) que d'*Acomys seurati* (Hoggar et Tassili, en Algérie) ou d'*Acomys airensis* (Air, au Niger). D'avec ces trois espèces, toutes les formes d'*Acomys* du Burkina Faso diffèrent significativement ($0,05 < p < 0,001$; Tabl. 3) par la largeur de leur palais, mesurée aux bords labiaux des molaires M¹ (LDP), et par la grande taille de leurs larges molaires (longueur de la rangée molaire supérieure: LM, et largeur de la première molaire M¹: LAM¹) (Tabl. 3). On remarquera que les comparaisons avec les *Acomys chudeaui* de Mauritanie et du Maroc ne sont pas équivalents (Tabl. 3), ce qui renforce notre remarque précédente. D'*Acomys chudeaui* Kollmann, 1911, les *Acomys* du Burkina Faso diffèrent encore par leurs molaires; au MNHN, les spécimens d'*A. chudeaui* d'Atar et de Moudjéria (Mauritanie) ont des molaires beaucoup plus étroites que les *Acomys* du Burkina Faso (Tabl. 3); toutefois, la teinte gris-mauve d'*A. chudeaui* est très semblable à celle des *Acomys* gris du Burkina Faso. D'*A. seurati* Heim de Balsac, 1936, les spécimens du Burkina Faso diffèrent par leurs petites bulles tympaniques, leurs grosses molaires (Tabl. 3), leurs petites oreilles et leur taille plus faible; les *A. seurati* du Tassili et du Hoggar sont très proches des « *cahirinus* » israéliens par la robe, jaune infusée de noir, par leur queue plus longue que le corps, et par leurs grandes oreilles. Les *Acomys* du Burkina Faso diffèrent, par leurs grosses molaires (Tabl. 3) et leur taille plus forte, d'*A. airensis* (Thomas et Hinton, 1921); les *A. airensis* d'Agadès ont une robe ocre roussâtre très claire que ne présentent pas les *Acomys* du Burkina Faso.

En résumé, les trois formes d'*Acomys* du Burkina Faso sont proches d'*Acomys johannis* d'après leurs caractères crâniodentaires. Ils ressemblent aussi fortement à *A. mullah* et *A. brockmani* d'Ethiopie et de Somalie. Nous tenterons de caractériser ultérieurement les trois formes étudiées.

La tonalité générale des trois types de pelage des *Acomys* du Burkina Faso semble reliée à la tonalité générale du substrat: le phénotype brun sur les grès chocolat de Banfora et le phénotype roussâtre sur les granits rosâtres; mais le phénotype gris se trouve sur des substrats variés. Heth *et al.* (1988) constatent, de même, que la tonalité du pelage des *Spalax* israéliens est « adaptée » à la tonalité du sol; chez *Spalax*, les formes les plus claires sont les plus désertiques, alors que les formes les plus sombres sont les plus mésiques: de même, les *Acomys* sahéliens peuvent être d'un gris très clair, alors que ceux de la zone sub-soudanienne sont foncés.

Parmi les trois phénotypes d'*Acomys* étudiés, la forme brune est apparemment la plus différenciée. Plus gros, plus anguleux, moins fuyant de l'occiput en vue latérale, le crâne des *Acomys* de Banfora n'est pas homothétique des crânes des deux autres formes. Dans le cas de ces animaux « insulaires » par le mode de vie, des différences biométriques de cet ordre peuvent indiquer l'existence de plusieurs espèces biologiques, comme Patton et Brylski (1978) l'ont montré chez les gaufres du genre *Thomomys*, que leur habitat souterrain morcelle en populations éventuellement très isolées les unes des autres.

L'isolement géographique et morphologique de la forme brune traduit une individualisation probablement ancienne. Quant à la divergence observée entre les pelages des formes grise et roussâtre, son explication semble plus complexe. Il est probable que la séparation de ces deux formes est plus récente que leur séparation d'avec la forme

brune; ces deux phénotypes proches restent relativement stables du sud-est au nord-est du pays.

La répartition du genre *Acomys* au Burkina Faso se caractérise d'abord par la présence exclusive de la forme brune dans les massifs de Banfora, et de la forme roussâtre dans le massif de « La Petite Suisse ». Dans ces derniers milieux, les amas de roches ne sont pas assez isolés les uns des autres pour que l'on y trouve diverses formes d'*Acomys*; on retrouve donc à une plus grande échelle les résultats obtenus à Oursi: une seule forme domine. Cependant, notre prospection trop ponctuelle ne nous permet pas d'affirmer qu'il n'existe pas d'éventuelles « poches » habitées par la forme grise d'*Acomys* dans le massif de « La Petite Suisse ».

Les flots rocheux d'Oursi, et dans une moindre mesure ceux de Nazinga, sont séparés par des milieux peu favorables au déplacement à couvert d'*Acomys*: glacis dénudés ou placages sableux éoliens à Oursi, et savanes herbeuses à Nazinga. A Nazinga, en climat sud-soudanien, les populations d'*Acomys* sont moins strictement inféodées aux petits inselbergs qu'à Oursi en climat sahélien. A Nazinga, nous avons en effet capturé quelques *Acomys* dans des crevasses de termitières construites près de souches ligneuses situées directement au pied de l'inselberg; et ceci, bien que cette niche écologique soit aussi largement occupée par *Mastomys erythroleucus*. En climat sub-soudanien, où la pluviosité atteint parfois 1 300 mm, l'insularité d'*Acomys* est encore moins stricte qu'à Nazinga, d'autant que la falaise de Banfora est un faciès continu. Ces résultats nous permettent de penser que la dépendance des *Acomys* vis-à-vis des milieux rocheux ou de l'habitat humain est d'autant plus marquée que l'aridité climatique régionale est prononcée et que le couvert végétal est réduit. L'insularité d'*Acomys* croît avec l'aridité et le morcellement des milieux rocheux.

Dans la région d'Oursi, l'exclusion réciproque existant entre les formes d'*Acomys* semble à l'avantage de la forme grise. Pour l'instant, nous ne connaissons pas encore le mécanisme de cette exclusion apparente: il peut s'agir d'une compétition aiguë qui tournerait toujours (?) à l'avantage de la forme grise, ou bien d'une absorption génétique (le phénotype « gris » dominant le phénotype « roussâtre »). S'il s'agit d'une compétition, nous avons affaire à des espèces séparées, ou en voie de séparation, et s'il s'agit d'une absorption, nous avons affaire à un polymorphisme intraspécifique.

Les travaux de Granjon (1987) sur des populations insulaires et continentales de *Rattus*, montrent que le « syndrome d'insularité » se traduit, entre autres, par l'apparition d'une différenciation morphologique, quand on compare entre elles les îles d'un archipel, ou de petites populations isolées d'une grande. Nous pensons que la plaine de la Volta Noire, sans rochers notables, et le fleuve à régime quasi-permanent, séparent probablement depuis très longtemps la forme brune des deux autres formes (Fig. 5), et que cet isolement plus ancien explique pourquoi la forme brune de Banfora est plus différenciée par la taille et les caractères crâniens et dentaires. Ce type de barrière hydrographique est déjà documenté ailleurs pour *Acomys*: en Egypte, le Nil suffit depuis des milliers d'années à empêcher *Acomys russatus* de passer sur la rive gauche (Osborn et Helmy 1980); pour la même raison hydrographique, il se pourrait qu'*Acomys cahirinus cahirinus* et *A. cahirinus dimidiatus* soient des espèces distinctes (Volo-bouev *et al.* 1991); dans ce dernier cas, la séparation serait plus récente que celle d'*A. russatus* et *A. cahirinus sensu lato*. *A. dimidiatus* est certainement un isolat d'*A. cahirinus* passé en Asie à l'une des périodes d'aridité maximale pendant lesquelles le Nil cesse périodiquement de couler. Si l'on suppose que le genre *Acomys* a peuplé l'Afrique de l'Ouest à partir de l'est, la population ancestrale de la forme brune de Banfora a dû passer la plaine de la Volta Noire en venant de l'est lors d'un épisode aride; le retour de conditions plus humides a verrouillé l'isolement des *Acomys* sur ce massif gréseux.

Au centre et à l'est du Burkina Faso, les écoulements faibles et intermittents des Voltas (Rouge et Blanche) et des affluents du Niger constituent une faible barrière (Fig. 5). Pounds et Jackson (1981) ont montré que des rivières (permanentes) séparaient efficacement des populations de lézards en Louisiane, et que le flux génétique entre populations voisines était d'autant plus réduit que la rivière était large. La séparation des formes grise et roussâtre d'*Acomys* ne remonte peut-être pas au-delà du dernier épisode pluvial (8000 ans avant le présent) (Petit-Maire et Kropelin 1991), quoique Nevo (1985) attribue l'âge considérable de 150 000 (\pm 50 000 ans) à la séparation *A. cahirinus* / *A. russatus*, et l'âge relativement encore plus considérable de 115 000 (\pm 40 000 ans) à la séparation entre les deux formes caryotypiques d'*A. dimidiatus* (2N = 36 du Sinaï et 2N = 38 de Palestine).

REMERCIEMENTS

Nous remercions Jacques Cuisin pour sa précieuse collaboration artistique et technique, Jean-Marie Lamachère pour l'interprétation de la photo satellite de la mare d'Oursi, L. Granjon, D. Schlitter et J.-M. Duplantier pour leurs relectures attentives et leurs remarques judicieuses.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, R.J., 1970. — Karyotypic trends in bats. Pp. 65-68 in : *Biology of bats*. Ed. W.A. Winsatt, New York : Academic press. Vol. 1.
- BENAZZOU, T., 1983. — Le caryotype d'*Acomys chudeaui* capturé dans la région de Tata (Maroc). *Mammalia*, 47 : 588.
- BONHOTE, J.L., 1912. — On a further collection of Mammals from Egypt and Sinai. *Proc. Zool. Soc., London* : 224-231.
- DENYS, C. et J. MICHAUX, 1992. — La troisième molaire supérieure chez les *Muridae* d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*. *Bonn Zool. Beitr.*, 43 : 367-382.
- DENYS, C., J.C. GAUTUN, M. TRANIER and V. VOLOBOUEV, 1994. — Evolution of the genus *Acomys* (*Rodentia*, *Muridae*) from dental and chromosomal patterns. *Isr. J. Zool.*, 40 : 215-246.
- ELLERMAN, J.R., 1941. — *Families and genera of living rodents*, vol. 2, Family Muridae, XII, British Museum (Natural History), Londres, 690 p.
- GAUTUN, J.C., 1980. — Captures d'*Acomys* sp. dans le sud de la Haute-Volta (Banfora : 10°38'N, 4°45'W). *Mammalia*, 44 : 591-592.
- GAUTUN, J.C., M. TRANIER et B. SICARD, 1985. — Liste préliminaire des rongeurs du Burkina Faso (ex. Haute-Volta). *Mammalia*, 49 : 537-542.
- GRANJON, L., 1987. — *Evolution allopatrique chez les Muridés : Mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez Mastomys et Rattus*. Thèse de Doctorat, Montpellier, USTL, 163 p.
- GUINKO, S., 1984. — *Végétation de la Haute-Volta*. Dipl. Doct. Sci. Nat., Bordeaux, UB-III, 318 p.
- HETH, G., A. BEILES and E. NEVO, 1988. — Adaptive variation of pelage color within and between species of the subterranean mole rat (*Spalax ehrenbergi*) in Israel. *Oecologia*, 74 : 617-622.
- MATTHEY, R., 1968. — Cytogénétique et taxonomie du genre *Acomys* : *A. percivali* Dollman et *A. wilsoni* Thomas, espèces d'Abyssinie. *Mammalia*, 32 : 621-627.
- NEVO, E., 1985. — Genetic differentiation and speciation in spiny mice *Acomys*. *Acta. Zool. Fenn.*, 170 : 131-136.
- OSBORN, D.J. and I. HELMY, 1980. — *The contemporary land Mammals of Egypt (including Sinai)*. Fieldiana Zool., New series n° 5, Chicago, FMNH, 579 p.
- PATTON, J.L. and P.V. BRYLSKI, 1987. — Pocket gophers in alfalfa fields : causes and consequences of habitat related body size variations. *Am. Anat.*, 130 : 483-506.
- PETIT-MAIRE, N. et S. KROPELIN, 1991. — Les climats holocènes du Sahara le long du Tropique du Cancer. In : *Paléoenvironnements du Sahara. Lacs Holocènes à Taoudenni (Mali)*. Editions du CNRS, Paris.
- PETTER, F., 1954. — Remarques biologiques sur des rats épineux du genre *Acomys*. Répartition au Sahara. *Mammalia*, 18 : 389-396.
- PETTER, F., 1983. — Eléments d'une révision des *Acomys* africains. Un sous-genre nouveau *Peracomys* Petter et Roche, 1981 (Rongeurs, Muridés). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Sc. Zool.*, 237 : 109-119.
- POUNDS, J.A. and J.F. JACKSON, 1981. — Riverine barriers to gene flow and the differentiation of fence lizard populations. *Evolution*, 35 : 516-528.
- ROSEVEAR, D.R., 1969. — *The Rodents of West Africa*. British Museum (Natural History), Londres, 604 p.
- SETZER, H.W., 1971. — Genus *Acomys*. Part. 6.5 in : *The Mammals of Africa : an identification manual*. Smithsonian Institution Publications, Washington.
- SICARD, B., 1987. — *Mécanismes écologiques et physiologiques de régulation des variations régulières et irrégulières de l'abondance des rongeurs du Sahel (Burkina Faso)*. Thèse Doct. d'Etat ès-Sciences, Montpellier, USTL, 337 p.
- SICARD, B., 1992. — Influences de l'aridité sur la biologie des rongeurs soudano-sahéliens. Pp. 311-333 in : *L'aridité, une contrainte au développement : caractérisation, réponses biologiques, stratégie des sociétés*. Eds. E. Le Floch et al., Collection Didactiques ORSTOM, Paris.
- THOMAS, O., 1912. — Mammals of the Panyam Plateau, Northern Nigeria. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1912 : 269-274.
- THOMAS, O. and M.A.C. HINTON, 1921. — Captain Angus Buchanan Air Expedition. II On the Mammals (other than Ruminants) obtained during the expedition to Air (Asben). *Novit. Zool.*, 38 : 1-13.
- TRANIER, M., 1975. — Etude préliminaire du caryotype de l'*Acomys* de l'Air (Rongeurs, Muridés). *Mammalia*, 39 : 704-705.
- TRANIER, M., 1978. — Les relations d'*Eliomys tunetae* et de quelques autres formes de Lérotis de la région méditerranéenne (Rongeurs, Muscardinidés). *Mammalia*, 42 : 349-353.
- VOLOBOUEV, V.T., M. TRANIER and B. DUTRILLAUX, 1991. — Chromosome evolution in the genus *Acomys* : chromosome banding analysis of *Acomys* cf. *dimidiatus* (*Rodentia*, *Muridae*). *Bonn. Zool. Beitr.*, 42 : 253-260.