

ORSAY
n° d'ordre

UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée

Pour obtenir

Le Grade de DOCTEUR d'Etat

Spécialité : Sciences Naturelles

PAR

Bernard HUBERT

—•—•—•—

SUJET : **ECOLOGIE DES POPULATIONS DE DEUX RONGEURS**
SAHELO-SOUDANIENS A BANDIA (SENEGAL)

soutenue le 17 Décembre 1982

devant la Commission d'examen

MM BOURLIERE
RAMADE
GENERMONT
LEFEUVRE
SPITZ
PETTER

President

RESUME

Cette thèse présente les résultats d'observations sur la dynamique des populations de *Mastomys erythroleucus* (Muridae) et de *Taterillus gracilis* (Gerbillidae) en zone sahélo-soudanienne au Sénégal, de 1971 à 1981. Après discussion du statut taxonomique de ces deux espèces, des premières données écologiques sont fournies de 1971 à 1973 : saison de reproduction, domaines vitaux, répartition spatiale.

Les densités font l'objet d'un suivi mensuel de novembre 1975 à mars 1981. Cette période recouvre deux explosions de populations (1975-76 et 1979-80) et deux phases de très basses densités (1977-78 et 1980-81). En relation avec ces cycles d'abondance sont discutés les régimes alimentaires, la mise en réserve de lipides corporels, des variations de fréquence de certains allèles d'estérases ainsi que la circulation d'un arbovirus transmis par des ornithodores.

En conclusion, une discussion aborde les contraintes écologiques de petits mammifères granivores sous un climat irrégulier et contrasté et propose des voies de recherche pour aboutir à un modèle de prévision des variations de densité.

MOTS CLES :

Mastomys erythroleucus, *Taterillus gracilis*, dynamique de population, pullulation, régimes alimentaires, virus Bandia, réserves corporelles, épidémiologie, Afrique de l'Ouest.



SUMMARY

This thesis presents some data on population dynamics in *Mastomys erythroleucus* (Muridae) and *Taterillus gracilis* (Gerbillidae) in the sahelo-sudanian zone in Senegal from 1971 to 1981. The taxonomical status of these two species is discussed, and some ecological data are presented from 1971 to 1973 : breeding period, home ranges, spatial behaviour.

The densities have been assessed monthly from november 1975 to march 1981. During this period, two population outbreaks (1975-1976 and 1979-1980) and two periods of very low densities (1977-1978 and 1980-1981) were observed. Diet, fat reserves, genetic variations of esterases and fitness with an arbovirus transmitted by ornithodores are discusses related to the population fluctuations.

The conclusion raises the problem of granivory for rodents under such irregular climatic conditions and some suggestions are made for forecasting population outbreaks.

AVANT-PROPOS

Une recherche en écologie ne peut être qu'un travail d'équipe, et sont là pour le prouver les nombreux co-auteurs avec lesquels, j'ai élaboré les éléments de ce travail. Qu'ils soient remerciés ici, Mais il ne faudrait pas oublier ceux qui ont fait cette recherche, quotidiennement, avec et sans moi, sur le terrain et en laboratoire : que Mamadou SALL, Diethie THIAW et Christophe BARBOZA voient ici aboutir une partie de leur nombreux efforts, qu'en particulier Hilaire BOUGANALY, Papa N'DIAYE et Khalilou BA sachent à quel point j'ai eu plaisir à travailler avec eux et combien j'ai pu compter sur leur fidèle assistance. Maintenir les relations d'amitié ainsi établies serait pour moi la plus belle des reconnaissances.

Je voudrai dire aussi, ici, à quel point j'ai été touché par l'aide infatigable et dévouée qu'ont apporté à la réalisation de ce document Nicole GIRAULT, Mireille SAINT-GAUDIN et Jacqueline NIORE.

Sans eux, sans elles, rien de tout cela n'aurait pu être fait.

J'exprime ma reconnaissance à MM. les Professeurs RAMADE et GENERMONT qui ont accepté de juger ce travail et de me faire part de leurs observations et critiques.

Je suis heureux que M. le Professeur François BOURLIERE ait accepté de diriger cette thèse, lui qui a suivi et soutenu mes travaux depuis leur début.

Je tiens particulièrement à remercier François SPITZ, qui, encore une fois, prend la peine de lire et de critiquer mes travaux, lui qui a guidé mes recherches depuis 10 ans et m'a réconforté et soutenu dans les périodes difficiles. Que Francis PETTER, qui m'a appris mon métier, dans les élevages

comme sur le terrain, sache trouver ici le fruit de ses conseils judicieux et de son amicale assistance que j'ai toujours trouvés dans les moments d'euphorie aussi bien que dans d'autres moins agréables.

Que Jean-Claude LEFEUVRE voie ici l'hommage d'un collaborateur.
Que Jacques GIBAN sache à quel point j'ai été touché par la confiance et l'amitié qu'il a su manifester en toutes circonstances.

Je voudrais aussi remercier l'O.R.S.T.O.M. pour m'avoir donné les moyens de réaliser ce travail, en particulier Claude MONNET, qui en fut le Directeur au Sénégal et qui m'a toujours accueilli avec compréhension et aidé à résoudre les difficultés administratives.

Je voudrais aussi remercier l'I.N.P.A., et en particulier Bertrand VISSAC, Chef du Département de Recherche sur les Systèmes Agraires, pour m'avoir donné les moyens de rédiger ce travail.

Je tiens aussi à exprimer ma reconnaissance aux Autorités Sénégalaises pour avoir accueilli et facilité ces recherches. Puissent leurs résultats aider à mieux connaître, et donc à contrôler, les populations de rongeurs sauvages.

Que M. le Dr. DIGOUTTE, Directeur de l'Institut Pasteur de DAKAR et sa collaboratrice Mme Catherine ADAM, ainsi que M. le Dr. RODHAIN, de l'Institut Pasteur de PARIS acceptent mes remerciements pour leur aide et leur collaboration dans un domaine éloigné du mien.

Que se sentent aussi remerciés tous ceux dont j'ai pu oublier de citer le nom, que j'ai rencontrés et avec qui j'ai travaillé ou discuté, quelques heures, quelques jours et qui m'ont donné un peu de leur savoir, un peu d'eux-même, qui m'ont aidé d'une façon ou d'une autre, à faire et à me faire.

Ah ! j'oubliais REISER, qui a fortement inspiré la page de garde...

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	3
I - PRESENTATION DU MILIEU ET DES METHODES UTILISEES	9
I - 1 - Rappel du milieu de BANDIA. Principales méthodes de piégeages. Résultats préliminaires.	11
I - 2 - Elevage des animaux et mise au point d'un critère de détermination de l'âge.	81
I - 3 - Relations entre les rongeurs et le milieu édaphique. Conséquences biogéographiques.	101
II - STATUT SYSTEMATIQUE DU MATERIEL ETUDIE	129
II - 1 - Rappel de la faune de rongeurs du Sénégal. Situation de BANDIA.	131
II - 2 - Deux espèces de <i>Taterillus</i> indiscernables à l'oeil.	145
II - 3 - Une méthode de détermination des <i>Taterillus</i> par électrophorèse du sérum sanguin	151
II - 4 - Etude de l'ensemble des différenciations sérologiques entre les deux espèces de <i>Taterillus</i> .	157
II - 5 - Statut des principales espèces de <i>Mastomys</i> en Afrique.	167
III - DYNAMIQUE DE POPULATION	177
III - 1 - Modélisation à partir des résultats de terrain.	179
III - 2 - Etude démographique détaillée de novembre 1975 à mars 1981.	185
IV - LES RAPPORTS TROPHIQUES : PRODUCTION PRIMAIRE/CONSUMMATEURS PRIMAIRES.	217
IV - 1 - Régimes alimentaires en 1975-1977.	219
IV - 2 - Régimes alimentaires en 1978-1979. Impact sur le milieu.	241
IV - 3 - Les disponibilités alimentaires sont un des facteurs limitants de la dynamique de population.	283
IV - 4 - Constitution de réserves corporelles.	309
V - LES RAPPORTS DE PARASITISME	329
V - 1 - Isolement de souches de <i>Leishmania major</i> .	331
V - 2 - Rôle des rongeurs dans l'épidémiologie de la Leishmaniose cutanée chez l'homme.	339
V - 3 - Rôle du virus Bandia dans la dynamique de population de <i>Mastomys</i> .	349

VI - ELEMENTS DE GENETIQUE DES POPULATIONS	365
VI - 1 - Evolution de la composition génotypique de la population de <i>Mastomys</i> de 1978 à 1982 .	367
VII - PREMIERE SYNTHESE	
VII - 1 - Etablissement d'un modèle conceptuel aboutissant à un système de prévision des pullulations.	
VIII - BILAN ET CRITIQUE.	
VIII - 1 - En bref	
VIII - 2 - Quelles méthodes pour quels objectifs ?	
VIII - 3 - Etre un mammifère granivore dans un milieu imprévisible	
VIII - 4 - Quel avenir pour cette recherche ?	

°

° °

..

INTRODUCTION

Le présent travail représente le bilan d'une dizaine d'années de recherches sur les Rongeurs de la zone sahélo-soudanienne au Sénégal. Ce sujet de travail m'avait été confié par l'O.R.S.T.O.M. dès ma première affectation en 1971, les Rongeurs étant considérés comme un sujet d'étude en soi, étant donné leur importance comme déprédateurs des cultures ou, comme éléments essentiels de certaines chaînes épidémiologiques. C'est ce dernier aspect qui avait été privilégié dans le choix du terrain, puisque BANDIA avait été choisi à l'origine par les entomologistes médicaux de l'O.R.S.T.O.M. et par les virologues de l'Institut Pasteur de DAKAR. Sa proximité de DAKAR (60 km.) et donc toutes les facilités expérimentales que cela représente, l'intérêt maintenu pour ce site par l'Institut Pasteur, et sa relative représentativité de toute une zone du Sénégal ont confirmé le maintien du choix de cette localisation.

En effet, coexistent à BANDIA des espaces boisés importants exploités en taillis à révolution de 18 ans, et des espaces cultivés de manière traditionnelle en pays serer-safen, c'est à dire en culture pluviale de petit Mil ou d'Arachide, avec jachère et assolement triennal.

Au cours de ces dix années, j'ai travaillé à BANDIA pendant deux grandes périodes :

- de janvier 1971 à janvier 1973 ; ces premiers résultats ont abouti à une thèse de 3e cycle soutenue en décembre 1973, décrivant la dynamique des populations de Rongeurs,

- de novembre 1975 à mars 1981, j'ai repris les études sur BANDIA à l'occasion de la grande pullulation de Rongeurs au Sahel en 1975-76 et j'ai décidé de les y maintenir le plus longtemps possible afin d'approcher au mieux la connaissance des déterminismes de cette dynamique de population. Cette

recherche a été intégrée dans le cadre de deux ATP successives du C.N.R.S. n° 2294 - Dynamique des populations et n° 3851 - Fonctionnement et contrôle des écosystèmes.

L'ensemble de cette thèse présente donc une certaine hétérogénéité dans la forme et le but de cette introduction est d'aider le lecteur à y voir une logique dans l'approche écologique d'un problème de terrain et un ensemble cohérent de toute une suite d'observations et d'expérimentations finalisées dans un objectif de connaissance de phénomènes biologiques naturels.

La première partie, bien sûr, présente les méthodes utilisées et le milieu d'étude ; deux de ces trois articles (I-1 et I-2) ont fait l'objet de ma thèse de 3e cycle, mais il m'a semblé important de les rappeler ; les articles ultérieurs se contenteront souvent d'y faire référence en ce qui concerne la description du milieu végétal ou physique et les méthodes (I-1). Ces dernières font appel, pour une large part, aux piégeages à l'aide de "tapettes" et de pièges classiques laissant les animaux vivants, et permettant, soit de les marquer et les relâcher, soit de les conserver en élevage pour d'autres expériences.

Bien qu'imparfaites, et laissant de vastes zones d'ombre, les méthodes de piégeages utilisées à grande échelle et de manière très répétitive, m'ont semblé suffisantes pour le niveau de connaissance auquel nous voulions accéder. Les autres méthodes disponibles (radiotélémétrie, par exemple) ne nous auraient pas permis, avec les mêmes moyens financiers, d'obtenir la même catégorie de renseignements. Il y a donc eu un choix de méthode, effectué en fonction des moyens disponibles et des objectifs considérés : densités de population, démographie plus que déplacements ou comportements. On a ainsi appris que les Rongeurs se reproduisent en fin de saison des pluies, pendant quelques semaines, que les animaux se déplacent relativement peu au cours de leur vie, que cette dernière excède rarement une année dans la nature, et que la reproduction est donc assurée par les jeunes animaux nés en début de saison sèche et survivant jusqu'à la saison des pluies suivante.

La conduite d'un élevage en animalerie a permis la mise au point d'une méthode de détermination de l'âge à partir des poids secs de cristallins (I-2).

Les abaques ainsi établies ont servi à connaître l'âge approximatif de tous les animaux capturés et tués au cours de cette étude.

Un article plus spécifique (I-3) présente les relations plus étroites qui lient les Rongeurs aux sols, considérés comme support de la végétation, elle-même nourriture et protection des animaux, aussi bien que comme milieu environnant d'espèces passant plus de la moitié de leur vie dans un terrier. On y voit comment, à partir de cette étude détaillée à BANDIA, on retrouve les mêmes critères déterminant la répartition des principales espèces concernées dans d'autres localités du Sénégal, au Ferlo ou aux Terres Neuves par exemple, expliquant ainsi leur distribution biogéographique au Sénégal.

La deuxième partie discute le statut taxonomique des deux principales espèces étudiées à BANDIA. Après avoir présenté l'ensemble des Rongeurs capturés au Sénégal (II-1), le problème des deux espèces cryptiques de *Taterillus* est exposé (II-2) et les moyens de le résoudre au niveau d'une étude écologique sont présentés, d'abord à grande échelle avec une méthode simple d'électrophorèse sur gel d'amidon (II-3), puis par une recherche plus détaillée d'autres méthodes électrophorétiques (sur acétate de cellulose, sur gel de polyacrylamide) (II-4). Le statut des *Mastomys* étudiés a fait l'objet d'une mise au point récente (II-5). Les deux espèces principales étudiées à BANDIA sont *Mastomys erythroleucus* ($2n = 38$) et *Taterillus gracilis* ($2n = 36$).

Le troisième chapitre présente la dynamique de populations et les données démographiques de novembre 1975 à mars 1981. Le premier article (III-1) expose un modèle mathématique calculé à partir des résultats de terrain et qui a été utilisé pour calculer des densités dans la période précédant la pullulation de 1975-76. Le second article (III-2) décrit la structure des populations de *Mastomys* et de *Taterillus* en relation avec l'évolution des densités sur une période qui représente la fin de l'explosion de population de 1975-76, une phase de très faibles densités en 1977-78, puis un nouveau ~~pic~~ de population en 1979-80, suivi lui aussi d'une chute spectaculaire en 1980-81. Il est intéressant de remarquer que entre le début et la fin de cette période étudiée, pour l'une et l'autre espèce, le bilan d'une femelle en état de se reproduire a été une autre femelle, c'est à dire à ce pas de temps, les deux espèces sont "stables" bien que montrant d'importantes différences dans les mécanismes de leurs dynamiques de populations. La description de ces mécanismes régulant la natalité et la mortalité a posé les problèmes essentiels que je me suis efforcé d'étudier dans la suite de mon travail.

Il est difficile de distinguer à ce niveau des facteurs externes (comme les disponibilités alimentaires, les maladies) de facteurs internes (nutrition, génétique, déplacements, etc...) aussi bien que des facteurs favorisant l'augmentation du niveau de population ou au contraire le faisant diminuer. C'est pourquoi il m'a semblé plus juste de traiter chacun en soi, avec ses liaisons et ses conséquences. Les rapports trophiques font donc l'objet du chapitre IV qui débute par deux articles présentant le régime alimentaire essentiellement granivore-insectivore des Rongeurs de BANDIA, de novembre 1975 à février 1977 (IV-1) et de juillet 1978 à octobre 1979 (IV-2), cette deuxième période correspondant à celle pour laquelle nous disposons dans le cadre de l'ATP du C.N.R.S. n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes) de données sur la quantité de graines disponibles au sol. On constate alors que si les Rongeurs effectuent un choix important parmi les graines disponibles, quelle que soit d'ailleurs la production mise à leur portée, leur impact est très variable puisqu'il est estimé de 1 à 15% de la production de graines d'espèces herbacées selon les années. Malgré cela, et compte tenu des autres animaux granivores et de la présence d'espèces végétales importantes en quantité et non consommées par les Rongeurs, la nourriture reste un facteur limitant considérable pour les populations de Rongeurs, comme le prouve l'expérimentation de supplémentation alimentaire dans la nature (IV-3) où des aliments composés ont été distribués dans la nature à une population de Rongeurs suivie : cette dernière montre, entre autres, par rapport au témoin, une meilleure reproduction et une meilleure survie des individus. Toutefois, une brutale chute de densité a pu être observée sur les deux populations, expérimentale et témoin, en même temps, ce qui permet de penser que la cause a été autre qu'une insuffisance de l'alimentation naturelle disponible. Les Rongeurs choisissent prioritairement les graines riches en énergie (graines de Graminées, de Composées, de Cucurbitacées, etc...) et dès leur jeune âge (qui correspond à la période de plus grande disponibilité en graine, en début de saison sèche), ils constituent d'importantes réserves de lipides corporels, qu'ils mobilisent ensuite tout au long de la saison sèche, produisant vraisemblablement de l'eau métabolique et de l'énergie nécessaire à la protéinogénèse (IV-4). Nous n'avons jamais observé chez ces espèces de réserves de graines dans leurs terriers, sauf, exceptionnellement, à l'occasion de la grande pullulation où on a pu trouver plusieurs kilogrammes d'Arachide dans des terriers de *Taterillus* dans la région de LOÛGA.

Les maladies font l'objet de la Ve partie de ce travail. Des souches de *Leishmania major* ont pu être ainsi isolées de *Mastomys* et de *Tatera*

capturés à 50 km de BANDIA dans un foyer de Leishmaniose cutanée (V-1) et il a paru intéressant de mettre en relation les apparitions de cas humains avec les cycles d'abondance de *Mastomys* enregistrés à BANDIA depuis les premiers travaux des entomologistes médicaux de l'O.R.S.T.O.M. en 1966 (V-2).

Si le rôle des *Mastomys* comme réservoirs dans ces épidémies peut être invoqué, il est plus difficile d'envisager quel peut être l'impact de cette infection dans la dynamique des populations des Rongeurs. Ce n'est pas le cas du virus Bandia, isolé sur *Mastomys* lui aussi en 1966, par les virologues de l'Institut Pasteur de DAKAR, à l'occasion d'une pullulation de rongeurs (à l'origine de mon recrutement par l'O.R.S.T.O.M.) et retrouvé en 1977 sur des animaux malades capturés à BANDIA juste après la chute brutale de population observée après la grande pullulation. L'article suivant (V-3) argumente l'hypothèse que ce virus pourrait jouer un rôle comme un des principaux facteurs de régulation des populations de *Mastomys* quand le niveau de ces dernières s'élève rapidement et atteint un certain seuil. Certaines expériences réalisées en élevage ont poursuivi cette approche. Nous disposons actuellement de données sur la mortalité provoquée par ce virus sur des animaux nouveaux-nés, sur la transmission pendant trois mois des anticorps (fixant le complément) de la mère à ses jeunes, sur la persistance des anticorps acquis spontanément au contact du virus pendant plus de trois ans (âge jamais atteint par un *Mastomys* dans la nature) et enfin sur l'infestation des ornithodores vecteurs et la conservation du virus dans ces Acariens hématophages terricoles. Il se pourrait que le virus existe en permanence dans la population de Rongeurs et de Tiques et qu'il soit susceptible d'agir brutalement en cas de très fortes densités de Rongeurs, soit par augmentation de sa virulence, soit par multiplication de ses contacts avec des animaux non protégés. Cette discussion sera reprise dans la dernière partie de ce travail.

Dans le chapitre VI, une étude préliminaire présente les premiers résultats d'une enquête sur la composition génétique de la population de *Mastomys* de 1978 à 1982 (VI-1). Les résultats montrent une évolution de la fréquence de certains génotypes liée aux variations de densité. Sans pouvoir aller au-delà avec les données existantes, il pourrait être intéressant de relier cette approche génétique aux aspects nutritionnels, épidémiologiques et aux déplacements des individus, ce qui est impossible sans une investigation ultérieure. Pour des raisons d'organisation de mon temps de travail actuel, je ne peux pas présenter, dans le cadre de cette étude, les résultats de piégeages particuliers destinés à connaître les grands déplacements d'animaux et surtout de populations, qui seraient indispensables à toute interprétation des résultats de l'étude génétique : dis-

persion des jeunes, foyers de reproduction des adultes, articulation avec la durée des friches et des jachères, donc des pratiques culturales. Il s'agit de cinq années de piégeages mensuels (1976-81) sur une grande surface de 800 m x 1 000 où se trouvent représentés les abords d'un village, les champs, les jachères, les friches et, enfin, un morceau de "forêt classée". J'espère que le dépouillement de ce travail verra le jour dans un proche avenir.

J'ai enfin tenté, dans le chapitre VII, de présenter une synthèse technique de tous ces éléments de la dynamique de population, aboutissant à un modèle conceptuel qui peut permettre rapidement de bâtir une stratégie de prévisions de pullulations, ce qui est un des produits de notre recherche, demandé par certains de nos interlocuteurs. Je pense que, pour une prévision à court terme (quelques mois), un piégeage effectué en fin de saison sèche, permettrait de connaître la structure en âge de la population, le niveau des réserves lipidiques, le niveau de circulation du virus, et relié à des données climatologiques immédiates, peut autoriser à dire s'il y a ou non risque de pullulation en décembre-janvier suivant. Une prévision à plus long terme nécessiterait une étude plus détaillée et n'aurait pas forcément plus d'intérêt.

Le chapitre VIII présente une réflexion critique sur l'ensemble de ce travail, ainsi que les perspectives de recherche ultérieure qu'il soulève.

I - PRESENTATION DU MILIEU ET DES METHODES UTILISEES

I - 1 RAPPEL DU MILIEU DE BANDIA.
PRINCIPALES METHODES DE PIEGEAGES.
RESULTATS PRELIMINAIRES

HUBERT, B., 1977 - Ecologie des Populations de
Rongeurs de BANDIA (Sénégal), en zone sahélo-
soudanienne, La Terre et la Vie, Vol 31, 33-100.

"

ECOLOGIE DES POPULATIONS DE RONGEURS DE BANDIA (SENEGAL), EN ZONE SAHELO-SOUDANIENNE

par B. HUBERT

*Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre ORSTOM de Dakar **

Les Rongeurs, dont les populations sont susceptibles de connaître de véritables explosions, ont depuis longtemps attiré l'attention des chercheurs intéressés par les mécanismes démographiques qui régissent ces fluctuations d'effectifs.

Si la dynamique des populations de rongeurs d'Amérique du Nord et d'Europe a fait l'objet de nombreuses études, il n'en est pas de même en ce qui concerne les espèces africaines. Quelques recherches, concernant principalement leur reproduction et leur mode de vie ont été menées à bien en Afrique orientale (Delany, 1967) et en Afrique Centrale (Happold, 1966 ; Dieterlen, 1967). L'Afrique de l'Ouest est restée, au contraire, très mal connue. L'intérêt de la connaissance des écosystèmes tropicaux allant croissant, aussi bien du point de vue zoologique que botanique, l'ORSTOM a lancé depuis quelques années, en Côte-d'Ivoire et au Sénégal, plusieurs programmes d'analyse de milieux tropicaux par l'étude approfondie de leur flore et de leur faune, sans oublier les petits rongeurs.

C'est dans ce cadre que se situe la présente étude, complétant à Bandia, au Sénégal, en zone sahélo-soudanienne ce qui a été fait plus au Nord dans le même pays (Poulet, 1972 a et b), ainsi qu'en Côte-d'Ivoire (Bellier, 1967).

Ce travail a été effectué dans la forêt classée de Bandia (14° 35'N - 17° 01'W) et dans les zones cultivées alentour. Il concerne la dynamique de population des cinq principales espèces de rongeurs présentes dans cette région et traite successivement, après une brève présentation du milieu d'étude, de la répartition spatiale des populations, de la reproduction dans la nature et de ses incidences sur les densités et leur dynamique au cours de l'année.

(*) Adresse : Boite Postale 1386, Dakar, République du Sénégal.

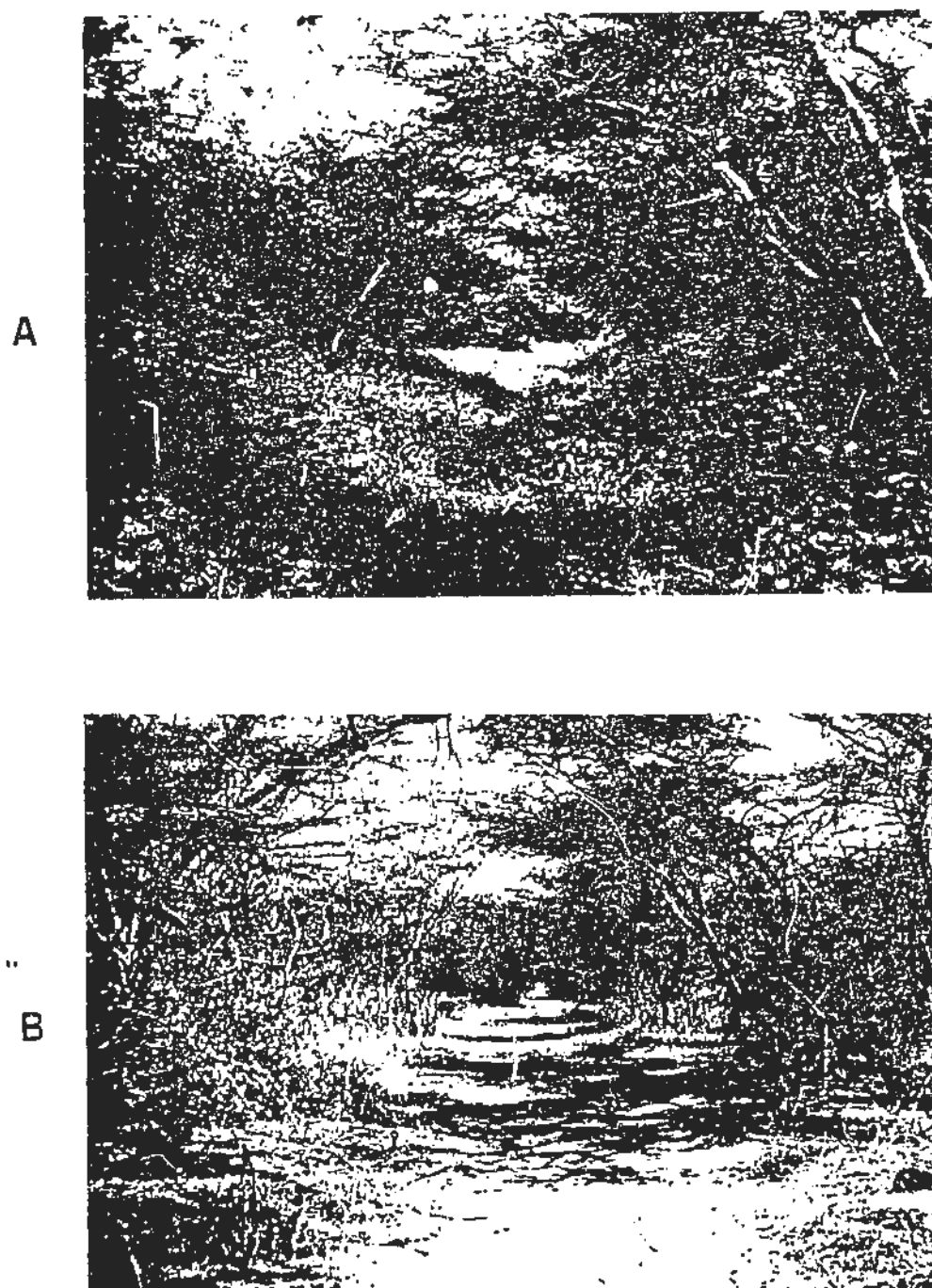


Figure 1. — Variations saisonnières de l'état de la végétation dans la « forêt » de Bandia. Les deux photographies ont été prises au même endroit, respectivement en octobre 1971 (A) et en juin 1972 (B).

LE MILIEU.

1) *Le climat.* — Bandia est situé dans la zone soudanienne nord, mais en bordure occidentale, où l'influence des alizés se fait sentir en hiver du fait de la proximité de la mer et de la zone climatique sub-canarienne. Une longue saison sèche (d'octobre à juin) y est suivie d'une courte saison des pluies dite « hivernage » (de juillet à septembre).

La température moyenne est de 26°, mais l'alternance des deux saisons et l'irrégularité de certains facteurs d'une année sur l'autre, ne permettent pas d'accorder une grande signification écologique à cette valeur.

La saison sèche est chaude (moyenne des maximums : 32°), mais les nuits y sont fraîches (moyenne : 10°). L'humidité relative, faible dans la journée (de 10 à 30 %) augmente dans la nuit pour atteindre son maximum le matin (80 à 100 %). L'hivernage est caractérisé par une amplitude thermique journalière bien plus faible (10° pour une moyenne de 27°) et une humidité relative bien plus élevée et relativement constante (80 à 100 %).

En saison sèche les vents dominants sont, les alizés marins soufflant du Nord-Ouest, et les alizés continentaux du Nord-Est.

En hivernage, la mousson domine largement et il pleut à Bandia une dizaine de jours avant Dakar et une semaine environ après Thiès.

D'après la carte établie par Martin (1967) à partir des précipitations relevées de 1961 à 1966, la forêt de Bandia est située sur l'isohyète de 570,5 mm. Il s'agit là toutefois d'une moyenne qui n'a qu'une signification écologique limitée : la répartition des pluies et la quantité d'eau tombée peuvent être très différentes d'une année sur l'autre. En 1971 par exemple, il est tombé environ 400 mm au centre ORSTOM de M'Bour, situé à 20 kilomètres au Sud de Bandia. La répartition mensuelle est conforme aux distributions moyennes habituelles pour la zone, obtenues par interprétation statistique entre les stations entourant Bandia (Thiès, Rufisque, M'Bour) :

— Juin	3 %	12 mm
— Juillet	17 %	68 mm
— Août	40 %	160 mm
— Septembre	30 %	120 mm
— Octobre	10 %	40 mm

En 1972, un pluviomètre installé dans la clairière du campement a permis d'obtenir des indications plus précises :

— Juin	23,6 %	49,7 mm
— Juillet	4,5 %	9,4 mm
— Août	47,8 %	100,5 mm
— Septembre	21,1 %	50,6 mm
— Octobre	0	0

soit au total 210,2 mm. Cette pluviosité très déficitaire (l'isohyète 200 passe en Mauritanie) a été accentuée par la répartition des précipitations. La figure 1 présente les conséquences de ces variations de la pluviométrie sur la végétation.

II) *Géologie et géomorphologie.* — La zone de travail correspond à deux formations principales (fig. 2) : à l'Ouest et au Nord, des sables et grès du Secondaire marin (Maastrichtien, sables et grès argileux de la série dite Cap Rouge - Cap de Nazc), à l'Est et au Sud, des calcaires tertiaires zoogènes marins (Paléocène), des marnes, phosphates et argiles éocènes, recouvertes par endroit par des sables éoliens quaternaires.

La forêt classée de Bandia correspond au bord oriental du Horst de N'Diass (formé par les terrains secondaires). La faille

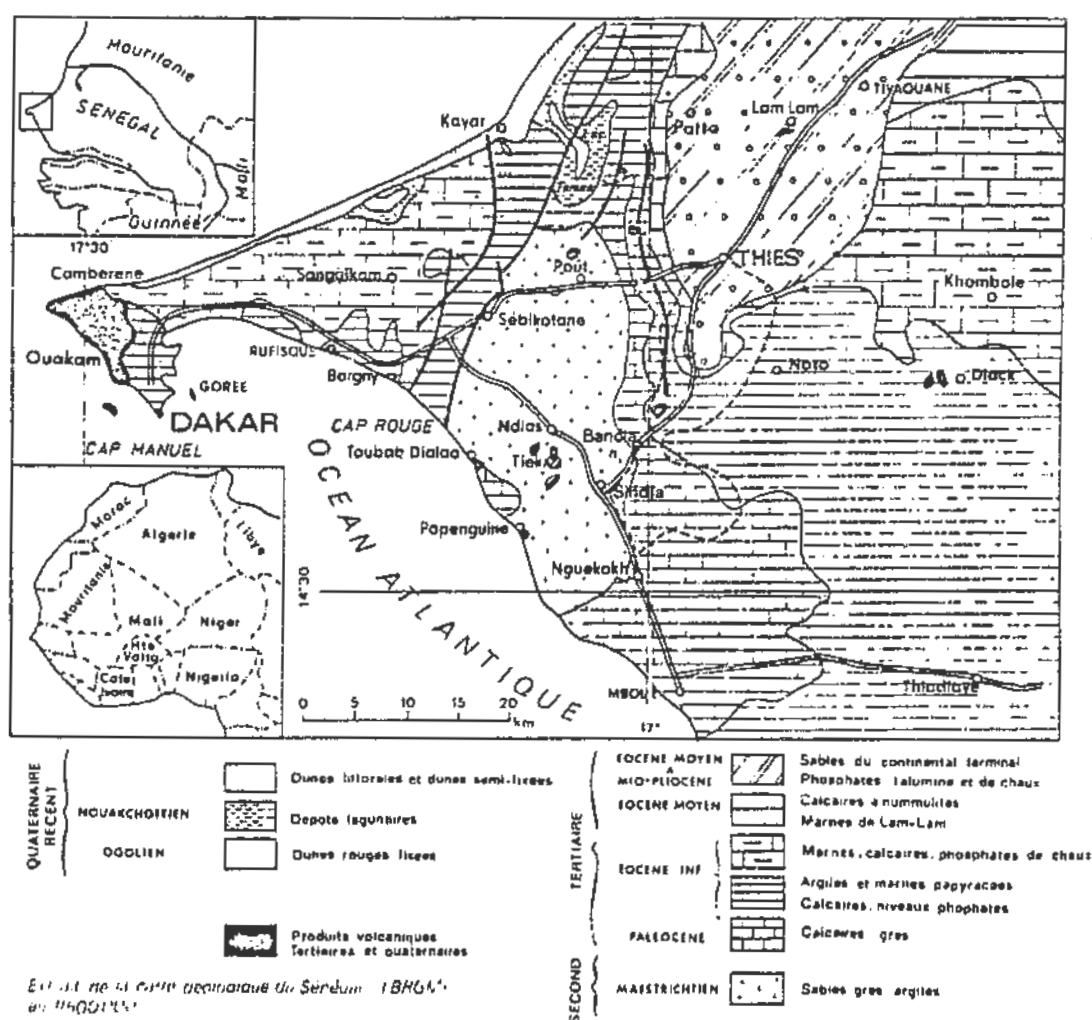


Figure 2. — Géologie de la région de Thies et du Cap Vert, d'après Demoulin, 1970.

qui met au contact le Matstrichtien et le Paléocène a. au niveau de Bandia, un rejet nul, mais au Nord, elle présente un rejet de 30 à 50 m formant ce qu'on appelle la « falaise de Thiès » qui borde à l'Ouest le plateau cuirassé éocène de Thiès, à latéritoides phosphatés.

La « forêt classée » se présente donc comme une plaine dominée au Nord-Est par le rebord du plateau de Thiès qui forme Cuesta. Elle est drainée par la Somone, vers le Sud-Ouest, dont l'estuaire, envahi par la mer, est en fait un ria. La Somone n'est en eau que deux ou trois jours par an à la suite d'une forte pluie, qui laisse subsister des mares pendant quelques semaines. Il se forme ainsi une galerie forestière constituée d'espèces guinéennes.

Les travaux ont été menés dans la partie Sud-Ouest de la Forêt classée, dans la zone représentée à la figure 3.

III) *Les sols.* — Cette double origine des roches mères a une grande influence sur les sols rencontrés à Bandia qui sont ainsi de deux types principaux : les grès, les latéritoides et les colluvions sablo-argileuses présentant des sols minéraux bruts sur cuirasse et des sols ferrugineux tropicaux lessivés ; les calcaires, les marnes phosphatées et argiles à attapulgit supportant des sols bruns calcaires, des vertisols et des sols bruns eutrophes.

Douze profils pédologiques ont été étudiés par J.C. Leprun dans les zones les plus intéressantes. Une carte pédologique au 50 000^e de cette zone (fig. 3) a été dressée ensuite à partir de photos aériennes de l'I.G.N., complétant celles de Maignien (1965). Six principaux types de sol ont ainsi pu être distingués :

Type I : Cuirasse ferrugineuse sur grès matstrichtien.

Type II : Sols ferrugineux peu lessivés sur sables profonds éoliens.

Type III : Sols ferrugineux peu lessivés sur sables ou sables argileux au-dessus de cuirasses ou gravillons.

Type IV : Sols ferrugineux lessivés hydromorphes (à pseudogley de profondeur) sur matériau argilo-sableux à sablo-argileux alluvial.

Type V : Vertisols et sols bruns eutrophes sur alluvions argileuses et sur calcaires zoogènes.

Type VI : Vertisols et sols bruns eutrophes hydromorphes à recouvrement peu épais sableux.

L'étude approfondie des caractères édaphiques et de leur importance pour la répartition des populations de rongeurs fait l'objet d'une publication séparée (Hubert, Leprun et Poulet, 1977).

IV) *La végétation.* — Le peuplement végétal de la forêt de Bandia est de type sahélo-soudanien, mais la végétation y est évidemment très liée à la qualité des sols ; nous distinguons donc

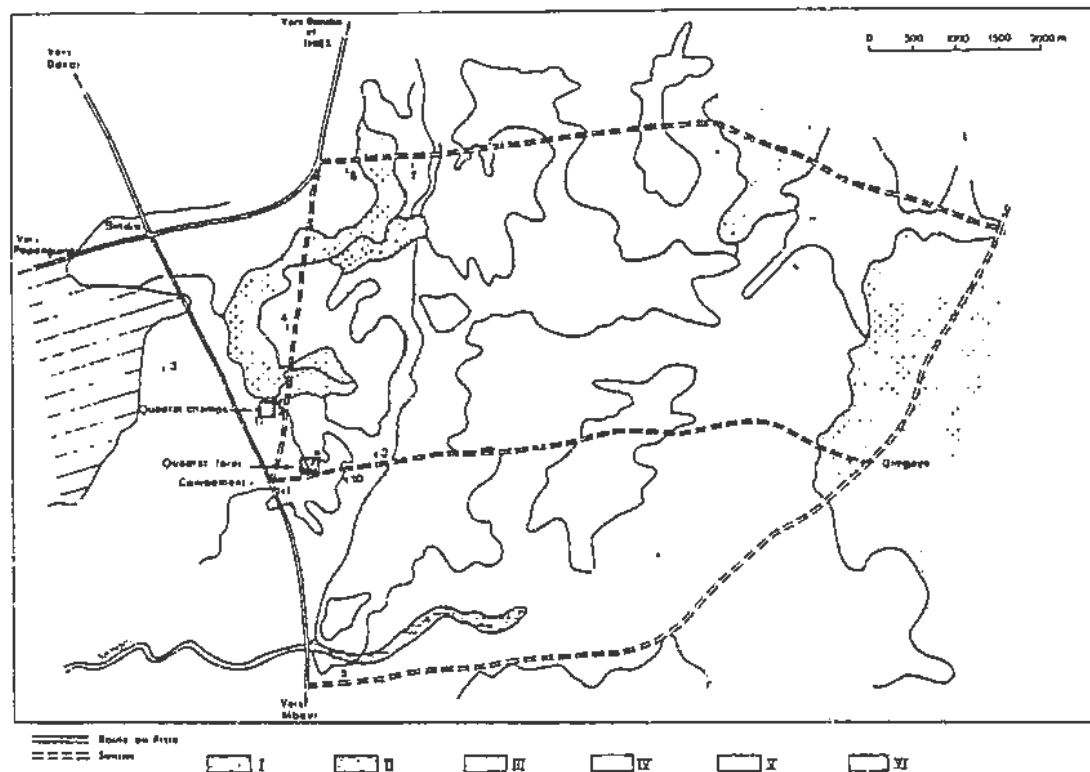


Figure 3. — Les sols de Bandia et de ses environs, d'après J.C. Leprun. I - Cuirasse ferrugineuse sur grès matstrichtien ; II - Sols ferrugineux peu lessivés sur sables profonds éoliens ; III - Sols ferrugineux peu lessivés sur sables ou sables argileux au-dessus de cuirasses ou gravillons ; IV - Sols ferrugineux hydromorphes (à pseudogley de profondeur) sur matériau argilo-sableux à sablo-argileux alluvial ; V - Vertisols et sols bruns entrophes sur alluvions argileuses et sur calcaire zoogènes ; VI - Vertisols et sols bruns entrophes hydromorphes à recouvrement sableux peu épais.

plusieurs grands types d'associations végétales, plus ou moins bien représentées selon que la zone a été mise en culture ou non.

a) *Sur cuirasses*. Le type de la végétation sur cuirasse est la « savane-bois-armé », c'est-à-dire un peuplement très dense d'arbustes épineux, formant des massifs impénétrables. Les Mimosées y sont dominantes (*A. ataxacantha*, *A. macrostachya*) et associés à d'autres arbustes : *Combretum micranthum* (Combrétacées), *Feretia apodanthera* (Rubiaceae), *Grewia bicolor* (Tiliacée), *Boscia senegalensis* et *B. angustifolia* (Capparidacées).

b) *Sur sols ferrugineux peu lessivés sur sables.* Ces sols très légers et faciles à travailler sont très utilisés, après défrichement, pour les cultures (mil et arachide).

C'est un milieu assez ouvert, surtout cultivé, où la végétation naturelle est limitée aux quelques friches, religieuses ou culturelles. La strate ligneuse n'est jamais très bien développée : *Acacia*

albida (Mimosée), *Bauhinia reticulata* (Césalpiniée), *Guiera senegalensis*, *Combretum micranthum* (Combrétacées), *Ziziphus jujuba* (Rhamnacee) et *Sclerocaria birea* (Anacardiacee). La strate herbacée par contre est formée de nombreuses adventices *Cenchrus biflorus*, *Aristida longiflora* (Graminées), *Centaurea senegalensis* (Composée).

Les friches ont une très grande importance pour les Rongeurs puisque c'est là que sont installées le plus souvent leurs populations, les zones des champs cultivés étant soumises à de trop nombreuses interventions humaines, au moins pendant les quelques mois d'hivernage correspondant à la saison de culture.

c) *Sur sols ferrugineux (sur matériaux sablo-argileux et argilo-sableux)*. Ces zones sont elles aussi très souvent cultivées. Quand elles sont laissées en friche ou protégées par la « forêt classée », on reconnaît, une strate ligneuse qui peut atteindre 3 ou 4 m de haut : *Combretum micranthum* (Combrétacée), *Acacia seyal*, *Acacia sieberiana*, *Dicrostachys glomerata* (Mimosées), *Ziziphus marutania* (Rhamnacee), *Grewia bicolor* (Tiliacée), ainsi que quelques arbustes buissonnants *Feretia apodanthera* (Rubiacee), *Boscia senegalensis* (Capparidacee), *Acacia ataxacantha* (Mimosée). La strate herbacée y est bien représentée par de nombreuses graminées (*Eragrostis kremula* et *E. ciliaris*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria* sp., etc.).

d) *Sur vertisols et sols bruns eutrophes*. Ces sols lourds, plus difficiles à cultiver, sont donc plus volontiers laissés en friche ; ils constituent d'ailleurs l'essentiel de la « forêt classée ».

Nous pouvons y rencontrer de grands arbres, répartis de façon assez peu dense. *Adansonia digitata* (Malvacée), *Celtis integrifolia* (Ulmacee), *Morus mesozygia*, *Antiaris africana* (Moracées), *Khaya senegalensis* (Césalpiniée), *Tamarindus indica* (Méliacée).

L'essentiel du peuplement est arbustif et comprend une strate ligneuse moyenne pouvant atteindre 3 à 4 m de haut : *Acacia seyal*, *A. nilotica*, *A. sieberiana* (Mimosées), *Combretum glutinosum*, *Anogeissus leiocarpus* (Combrétacées), *Cassia sieberiana* (Césalpiniée), *Diospyros mespiliformis* (Ebénacée), *Balanites aegyptiaca* (Zygophyllacée) ; une strate ligneuse basse : *Combretum micranthum* (Combrétacée), *Grewia bicolor* (Tiliacée), *Boscia senegalensis* (Capparidacee), *Feretia apodanthera* (Rubiacee), *Grewia flavescens* (Tiliacée), *Dicrostachys glomerata*, *Acacia ataxacantha* (Mimosées), *Ziziphus marutania* (Rhamnacee) et une strate herbacée plus ou moins bien développée : *Cassia tora* (Césalpiniée), *Brachiaria hagempi*, *Chloris pilosa*, *Dactyloctenium gracilis*, *Digitaria* sp. (Graminées).

e) *Conclusion*. La plupart des arbres et arbustes ont des feuilles qui apparaissent pendant la saison des pluies et qui tombent

plus ou moins tôt dans la saison sèche, sauf *Acacia albida* qui perd ses feuilles en hivernage pour les retrouver en saison sèche. La floraison a lieu en hivernage ou au début de la saison sèche, elle est suivie par la fructification.

La strate herbacée est essentiellement liée à la saison des pluies. La floraison et l'épiaison des différentes espèces de graminées se succèdent tout au long de l'hivernage. La hauteur de la végétation est très variable selon la pluviométrie : 50 cm à 1 m selon les espèces en 1971, 10 à 30 cm en 1972.

De nombreuses espèces végétales sont relativement peu spécifiques d'un type de sol, d'autant plus que certaines espèces ligneuses à racines profondes peuvent profiter des différentes conditions offertes par un sol verticalement varié. Certaines plantes sont néanmoins très liées à des conditions particulières et dans l'ensemble, chaque faciès est bien caractéristique d'une zone donnée. Nous verrons qu'il abrite un peuplement de Rongeurs lui aussi bien caractéristique.

V) *La faune.* — La faune de Mammifères de Bandia est caractéristique des zones sahélo-soudanaises ; elle est relativement riche pour la région, la forêt classée constituant un refuge pour de nombreux carnivores et quelques ongulés (guibs, céphalophes et phacochères). Elle est suffisamment boisée pour y permettre la présence de *Galago senegalensis*. La population de Rongeurs est largement polypécifique et représentative des zones moyennes du Sénégal, les principales familles caractéristiques de l'Ouest africain y sont représentées mais l'essentiel de la biomasse est constitué par les cinq espèces qui font l'objet de cette étude. Elles sont marquées d'un astérisque (*) dans la liste suivante :

Sciuridés :

- *Xerus (Euxerus) erythropus* (Desmarest, 1817).
- *Heliosciurus gambianus gambianus* (Ogilby, 1835).
- *Heliosciurus g. senescens* (Thomas, 1909).

Gerbillidés :

- *Tatera gambiana* * (Thomas, 1909).
- *Tatera guineae* * (Thomas, 1909).
- *Taterillus gracilis* * (Thomas, 1892).
- *Taterillus pygargus* * (Cuvier, 1832).

Cricetomyidés :

- *Cricetomys gambianus* (Waterhouse, 1848).

Dendromuridés :

- *Steatomys caurinus* (Thomas, 1912).

Muridés :

- *Mus mattheyi* (Petter, 1969).
- *Mus musculoïdes* (Temminck, 1853).
- *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) : dans les maisons uniquement.
- *Arvicanthus niloticus* (Desmarest, 1822).
- *Lemniscomys barbarus* (Linnaeus, 1767).
- *Myomys daltoni* (Thomas 1892).
- *Mastomys erythroleucus* * (Temminck, 1853).

Gliridés :

- *Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822).

Hystriidés :

- *Hystrix cristata* (Linnaeus, 1758).

Une espèce de Muridé et quatre espèces de Gerbillidés représentent donc l'essentiel de la faune des Rongeurs. Les Gerbillidés sont particulièrement caractéristiques de cette zone où ils sont très bien représentés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES.

1) Matériel.

Sur les dix-sept espèces de Rongeurs présentes à Bandia, les cinq principales, susceptibles de jouer un rôle épidémiologique ou de prédateur pour les cultures et les récoltes, ont été retenues.

Chacune de ces espèces a fait l'objet d'une étude systématique à partir de données les plus récentes publiées par Ellermann (1940), Rosevear (1969), Matthey (1969, 1970, 1972) et Petter (1957 et 1972), éventuellement complétée par la cytotaxonomie. Les données concernant leur reproduction en captivité font l'objet d'une publication séparée (Hubert et Adam, 1975).

1) *Mastomys erythroleucus*.

Les *Mastomys* de Bandia sont tous semblables et référables à *Mastomys erythroleucus*, Temminck (1853), nom donné par Petter et Matthey (1960) aux *Mastomys* à $2N = 38$ chromosomes. Les douze animaux étudiés en cytotaxonomie présentaient en effet 38 chromosomes et tous les caractères indiqués par Petter (1957) pour cette espèce.

2) *Tatera gambiana*.

D'après Rosevear (1969), il n'y aurait qu'une seule espèce de gros *Tatera* à queue courte en Afrique de l'Ouest : *Tatera kempfi*. Or, Matthey a trouvé pour des *Tatera*, envoyés de Dakar par Taufflieb, une formule chromosomique sensiblement différente de celle rencontrée chez les *Tatera* de Haute-Volta, rapportés à *Tatera*

kempi. Petter (1969) a rapporté ces animaux à 52 chromosomes à *Tatera gambiana*, Thomas (1910).

La formule chromosomique des huit animaux étudiés de Bandia est $2N = 52$.

3) *Tatera guineae*.

Les *Tatera* à longue queue de Bandia sont tous référables à *Tatera guineae* en accord avec Rosevear (1969) et les six spécimens étudiés présentent tous un caryotype de $2N = 50$ chromosomes ce qui correspond à ce qui a été décrit pour cette espèce (Matthey et Petter, 1970).

4) *Les Taterillus*.

Selon Rosevear (1969), il n'y aurait qu'une seule espèce de *Taterillus* au Sénégal : *Taterillus gracilis*, Thomas (1892). Matthey a pourtant trouvé deux formules chromosomiques : l'une déjà connue de Haute-Volta (36/37 chromosomes) et l'autre rappelant celle de deux animaux du Nord du Sénégal (22/23 chromosomes). Selon Matthey et Jotterand (1972) il s'agit de deux espèces différentes, les formules présentant de trop grandes divergences. Une mise au point systématique récente de Petter et al. (1972) nomme l'espèce à $2N = 36/37$ chromosomes *Taterillus gracilis*, Thomas 1892, et l'espèce à $2N = 22/23$ chromosomes *Taterillus pygargus* Cuvier 1832, décrite de Saint-Louis du Sénégal. Malheureusement, il est impossible de séparer ces deux espèces à partir de critères morphologiques.

Les analyses chromosomiques que nous avons pu effectuer à Dakar nous ont confirmé la présence de ces deux espèces à Bandia, sans aucun intermédiaire dans la nature.

En élevage, au contraire, il a été relativement facile d'obtenir des hybrides à $2N = 30$ chromosomes. Le caryotype de ces hybrides (eux-mêmes jusqu'à présent stériles) est formé d'éléments paternels et d'éléments maternels qu'il est impossible d'apparier.

D'autre part, quand on effectue une électrophorèse sur gel d'amidon, ou sur acétate de cellulose, des protéines sériques de ces deux espèces, une transferrine et une albumine migrent différemment.

Il devient alors facile après prélèvement par ponction cardiaque de quelques dixièmes de ml de sang sur chaque rongeur et étude de la migration des séroprotéines d'obtenir la détermination de l'espèce. Les séroprotéines des hybrides migrent comme un mélange des séroprotéines des deux espèces (Hubert et Baron, 1973 ; Baron, Hubert, Lambin et Fine, 1974).

Tous les animaux ont donc été déterminés, soit par leur caryotype ou celui de leurs descendants, soit à partir de la migration de leurs séroprotéines.

5) Autres espèces.

Arvicanthus niloticus a été capturé beaucoup trop rarement pour pouvoir faire l'objet d'une étude. Par contre quelques données ont pu être collectées sur *Lemniscomys barbarus* d'après ses captures en « forêt » ; elles seront exposées avec l'analyse des piégeages.

II) Méthodes et techniques.

1) Piégeages.

Pièges. Trois modèles de pièges ont été essayés : INRA, Chauvency et Manufrance. Les pièges Manufrance avec 9 à 20 % de captures selon les saisons et les milieux, sont de loin les plus efficaces pour les espèces et les biotopes rencontrés à Bandia. C'est ce modèle de piège qui a donc été utilisé pour l'essentiel des opérations de piégeage, quadrats et lignes. Ce sont des pièges en grillage, dont la fermeture se déclenche dès que l'animal frôle l'appât.

Méthodes de recensement.

J'ai utilisé des méthodes d'estimation absolue, comme le « calendrier de capture » (Andrzejewski et Wierzbowska, 1961), et des méthodes d'estimation relative, comme les lignes de pièges.

Il a d'abord fallu mettre au point la distance entre les pièges ainsi que le temps de piégeage.

a) Distance entre les pièges.

Selon Spitz (1963 et 1969), Kott (1965) et Tanaka (1963), la distance la plus favorable est égale à la moitié de la moyenne des distances de recaptures successives (DRS) de l'espèce pour laquelle cette mesure est la plus faible, lorsque cette DRS vaut elle-même la moitié de la moyenne des distances maximales de recapture (DMR). Ce devrait être, suivant le Tableau III, la demi DRS des femelles de *Tatera gambiana*, c'est-à-dire 5 m.

J'ai en fait expérimenté des lignes de pièges écartés de 5 m et de 10 m et c'est cette dernière distance qui donne finalement le rendement le plus intéressant. Elle correspond à la demi DRS des principales autres espèces piégeables de Bandia.

Cet écart de 10 m utilisé sur les quadrats a permis d'échantillonner une surface plus grande dans des conditions satisfaisantes. La probabilité de capture des femelles de *Tatera gambiana* est restée bonne, la longue durée des piégeages ayant compensé l'écart, un peu grand pour cette espèce, entre les pièges.

b) Temps de piégeage.

Les histogrammes des nouvelles captures journalières cumulées obtenus à partir d'un calendrier de capture (août 1972, par exemple), montrent qu'au quatrième jour de piégeage, l'essentiel de la population a été capturé (fig. 17 et 18).

Les lignes de pièges ont toutes fonctionné pendant une durée fixée arbitrairement à trois jours pour des raisons pratiques. On peut constater que l'évaluation de la population par ce piégeage de trois jours, bien qu'assez éloignée de la réalité, reste comparable pour les différentes espèces et correspond à 70 % environ de la population réelle. C'est pourquoi, dans un souci de standardisation des méthodes, cette durée de trois jours a été conservée pour toutes les lignes.

c) Calendrier de capture.

Les calendriers de capture ont fonctionné sur deux quadrats formés de grilles de pièges séparés de 10 m :

— un quadrat dans les champs, formé de 357 pièges Manufrance, couvrant une surface de 210×170 m, soit environ 3,5 ha, qui correspond à un champ de mil fraîchement défriché, un champ d'arachide assez ancien et une friche. Les champs ont été mis en culture le 17 août 1972. Du fait de la mauvaise pluviosité, le mil n'a pas germé, l'arachide a levé puis elle a péri au soleil sans avoir fleuri ;

— un quadrat dans la forêt classée : 285 pièges Manufrance sur une surface de 140×180 m, soit environ 2,5 ha.

Les animaux étaient capturés, marqués par amputation des orteils, puis relâchés. L'expérience était arrêtée lorsque aucun animal n'était plus capturé, c'est-à-dire au dixième ou au douzième jour : dans ce laps de temps, la population peut être considérée comme stable.

Les surfaces des deux quadrats (3,5 ha pour le quadrat « champs » et 2,5 ha pour le quadrat « forêt ») ont été choisies en fonction du nombre de pièges disponibles, de l'écart à respecter entre deux pièges et de la répartition des populations de Rongeurs dans les différents milieux, répartition qui avait été donnée par les lignes de pièges.

La surface réellement piégée ne se limite pas à la surface comprise entre les pièges. Pour connaître la densité de peuplement, on considère généralement qu'il faut augmenter cette surface d'une zone marginale d'une largeur égale à la demi-distance entre deux pièges (Spitz, 1963), ou bien à un demi grand axe du domaine vital moyen, c'est-à-dire la demi DMR. J'ai choisi cette dernière solution en utilisant, puisque la population est plurispécifique, la demi DMR moyenne entre les différentes espèces présentes.

Pour le quadrat « champs », la DMR moyenne pour toutes les espèces est de 21,5 mètres, ce qui donne une surface totale réellement piégée de $(160 - 10,75 - 10,75) \times (200 + 10,75 + 10,75)$ soit environ 4 hectares.

Mastomys erythroleucus est la seule espèce présente sur le quadrat « forêt », la zone marginale aura donc une largeur égale à sa demi DMR, soit 20/2 mètres. La surface réelle est donc de $(180 + 14,5 + 14,5)$ soit environ 3,5 hectares.

Les deux quadrats ont fonctionné en alternance un mois sur deux. En mai 1973, les animaux avaient presque totalement disparu de ces surfaces.

d) Lincoln Index.

Le Lincoln Index a été mis au point sur des populations de Poissons, c'est-à-dire avec des effectifs très importants. Avec des Rongeurs africains, nous sommes dans les conditions limites d'utilisation de cette méthode. J'ai néanmoins tenté de l'appliquer aux résultats du quadrat « champs » en août 1972, fonctionnant en calendrier de capture et suivi d'une ligne de pièges qui a traversé sa surface quinze jours plus tard.

Soit P l'effectif de la population en août, M individus ont été capturés, marqués et relâchés. Sur la ligne de pièges de septembre, p individus ont été capturés, dont m seulement étaient marqués. Si la population peut être considérée comme stable pendant les quinze jours qui séparent les deux piégeages, si tous les individus ont la même chance d'être capturés et marqués, si les individus marqués sont redistribués au hasard de la population, et si au cours de la ligne de septembre, les individus marqués ont la même probabilité de capture que les non marqués, on peut en déduire les effectifs qui sont inscrits au Tableau X et calculés de la façon suivante : $p = P \times M/m$.

e) Lignes de pièges.

Les lignes de pièges ont été utilisées pour la prospection des milieux : la plupart des animaux capturés ont été sacrifiés et autopsiés en vue de l'étude du cycle de reproduction et de la systématique, mais ces lignes ont aussi été utilisées pour obtenir une estimation de la densité.

Ces lignes ont été posées chaque mois, de mars 1971 à janvier 1973. Les autopsies ont permis d'observer l'état d'activité des organes génitaux : pour les mâles,

la position des testicules, leur consistance, leurs dimensions, l'importance du développement de l'épididyme et les dimensions des vésicules séminales, et pour les femelles, leur état par rapport à une éventuelle lactation, l'état de la vulve, la présence et le nombre d'embryons ou de cénocistes sur l'utérus. Les yeux ont été prélevés pour détermination de l'âge par la méthode des cristallins (Martinet, 1966).

f) Coefficients de ligne.

Pour connaître les espèces qui habitent un milieu, leur répartition et la densité de peuplement, le meilleur moyen serait bien sûr de poser des grilles de pièges fonctionnant en calendriers de capture sur de grandes surfaces. De telles grilles nécessitent toutefois des moyens bien trop importants et sont de ce fait très peu maniables. C'est pourquoi on préfère en général pour cet usage utiliser des lignes de pièges.

Si l'on admet que cette ligne de pièges capture en fait les animaux vivant de part et d'autre sur la surface qu'elle traverse, le résultat de captures peut être transformé en densité. Pour cela, il suffit de créer un coefficient dit de « ligne » reliant directement le nombre de captures pour 100 m de ligne, par exemple, à la densité de rongeurs pour un hectare. Un tel coefficient est établi à la suite de la pose de lignes, suivie de l'évaluation de la densité dans la zone piégée (au moyen d'une grille, soit par calendrier de capture, soit par piégeage intégral). L'expérience montre que si on considère la population plurispécifique de rongeurs, qui est en fait la seule à nous intéresser puisqu'elle représente le peuplement en petits Mammifères de la zone étudiée, ce coefficient est constant pour certains milieux et pour certaines saisons.

g) Domaines vitaux.

Pendant sa vie, un individu se déplace préférentiellement dans une zone limitée, située autour de son terrier, et où il trouve l'essentiel de sa nourriture. Cette zone est liée au milieu par la quantité et la qualité de la nourriture fournie, le couvert végétal, etc., et aux caractères de l'espèce qui conditionnent ses possibilités comportementales : déplacements, préférences alimentaires. On peut ainsi définir pour chaque espèce un « domaine vital moyen » pour un milieu donné. Ce domaine vital peut évoluer et se déplacer au cours de la vie de l'animal.

Le « domaine vital instantané » correspond donc à la surface sur laquelle ont lieu la majorité des déplacements d'un individu pendant un temps limité.

La méthode des calendriers de capture permet une bonne évaluation du domaine vital.

Si l'essentiel des déplacements de rongeurs se fait dans une zone limitée, leur domaine, ils effectuent parfois de plus grands parcours qui les éloignent temporairement ou définitivement de cette zone préalablement définie comme « domaine vital ».

Il est bien évident que la représentation que nous pouvons avoir de ce domaine est liée à la technique du piégeage et plus particulièrement, par exemple, à l'écartement entre les pièges. Hayne (1950) a démontré sur *Microtus pennsylvanicus* que les dimensions du domaine vital augmenteraient en même temps que l'écartement entre les pièges.

Nous devons donc interpréter les données mesurées pour apprécier la surface de la zone comprenant la majorité des déplacements d'un individu, au cours de sa recherche de nourriture ou de ses relations sociales avec ses voisins : il est difficile de représenter ce domaine vital, qui en fait a une allure très complexe définie par les pistes et les repères du rongeur.

A partir d'une grille à maille carrée, on peut considérer qu'un piège a pour surface d'influence un carré, centré sur le piège et dont le côté a pour dimension la distance entre deux pièges. Le domaine vital d'un animal piégé au cours d'un calendrier de capture peut alors être représenté par la surface figurée en joignant les coins externes des carrés d'influence centrés sur les pièges où l'animal a été capturé. La surface des polygones ainsi obtenue est calculable. Par cette technique, dite des « surfaces inclusives » (Stickel, 1954), on peut obtenir quelques valeurs moyennes pour la surface du domaine vital de chaque espèce, mais cette méthode

est peu pratique. Il paraît préférable d'envisager un domaine sous la forme d'un cercle centré sur le « centre d'activité » (centre géométrique des différentes recaptures, Blair, 1942) et de diamètre égal à la moyenne des distances maximales de recapture ($\overline{DMR}$) (Stickel, 1946 ; Brandt, 1962 ; Spitz, 1963).

2) Méthodes qualitatives.

J'ai régulièrement pratiqué des démolitions de terriers, ce qui m'a permis d'en dresser le plan pour chaque espèce (Hubert, Leprun et Poulet, 1977) et de faire des observations complémentaires de celles obtenues par les piégeages, concernant les domaines vitaux et la reproduction.

3) Description du milieu.

Des relevés botaniques précis ont été effectués sur chacun des deux quadrats prospectés ainsi que sur les lignes de pièges ; c'est-à-dire que la position de chaque arbre ou de chaque groupe d'arbres (ou d'arbustes) a été cartographiée sur la surface des quadrats, ainsi que sur une bande de 50 m de chaque côté des lignes.

La cartographie pédologique des quadrats a été faite à partir de photographies au 1 : 3 500 prises au cours d'une mission aérienne. Les limites pédologiques indiquées sur les lignes ont été reconnues sur le terrain.

— *Quadrat « champs »* (fig. 9 A). Le quadrat « champs » est situé entre deux pôles : un pôle sableux formé par des sols ferrugineux peu lessivés sur sables qui ne sont pas représentés (sauf un peu en A1), et un pôle argileux caractérisé par des sols vertiques présents à l'Est. Le quadrat lui-même est constitué de deux types de sols : vers l'Ouest des sols ferrugineux, lessivés, hydromorphes à pseudogley de profondeur sur matériau sablo-argileux (trou n° 11) ; vers l'Est, des sols ferrugineux lessivés sur sols bruns hydromorphes (trou n° 12). La limite figurée en pointillés sur la figure représente la séparation approximative entre ces deux zones. Ces sols de transition présentent une opposition entre la surface et la profondeur, très nettement utilisée par les Rongeurs qui peuvent ainsi effectuer leur choix entre les diverses conditions de gravimétrie, de perméabilité, etc.

Le quadrat « champs » est situé dans la zone définie au troisième paragraphe du chapitre « végétation ». La végétation naturelle n'y est représentée que dans le quart Nord-Est sous la forme d'une friche de quelques années. Le reste est constitué de zones défrichées destinées à la culture : défrichement ancien avec cultures de mil et d'arachide alternées depuis plusieurs années (arachide pour l'année 1972 dans la portion occidentale) ; défrichement récent destiné à une première culture de mil pour la partie Sud.

Aucune de ces deux cultures (ensemencées le 17 août 1972)

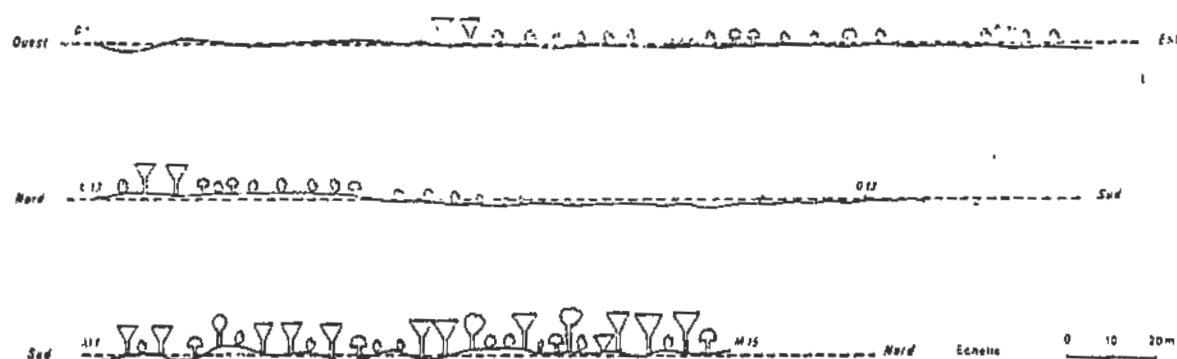


Figure 4. — Coupes schématiques des deux quadrats, le quadrat « champs » en haut et au milieu, le quadrat « forêt » en bas.

n'a en fait été menée à bien à cause de la sécheresse de l'année.

La figure 9 A différencie la zone restée « sauvage » où le sol est couvert par des arbustes, pour environ 50 % de sa surface, des zones défrichées laissées en blanc. La figure 4 présente selon deux axes (Est-Ouest et Nord-Sud) le relevé schématique du micro-relief de surface, effectué au théodolite.

— *Quadrat « forêt »*. Le couvert végétal est homogène et du type décrit au quatrième paragraphe du chapitre « Végétation ». Il y a par contre deux types de sol (fig. 12) : la limite en est peu précise sur ce quadrat, d'autant moins qu'il s'agit ici d'un sol très tourmenté (fig. 4), formé de bosses et de creux, où les deux types pédologiques qui arrivent en contact peuvent plus ou moins se recouvrir.

4) *Traitement des données.*

Les données concernant la description du milieu et les captures de Rongeurs ont été codées afin de permettre leur exploitation par l'analyse factorielle des correspondances (programme Coran du Laboratoire de Biométrie INRA de Jouy-en-Josas, Spitz, 1972, 1973.)

Les données brutes concernent d'une part les fréquences de capture des différentes espèces de Rongeurs et d'autre part la description du milieu :

a) *Variables « animales »* : Il s'agit du nombre de captures pour chaque espèce sur 100 m de ligne (10 pièges en ligne) ou sur 400 m² de quadrat (4 pièges en grille) et groupés par fréquence, en deux ou trois niveaux selon les espèces et les sexes :

- pas de capture ;
- 1 ou 2 captures ;
- 3 et plus de 3 captures.

b) *Variables « milieu »* : Chaque portion de ligne (100 m) ou de quadrat (400 m²) a été décrit en fonction de plusieurs caractères :

- type de sol dominant ;
- présence ou absence de végétation herbacée à dominante de légumineuses ou de graminées ;
- strate arbustive : espèce dominante et principales espèces accessoires, présence ou absence de certaines espèces secondaires ;
- importance globale du couvert arbustif : nul (pas de recouvrement), moyen (50 %) ou dense (75 %).

Dans l'espace à quatre dimensions, obtenu par la prise en considération des quatre premiers facteurs fournis par l'analyse de correspondances (dont l'ensemble fournit pour les deux exemples étudiés 50 % de la variabilité), les distances séparant chaque point correspondant aux captures d'une espèce des points représentant les différents facteurs du milieu qui lui sont proches ont été comparées et ont permis la constitution des « biotopes synthétiques » fournis pour chaque espèce.

RÉSULTATS - INTERPRÉTATION.

1) *Cycle de la reproduction dans la nature.*

1) *Mastomys erythroleucus*. Les résultats des autopsies effectuées en forêt et dans les champs donnent pour 1971 des résultats concordants : les femelles sont gestantes en septembre et octobre, et allaitent en novembre ; des jeunes apparaissent en novembre et décembre (fig. 5). Ce schéma est classique pour les zones tropicales à une seule période pluvieuse : les animaux se reproduisent en fin de cette saison. Il peut y avoir plusieurs générations et, si les pluies sont suffisamment abondantes et bien réparties, certains juvéniles peuvent se reproduire au cours de la saison au début de laquelle ils sont nés. Ce type de reproduction a été observé dans tous les milieux étudiés à Bandia en 1971 ; je n'ai pas pu toutefois observer de reproduction chez les juvéniles devenus subadultes.

En 1972, il semble parfois qu'il y ait eu des différences sensibles entre les cultures et les milieux naturels (fig. 5 B et C). Dans les champs, il n'y a eu en effet qu'une période de reproduction, peu de femelles se sont reproduites (la moitié environ) et elles n'ont eu qu'une seule portée (fig. 5 B). Dans la forêt, au contraire, les pluies du début de juin ont déclenché l'activité de quelques mâles, mais sans incidences sur les femelles, tandis que les pluies d'août et de septembre ont induit une période de reproduction qui semble avoir touché l'ensemble des femelles et des mâles (fig. 5 C).

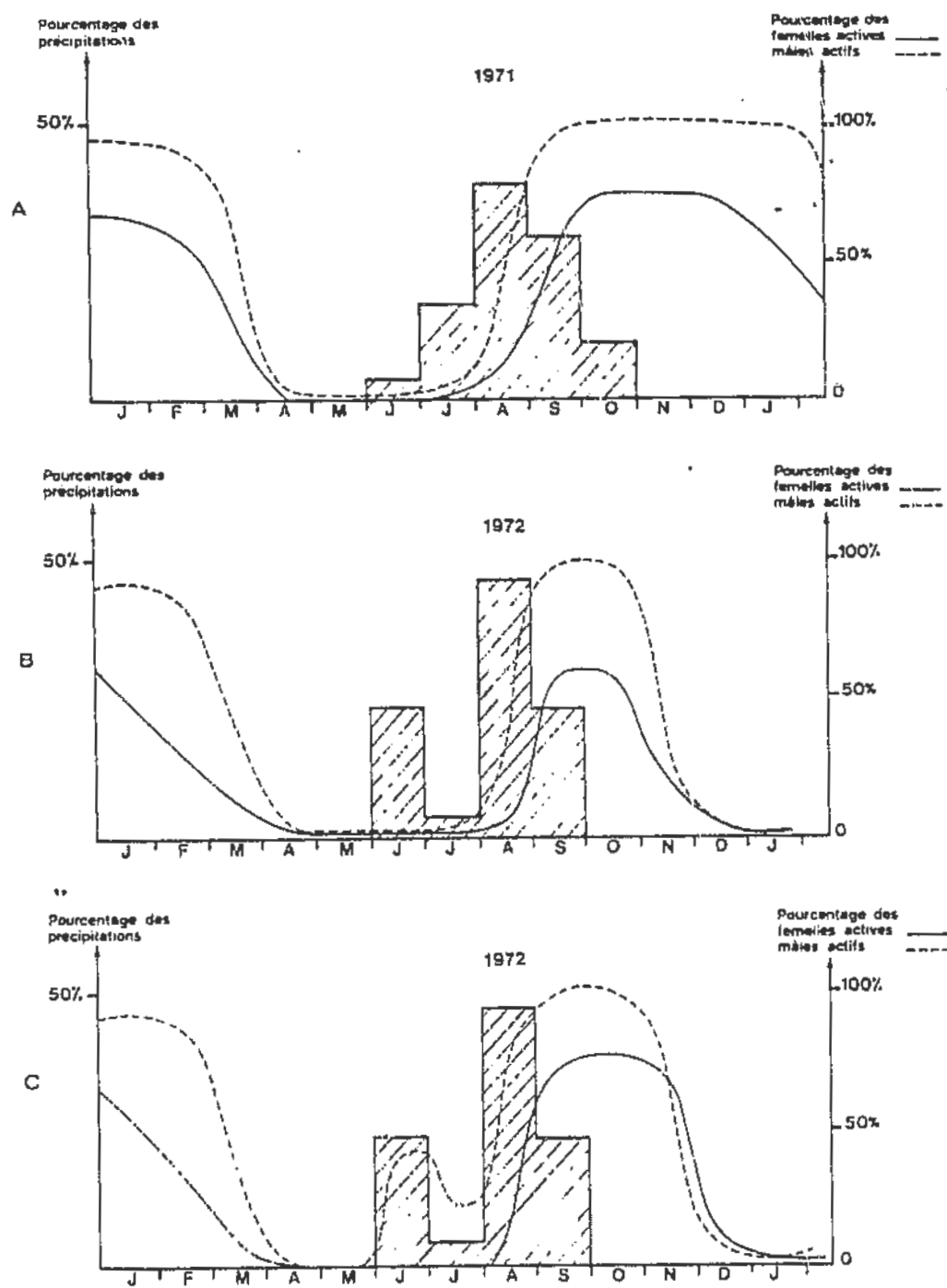


Figure 5. — Cycle reproducteur de *Mastomys erythroleucus*, établi à partir du pourcentage de mâles et de femelles sexuellement actifs dans la population totale. En A, « champs » et « forêt » en 1971 ; en B, « champs » en 1972 ; en C, « forêt » en 1972.

Mastomys erythroleucus serait donc vraisemblablement plus à l'aise dans la forêt de Bandia, ce qui semble confirmé par l'apparente disparition des *Mastomys* des piègeages dans les champs en janvier et en avril 1973. Cette disparition était d'ailleurs prévisible à partir des résultats du quadrat « champs » : 96 animaux capturés en août, 13 en novembre et 2 seulement en janvier. Ces milieux abandonnés seront probablement recolonisés à partir de zones restées peuplées.

Les 96 *Mastomys* capturés en août 1972 sur le quadrat « champs » au cours d'un calendrier de captures de douze nuits consécutives présentent une grande diversité individuelle de poids, supérieure à celle que laissait prévoir les courbes de croissance en élevage. En rangeant les poids par classe de 2 g, on obtient un histogramme qui semble recouvrir plusieurs distributions gaussiennes (fig. 6). En utilisant le test de Battacharya (1967), on

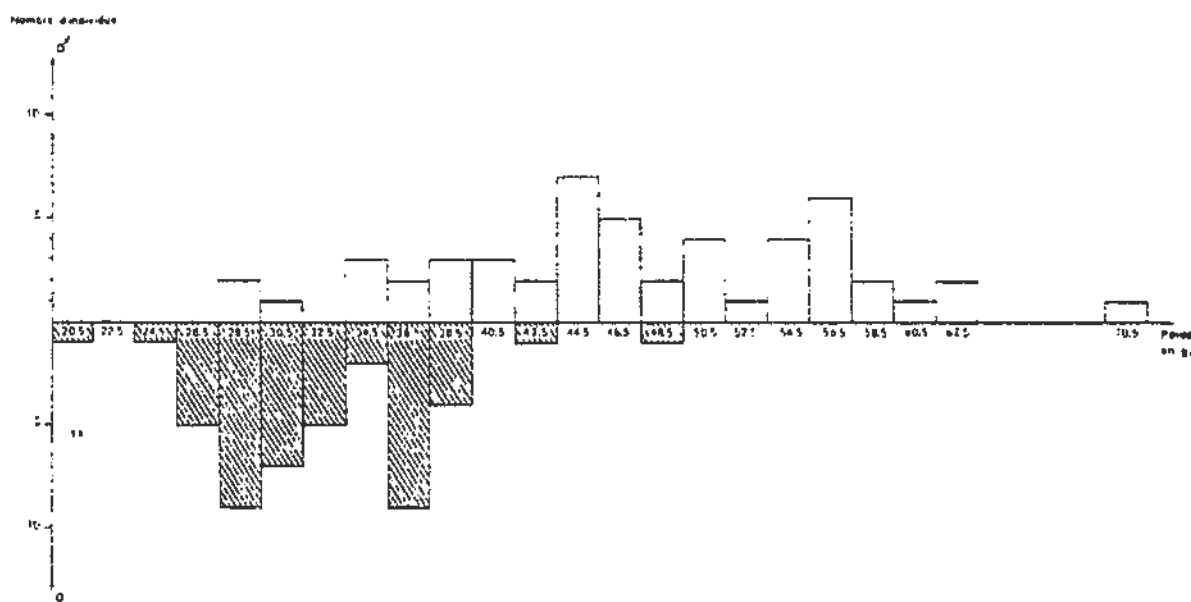


Figure 6. — Histogramme des poids de *Mastomys erythroleucus* capturés en août 1972 sur le quadrat « champs ».

peut en effet mettre en évidence, aussi bien chez les mâles que chez les femelles, un groupe homogène comprenant les poids les plus faibles, et qui doit représenter les animaux nés au cours de la précédente saison de reproduction (septembre 1971 - mars 1972). Ces animaux sont de jeunes adultes qui ne se sont pas encore reproduits et ont eu une croissance difficile au cours de la saison sèche (comparée avec la croissance en élevage). Il peut aussi s'agir d'animaux nés en mai 1972 ; l'absence d'autres données (mensurations corporelles ou poids des cristallins) ne permet pas de conclure.

Pensant qu'ils pouvaient avoir un comportement différent, je les ai séparés des autres pour le traitement des résultats de ce quadrat. L'application des formules de Battacharya indique une population de jeunes femelles caractérisée par une moyenne $m_{JF} = 31$ g, un écart-type $\sigma_{JF} = 1,5$ et un nombre d'individus $N_{JF} = 29$. La limite entre les jeunes et les vieilles femelles se situe donc vers 34 g. Pour les mâles : $m_{JM} = 41,5$ g, $\sigma_{JM} = 2,15$ et $N_{JM} = 20$; la limite est donc à 44,5 g. Il ne semble pas utile de chercher d'autres populations gaussiennes car les autres animaux, âgés de plus d'un an, se sont déjà reproduits une fois.

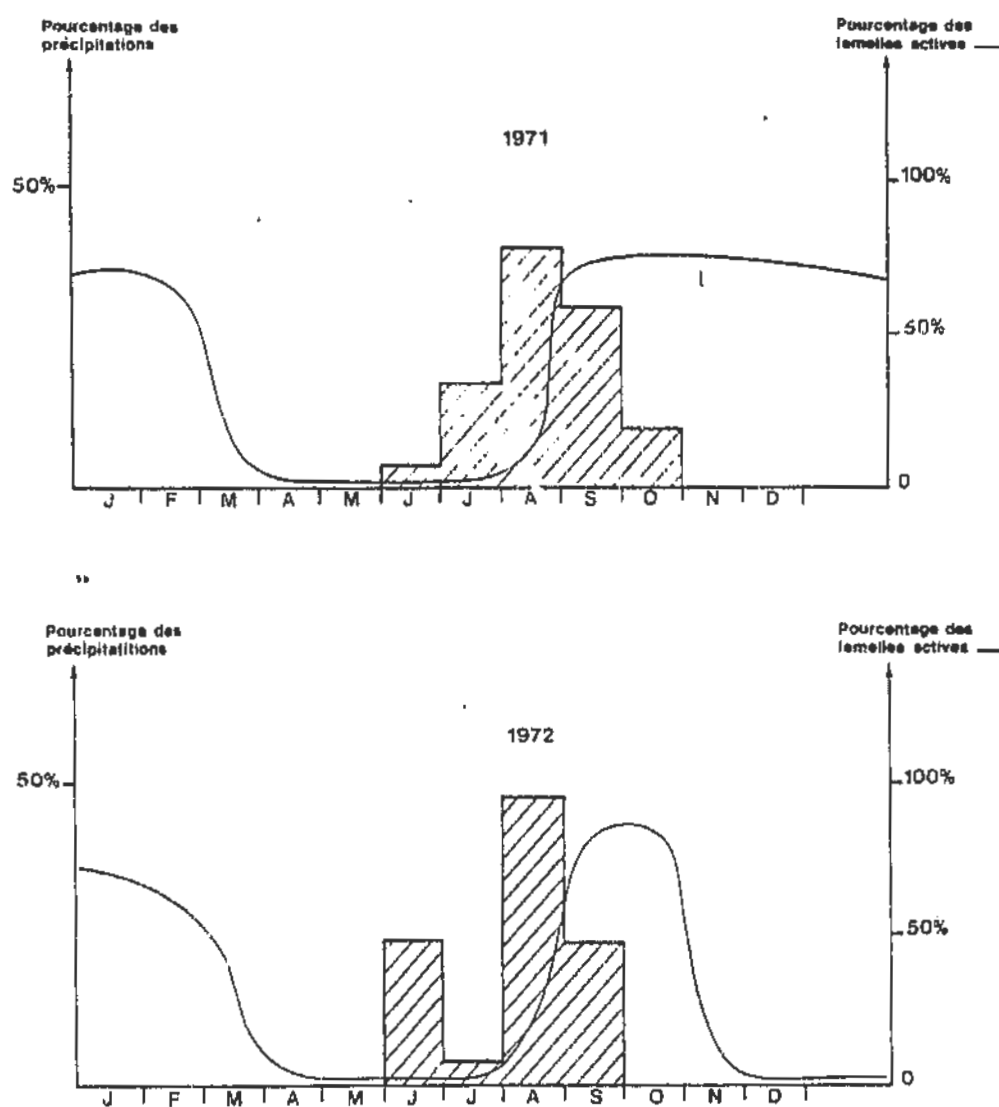


Figure 7. — Cycle reproducteur de *Taterillus pygargus*, établi à partir du pourcentage de femelles sexuellement actives dans la population des femelles adultes en 1971 et 1972.

L'histogramme de fréquence des poids permet en outre de constater que le dimorphisme sexuel est plus important dans la nature qu'en élevage. D'une part, en effet, les jeunes mâles subissent une mortalité plus importante que les jeunes femelles, ce qui correspond à une constatation d'élevage, accentuée peut-être par l'influence de la prédation ; d'autre part, les vieux mâles semblent devenir plus gros que les vieilles femelles.

2) *Tatera gambiana*. Ces animaux semblent avoir le même rythme de reproduction que les autres espèces : les mâles sont actifs et les femelles gestantes en septembre-octobre et des individus juvéniles se font piéger en décembre-janvier. Il ne paraît pas y avoir eu de reproduction en 1972.

3) *Taterillus pygargus*. En 1971 et 1972, des femelles en activité (gestantes et allaitantes) ont été observées en septembre et octobre ; des jeunes en novembre et décembre (fig. 7).

4) *Taterillus gracilis*. En 1971, *Taterillus gracilis* a eu une reproduction comparable à celle des autres espèces étudiées. En 1972, comme dans le cas de *Mastomys erythroleucus*, les pluies relativement abondantes de juin ont induit le déclenchement de la reproduction chez quelques mâles et femelles ; ceci n'a pas empêché l'apparition d'une autre période de reproduction concernant de nombreux individus en septembre et octobre (fig. 8).

II) Domaines vitaux.

1) *Domaine vital instantané*. Les déplacements observés confirment bien la valeur de la notion de domaine vital, il s'agit en effet, pour la majorité, de petits trajets constatés par les recaptures successives. Toutefois de temps en temps un animal a pu être recapturé à plusieurs dizaines de mètres du piège où il avait été capturé une ou deux nuits précédemment. Les déplacements sont plus ou moins importants selon les espèces : 80 à 120 m chez *Mastomys erythroleucus*, 100 à 180 m chez *Taterillus gracilis*, et au contraire, très peu de grands déplacements chez *Tatera* : 40 à 45 m, une fois 80 m chez *Tatera guineae*.

Petter (1968) observe ainsi, au cours d'expériences de retour au gîte chez les *Meriones crassus* du Sahara occidental, des déplacements de 350 à 1 400 m et même des mouvements spontanés de 3 kilomètres, qu'il qualifie de « nomadisme ». Poulet (1972) observe des déplacements de plus de 80 m chez *Taterillus pygargus* alors qu'il définit pour cette espèce un domaine vital dont le plus grand axe est d'environ 25 m.

Souvent, ces petits « voyages » sont suivis, au cours du même calendrier de capture (ou bien au cours des mois suivants) de reprises du même animal qui est, soit à nouveau cantonné dans

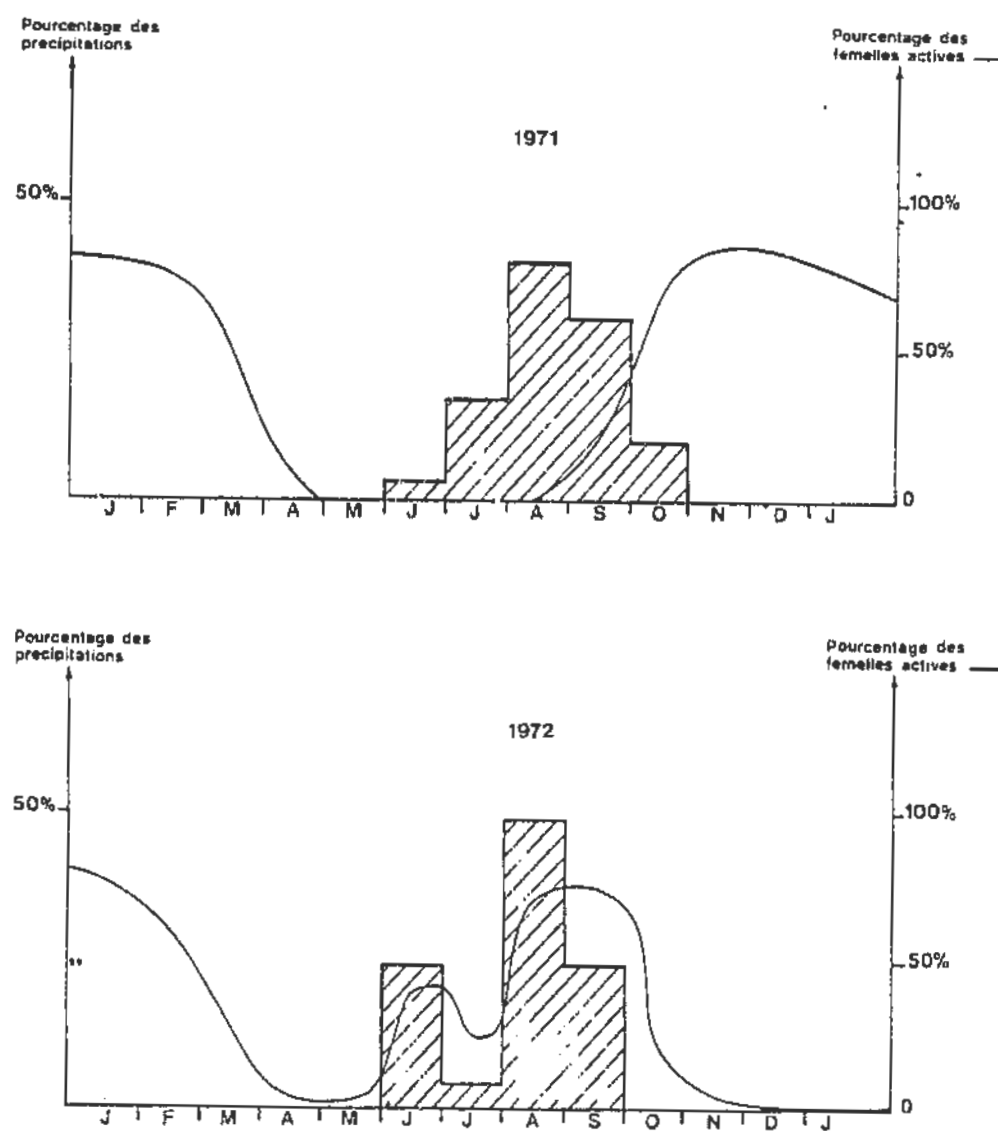


Figure 8. — Cycle reproducteur de *Taterillus gracilis*, établi à partir du pourcentage de femelles sexuellement actives dans la population des femelles adultes en 1971 et 1972.

sa zone de départ, soit au contraire franchement installé dans sa nouvelle zone d'élection.

On peut vraisemblablement rapporter à de tels déplacements les captures isolées et uniques de certains individus, qui ont dû traverser le quadrat pendant la période de piégeage.

Néanmoins, le résultat du calendrier de capture d'août 1972 pour le quadrat « champs » montre bien que les déplacements des animaux se font sur un « domaine ».

Le Tableau I donne les surfaces des domaines vitaux calculées par la méthode des surfaces inclusives (Stickel, 1954).

TABLEAU I

Surface des domaines vitaux (méthode des surfaces inclusives) d'après les calendriers de capture d'août et d'octobre 1972.

ESPECES	Surface du domaine vital en m ²		
	Mâles	Femelles	2 sexes
<i>Mastomys erythroleucus</i>			
- Quadrat "champs" : Jeunes	750	700	725
Adultes	1 050	850	900
- Quadrat "forêt" :	850	650	750
<i>Tatera gambiana</i>	800	600	700
<i>Tatera guineae</i>	1 500	1 400	1 475
<i>Taterillus gracilis</i>	750	700	730

Le Tableau II présente les $\overline{DMR}$ et $\overline{DRS}$, calculées pour chaque espèce, à partir du calendrier de capture d'août 1972.

TABLEAU II

Moyenne des distances maximales de recapture ($\overline{DMR}$) et moyenne des distances entre recaptures successives ($\overline{DRS}$) obtenues à partir du calendrier de capture d'août 1972.

ESPECES	$\overline{DMR}$ en m			$\overline{DRS}$ en m		
	Mâles	Femel.	2 sexes	Mâles	Femel.	2 sexes
<i>Mastomys erythroleucus</i>						
- Quadrat "champs" : jeunes	32	34	33,2	18	17,5	17,7
adultes	31	28	30	16	13	15
- Quadrat "forêt" :	32,5	27	29,1	31	19,5	24
<i>Tatera gambiana</i>	27	15,5	21,5	15	10	12,5
<i>Tatera guineae</i>	37,5	38,5	37,6	20	22,5	20,5
<i>Taterillus gracilis</i>	39	39,5	39,2	20	18,5	19,5

2) *Représentation du domaine vital.* Par la technique des surfaces inclusives (Stickel, 1954), on peut obtenir quelques valeurs

moyennes pour la surface du domaine vital de chaque espèce (voir tableau II), mais cette méthode est trop peu pratique. Il paraît préférable d'envisager un domaine sous la forme d'un cercle centré sur le centre d'activité (Blair, 1942) et de diamètre égal à la moyenne des distances maximales de recapture ($\overline{\text{DMR}}$) (Stickel, 1946).

Le terrier de l'animal, quand il a pu être repéré, n'est jamais bien éloigné du centre d'activité, et n'est en tout cas qu'exceptionnellement en dehors du cercle défini ci-dessus.

Nous verrons plus loin que cette représentation confirme l'existence de relations entre les individus d'une même population. Ces relations s'accroissent nettement au cours de la saison de reproduction et sont caractérisées par un net déplacement du domaine vital.

3) *Modifications du domaine vital.* Le Tableau III montre que la $\overline{\text{DMR}}$, témoin de l'étendue du domaine vital n'est pas constante tout au long de l'année mais varie, en particulier en fonction des modifications physiologiques des animaux.

TABLEAU III

Modification de la distance maximale de recapture, en mètres, en fonction de la reproduction.

ESPECES	Hors saison de reproduction Janvier 1972		Saison de reproduction Août/Oct. 1972	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
<i>Mastomys erythroleucus</i>				
- Charpa	25	16	31,2	10 lact., 31 gest.
- Forêt	25	17	37,7	10 lact., 27 gest.
<i>Tatera guineae</i>	2	-	17,5	12,5
<i>Taterillus gracilis</i>	30	24,5	40	25,5
<i>Taterillus pygargus</i> (Poulet 1972)	44	10	75	21

La reproduction agit en effet très nettement sur les déplacements des individus ; elle augmente ceux des mâles aussi bien que ceux des femelles ; celles-ci restent toutefois très près du nid quand elles nourrissent leurs petits.

4) *Déplacements du domaine vital.* Les déplacements du domaine vital d'un mois à l'autre sont d'importance variable selon les individus et semblent se faire dans n'importe quel sens

(Tableau IV). Il est net cependant qu'entre août et septembre, les déplacements ont favorisé les relations entre reproducteurs ; mais la technique de piégeage utilisée en septembre (quatre lignes de pièges parallèles sur le quadrat « champs ») a probablement modifié la représentation des mouvements.

TABLEAU IV

Déplacements moyens du domaine vital par mois, en mètres.

ESPECES	MÂLES	FEMELLES	2 SEXES
<i>Mastomys erythroleucus</i>			
- Champs	44	22,5	34
- Forêt	17	19	18
<i>Tatera gambiana</i>	48	31	44
<i>Tatera guineae</i>	44	40	42
<i>Taterillus gracilis</i>	40	22	31
<i>Taterillus pygmaeus</i> (Poulet 1972)	39	21	30

Chez plusieurs individus de différentes espèces, des déplacements importants entre un mois et le suivant, puis entre ce dernier et le troisième mois, ont ramené le centre du domaine vital près de son emplacement initial. Exemples :

- Quadrant « champs » : *Tatera gambiana*, femelle n° 34 : 36 m entre août et septembre, 52 entre septembre et novembre, ce qui ramène le centre d'activité à 18 m de son emplacement du mois d'août (fig. 9 B).
- Quadrant « forêt » : *Mastomys erythroleucus*, femelle n° 22 : 22 m entre septembre et octobre, 28 m d'octobre à décembre, ce qui la ramène à 5 m du centre d'activité du mois de septembre (fig. 11).

On a l'impression d'assister à des tentatives de colonisation de nouvelles zones puis à des retours en arrière.

III) Répartition spatiale des populations.

1) D'après les quadrats.

- a) Dans les champs, répartition des Rongeurs en août sur le quadrat « champs » :

— *Tatera gambiana* (fig. 9 B). A part trois individus, tous les autres sont très groupés, mâles et femelles ensemble. Cette population est installée dans la zone où la couverture végétale est la

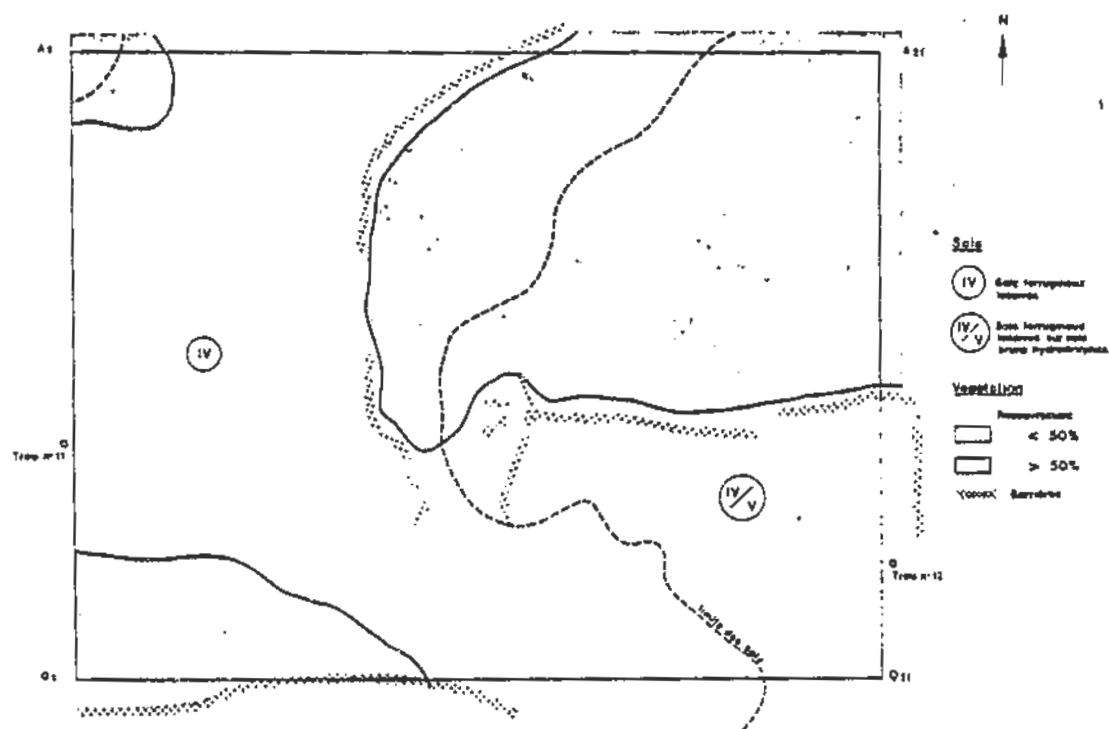


Figure 9 A. — Les sols et la végétation du quadrat « champs » en août 1972.

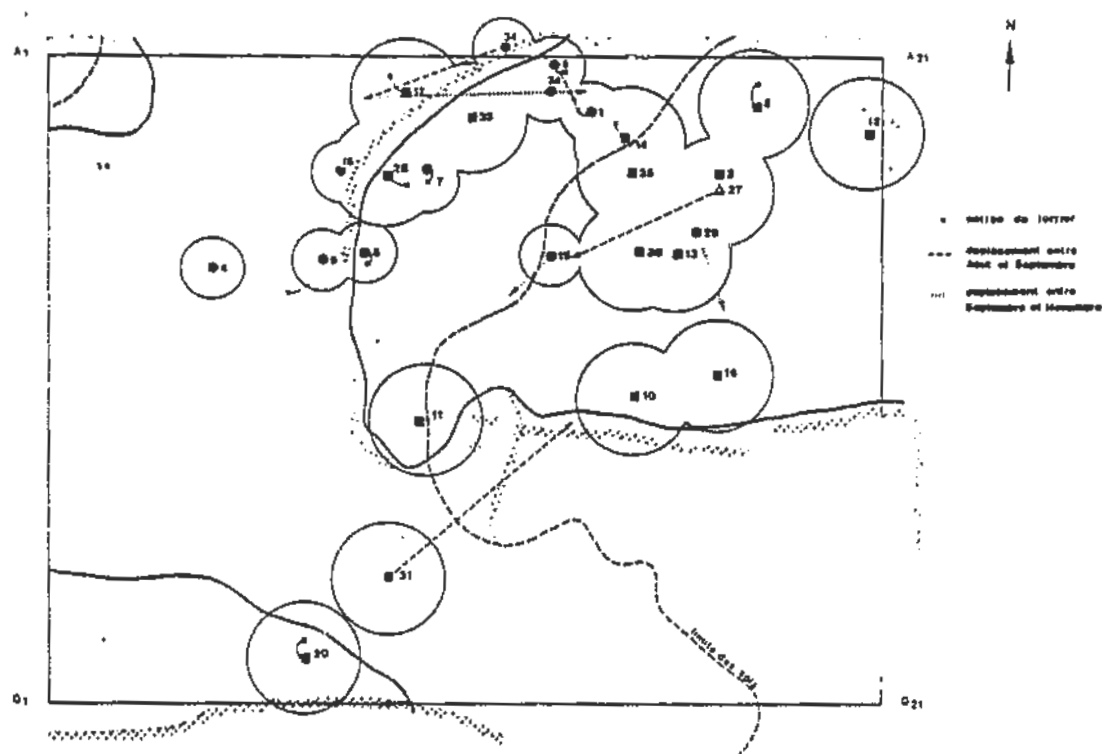


Figure 9 B. — Centres d'activité et domaines vitaux de *Tatera gambiana* sur le quadrat « champs » en août 1972.
Les mâles sont figurés par un carré noir et les femelles par un cercle noir.

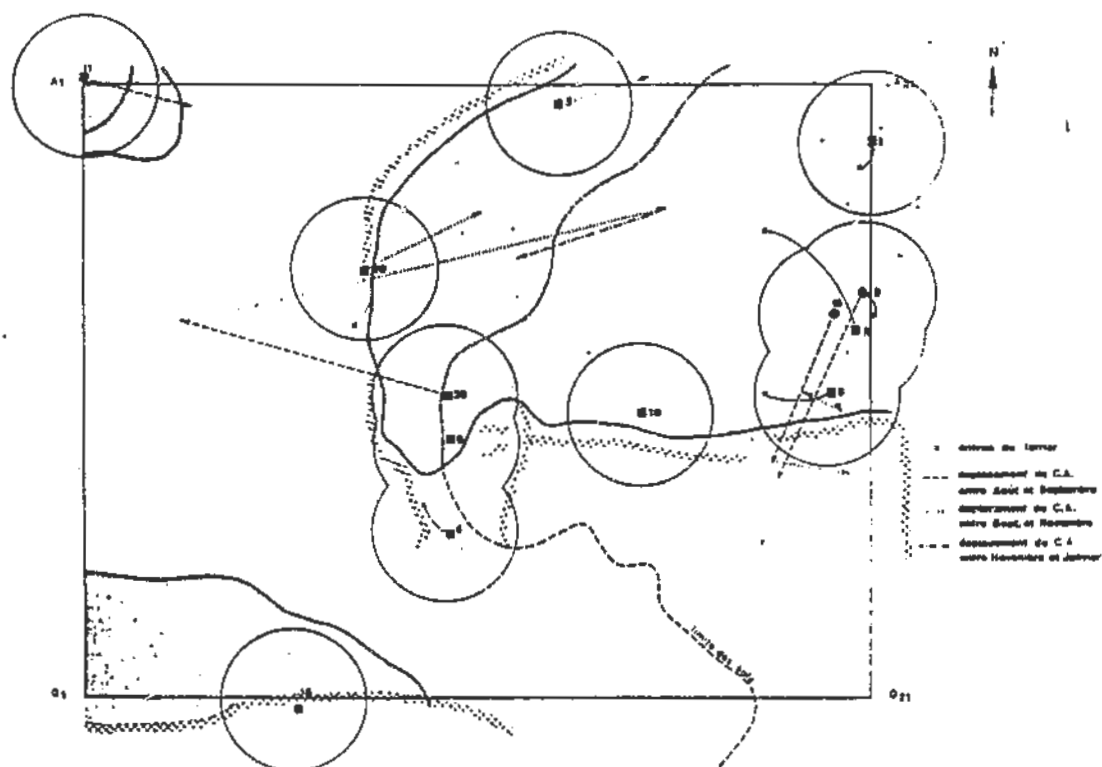


Figure 9 C. — Centre d'activité et domaines vitaux de *Tatera guineae* sur le quadrat « champs » en août 1972.
Mêmes conventions que pour la figure précédente.

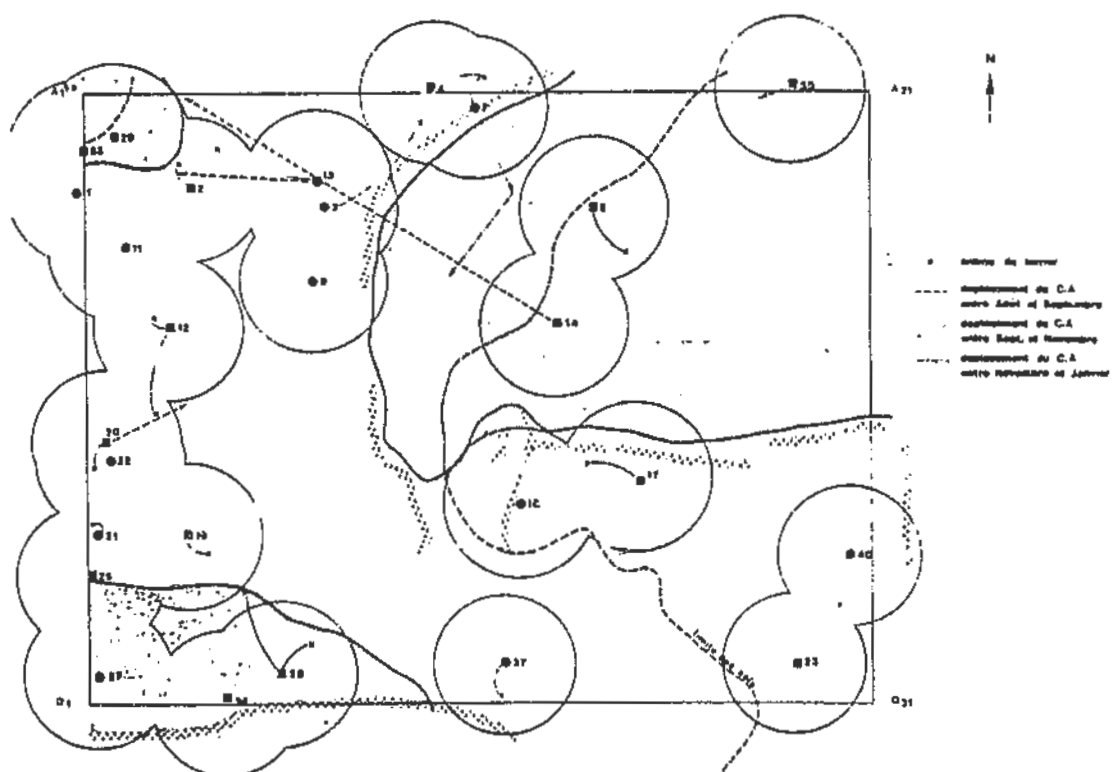


Figure 9 D. — Centres d'activité et domaines vitaux de *Taterillus gracilis* sur le quadrat « champs » en août 1972.
Mêmes conventions que pour les deux figures précédentes.

plus importante ; elle semble assez peu se soucier de la qualité du sol bien qu'elle choisisse la zone supérieure des sols ferrugineux lessivés à pseudo-gley de profondeur où elle trouve des conditions plus satisfaisantes qu'en profondeur, rappelant celles qu'elle rencontre à l'Ouest de la limite. Un individu en août est isolé dans la zone découverte. En septembre, il a rejoint la zone arbustive.

Cette espèce semble être indifférente aux autres. Son territoire peut recouvrir celui de n'importe quelle autre.

— *Tatera guineae* (fig. 9 C). Les individus ne sont pas regroupés en un foyer de population aussi net que chez *Tatera gambiana*. Ils ne semblent pas tous avoir des relations entre eux. S'ils semblent indifférents aux *Tatera gambiana*, ils donnent l'impression de ne pas trop se mêler aux *Taterillus gracilis*. Tous les individus du quadrat « champs » sont néanmoins dans la zone à recouvrement végétal relativement important et semblent aussi liés au sol brun hydromorphe.

— *Taterillus gracilis* (fig. 9 D). Les *Taterillus* paraissent se plaire dans la zone découverte, mais ils marquent une nette préférence pour les sols ferrugineux lessivés.

Les individus ont la possibilité de se rencontrer sur leur domaine ; toutefois, si les domaines des mâles recoupent ceux des femelles, ceux de deux mâles se recouvrent assez rarement, et s'ils le font, c'est de très peu. Le domaine étant schématisé par un cercle, on peut penser que sa forme réelle est suffisamment éloignée du modèle circulaire pour que ces observations soient interprétables avec précision.

— *Mastomys erythroleucus* (fig. 10). Les *Mastomys* occupent tout le quadrat, mais on peut distinguer des différences suivant le sexe et l'âge. En effet, les femelles adultes occupent de préférence les zones plus couvertes des sols bruns hydromorphes. Les mâles adultes, eux, se sont installés pratiquement partout, sauf peut-être là où les *Taterillus* sont nombreux. Les jeunes en revanche, sont nettement excentriques par rapport aux adultes, tout particulièrement aux femelles adultes (leur mère ?). Ces jeunes semblent d'ailleurs avoir colonisé les zones récemment défrichées (tentative de culture de mil du Sud).

b) Analyse des correspondances (à partir du quadrat « champs »).

La figure 11 représente la projection sur les axes 1 et 2 qui rendent compte de 30 % de la variabilité totale. Le facteur 1 représente la densité du recouvrement arbustif et la gradation de passage des sols ferrugineux lessivés à pseudo-gley de profondeur vers les sols vertiques. Le facteur 2 paraît plutôt correspondre à l'âge de la végétation arbustive, caractérisée par la présence de grands individus de certaines espèces et par l'absence des espèces de colonisation caractéristiques des zones dégradées.

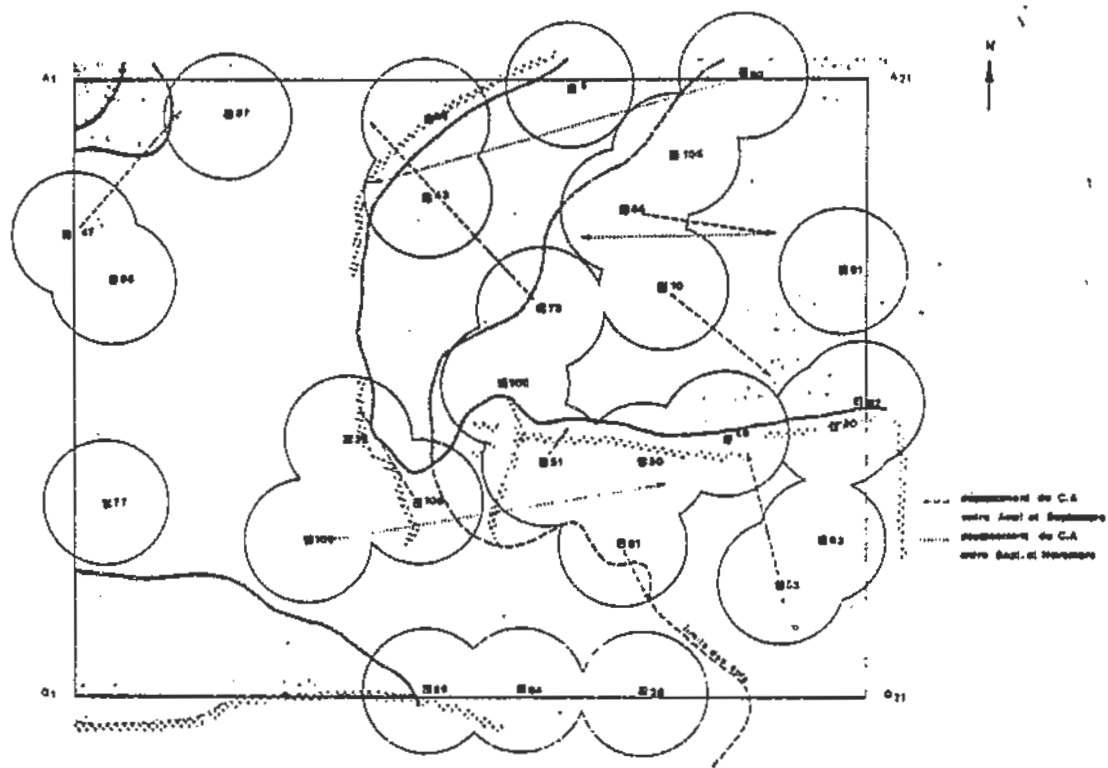


Figure 10 A. — Centres d'activité et domaines vitaux des *Mastomys erythroleucus* mâles adultes sur le quadrat « champs » en août 1972.

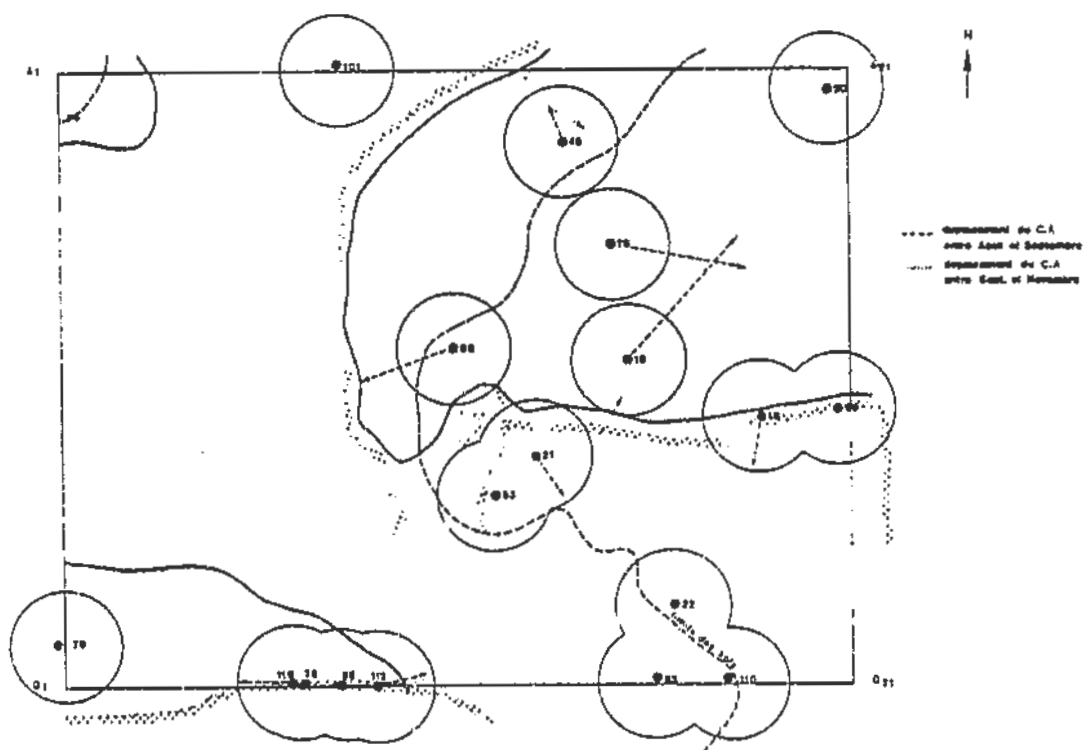


Figure 10 B. — Centres d'activité et domaines vitaux des *Mastomys erythroleucus* femelles adultes sur le quadrat « champs » en août 1972.

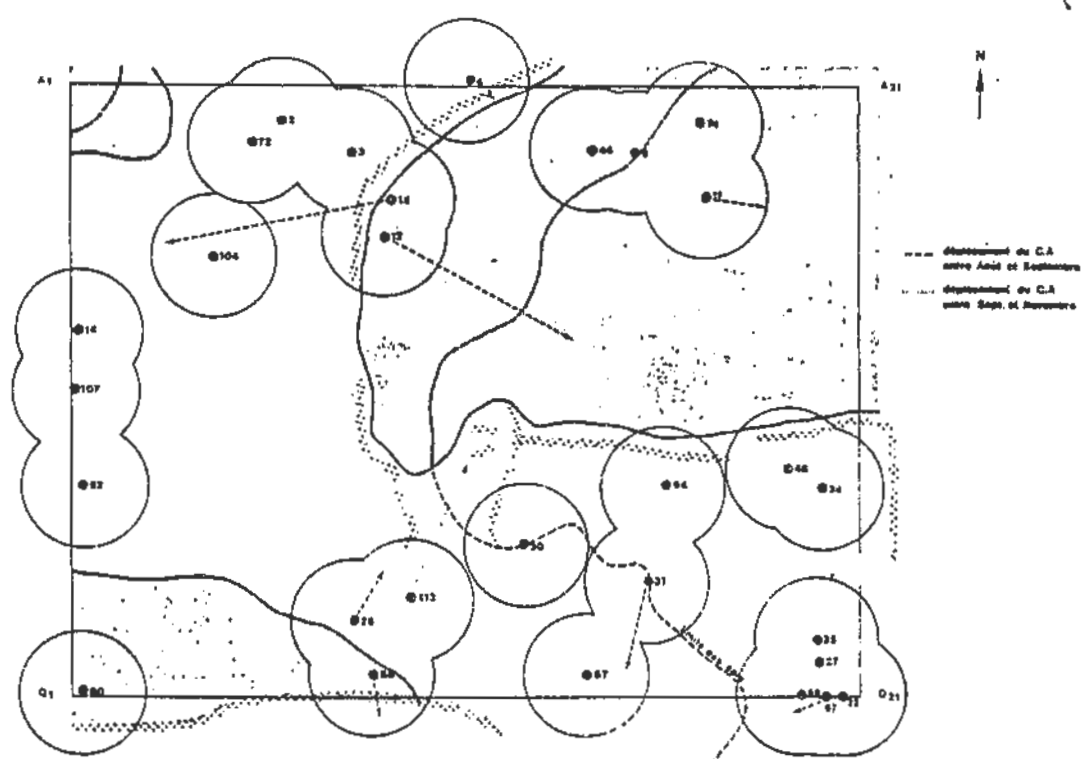


Figure 10 C. — Centres d'activité et domaines vitaux des jeunes *Mastomys erythroleucus* femelles sur le quadrat « champs » en août 1972.

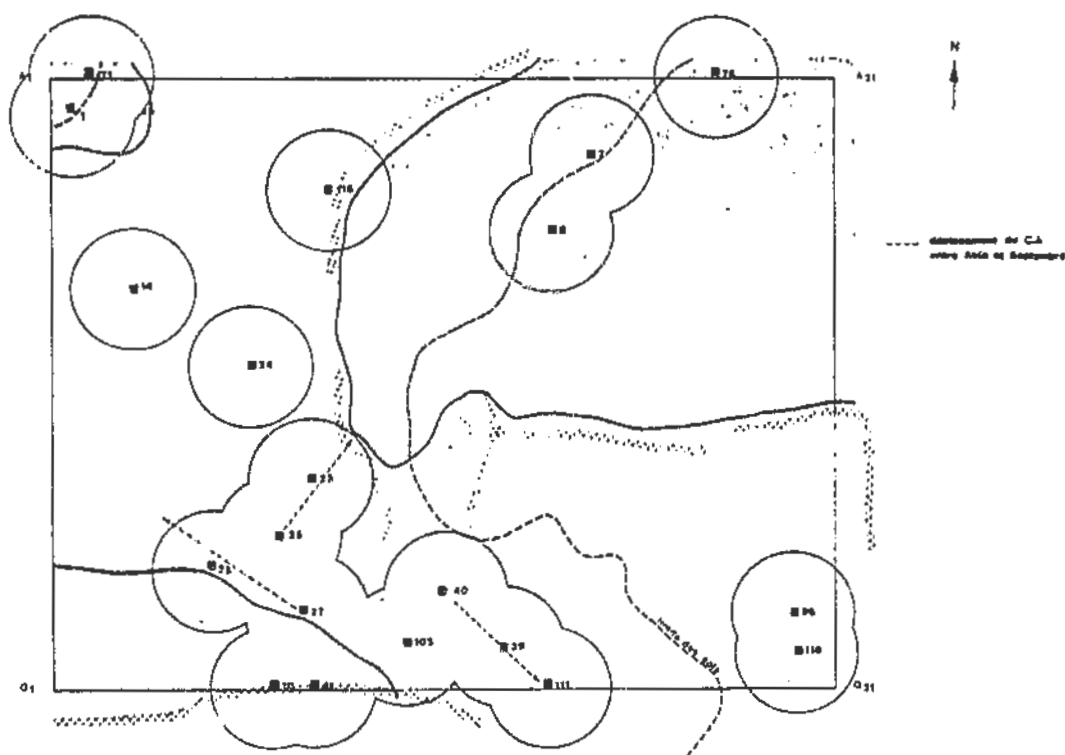


Figure 10 D. — Centres d'activité et domaines vitaux des jeunes *Mastomys erythroleucus* mâles sur le quadrat « champs » en août 1972.

Deux groupes d'espèces de Rongeur : apparaissent ainsi nettement :

— celles dont le nombre des captures va croissant avec l'éclaircissement du couvert arbustif :

+ *Taterillus gracilis*, pour qui l'optimum se situe pour un couvert un peu plus qu'« épars ».

+ les jeunes, mâles et femelles, de *Mastomys erythroleucus* dont le maximum de captures s'effectue sous un couvert « épars » à « moyen » ;

— celles pour qui le nombre de captures augmente, au contraire, avec la densité du couvert :

+ *Tatera guineae* et *Tatera gambiana* avec un optimum pour les couverts « denses ».

+ *Mastomys erythroleucus* (mâles et femelles adultes) avec une gradation très limitée puisque toutes les captures se situent pour un couvert arbustif « moyen ».

c) Dans la forêt.

Mastomys erythroleucus est la seule espèce présente sur le quadrat.

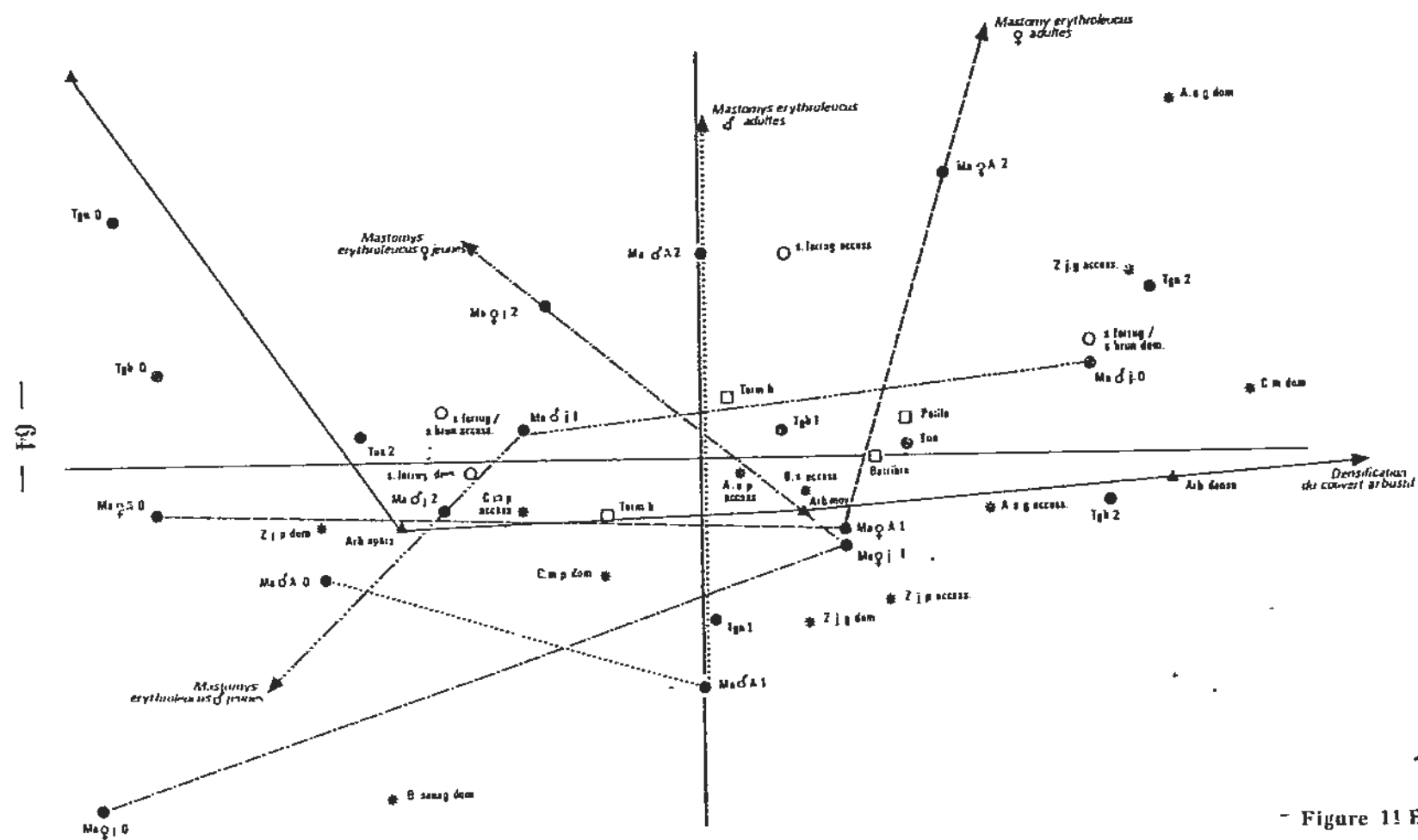
Les Rongeurs n'occupent pas le vertisol, si ce dernier n'est pas recouvert d'une couche plus ou moins épaisse de sol plus hospitalier. Seule une partie du terrain est en fait utilisable pour les animaux.

Quelques déplacements mensuels peuvent ressembler à des tentatives de colonisation vers ces zones inhospitalières, mais ils restent sans suite.

Au mois d'octobre, en saison de reproduction, les animaux paraissent être très cantonnés. Les territoires d'un mâle et d'une ou deux femelles se recouvrent largement. Chacun de ces groupes est bien séparé des autres (fig. 12).

Figures 11 A et B (ci-après). — Relations entre les captures et les principales caractéristiques des sols et de la végétation sur le quadrat « champs ». Graphique 1 x 2.

Ma : *Mastomys erythroleucus*, j : jeune, A : adulte ; Tgb : *Tatera gambiana* ; Tgn : *Tatera guineae* ; Tus : *Taterillus gracilis* ; Term : Termitière, h : haute, b : basse ; Arb : recouvrement arbustif total ; A.s. : *Acacia seyal* ; Cri : *Combretum micranthum* ; Zj : *Ziziphus jujuba* ; Bs : *Boscia senegalensis* ; p : petit (moins de 1 m de hauteur) ; g : grand (plus de 1 m) ; dom : dominant ; access : accessoire ; s. ferrug. : sol ferrugineux lessivé hydromorphe ; s. ferrug / s. brun : sol ferrugineux hydromorphe au dessus d'un sol brun.



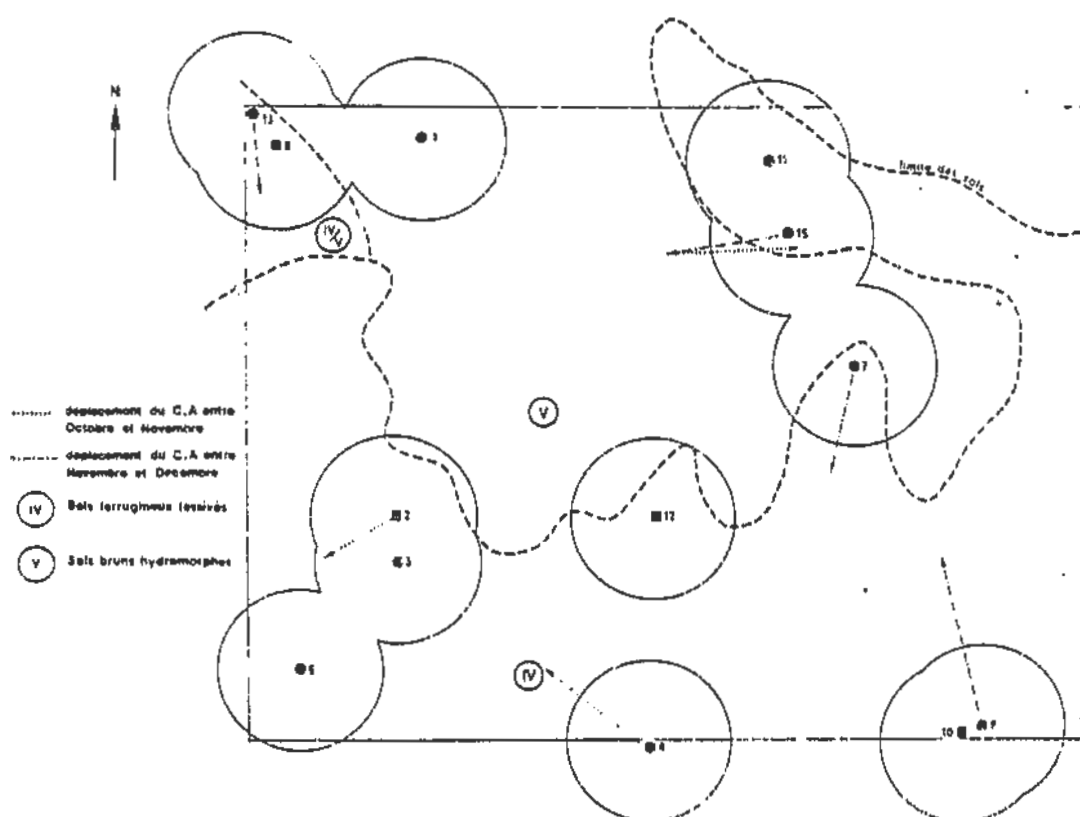


Figure 12. — Centres d'activité et domaines vitaux de *Mastomys erythroleucus* dans le quadrat forêt en octobre 1972. Les mâles sont figurés par un carré noir et les femelles par un cercle noir.

2) Etude sur lignes.

a) *Champs*. Nous étudierons quatre lignes qui sont schématisées suivant le code énoncé (fig. 13 A).

— *Ligne VIII* : Juillet 1972 (fig. 13 B).

Quatre espèces sont présentes :

- *Taterillus pygargus* : occupe les zones découvertes des sols ferrugineux peu lessivés (II) ;
- *Taterillus gracilis* : occupe les zones découvertes ou plus ou moins couvertes des sols ferrugineux lessivés hydromorphes (IV) ;
- *Tatera gambiana* : occupe les zones plus ou moins couvertes des sols ferrugineux lessivés hydromorphes (IV).
- *Mastomys erythroleucus* : occupe les zones de broussaille des sols ferrugineux hydromorphes (IV).

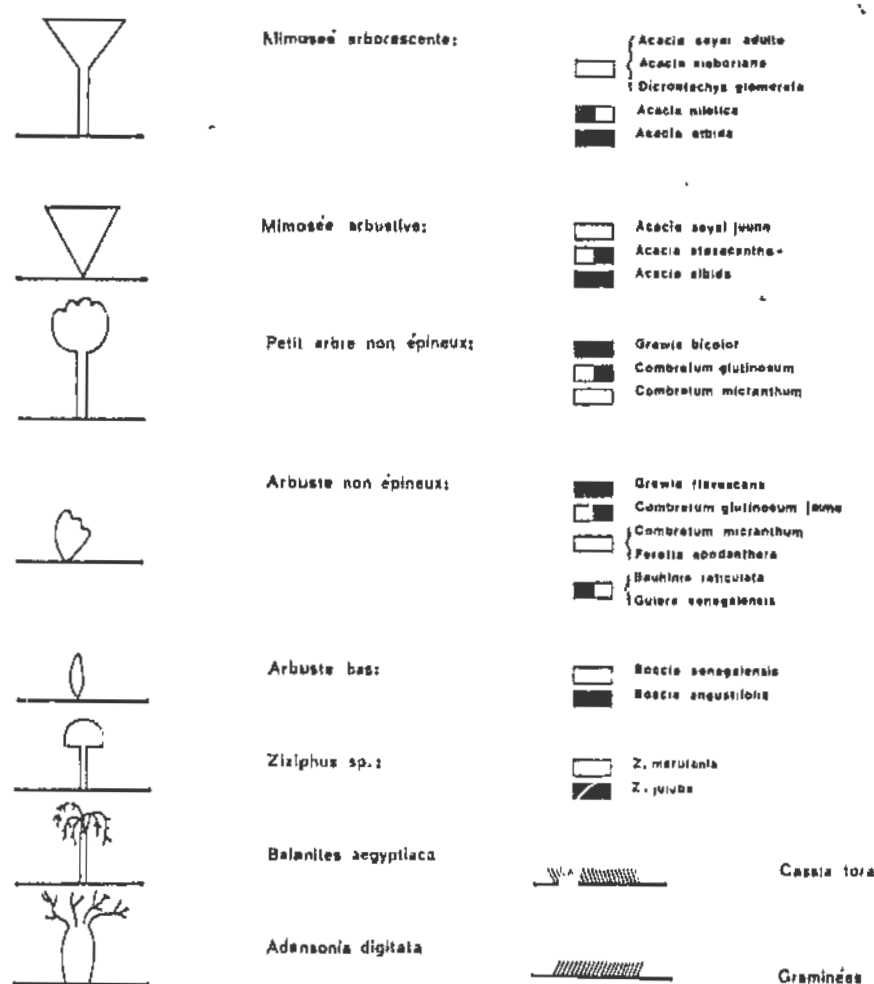


Figure 13 A. — Code utilisé pour représenter la végétation dans les schémas des lignes « champs » et « forêt ».

— Ligne XI : Novembre 1972 (fig. 13 C).

Trois espèces sont présentes :

- *Taterillus pygargus* : occupe les zones à faible recouvrement de sol II ainsi que les zones dénudées sur sol de transition II/IV ;
- *Taterillus gracilis* : occupe les zones à faible densité de végétation de sol II (1 pour 8 *T. pygargus*) et de sol IV ;
- *Mastomys erythroleucus* : occupe les zones à faible recouvrement de sol IV.

— Ligne XIII C : Janvier 1973 (fig. 13 D).

Trois espèces sont présentes :

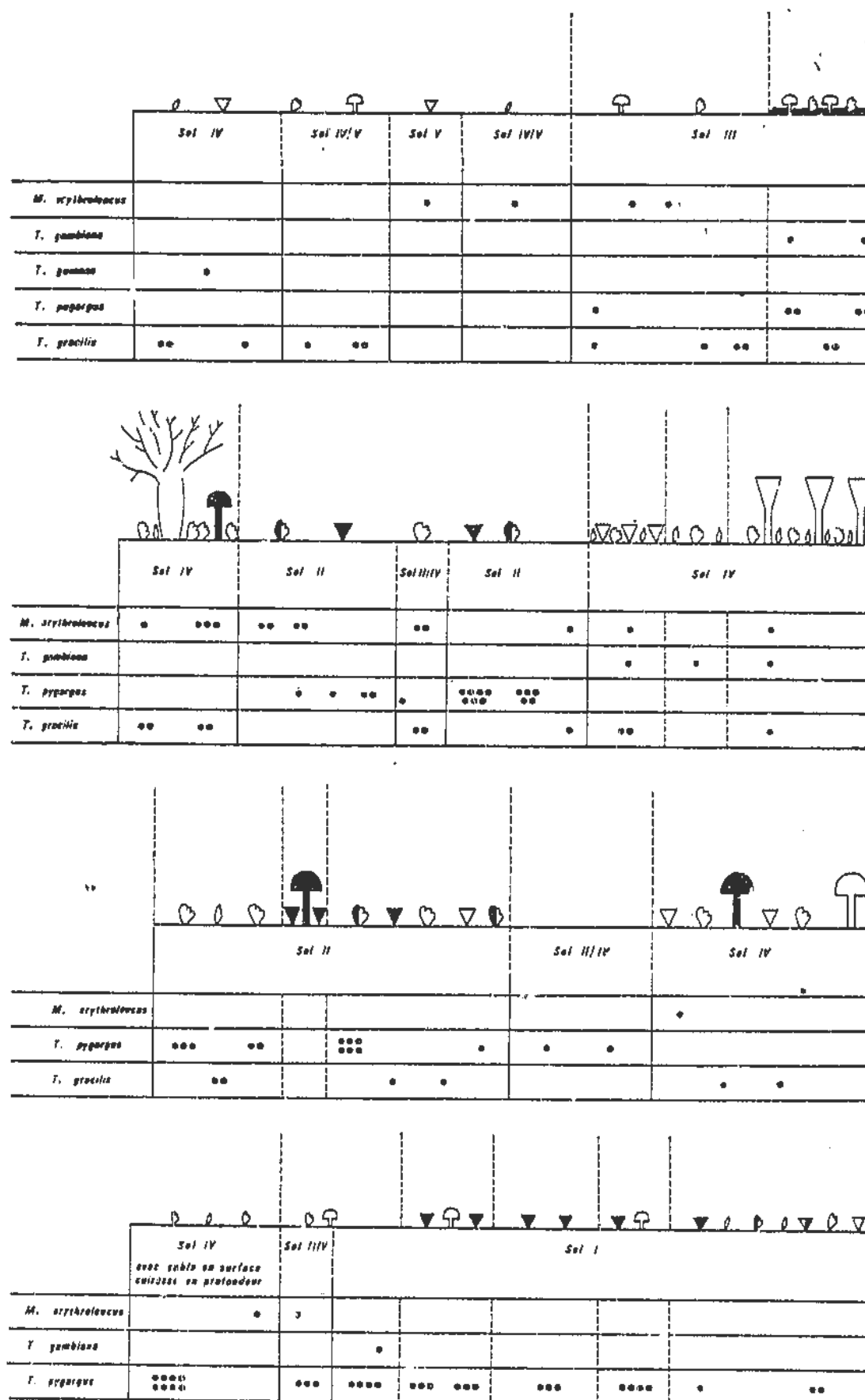


Figure 13 B-E. — Représentation schématique des lignes « champs » :
B, ligne VIII ; C, ligne XI ; D, ligne XII B ; E, ligne XIII C.

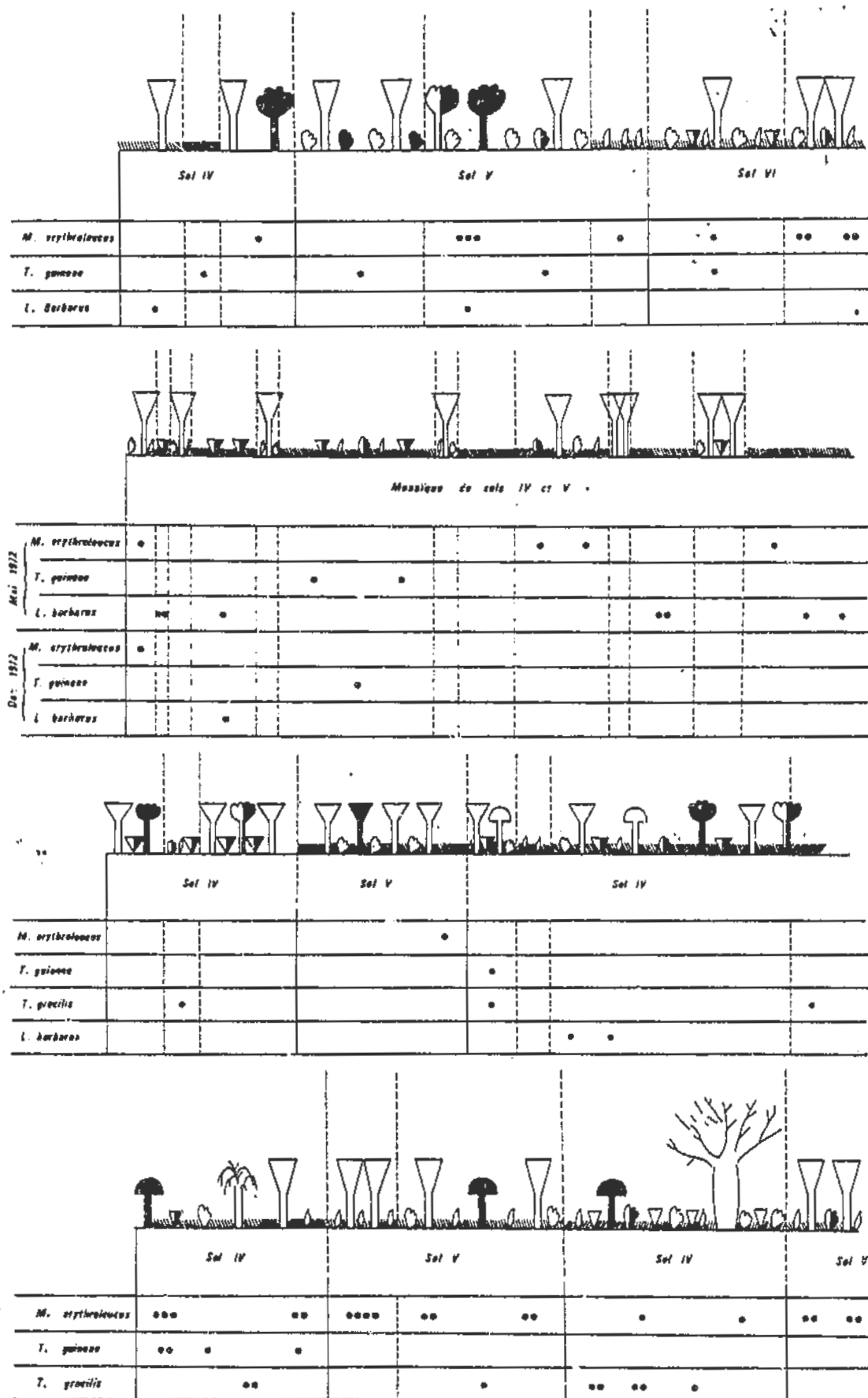


Figure 14 A-D. — Représentation schématique des lignes « forêts » :
A, ligne vi A ; C, ligne vii A ; D, ligne vii B.

Cette ligne traverse des zones à très faible recouvrement végétal ; les sols restent les seuls facteurs déterminants.

- *Taterillus pygargus* : sols I (sur cuirasses) et I/IV ;
 - *Tatera gambiana* : sols I plus ou moins couverts ;
 - *Mastomys erythroleucus* : sols IV.
- Ligne XIII B : Janvier 1973 (fig. 13 E).

Cinq espèces sont présentes :

- *Taterillus pygargus* : occupe les zones couvertes ou non de sol III (ferrugineux peu lessivés sur sables) ;
- *Taterillus gracilis* : occupe les mêmes zones de sol III et IV ;
- *Tatera gambiana* : n'occupe que les zones couvertes de sol III ;
- *Tatera guineae* : occupe les zones découvertes de sol IV ;
- *Mastomys erythroleucus* : occupe les zones couvertes de sol V (sols bruns eutrophes) et de transition V/III.

b) Forêt. Sur les lignes VI A, VI B, VII A, VII B (fig. 14), quatre espèces sont présentes :

- *Lemniscomys barbarus* : liée aux peuplements plus ou moins denses de *Cassia tora*, se trouve donc sur les sols plus ou moins vertiques ;
- *Tatera guineae* : recherche les zones plus dégagées, les clairières ;
- *Taterillus gracilis* : recherche aussi les clairières, surtout si elles sont peuplées de Graminées ;
- *Mastomys erythroleucus* : pratiquement partout, sauf si le terrain est trop inhospitalier (vertisol).

c) Analyse des correspondances. Les figures 15 et 16 représentent les projections selon les axes 1 × 2 et 1 × 3 (qui rendent

Figure 15 (ci-après). — Relations entre captures et principales caractéristiques des sols et de la végétation sur les lignes de pièges (Graphique 1 × 2).

Ma : *Mastomys erythroleucus* ; Tgb : *Tatera gambiana* ; Tgn : *Tatera guineae* ; Tug : *Taterillus gracilis* ; Tusp : *Taterillus pygargus* ; Lem : *Lemniscomys barbarus* ; arb : recouvrement arbustif total ; As : *Acarua sepal* ; An : *Acacia albidula* ; Cm + Gb : *Combretum micranthum* associé à *Grewia bicolor* ; Gs + Br : *Gutera senegalensis* associé à *Bauhinia reticulata* ; Z : *Ziziphus* ; Bs : *Boscia senegalensis* ; p : petit (< 1 m de hauteur) ; g : grand (> 1 m) ; dom : dominant ; access : accessoire ; herb nul : strate herbacée absente ; gram : graminées ; legum : légumineuses ; arach : arachides ; mil : mil ; s. cuirass : sol sur cuirasse ; s. ferrug. sabl : sol ferrugineux peu lessivé sur sables ; s. ferrug. sabl arg. : sol ferrugineux peu lessivé sur sables argileux ; s. ferrug. hydrom. : sol ferrugineux lessivé hydromorphe ; s. brun : sol brun eutrophe ou vertisol ; s. brun rec sabl : sol brun avec recouvrement sableux.

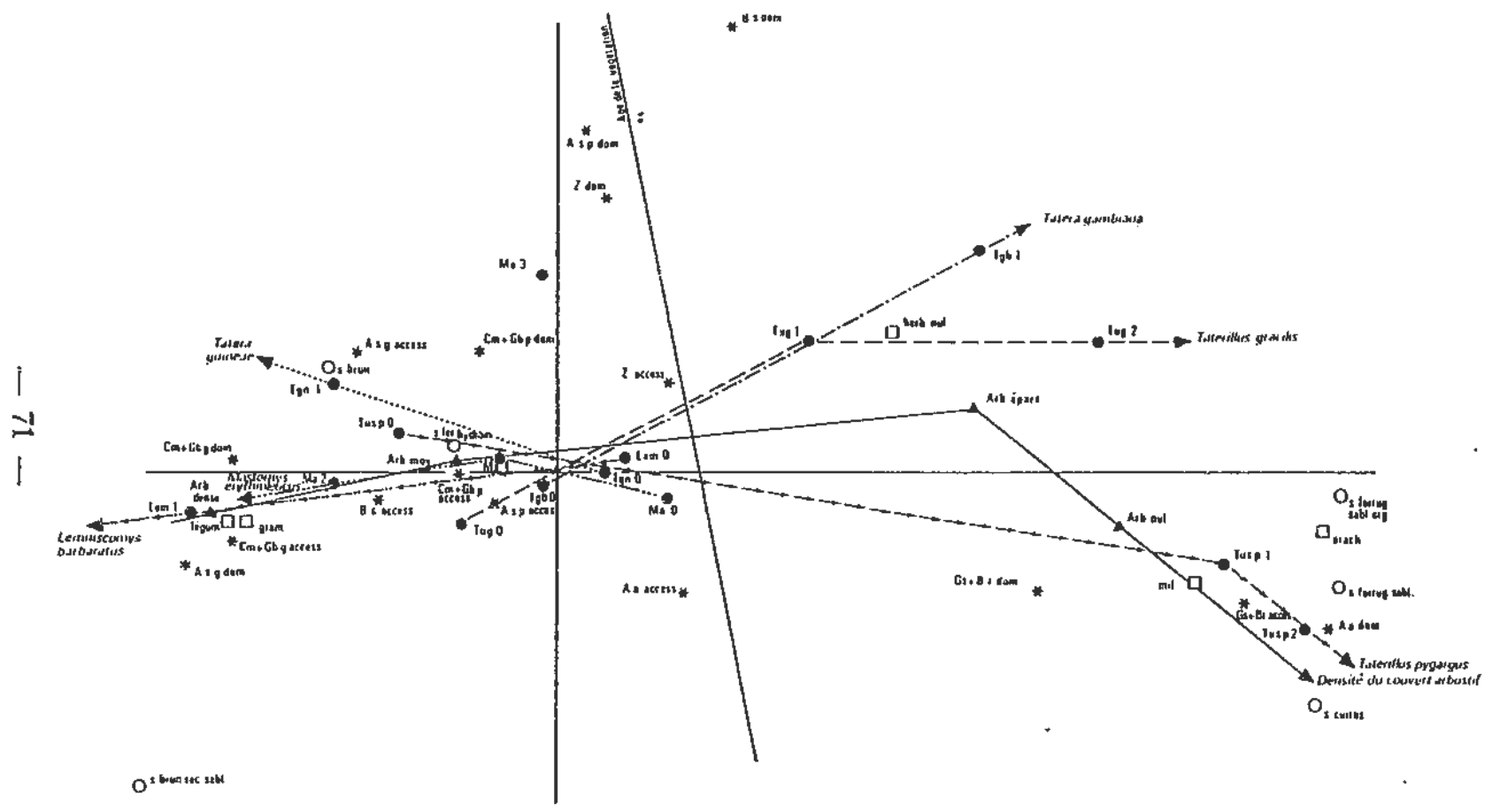


Figure 16

compte de 25 % de la variabilité). Le facteur 1 figure aussi l'augmentation de la densité du recouvrement arbustif, associée au passage des champs de mil et d'arachide vers les zones sous recouvrement herbacé plus ou moins dense, principalement de graminées et de légumineuses (*Cassia et Sesbania*). Apparaissent aussi sur cet axe les différences, entre d'une part les sols ferrugineux peu lessivés et d'autre part les sols ferrugineux lessivés hydromorphes en profondeur, les sols bruns et les vertisols. Ceci revient en fait à distinguer les zones cultivées, les friches et jachères et la « forêt ».

Le facteur 2 distingue les sols ferrugineux sur substrat sableux éolien des mêmes sols sur substrat sablo-argileux ; il met en évidence les différences entre *Taterillus gracilis* et *T. pygargus*.

Le facteur 3 paraît représenter l'ancienneté du peuplement végétal : il classe du bas vers le haut les parcelles âgées puis les zones de repeuplement.

On retrouve ici, aussi, deux groupes d'espèces :

— celles dont les captures augmentent de la forêt vers les zones cultivées :

- + *Taterillus pygargus* qui ne se fait capturer que dans les zones cultivées à droite du graphique.
- + *Taterillus gracilis* qu'il est déjà possible de trouver dans les zones moyennes, mais dont l'optimum se situe dans les zones dégagées et de sol ferrugineux peu lessivé sur sable argileux.
- + *Tatera gambiana* dont l'optimum se trouve pour les zones moyennes qui correspondent aux friches et aux jachères (c'est-à-dire aux zones qui apparaissent « denses » dans le quadrat « champs », puisque ce dernier ne comprend pas de morceau de forêt, et se situerait dans les zones moyennes de la présente analyse) ;

— celles pour qui l'optimum de capture se trouve dans les zones à recouvrement moyen à dense :

- + *Tatera guineae*, qui se retrouve volontiers sur les sols bruns de la « forêt »,
- + *Lemniscomys barbarus*, ne se rencontre pratiquement qu'en « forêt » avec un optimum pour les zones à recouvrement arbustif et herbacé denses (Combrétacées et Mimosées, Légumineuses du genre *Cassia*),

Figure 16 (ci-devant). — Relations entre les captures et les principales caractéristiques des sols et de la végétation sur les lignes de pièges. Graphique 1 x 3. Mêmes symboles que pour la figure 15.

- + *Mastomys erythroleucus*, capable d'occuper les zones de forêt, mais pour lequel le maximum de captures s'effectue en zones moyennes dans les jachères et friches de quelques années.

3) Interprétation : Répartition spatiale des populations.

Cette répartition est la résultante du partage du milieu en fonction de ses composantes pédologiques et botaniques, des relations intraspécifiques et des exigences de la concurrence interspécifique.

Les Rongeurs sont liés à certaines qualités des sols et ils savent parfaitement utiliser la répartition horizontale et verticale de ces sols pour y installer leur terrier. Dans certaines circonstances on peut observer une véritable stratification des terriers de différentes espèces en fonction de l'hétérogénéité verticale des sols.

L'étude pédologique précise en relation avec les peuplements de rongeurs est analysée dans Hubert, Leprun et Poulet (1977) : la répartition des différentes espèces, dans les différents biotopes présents à Bandia est en très nette corrélation avec les différents types de sol, et la complexité des terriers de ces espèces est croissante des sols à tendance plus argileux vers les sols les plus sableux. Les facteurs édaphiques ainsi mis en évidence à Bandia se retrouvent à une plus grande échelle à propos de l'aire de répartition de chacune de ces espèces au Sénégal.

La végétation est, elle aussi, un facteur important pour les Rongeurs, auxquels elle fournit le couvert et la nourriture, selon les différentes strates qui la composent.

La strate arbustive offre aux Rongeurs le couvert, qui les protège des Rapaces, et la nourriture par les graines qu'elle produit. Elle constitue le cadre de vie et le gîte des Rongeurs arboricoles : *Heliosciurus gambianus* (qui préfère, quand elle existe, la strate arborée), *Graphiurus murinus* et *Myomys daltoni*.

La strate herbacée est très importante pour toutes les autres espèces de Rongeurs, puisqu'elle leur offre un couvert dense en les protégeant des Rapaces et en leur procurant leur alimentation. C'est aussi le gîte et l'habitat des espèces qui ne creusent pas de terrier comme *Arvicanthus niloticus* et *Lemniscomys barbarus*.

Ces deux années — et tout particulièrement 1972 — ont eu des pluies fortement déficitaires : les gens et le bétail, mais aussi les Rongeurs ont souffert de la famine.

L'effet de la mauvaise répartition défavorable des pluies est particulièrement sensible. En effet, les pluies hâtives de début juin 1972 ont entraîné la germination des graines sans permettre, par un arrosage régulier, la poursuite de la croissance des plantules. Ces plantes sont donc mortes desséchées par le soleil. Les

pluies tardives d'août ont provoqué la germination d'une autre partie du stock de graines disponibles sur le sol ; les précipitations ont alors été relativement régulières, mais pendant trop peu de temps. Les Graminées, par exemple, n'ont pu atteindre l'épiaison.

Les six principales espèces de *Bandia* semblent bien avoir des préférences écologiques différentes quant aux sols et à la végétation, mais l'occupation d'une zone par une espèce résulte aussi de la concurrence interspécifique : certaines espèces « choisissent » alors que d'autres occupent la place laissée libre. Il est difficile de faire la part de ces deux façons de faire.

Néanmoins les observations directes et l'étude des distances permettent de dégager les grandes lignes du « biotope synthétique » des principales espèces :

— *Tatera gambiana* : adopte de préférence les sols légers (ferrugineux peu ou pas lessivés, à la rigueur lessivés, hydromorphes en profondeur, auquel cas cette espèce n'utilise que les horizons supérieurs). Elle recherche aussi un couvert végétal non nul et constitué par des formations relativement âgées, où *Combretum*, *Grewia* et *Ziziphus* dominent *Acacia seyal*, *Boscia*, etc. Ce type de milieu est également favorable à *Taterillus gracilis*.

Par contre, *T. gambiana* est absente des zones bouleversées par les cultures, ou bien dont le repeuplement végétal est trop récent (*Combretum* et *Grewia*, petits et accessoires, *A. seyal* petit et accessoire, *Boscia* dominants) ; zones qui sont favorables aux colonisations par les jeunes *Mastomys*.

— *Tatera guineae* : recherche les sols plutôt lourds, de type ferrugineux lessivé ou brun eutrophe et les couverts moyens à dense, en recherchant lui aussi les terrains de peuplement végétal ancien, où les grands *Combretum glutinosum* dominent les grands *Acacia seyal* et les grands *Ziziphus*, et où les *Boscia* sont rares. Il ne semble pas très lié au couvert herbacé. Il partage ces zones avec les *Mastomys* adultes.

T. guineae est absente des zones où le couvert « nul » à « épars » est le résultat d'une recolonisation récente caractérisée par la présence de jeunes plantes d'*Acacia seyal*, de *Ziziphus* et de *Boscia*.

— *Taterillus pygargus* : occupe les sols sableux légers à recouvrement très faible (quelques arbustes : *Guttera*, *Acacia albida*). Cette espèce ne se rencontre pas sur les sols à substrat argileux.

— *Taterillus gracilis* : présente pratiquement partout, cette espèce s'installe préférentiellement sur les sols ferrugineux peu lessivés, sur substrat sableux à argilo sableux. Son optimum est représenté par un couvert épais, qui peut être formé de jeunes arbustes, en particulier de Combrétacés. Il partage ces zones avec les jeunes *Mastomys*. C'est une espèce volontiers pionnière colo-

nisant les zones cultivées, ou même récemment retournées en jachère.

— *Lemniscomys barbarus* : cette espèce qui ne creuse pas de terriers, recherche avant tout un couvert herbacé dense, au sein duquel elle peut volontiers se constituer un nid de paille déchiquetée et émincée. Elle n'est jamais en grande abondance, mais se rencontre plus volontiers dans les parcelles âgées de la « forêt classée ».

— *Mastomys erythroleucus* : présents dans les zones à fort recouvrement, les adultes de cette espèce se rencontrent surtout sur les sols ferrugineux lessivés possédant un couvert « moyen » mais relativement ancien (*Acacia seyal* dominant les *Combretum* et les *Ziziphus*).

Ils sont pratiquement absents des zones en cours de transformation (soit par mise en culture ou au contraire par mise récente en jachère) ou par contre abondent les jeunes de cette espèce, qui se comportent en véritables pionniers, colonisant les zones dont l'équilibre a été bouleversé, et d'où ont disparu les espèces qui préfèrent une certaine stabilité du milieu. Les jeunes individus semblent moins liés, en effet, aux types de sol, pourvu qu'ils puissent trouver un gîte, terrier, fente ou termitière.

Cette espèce qui semble être liée à certaines conditions du milieu, se montre néanmoins capable de coloniser pratiquement n'importe quelle zone par l'intermédiaire de ses jeunes même si ces derniers ne s'y fixent pas définitivement.

D'une manière générale chaque milieu est caractérisé autant par sa faune de Rongeurs que par ses caractéristiques pédologiques et botaniques :

— dans la « forêt » nous trouverons par ordre d'importance décroissante : *Mastomys erythroleucus*, *Tatera guineae*, *Lemniscomys barbarus*, et *Taterillus gracilis* ;

— dans les jachères et les friches abandonnées depuis quelques années : *Tatera gambiana*, *Tatera guineae* (si le sol est suffisamment argileux), *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*, éventuellement quelques *Lemniscomys barbarus* si la strate herbacée est dense ;

— dans les zones cultivées : *Taterillus gracilis*, *T. pygargus* (si le substrat est sableux) et quelques jeunes *Mastomys erythroleucus*.

Le quadrat « champs » se compose ainsi de trois zones :

— Deux zones d'ancien peuplement en équilibre correspondant à deux types de sol et de couvert végétal :

— un champ d'arachide, avec *Taterillus gracilis* dominant, *Mastomys erythroleucus*, et *Tatera gambiana* marginal ;

— une friche de quelques années, avec *Tatera gambiana* dominant, *Mastomys erythroleucus*, *Tatera guineae*, et *Taterillus gracilis* très marginal.

— Une zone de défrichement récent, où un équilibre comme le précédent vient d'être rompu et remplacé par une colonisation de jeunes *Mastomys* presque exclusivement.

Sans la sécheresse qui a eu pour conséquence, comme nous le verrons plus loin, la disparition des *Mastomys*, nous aurions peut-être pu observer l'installation progressive d'un nouvel équilibre.

IV) Densités de population.

1) Estimation instantanée.

a) Les calendriers de capture.

RÉSULTATS GLOBAUX.

— *Quadrat « champs »*. Nous n'étudierons ici que les résultats du calendrier de capture du mois d'août 1972, considéré comme témoin (Tableau V, fig. 17). Nous verrons au paragraphe suivant (« évolution des densités ») les modifications observées les autres mois.

En août, les populations, juste avant la saison de reproduction ne sont encore composées que d'adultes. La charge semble très importante (surtout comparée à celle de la forêt). Nous verrons plus loin (chapitre « Evolution des densités ») que cette charge



Figure 17. — Histogramme des nouvelles captures cumulées, toutes espèces. Quadrat « champs », août 1972.

TABLEAU V

Résultats quantitatifs obtenus à partir du calendrier de capture d'août 1972 sur le quadrat « champs ».

ESPECES	Nombre d'indiv.	Pourcentage de la population	Poids moyen par individu en g	Poids total des individus en g	Pourcentage de la biomasse
<i>Mastomys erythroleucus</i>	101	31,2	40	3 227	32,5
<i>Tatera gambiana</i>	33	16,9	92,5	3 053	30,5
<i>Tatera guineae</i>	15	7,7	63,3	959	10
<i>Taterillus gracilis</i>	42	21,3	42,5	1 785	17
<i>Arvicola niloticus</i>	4	2,1	87	348	4
TOTAL	195			9 372	
TOTAL PAR HECTARE	49			2 474	

va diminuer rapidement en novembre puis en janvier, du fait de la très mauvaise saison de reproduction 1972 pour l'ensemble des espèces.

Cette densité constatée en août, correspond vraisemblablement à la densité habituelle sur les champs cultivés en fin de saison sèche, à la suite d'une année normale ou subnormale (hivernage 1971). La plurispécificité du peuplement explique cette intense utilisation du milieu.

Nous pouvons constater une fois de plus que ce ne sont pas toujours les espèces les mieux représentées en individus qui constituent l'essentiel de la biomasse : *Tatera gambiana*, avec seulement 17 % des individus, représente presque le tiers de la charge en poids à l'hectare.

— *Quadrat « forêt »*. En octobre, 13 Rongeurs ont été capturés, c'est-à-dire 3,7 animaux par hectare ce qui représente 210 g environ par hectare.

La comparaison de la densité et de la biomasse entre les champs et la forêt est significative des différences profondes qui séparent ces deux milieux, compte tenu de la qualité des sols, de la quantité de nourriture disponible, etc.

RÉSULTATS POUR CHAQUE ESPÈCE.

— *Mastomys erythroleucus*. Les 96 animaux capturés en août 1972 se répartissaient en 46 femelles et 50 mâles ; soit un rapport normal des sexes. 70 % des animaux avaient été piégés au troisième jour et 80 % au quatrième (fig 18 C, Tableau VII).

TABLEAU VI

Indices de recapture obtenus à partir des calendriers de capture
(août 1972 sur le quadrat « champs » et octobre 1972
sur le quadrat « forêt »).

ESPECES	Taux de recapture par 10 nuits		Taux de recapture du jour au lendemain par 10 nuits	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
<i>Mastomys erythro-leucus</i> ("champs")				
- Jeunes	3,2	2,9	1,4	1,4
- Adultes	3,4	3,1	2,9	1,7
<i>Tatera gambiana</i>	3,54	2,48	2,38	0,73
<i>Tatera quinea</i>	5,75	6,80	4,3	4,3
<i>Taterillus gracilis</i>	3,4	2,94	2,56	1,53
<i>Mastomys erythro-leucus</i> ("forêt")	3,75	5,41	0,53	1,25 non lact. 1,75 lact.

TABLEAU VII

Nouvelles captures journalières au cours du calendrier de capture
d'août 1972 sur le quadrat « champs ».

ESPECES	1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e	8e	9e	10e	11e	12e	13e	14e	15e	Total
<i>Mastomys erythro-leucus</i>	17	19	15	10	2	3	7	1	-	2	-	-	-	-	-	101
<i>Tatera gambiana</i>	4	5	15	2	3	1	1	1	-	-	-	2	1	-	-	32
<i>Tatera quinea</i>	7	1	4	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	15
<i>Taterillus gracilis</i>	2	1	4	2	5	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	25

Il n'y a que 18 % d'animaux capturés une seule fois, dont la plupart sont nettement marginaux par rapport à la surface piégée par la grille. De même 19 % sont capturés deux fois seulement et sont eux aussi très souvent marginaux. Le quart d'entre eux sont néanmoins bien cantonnés car ils ont été recapturés en novembre. Les animaux capturés les trois premiers jours se recapturent volontiers pendant la suite du piégeage (sauf les jeunes mâles). Les individus capturés les derniers jours ne sont pas forcément des animaux de passage puisque certains d'entre eux ont été recapturés en novembre. Peut-être sont-ils de nouveaux occupants des domaines abandonnés par les animaux morts au cours de l'expérience, du fait du piégeage lui-même ou du fait de la prédation naturelle ? Cette hypothèse ne peut pas, dans l'état actuel des connaissances, être vérifiée. Je considère donc ces individus comme des résidents du quadrat.

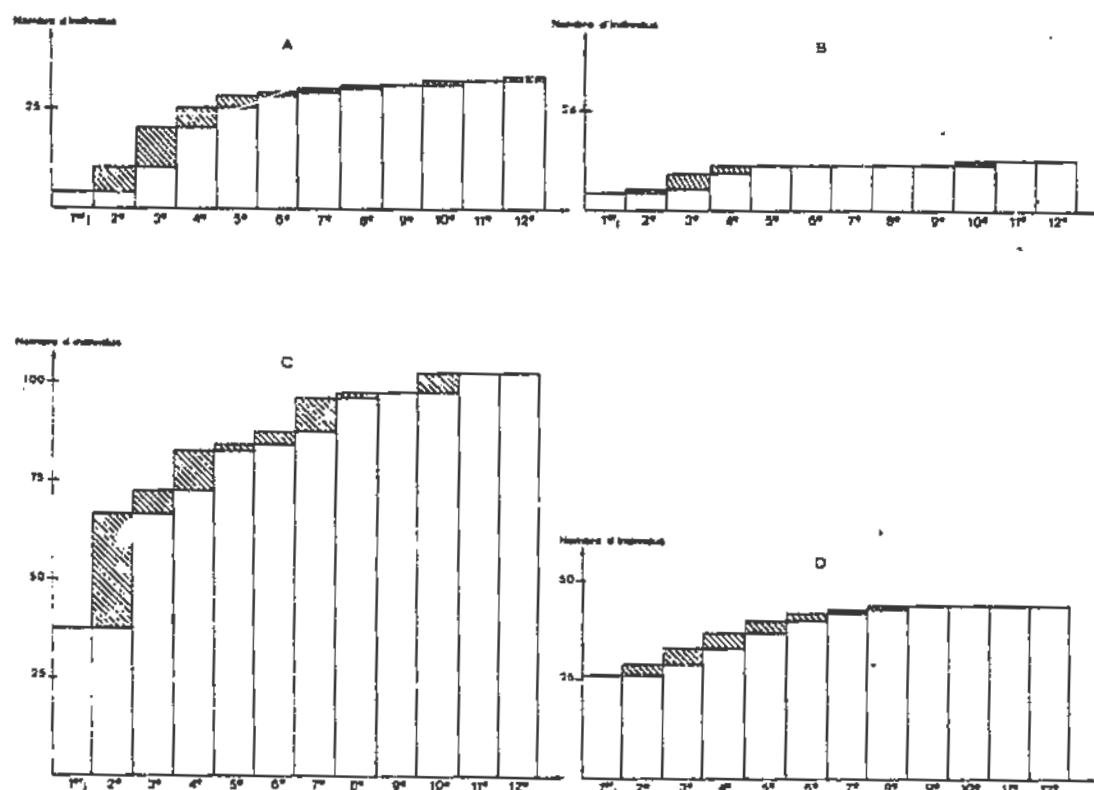


Figure 18. — Histogrammes des nouvelles captures cumulées, quadrat « champs », août 1972. A : *Tatera gambiana* ; B : *Tatera guineae* ; C : *Mastomys erythroleucus* ; D : *Taterillus gracilis*.

Le nombre de captures totales est pratiquement constant pendant toute la durée du calendrier : il diminue les deux derniers jours (Tableau VIII).

Le taux de recapture par animal rapporté à dix nuits de piégeage (Nombre de recaptures / Nombre d'individus capturés) n'est pas très élevé et il ne semble y avoir de différence signifi-

TABLEAU VIII

Captures journalières totales de Rongeurs obtenues à partir du calendrier de capture sur le quadrat « champs » en août 1972.

ESPÈCE	1 ^{re}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e	8 ^e	9 ^e	10 ^e	11 ^e	12 ^e	Total
<i>Mastomys erythroleucus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
<i>Tatera gambiana</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
<i>Tatera guineae</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48
<i>Taterillus gracilis</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	48

tive entre les différents groupes de *Mastomys erythroleucus* (Tableau VI). Sur le même tableau, on peut constater que les mâles adultes se font plus volontiers recapturer du jour au lendemain que les individus des autres groupes (relations de dominance entre individus ?). Nous avons observé également que les jeunes, mâles ou femelles, ont des déplacements plus importants que les adultes, parmi lesquels les mâles se déplacent plus que les femelles (Tableau III).

Les *Mastomys erythroleucus* occupent toute la surface du quadrat « champs » ; on peut donc indiquer une densité spécifique, qui est de 25 animaux par hectare en fin de saison sèche (août 1972). Cette espèce représente alors en nombre la moitié environ du peuplement de Rongeurs Myomorphes, mais elle ne figure que pour un peu moins de 40 % de la biomasse. *Mastomys erythroleucus* est l'espèce dominante à cette époque et dans ce type de milieu.

Sur le quadrat « forêt », en octobre, 13 animaux ont été capturés : 8 femelles et 5 mâles. Les nouvelles captures s'échelonnent pratiquement tout au long du calendrier qui a duré neuf nuits. Tous les mâles étaient actifs ; certaines femelles capturées étaient allaitantes, d'autres gestantes ; parfois même, ces dernières ont disparu un ou deux jours et sont réapparues allaitantes. Le comportement particulier de ces femelles m'a amené à les séparer du lot pour l'exploitation des résultats. Elles ne se déplacent en effet

TABLEAU IX
Recaptures de *Mastomys erythroleucus*
(quadrat « champs », août 1972).

DATES	CAPTURES			Total des animaux marqués antérieurement (A)	Probabilité de capture pour les animaux marqués $\frac{A}{N}$
	Non marqués (N)	Marqués (n)	Total		
1 ^e jour	36	0	36	0	-
2 ^e jour	17	24	41	36	0,66
3 ^e jour	14	28	42	53	0,53
4 ^e jour	10	21	31	67	0,31
5 ^e jour	2	33	35	77	0,43
6 ^e jour	3	29	32	79	0,37
7 ^e jour	8	41	49	82	0,50
8 ^e jour	1	29	30	10	0,32
9 ^e jour	-	30	30	91	0,33
10 ^e jour	5	27	34	91	0,32
11 ^e jour	-	23	23	96	0,24
12 ^e jour	-	23	23	96	0,24

pratiquement pas, bien qu'elles sortent tous les soirs et se fassent volontiers capturer du jour au lendemain (Tableaux III et IV).

Cherchant à comparer la probabilité de capture des individus marqués et des non marqués, j'ai utilisé l'index de « marquage-relâcher » de Tanaka (1952) : où p désigne la probabilité de capture des animaux non marqués et π , la probabilité de capture des animaux marqués ($\pi = \text{Nombre d'animaux marqués} / \text{Total des animaux marqués antérieurement}$). Négligeant les individus morts en cours d'expérience, on obtient pour les animaux marqués ($p = 0,29$) une probabilité de capture inférieure à celle des animaux marqués ($\pi = 0,38$) (Tableau IX, fig. 19).

— *Tatera gambiana*. Au cours du calendrier de capture d'août 33 animaux ont été marqués, soit 17 mâles et 16 femelles. Leurs poids sont tous du même ordre de grandeur et correspondent à des animaux nés en fin 1971 pour la plupart.

Les nouvelles captures sont rares les premiers jours, puis augmentent au troisième jour ; elles diminuent ensuite pour s'arrêter au sixième jour. Il faut au moins quatre jours pour piéger 75 % de l'ensemble des *Tatera gambiana*, et cinq jours pour en piéger 80 % (fig. 18 A, Tableau VII). Les femelles semblent se faire capturer plus vite que les mâles. Le nombre total des captures augmente pendant les trois premiers jours, puis reste stable (Tableau VIII).

Chaque nuit, 30,3 % de la population est piégée ; 45,5 % des animaux sont piégés plus d'une fois. Les animaux piégés une seule fois sont surtout des mâles (6) et quelques femelles nettement marginales (5). Les animaux n'ayant que deux points de captures, sont tous des femelles, mais les deux captures, très espacées dans le temps, confirment que ces animaux sont cantonnés.

Les mâles se recapturent en général plus volontiers que les femelles (Tableau VI). Les animaux non marqués ont, dans un premier temps, une probabilité de capture ($p = 0,70$) bien supérieure à celle des marqués ($\pi = 0,27$) ; dans un deuxième temps, cette probabilité diminue pour se rapprocher de celle des marqués, puisque $p' = 0,31$ (le procédé de calcul est le même que pour *Mastomys erythroleucus*).

Il est difficile de donner une densité de peuplement pour *Tatera gambiana*, cette espèce n'occupant pas toute la surface du quadrat ; sur la zone qu'elle occupe, le foyer comporte 50 animaux sur environ 2 hectares, soit 15 animaux par hectare.

— *Tatera guineae*. Le rapport des sexes est très déséquilibré, puisque j'ai capturé 13 mâles pour 2 femelles, mais cette espèce était déjà entrée en reproduction et je pense que certaines femelles étaient alors retenues au nid par leur portée. Elles auraient donc un comportement différent des femelles de *Mastomys erythroleucus*.

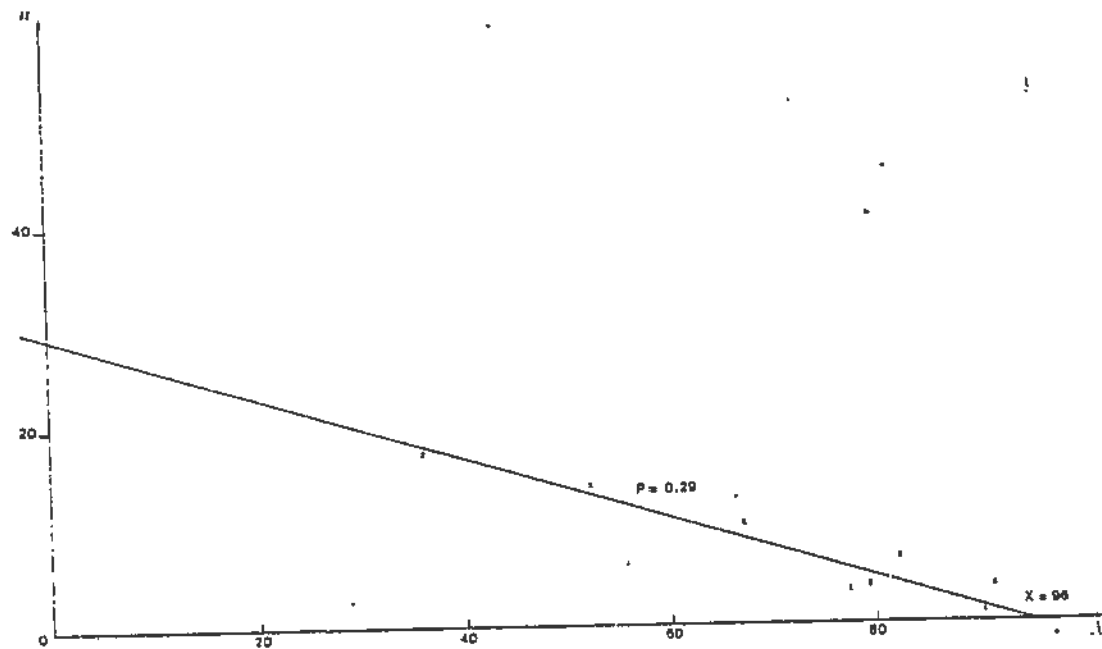


Figure 19. — Courbe des probabilités de capture chez *Mastomys erythroleucus* en août 1972.

L'essentiel de la population était piégé en trois jours (13 animaux sur 15), la quasi-totalité en quatre jours (Tableau VII et fig. 18 B).

.. Un des mâles est de passage ; deux autres sont nettement marginaux.

Le nombre de captures totales est très important (tableau VIII). Chaque jour, la moitié de la population est piégée, c'est-à-dire que chaque animal est pratiquement capturé un jour sur deux (Tableau VI). Le grand nombre de recaptures par animal permet d'avoir une idée précise du domaine vital de cette espèce, d'autant plus qu'il y a rarement recapture deux jours de suite dans un même piège.

Les *Tatera guineae* marqués ont une probabilité de capture ($\pi = 0,51$) supérieure à celle des non marqués ($p = 0,43$).

Il est difficile de définir une densité pour cette espèce qui n'occupe pas tout le quadrat, mais on peut dire que dans ce type de milieu mixte, il y a environ 4 animaux par hectare.

— *Taterillus gracilis*. 38 animaux ont été capturés (22 mâles et 16 femelles), dont 25 seulement (12 mâles et 13 femelles) semblent réellement habiter cette zone.

Le premier jour, 60 % de la population était piégé, le qua-

trième, 85 % (Tableau VII et fig. 18 D). Le nombre des captures totales se maintint à un assez haut niveau pendant neuf nuits, puis il tomba à un niveau assez bas les derniers jours (Tableau VIII). Les animaux capturés les deux premiers jours se recapturèrent ensuite mieux que les autres (Tableau VI).

Le taux de probabilité de capture des animaux marqués ($\pi = 0,35$) est inférieur à celui des animaux non marqués ($p = 0,53$).

Taterillus gracilis occupe pratiquement toute la surface du quadrat. Il y a donc environ 10 animaux par hectare à cette époque.

b) Lincoln Index.

Ces résultats calculés ne sont (Tableau X) pas très différents de ceux obtenus par le calendrier de capture, sauf peut-être pour *Tatera gambiana*, mais nous avons vu que l'écart entre les pièges était un peu trop grand pour cette espèce.

TABLEAU X

Effectifs calculés des populations de Rongeurs, en utilisant le « Lincoln Index ».

ESPECES	Août	Septembre			P
	Marqués Vivants M	Marqués (m)	Non marqués	Total (P)	
<i>Mastomys erythroleucus</i>	95	26	6	127	118
<i>Tatera gambiana</i>	31	4	2	7	59
<i>Tatera guineae</i>	12	4	-	4	11
<i>Taterillus gracilis</i>	35	5	1	6	42
TOTAL	179				234

Toutes les conditions nécessaires à l'application de cette méthode ne sont toutefois pas remplies : en premier lieu, la mortalité agit sur la population qui n'est donc pas stable pendant les trois semaines que dure l'ensemble des opérations de piégeage : de plus, les peuplements sont suffisamment denses pour qu'il puisse y avoir une « pression » démographique telle que les domaines des disparus sont occupés par des voisins ; enfin, nous avons vu que les probabilités de capture des animaux marqués et des non marqués n'étaient jamais les mêmes. Les effectifs de certaines espèces sont donc sous-évalués, d'autres surévalués ; le nombre de *Taterillus* obtenu correspond exactement à celui qui a été capturé si on y ajoute les morts, le nombre de *Tatera guineae* est exactement le même que celui des individus capturés. Pour ces espèces, le Lincoln Index n'apporte donc aucun élément nouveau. Par contre, la population de *Tatera gambiana* semble

surévaluée, mais nous savons aussi que chez cette espèce, les individus non marqués se font bien plus volontiers capturer que les marqués, au moins dans les premiers jours, ce qui est le cas ici. La population de *Mastomys erythroleucus* donne elle aussi l'impression d'être légèrement surévaluée par rapport au nombre d'individus capturés en août, morts compris.

Il est donc particulièrement difficile de tirer des conclusions précises de l'application de cette méthode, si ce n'est qu'en fait elle ne semble guère utilisable pour l'évaluation des populations de petits Mammifères en zone tropicale. Il apparaît néanmoins que toute la population présente a vraisemblablement été piégée au cours du calendrier de capture du mois d'août 1972.

c) Coefficient de ligne.

Il semble à priori facile d'établir une relation entre une grille et une ligne qui piègeraient la même surface. L'exemple de la ligne utilisée pour le Lincoln Index en septembre 1972 sur le quadrat « champs » montre que c'est en fait très délicat : le marquage modifie les probabilités de capture différemment selon les espèces ; d'après les valeurs absolues, en considérant que tous les animaux ont été marqués en août, les *Taterillus* marqués se font moins bien capturer et sont donc sous-évalués. Au contraire, les *Mastomys* marqués se font facilement capturer et la densité de cette espèce est surévaluée. *Tatera guineae* qui a la même probabilité de capture, que les animaux soient marqués ou non, est correctement évalué, mais c'est la seule espèce dans ce cas (Tableau XIII).

Il n'y a donc pas grand-chose à espérer d'une telle ligne posée sur une grille après une expérience de marquage-recapture ; les lignes doivent être posées dans des zones où aucune expérience de marquage n'a encore eu lieu, elles doivent être suffisamment grandes pour représenter les différents types de milieux traversés (500 m minimum ou mieux 1 000 m). Les milieux ne sont en effet pas peuplés de façon homogène. Une ligne trop courte peut ne rien capturer ou au contraire, piéger un foyer de population particulier.

Le nombre d'animaux capturés pour 100 m de ligne, dans les champs par exemple, est différent en saison sèche, hors de la période de reproduction, et en hivernage, saison de reproduction (Tableau XII). Il en est de même dans la forêt (Tableau XI).

Le piégeage sur toutes ces lignes a duré trois jours, durant lesquels 70 % environ de la population est capturée. On peut donc définir, pour la ligne VII par exemple, qui a été suivie d'une grille donnant 52 animaux par hectare, un coefficient de ligne

$$C = \frac{52}{100/4,2 + 4,2 \times 30} = 9,4$$

TABLEAU XI
Lignes de pièges dans la forêt.

	III A Sept. 71	IV Oct. 71	V A Déc. 71	V B Déc. 71	V C Déc. 71	VI A Mai 72	VI B Mai 72	VII A Juil. 72	VII B Juil. 72	VIII Oct. 72	IX Nov. 72	X Déc. 72	XI Janv. 73
Pièces	MF + CHRS	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF	MF
Nombre x distance	70x10	40x10	56x10	24x10	24x10	100x10	100x10	100x10	100x10	24x10	24x10	40x10	70x10
Longueur	700m	400m	560m	240m	240m	1000m	1000m	1000m	1000m	240m	240m	400m	700m
<i>M. erythrobleucus</i>	-	2	3	4	17	11	5	1	1	2	1	1	-
<i>A. niloticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. guineae</i>	-	-	-	-	-	4	2	1	1	-	-	1	-
<i>T. gracilis</i>	1	-	-	-	2	-	-	1	0	-	-	-	-
<i>L. barb. rus</i>	-	-	2	-	-	2	4	7	-	-	-	1	-
Reproduction	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
TOTAL	1	2	5	4	14	17	11	7	17	12	4	3	-
			Lignes 'trap'										
			Courtes = 3 Reprouver										
			74										
TOTAL/100 m	0,14	0,13	1,4	1,4	4,1	1,7	2,2	0,7	1,7	4,8*	1,1	0,2	0
			2,8			même mois	même mois	même mois	même mois				
			1,8*			1,8*	1,8*	1,8*	1,8*				

Ligne trap courte sur un foyer de peuplement (le poids moyen des individus = $41,2 \pm 4$ g est différent du poids moyen des animaux de VII A et VII B = $70,6 \pm 5$ g).

TABLEAU XII
Lignes de pièges dans les champs.

	III B Sept. 71	III C Sept. 71	VIII Juil. 72	XI Nov. 72	XIII A Janv. 72	XIII B Janv. 73	XIII C Janv. 73
Pièces	MF + CHRS	MF	MF	MF	MF	MF	MF
Nombre x distance	10 x 10 m	60 x 5 m	100 x 10 m	50 x 10 m	50 x 10 m	100 x 10 m	100 x 10 m
Longueur	300 m	300 m	1000 m	500 m	500 m	1000 m	1000 m
<i>M. erythrobleucus</i>	4	1	13	1	2	4	3
<i>A. niloticus</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>L. gambiana</i>	1	-	3	-	2	2	1
<i>T. Pygmaeus</i>	2	3	16	15	3	6	22
<i>T. gracilis</i>	4	9	10	5	9	13	-
Reproduction	+	+	±	±	-	-	-
TOTAL	12	13	42	21	16	25	25
TOTAL/100 m	4	4,3	4,2	4,2	3,2	2,5	2,5

En hivernage, le coefficient C semble varier entre 7 et 9 pour les champs. On obtient au contraire un coefficient de ligne de 1 environ pendant la saison sèche 1972-1973.

Pour la forêt, le coefficient de ligne semble être compris entre 1,8 et 2,5 en hivernage et voisin de 1,2 en saison sèche 1972-1973.

Ces coefficients sont en fait très difficiles à définir et à utiliser, car ils dépendent étroitement des variations saisonnières. Si celles-ci sont très fortes — ce qui fut le cas ces dernières années — les coefficients prennent des valeurs limites très difficiles à interpréter.

En hivernage, les coefficients sont plus élevés : au début de la saison de reproduction, les animaux sont plus actifs et vraisemblablement plus facilement capturés ; en fin de cette même saison, les jeunes s'émancipent et se font volontiers piéger.

En saison sèche, les coefficients sont très bas : les animaux sont effectivement plus rares, très dispersés mais aussi moins actifs ; ils sont plus difficiles à capturer.

II) Evolution des densités.

1) Densités observées

N'ayant pas eu l'occasion d'observer une année « normale », je développerai donc surtout ici les conséquences de la sécheresse de 1972, en comparant, autant qu'il sera possible, avec l'hivernage 1971, moins désastreux.

— *Mastomys erythroleucus*. 13 animaux ont été capturés en novembre sur le quadrat « champs » (4 mâles et 9 femelles), dont 10 marqués en août (3 mâles et 7 femelles, pas un seul des jeunes mâles). Apparemment, il n'y a pas de juvéniles. En janvier, il n'y a plus que deux *Mastomys erythroleucus* capturés (dont au moins une femelle née cette année-là) et aucune reprise des piégeages précédents. D'après les piégeages de mai 1973, il semblerait qu'il n'y ait plus du tout de *Mastomys* dans les champs.

Sur les 13 animaux marqués sur le quadrat « forêt » en octobre, 1 mâle et 3 femelles ont été recapturés en décembre, sans qu'il y ait de nouvelles captures. Ces quatre animaux ont perdu du poids ; cela correspond à la fin de la période d'activité sexuelle, ou peut-être au début de la disette. Il n'y a pas de trace, en décembre, des jeunes qui sont nés en octobre. Dans les champs, comme dans la forêt, il ne semble pas y avoir eu plus d'une génération de jeunes en 1972, alors qu'en 1971, on pouvait distinguer au moins deux cohortes de juvéniles.

— *Tatera gambiana*. En novembre 1972, 5 animaux ont été capturés, dont 3 femelles qui avaient été marquées en août et qui ont toutes augmentées de poids. Pas un seul *Tatera gambiana* n'a été capturé en janvier 1973. Cette espèce ne semble pas s'être reproduite en 1972 et elle a vraisemblablement disparu des zones piégées.

— *Tatera guineae*. En novembre 1972, 8 animaux ont été capturés : 5 (4 mâles et 1 femelle) marqués en août et 3 juvéniles de

l'année (2 mâles et 1 femelle). La reproduction semblait terminée, ce que confirmaient les autopsies. Il n'y a eu qu'une seule génération. En janvier, 3 mâles déjà marqués (2 en août, 1 juvénile de novembre devenu adulte) ont été capturés.

— *Taterillus gracilis*. 10 captures en novembre : 1 femelle marquée en août, 4 juvéniles (1 mâle et 3 femelles), 5 animaux adultes mais non marqués (3 mâles et 2 femelles). Ces nouveaux animaux occupent à peu près les mêmes zones qu'en août ; ils seraient même en légère extension.

En janvier, 12 captures : un seul mâle adulte, mais nouveau, une femelle marquée en août et déjà recapturée en novembre et qui n'a pratiquement pas déplacé son domaine vital, deux femelles juvéniles marquées en novembre et devenues adultes, 5 femelles nées cette année mais déjà adultes (dont une femelle de *Taterillus pygargus*) et enfin, 3 femelles âgées, non marquées. A cette date, *Taterillus*, qui constitue l'essentiel des captures, occupe tout le quadrat. Il ne semble pas y avoir eu chez cette espèce plus d'une génération de juvéniles, alors que deux pouvaient facilement être reconnues en 1971. Les observations sont difficiles à interpréter pour cette espèce, car il paraît y avoir une importante mobilité des individus qui occupent toutes les zones laissées libres par la disparition des autres espèces à cette saison.

Ces résultats sont résumés dans le Tableau XIII, où les pourcentages, bien que peu significatifs, sont présentés afin de souligner l'évolution du peuplement d'août 1972 à janvier 1973.

Dans l'interprétation de ces données, il faut tenir compte du fait que dès novembre 1972, la reproduction est terminée et que

TABLEAU XIII

Captures de Rongeurs entre août 1972 et janvier 1973, par calendrier de capture sur le quadrat « champs ».

ESPECES	Août		Septembre		Novembre		Janvier	
	Indiv.	%	Indiv.	%	Indiv.	%	Indiv.	%
<i>M. erythroleucus</i>	101	51,8	22	65,3	13	34,2	2	11,8
<i>T. gambiana</i>	33	16,9	7	14,3	5	13,2	-	-
<i>T. guineae</i>	12	7,7	4	8,2	8	21	3	17,7
<i>T. gracilis</i>	42	21,5	6	12,2	10	29	12	70,5
<i>A. niloticus</i>	4	2,1	-	-	1	2,6	-	-
<i>L. barbarus</i>	1	-	-	-	-	-	1	-
TOTAL	195		49		37		18	
Densité/hectare	49		pas de grille		9,5		4,5	

les animaux se font moins bien capturer qu'en août, période d'intense activité pré-reproductrice, au cours de laquelle les animaux semblent se faire piéger plus facilement.

En six mois, les densités ont diminué de 90 %. *Tatera gambiana*, et dans une certaine mesure, *Mastomys erythroleucus* ne se sont pas, ou pratiquement pas reproduits. Supposant que les déplacements et les mouvements d'erratisme sont les mêmes pour tous les animaux : on peut considérer que les nouveaux venus observés sur le quadrat remplacent des animaux marqués qui sont partis ailleurs. La seule cause de diminution des populations est alors la mortalité. Ces deux espèces ont donc supporté la mortalité due à la prédation sur le « stock » d'individus nés en 1971 : elles ont disparu, ou presque, des zones piégées dès janvier 1973. Le taux de mortalité mensuel apparaît voisin de 50 % de la population chez *Tatera gambiana* et *Mastomys erythroleucus*, à partir d'août 1972. *Tatera guineae*, en revanche, semble subir un taux de mortalité de 30 % environ par mois.

Les résultats concernant *Taterillus gracilis* sont plus difficiles à interpréter : la reproduction a été moins mauvaise que celles de *Tatera gambiana* et de *Mastomys erythroleucus* ; les populations décroissent jusqu'en décembre, puis elles semblent augmenter en s'installant sur les zones laissées libres par le départ des autres espèces ; *Taterillus* occupe, en effet, en janvier 1973 toute la surface du quadrat « champs ». Cette espèce profite de la disparition des autres : on peut imaginer que ses populations s'étendent ainsi à toutes les surfaces habitables, à la suite des mouvements d'erratisme atteignant la plupart des individus : d'où la disparition de presque tous les animaux marqués, qui sont remplacés sur le quadrat par des nouveaux venus. Les juvéniles semblent suivre le même mouvement. Les populations décroissent ensuite régulièrement : en mai 1973, quatre individus ont été capturés sur le quadrat « champs ». On peut évaluer le taux de mortalité à 30 % par mois, chez cette espèce.

Ces taux de mortalité très importants expliquent la quasi-disparition des animaux en mai 1973. On observe de la même façon une mortalité d'environ 50 % par mois pour les *Mastomys erythroleucus* de la « forêt » (Tableau XIV).

2) Densités calculées.

Pour chaque espèce, on peut calculer l'évolution mensuelle théorique des densités en fonction de la natalité et de la mortalité en appliquant la méthode utilisée par Poulet (1972), à partir des densités observées en août 1972, juste avant la saison de reproduction, et en septembre 1971, au début de la saison de reproduction (Tableaux XV, XVI, XVII, XVIII et XIX).

TABLEAU XIV

Table de présence des individus d'août 1972 à janvier 1973.

ESPÈCES	Août	Septembre		Octobre	Novembre		Décembre	Janvier		Taux de
	Observé	Obs.	Calc.	Calculé	Obs.	Calc.	Calculé	Obs.	Calc.	Mortalité
<u>Mastomys erythroleucus</u>										
- Adultes	96	52	48	24	13	12	6,5	1	1,35	50 %
- Juveniles										
<u>Tatera gambiana</u>										
- Adultes	33	14	16,5	8,25	4	4	2	-	1	50 %
- Juveniles										
<u>Tatera guinée</u>										
- Adultes	15	9	10	5,6	5	4,4	1	3	2	30 %
- Juveniles										
<u>Taterillus gracilis</u>										
- Adultes	35	(12)			6			5		
- Juveniles					4			7		

Le tableau XV montre que les *Mastomys* doivent avoir disparu des « champs » pratiquement dès le mois de mars 1973 ; mais ce tableau montre aussi qu'un taux de mortalité de 50 % est bien trop important pour que la population se maintienne même avec une longue saison de reproduction de septembre à mars. La mortalité observée en 1972-1973 semble donc inhabituelle. La sécheresse de 1972 a non seulement diminué la reproduction, mais elle a aussi augmenté la mortalité, probablement à la fois par famine ou par prédation (disparition du couvert végétal). Il en est de même pour les autres espèces.

On peut donc imaginer que lors d'une année normale, comme en 1971, les événements se déroulent ainsi : la reproduction de toutes les espèces s'échelonne sur plusieurs mois, de septembre à février-mars, et la mortalité, plus faible, est vraisemblablement de 25 à 30 % pour toutes les espèces. Ces résultats concordent avec ceux de Poulet (1973) pour les années 1969, 1970 et 1971.

D'une manière générale, en année normale, les densités doivent diminuer tout au long de la saison sèche pour arriver à un niveau très bas en avril-mai. Elles augmentent en saison des pluies pour culminer en octobre-novembre.

Il doit aussi persister en saison sèche des zones à densité relativement forte, véritables noyaux de repeuplement pour les milieux qui seront abandonnés.

TABLEAU XV
Densités calculées de *Mastomys erythroleucus* dans les champs.

Mois	A	A'	B	C	D	E	F
1971							
5	0	-	-	0	- 30	70	50
7	0	-	-	0	- 30	50	34
8	0	-	-	0	- 30	34	24
9	5	3,5	-	24,5	- 5,5	24	19
10	11	7,7	6,5	50	+ 10	19	25
11	30	14	9	112	+ 31	33	42
12	22	15,4	7,5	115	+ 65	43	77
1972	1	12	6,4	7	54	+ 34	77
2	10	7	7	45	+ 15	95	113
3	9	6,3	7,4	45	+ 16	113	135
4	0	-	-	0	- 30	135	85
5	0	-	-	0	- 30	85	53
6	0	-	-	0	- 30	53	38
7	0	-	-	0	- 30	38	25
8	10	3	7	33	- 15	25	21,5
9	16	14	7	96	+ 48	14,25	32
10	12	6	7	42	- 6	32	29,75
11	0	-	-	0	- 50	29,75	14,75
12	0	-	-	0	- 50	14,75	7,5
1973	1	0	-	-	0	- 50	7,5
2	0	-	-	0	- 50	3,25	1,75
3	0	-	-	0	- 50	1,75	0,85
4	0	-	-	0	- 50	0,85	0,42
5	0	-	-	0	- 50	0,42	0,21
6	0	-	-	0	- 50	0,21	0,10

CONCLUSION

Le cycle reproducteur des principales espèces de Rongeurs rencontrées à Bandia suit le rythme tropical, c'est-à-dire que les animaux se reproduisent au cours de l'hivernage : les mâles sont actifs dès les premières pluies, tandis que les femelles ne présentent de signes d'activité sexuelle qu'une fois la saison humide déjà bien avancée ; la reproduction commence alors véritablement et des jeunes naissent trois semaines à un mois plus tard.

Si les pluies sont abondantes et bien réparties, chaque femelle peut avoir plusieurs portées successives ; si l'année est très favorable, les juvéniles nés au début de la saison de reproduction se reproduisent au cours de cette même saison, dès leur puberté,

TABEAU XVI
Densités calculées de Mastomys erythroleucus dans la forêt.

	Mois	A	A'	B	C	D	E	F
1971	6	0	-	-	0	- 30	11,4	8
	7	0	-	-	0	- 30	8	5,7
	8	0	-	-	0	- 30	5,7	4
	9	0	5,5	7	24,5	- 5,5	4	4,3
	10	9	6,3	7	44,1	+ 14	4,5	5,2
	11	11	7,7	7	55	+ 25	5,2	6,7
	12	20	14	9	112	+ 82	6,7	12,3
1972	1	22	15,4	7,2	110	+ 80	12,3	21
	2	12	8,4	6,5	54	+ 24	21	26
	3	8	5,6	6,5	36	+ 6	26	27,5
	4	0	-	-	0	- 30	27,5	19,3
	5	0	-	-	0	- 30	19,3	13,5
	6	0	-	-	0	- 30	13,5	9,5
	7	0	-	-	0	- 30	9,5	6,7
	8	0	-	-	0	- 30	6,7	4,7
	9	10	5	7	35	- 15	4,7	4
	10	28	14	7	98	+ 48	4	6
	11	22	11	7	77	+ 27	6	7,2
	12	0	-	-	0	- 50	7,2	3,6
1973	1	0	-	-	0	- 50	3,6	1,8
	2	0	-	-	0	- 50	1,8	0,9
	3	0	-	-	0	- 50	0,9	0,45
	4	0	-	-	0	- 50	0,45	0,22
	5	0	-	-	0	- 50	0,22	0,11
	6							

c'est-à-dire dès qu'ils sont âgés de trois mois environ. Une mauvaise année en revanche ne permet qu'une seule portée par femelle et peu de jeunes apparaissent alors dans la population.

Il est difficile de déterminer avec précision les facteurs induisant l'apparition de la reproduction au cours de la saison des pluies : il n'y a pas de différences très sensibles dans la durée de l'éclairement au cours de l'été et seule l'alimentation est réellement modifiée à la suite de la germination des graines et de l'apparition de nombreux Arthropodes actifs. Les études des contenus stomacaux de quelques individus capturés à l'aide de « tapettes » confirment que ces éléments nouveaux sont consom-

TABLEAU XVII

Densités calculées de Tatera gambiana dans les champs.

	Mois	A	A'	B	C	D	E	F
1971	6	0	-	-	0	- 30	32,5	22,8
	7	0	-	-	0	- 30	22,5	16
	8	0	-	-	0	- 30	10	11,2
	9	10	7	2	14	- 15	11,2	9,4
	10	22	15,4	4	61	+ 31	9,4	12
	11	38	19,0	5	55	+ 63	12	20,7
	12	30	21	3	105	+ 75	20,7	35,0
1972	1	13	15	4	24	+ 34	35,3	45,4
	2	0	0,6	4	20	- 2	45,4	42,6
	3	0	-	-	0	- 20	42,6	30,5
	4	0	-	-	0	- 30	30,5	21,4
	5	0	-	-	0	- 30	21,4	14,9
	6	0	-	-	0	- 30	14,9	10,4
	7	0	-	-	0	- 20	10,4	7,3
	8	0	-	-	0	- 50	7,3	3,7
	9	0	-	-	0	- 50	3,7	1,8
	10	0	-	-	0	- 50	1,8	0,9
	11	0	-	-	0	- 50	0,9	0,45
	12	0	-	-	0	- 50	0,45	0,22
1973	1	0	-	-	0	- 50	0,22	0,11
	2	0	-	-	0	- 50	0,11	0,05
	3	0	-	-	0	- 50	0,05	0,025

més par les Rongeurs ; leur addition à la ration donnée habituellement semble avoir déclenché la reproduction des animaux en élevage.

La saison de reproduction dure de un à quatre ou cinq mois. Elle est suivie d'une longue période de repos sexuel qui correspond à la saison sèche. Les populations de Rongeurs ne sont plus alors renouvelées par l'apparition de juvéniles, mais seulement soumises à la mortalité, qui semble être essentiellement due à la prédation des Félinés, des Rapaces et des serpents.

Il est facile de comprendre dans ces conditions que même si les populations ont un niveau de densité très élevé au moment de l'apparition des jeunes, ce niveau puisse descendre très bas après cinq ou six mois, au cours desquels la mortalité agit seule sans être contrebalancée par la natalité ; certaines zones peuvent même se trouver dépeuplées de Rongeurs.

TABLEAU XVIII

Densités calculées de Tatera guineae dans les champs.

	Mois	A	A'	B	C	D %	E	F
1971	6	0	-	-	0	- 30	16,5	11,3
	7	0	-	-	0	- 30	11,3	7,0
	8	0	-	-	0	- 30	7,8	6
	9	8	5,6	4	32	- 8	6	5,2
	10	28	19,6	5	96	+ 68	5,2	9
	11	30	21	5	105	+ 75	9	12,8
	12	22	15,4	4	61	+ 31	13,7	19,7
1972	1	11	7,7	4	31	+ 1	12,7	19,9
	2	8	5,6	4	22	- 8	19,8	18,3
	3	5	3,5	4	14	- 16	18,5	12,3
	4	0	-	-	0	- 30	12,2	11,4
	5	0	-	-	0	- 30	11,4	8
	6	0	-	-	0	- 30	8	5,7
	7	0	-	-	0	- 30	5,7	4
	8	18	12,6	4	50	+ 20	4	4,9
	9	38	26,6	4	107	+ 77	4,9	8,5
	10	21	15,4	4	61	+ 31	8,9	11,4
	11	0	-	-	0	- 30	11,4	8
	12	0	-	-	0	- 30	8	5,6
1973	1	0	-	-	0	- 30	5,6	4
	2	0	-	-	0	- 30	4	2,8
	3	0	-	-	0	- 30	2,0	2
	4	0	-	-	0	- 30	2	1,4
	5	0	-	-	0	- 30	1,4	1
	6	0	-	-	0	- 30	1	0,7

Ce schéma général d'évolution des effectifs de Rongeurs (populations très élevées juste après la saison des pluies, période d'abondance végétale par excellence, et très basses en fin de saison sèche, moment le plus aride de l'année) correspond au schéma d'ensemble des savanes sahélo-soudaniennes. La productivité végétale et primaire est très élevée pendant une courte période de l'année qui correspond à la fin de la saison des pluies, puis diminue très rapidement pour devenir presque nulle pendant la saison sèche.

Toutefois, les piégeages sous-estiment les basses densités de fin de saison sèche : les animaux, inactifs à cette époque, se font moins facilement capturer ; ces mêmes piégeages surestiment au

TABLEAU XIX

Densités calculées de Taterillus gracilis dans les champs.

Mois	A	A'	B	C	D	E	F
1971							
6	0	-	-	0	- 30	28	20
7	0	-	-	0	- 30	20	14
8	0	-	-	0	- 30	14	10
9	0	5,6	3	17	- 13	12	9
10	20	14	4	56	+ 26	9	12
11	28	19,6	5	98	+ 68	12	20
12	23	16	4	64	+ 34	20	27,2
1972							
1	19	13,3	4	54	+ 24	17,2	35,3
2	10	7	4	28	- 2	35,3	34,6
3	5	3,5	4	14	- 16	34,6	29,1
4	0	-	-	0	- 30	29,1	20,5
5	0	-	-	0	- 30	20,5	14,4
6	0	-	-	0	- 30	14,4	10,2
7	8	5,6	3	17	- 13	10,2	9
8	10	7	4	28	- 2	10	9,7
9	28	19,6	5	98	+ 68	9,6	16,4
10	17	13	4	52	+ 22	16,4	20
11	0	-	-	0	- 30	20	14
12	0	-	-	0	- 30	14	9,8
1973							
1	0	-	-	0	- 30	9,8	6,8
2	0	-	-	0	- 30	6,8	4,6
3	0	-	-	0	- 30	4,6	3,2
4	0	-	-	0	- 30	3,2	2,3
5	0	-	-	0	- 30	2,3	1,6

contraire les hautes densités de l'hivernage, période où les animaux sont très actifs et se font aisément prendre ; en effet, avant même l'apparition des juvéniles, les densités ont augmenté dans des proportions importantes, alors que le « stock » d'individus n'avait pas grossi depuis plusieurs semaines, et aurait même plutôt diminué du fait de la mortalité.

C'est pourquoi il est difficile de mettre au point un « coefficient de ligne » qui donnerait à coup sûr une densité pour un milieu donné, à partir du nombre d'animaux capturés sur une ligne de pièges, posée au hasard. Deux coefficients ont été calculés qui peuvent être appliqués, l'un en saison sèche, l'autre en saison de reproduction, mais il faudrait pratiquement définir un coefficient pour chaque mois... Le système le plus fiable et qui donne le

maximum de renseignements reste le calendrier de capture sur une grille de pièges.

Les différentes espèces de Rongeurs de Bandia ne sont pas également réparties dans tous les milieux présents. En effet, comme partout, les Rongeurs sont ici très liés aux conditions mésologiques :

— à la végétation qui les nourrit et les protège (des prédateurs notamment), comme c'est le cas de *Tatera gambiana* qui est très lié à un couvert arbustif assez dense, de *Lemniscomys barbarus*, inséparable des peuplements denses d'une légumineuse (*Cassia tora*), tandis que d'autres espèces comme les *Taterillus* recherchent les zones plus découvertes, et que d'autres encore (*Mastomys erythroleucus* par exemple) semblent indifférents au couvert végétal ;

— au sol, dont les qualités sont bien sûr déterminantes pour un Rongeur fouisseur : *Taterillus pygargus* par exemple, recherche exclusivement les sols sableux et légers ; d'autres espèces comme *Mastomys erythroleucus* ou *Tatera guineae* recherchent dans des sols plus argileux, plus lourds, ou même dans des horizons différents des mêmes sols, les conditions d'habitat qui semblent correspondre à leurs besoins.

Les différentes espèces se partagent ainsi les multiples possibilités offertes par les milieux de Bandia, en fonction de leurs exigences écologiques vis-à-vis des types de végétation et de sols, lesquels ne sont d'ailleurs pas sans relations. Il n'est toutefois pas toujours facile de distinguer les effets de l'influence des préférences écologiques de chaque espèce, de celle de la concurrence interspécifique, qui laisse à certaines espèces moins exigeantes la place que d'autres n'ont pas occupée. Les espèces de Rongeurs présentes à Bandia sont parfaitement représentatives des milieux disponibles. La dynamique de ces peuplements apparaît à la suite des diverses modifications de milieu et en fonction de la diversité des réactions des différentes espèces de Rongeurs à ces transformations : par exemple, *Taterillus gracilis* occupe « en nappe » le terrain avec des densités de peuplement plus importantes dans les zones qui lui sont plus favorables, les mouvements d'ensemble de cette population lui font occuper les zones récemment modifiées ; par contre, seules certaines zones sont solidement occupées par *Mastomys erythroleucus*, et ce sont les jeunes de cette espèce qui s'installeront sur les surfaces récemment ouvertes à leur colonisation ; d'autres espèces (*Tatera gambiana*, *T. guineae*, *Lemniscomys barbarus*) ont des exigences écologiques trop étroites pour pouvoir occuper plusieurs types de milieux présents : *Taterillus pygargus* est limité à Bandia à des zones très particulières, où il retrouve les conditions de son aire géographique optimale : les zones sableuses septentrionales.

Deux grands types de milieux se distinguent à Bandia, aussi bien par la végétation et les sols que par la faune : la « forêt

classée », restée relativement « naturelle », et les zones défrichées, puis mises en culture.

A des époques comparables de l'année, les zones cultivées sont bien plus riches en petits Mammifères : les densités y sont environ dix fois plus importantes qu'elles ne le sont dans la forêt ; il en est de même pour la productivité annuelle.

La plus grande quantité de nourriture disponible doit être la raison principale à cette différence, mais un autre rôle important doit être joué par la polyspécificité du peuplement de Rongeurs qui assure une occupation très dense du terrain ; chaque espèce trouve des conditions favorables à son installation, soit dans les champs proprement dits, soit dans les friches de quelques années, soit dans les simples jachères. Les friches semblent d'ailleurs jouer un grand rôle pour ces populations en permettant l'installation d'un noyau de reproducteurs qui essaiment vers les cultures alentour des juvéniles en quête de domaines vitaux.

Le défrichement d'une zone provoque un bouleversement de l'équilibre interspécifique établi depuis des années ; il s'installe alors un peuplement pionnier qui semble tendre lui-même vers un équilibre rappelant celui des zones défrichées depuis longtemps.

Une fois installé dans un endroit favorable, choisi en fonction des préférences de son espèce, l'animal se constitue un domaine vital dans lequel ont lieu la majorité de ses déplacements. Ceux-ci ne sont en général pas très importants, bien que variables selon les espèces : ils dépassent rarement 40 m, sauf pour quelques grands « voyages » qui peuvent mener à plus de 100 m de la zone jusqu'ici habituellement fréquentée ; ils se poursuivent soit par un retour vers la zone de départ, soit par une continuation du mouvement, qui mène alors l'individu vers de nouvelles zones. Je n'ai pas pu constater, comme Poulet dans le Ferlo (1972), de dispersion systématique des juvéniles, peut-être d'ailleurs à cause du faible nombre de ces derniers : ceux-ci semblent néanmoins disparaître assez rapidement de la zone où est établi le domaine de leur mère.

Ces domaines sont certainement de forme très complexe et plus ou moins bien délimités selon les milieux présents et les concurrences intra- et inter-spécifiques ; ils évoluent sans cesse dans leurs dimensions et leurs situations, et peuvent se déplacer de quelques dizaines de mètres chaque mois.

Les animaux de deux sexes semblent être nettement cantonnés pendant la saison de reproduction, ce qui n'est pas le cas en saison sèche au cours de laquelle les déplacements sont plus importants et plus fréquents. Sans avoir pu mettre en évidence de grands mouvements d'erraticisme, il me semble que, pendant cette saison, certains animaux peuvent effectuer de grands dépla-

cements les menant à abandonner le domaine qui fut le leur pendant la saison de reproduction et à coloniser des terrains éloignés, eux-mêmes vidés de leurs occupants par la prédation, la famine ou des déplacements du même ordre.

Ces constatations sur la reproduction, la répartition spatiale et les déplacements des individus, expliquent le cycle des peuplements de Rongeurs d'une zone sahélo-soudanienne comme Bandia : le peuplement « en nappe », tel qu'il apparaît au moment de la reproduction, ne se maintiendra qu'au cours des tout premiers mois qui suivent ; ensuite les populations de Rongeurs diminuent de façon considérable, pour parfois disparaître totalement par places. Elles se maintiendront toutefois sous forme d'îlots isolés, constitués de quelques individus maintenus dans un endroit que les conditions mésologiques auront rendu plus favorable. Les animaux survivants à la fin de la saison sèche se prépareront à la reproduction en s'installant sur un domaine qu'ils auront choisi et délimité par rapport aux voisins des deux sexes et les juvéniles issus de ces foyers repeupleront alors l'ensemble du terrain libre.

Cette intense mobilité des peuplements de Rongeurs rend très difficile la surveillance et la régulation de leurs populations dans les zones cultivées : en effet, les populations maintenues à un taux assez bas, et constituées d'animaux peu actifs, donc peu accessibles, en fin de saison sèche, se trouvent, en quelques semaines, décuplées et constituées essentiellement d'éléments actifs, adultes ou juvéniles, au moment même où les cultures sont à leur rendement maximal.

Il est facile aussi d'imaginer le rôle de ces accroissements rapides des populations de petits Mammifères en fin de saison des pluies, au moment où sont maximales les populations d'Arthropodes qui comprennent de nombreux vecteurs d'agents pathogènes.

À côté de ces variations saisonnières normales, il faut aussi tenir compte des conséquences de la forte variabilité climatique d'une année sur l'autre, comme ce fut par exemple le cas lors de la récente « vague » de sécheresse qui a frappé les zones sahélienne et soudanienne d'Afrique Occidentale. Les différentes espèces de Rongeurs s'adaptent à ces variations annuelles importantes en mettant en jeu les mêmes mécanismes adaptatifs que lors de la saison sèche habituelle. Mais si cette sécheresse se prolonge assez longtemps certaines espèces peuvent disparaître des zones qui leur deviennent trop longtemps inhospitalières.

Le mode d'adaptation des *Taterillus* qui occupent « en nappe » le terrain tout en maintenant des possibilités de spéciation au cas où les modifications persisteraient, s'oppose à celui de *Mastomys erythroleucus*, dont les peuplements évoluent de façon plus « élastique » : ceux-ci peuvent disparaître de vastes zones qu'ils recolonisent ultérieurement quand les conditions redeven-

nent favorables. Ils profitent alors de leur potentiel reproducteur beaucoup plus grand que celui des Gerbillidés (Hubert et Adam, 1975).

SUMMARY

The rodent population of the Bandia forest, a dry deciduous woodland S.E. from Dakar, Senegal, has been studied from 1971 to 1973. Comparisons were made with adjacent areas under cultivation.

Out of the 17 species recorded in the area, five were present in large numbers : *Mastomys erythroleucus*, *Tatera gambiana*, *T. guineae*, *Taterillus gracilis* and *T. pygargus*.

Data are given on population density, size of the home range and breeding season of these dominant species. A multivariate analysis is made of the distribution of these rodents in relation to their habitat characteristics. Each species is shown to have its distinctive environmental preferences, including the two species of *Taterillus* which cannot be distinguished from each other morphologically.

Particular attention is given to the seasonal changes in population density, size of the home ranges and their modifications during the breeding season. All the species studied breed at the end of the rains (from September-October to January-March), and the populations consequently reach their lowest densities at the beginning of the next rainy season.

At any time of the year population densities of rodents are about 10 times larger in cultivated areas than in the forest itself. The same applies to the annual net production of rodents.

BIBLIOGRAPHIE

- ATLAS INTERNATIONAL DE L'OUEST AFRICAÏN, IFAN, 1968.
- ADAM, J.G., BRIGAUD, F., CHARREAU, C. et FAUCK, R. (1965). — Etudes sénégalaises n° 9. *Connaissance du Sénégal*, fasc. 3 : *Climats, Sols, Végétations*. CRDS Sénégal.
- ANDRZEJEWSKI, R. et WIERZBOWSKA, T. (1961). — An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate on interchange between individuals. *Acta Theriol.* 5 : 153-172.
- BARON, J.C., HUBERT, B., LAMBIN, P. et FINE, J.M. (1974). — Serological differentiation of two species of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal : *T. gracilis* Thomas 1892 and *T. pygargus* (Cuvier, 1832). *Comp. Biochem. Physiol.* 47 A : 441-446.
- BELLIER, L. (1967). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire), densités et biomasses de petits Mammifères. *La Terre et la Vie* 21 : 203-237.
- BERHAUT, J. (1967). — *Flore du Sénégal*. Clairafrigue, Dakar (2^e édit.).
- BHATTACHARYA, C.G. (1967). — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-135.

- BLAIR, W.P. (1942). — Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and Eastern chipmunk in Northern Michigan. *J. Mamm.*, 23 : 27-36.
- BOVET, J. (1963). — Observations sur la sédentarité et le domaine vital du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) en Camargue. *La Terre et la Vie*, 17 : 266-279.
- BRANDT, D.H. (1962). — Measures of the movements and population densities of small rodents. *Univ. Cal., Pub. Zool* 62 : 105-184.
- DELANY, M.J. (1971). — The biology of small rodents in Mayanga forest (Uganda). *J. Zool. Lon.*, 165 : 85-129.
- DEMOULIN, D. (1970). — *Etude géomorphologique du massif de Ndhiass et de ses bordures (Sénégal occidental)*. Thèse Doct. 3^e cycle, Dépt. Géog. Fac. Lett. Sc. Hum. Univ. Dakar, 228 p., 41 fig.
- DIETERLEN, F. (1967 a). — Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. *Zool. Jb. Syst.*, 94 : 369-436.
- DIETERLEN, F. (1967 b). — Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee - Gebietes (Congo). Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen. Teil I. *Z.f. Säugetierk.* 32 : 1-44.
- ELLERMAN, J.R. (1940). — *The Families and Genera of Living Rodents*. British Museum, London.
- HAPPOLD, D.C.D. (1966). — Breeding periods of rodents in the northern Sudan. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 74 : 357-363.
- HAYNE, DON W. (1965). — Calculation of size of home range. *J. Mamm.*, 30 : 1-18.
- HAYNE, DON W. (1966). — Apparent home range of *Microtus* in relation to distance between traps. *J. Mamm.*, 31 : 26-39.
- HUBERT, B., ADAM, F. et POULET, A. (1973). — Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, 37 : 76-87.
- HUBERT, B. et BAHON J.C. (1973). — Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood. Grps. Biochem. Genet.*, 4 : 51-54.
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1975). — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET, A. (1977). — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs du Sénégal. *Mammalia* (sous presse).
- KOTT, E. (1965). — *Factors affecting estimates of meadow mouse populations*. Ph.D. Thesis Univ. Toronto. National Library of Canada. Microfilm 90.
- MAIGNIEN, R. (1965). — *Carte pédologique du Cap-Vert du 1/50 000^e. Notice explicative*. ORSTOM, Dakar, 3 cartes.
- MARTIN, A. (1970). — *Les nappes de la presqu'île du Cap-Vert (République du Sénégal). Leur utilisation pour l'alimentation en eau de Dakar*. Bureau de Recherches géologiques et minières.
- MARTINET, L. (1966). — Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée des cristallins. *Mammalia*, 30 : 425-430.
- MATTHEY, R. (1969). — Chromosomes de Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33 : 522-528.
- MATTHEY, R. et JOTTERAND, M. (1972). — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- MATTHEY, R. et PETTER, F. (1976). — Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de R.C.A. (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 34 : 585-597.
- PETTER, F. (1957). — Remarques sur la systématique des *Rattus* africains et description d'une forme nouvelle de l'Afr. *Mammalia*, 31 : 125-131.

- PETTER, F. (1961). — Répartition géographique et écologique des Rongeurs désertiques du Sahara occidental à l'Iran oriental. *Mammalia*, 25, n° spécial : 1-122.
- PETTER, F. (1968). — Retour au gîte et nomadisme chez un Rongeur à bulles tympaniques hypertrophiées. *Mammalia*, 32 : 537-549.
- PETTER, F., POULET, A., HUBERT, B. et ADAM, F. (1972). — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal, *Taterillus pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *Taterillus gracilis*, Thomas, 1892 (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A.R. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) : Les Mammifères. *La Terre et la Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A.R. (1972). — Caractéristiques spatiales de *Taterillus pygargus* dans le Sahel sénégalais. *Mammalia*, 36 : 579-607.
- RAHM, U. (1967). — Les environs du lac Kivu et des régions voisines. *Rev. Suisse Zool.*, 74 : 439-519.
- ROSEVEAR, D.R. (1969). — *The Rodents of West Africa*. British Museum (Natural History), London.
- SPITZ, F. (1963-1964). — Etude des densités de population de *Microtus arvalis* Pallas à Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). *Mammalia*, 27 : 497-531 et *Mammalia*, 28 : 40-75.
- SPITZ, F. (1969). — L'échantillonnage des populations de petits Mammifères. In : *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Paris, Masson, éd. : 153-188.
- SPITZ, F. (1972). — Etude du déterminisme de la répartition de quatre espèces du genre *Phylloscopus* (Oiseaux, Passériformes) sur l'analyse factorielle des correspondances. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 275 : 857-860.
- SPITZ, F., et ALL. (1973). — *Déterminisme de la répartition de six espèces de Picidae*. multigraphié, 11 p.
- STICKEL, L.F. (1946). — Experimental analysis of methods for measuring small mammals populations. *J. Wildl. Mgmt.*, 10 : 150-159.
- TANAKA, R. (1956). — On differential response to live traps of marked and unmarked small mammals. *Annöt. Zool. Jap.*, 1956 : 44-51.
- TANAKA, R. (1952). — Theoretical justification of the mark and release index for small mammals. *Bull. Kochi Women's College*, 1 : 38-47.
- TANAKA, R. (1963). — On the problem of the trap - response types of small populations. *Res. Pop. Ecol.*, 2 : 139-146.
- TROCHAIN, J. (1940). — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mém. IFAN*, n° 2.
- VAN VLECK, B.B. (1963). — *Microtus movements in relation to depopulated areas*. PhD Thesis, Cornell University Zoology, 150 p.

I - 2 ELEVAGE DES ANIMAUX ET MISE AU POINT D'UN CRITERE
DE DETERMINATION DE L'AGE

HUBERT, B. et ADAM F.(1975) - Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de Rongeurs sénégalais, Mammalia, 39 : 57-73

REPRODUCTION ET CROISSANCE EN ÉLEVAGE DE QUATRE ESPÈCES DE RONGEURS SÉNÉGALAIS

par

B. HUBERT * et F. ADAM *

Les quatre principales espèces de Rongeurs de la région de Bandia (Sénégal, 14°35' N, 17°01' W) ont été étudiées en élevage par les auteurs. Il s'agit de *Mastomys erythroleucus* (Temminck 1853), *Tatera gambiana* Thomas 1910, *Taterillus gracilis* (Thomas 1892), *Taterillus pygargus* (Cuvier 1832). Pour chacune les auteurs fournissent les renseignements les plus importants sur la reproduction (durée de gestation, nombre de jeunes, âge de la puberté) et la croissance. Les principales courbes de croissance (longueur du pied, de la queue, poids) sont fournies pour les 4 espèces ainsi que la courbe de croissance du poids du cristallin sec.

Cette étude précise les principales données concernant la reproduction (durée de gestation, âge de puberté, croissance) obtenues à partir de Rongeurs capturés au Sénégal, dans la « forêt classée » de Bandia et dans les champs alentours, et mis en élevage dans les locaux du laboratoire de Zoologie Appliquée du Centre ORSTOM de Dakar.

La forêt de Bandia est située à 70 km au sud-est de Dakar (14°35' N-17°01' W) ; elle a été « classée » en 1933. Le terme « forêt classée » désigne au Sénégal une zone théoriquement protégée de la chasse, de la coupe du bois et du pâturage des troupeaux. En pratique, la « forêt » est néanmoins braconnée et régulièrement pâturée par les zébus qui y font de nombreux « passages » ; le bois y est ramassé et parfois même certains arbres abattus. Cette forêt a servi à pourvoir en bois Dakar et la ligne de chemin de fer jusqu'en 1955.

L'élevage a été réalisé dans des cages de matière plastique de 40 x 40 x 18 cm dans lesquelles étaient placés les animaux par couple. Nous avons fourni une litière de copeaux de bois ou de sable éolien, ainsi qu'une boîte de conserve remplie de frisons de bois ou de papier, utilisée comme nid. La nourriture de base était constituée de pommes, d'aliments composés (granulés du commerce vendus pour des « petits lapins »), de graines diverses (mil, sorgho, maïs, blé, arachide...) et d'un supplément constitué de mil germé de trois jours.

Nous nous sommes attachés à obtenir les données nécessaires à la compréhension de la dynamique des populations : indications pondé-

* Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre ORSTOM, B.P. 1386, Dakar (République du Sénégal).

Mammalia, t. 39, n° 1, 1975.

MAMMALIA

rales et biométriques permettant la détermination approximative de l'âge des individus et leur séparation en classes d'âge, durée de gestation définie par l'intervalle entre deux parturitions. Nous avons aussi dressé la courbe de croissance pondérale des cristallins en suivant la méthode mise au point par Martinet (1966). Des jeunes nés en élevage ont été sacrifiés à des âges connus, leurs cristallins prélevés, fixés au formol à 10% pendant 1 à 2 mois, desséchés à l'étuve pendant une heure à 110°, puis pesés. La courbe ainsi obtenue du poids du cristallin en fonction de l'âge devient en coordonnées semi-logarithmiques, une droite qui permet de connaître approximativement l'âge des animaux capturés dans la nature, dans la même localité que ceux de la souche d'élevage à partir de leurs cristallins traités de la même façon.

Sur les 17 espèces de Rongeurs présentes à Bandia, nous ne retiendrons pour cette étude que les quatre principales espèces qui sont susceptibles de jouer un rôle épidémiologique ou déprédateur pour les cultures et les récoltes :

- *Mastomys erythroleucus* (Temminck 1853),
- *Tatera gambiana* Thomas 1910,
- *Taterillus gracilis* (Thomas 1892),
- *Taterillus pygargus* (Cuvier 1832).

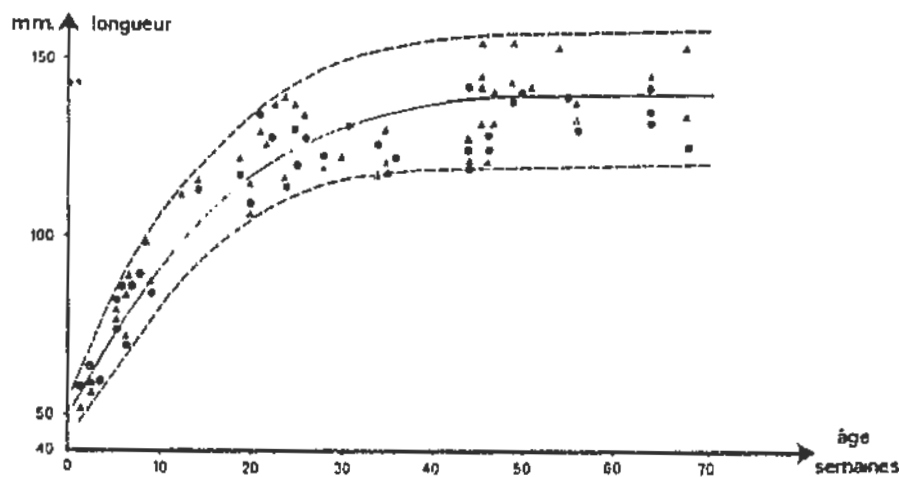


Fig. 1 *Mastomys erythroleucus*: Croissance de la longueur tête-corps.

LEGENDE DES FIGURES 1 A 18

- ▲ Moyenne des mâles d'une même portée
- Moyenne des femelles d'une même portée
- Courbe de croissance moyenne
- Limite de variation

RONGEURS DU SÉNÉGAL

Chacune de ces espèces a fait l'objet d'une étude systématique à partir des données les plus récentes publiées par Ellermann (1940), Rosevear (1963, 1969), Matthey (1969, 1970, 1972) et Petter (1966 à 1972). En particulier, nous avons utilisé les données de la cytotaxonomie et participé grâce à cette méthode à des recherches de systématique. Pour chaque espèce, nous nous sommes attachés à mettre en évidence, par des piégeages méthodiques, les biotopes correspondant à certains types de sols et de végétations. Les données sont publiées avec les résultats des études écologiques (Hubert, 1975).

I. *Mastomys erythroleucus*

Les *Mastomys* de Bandia sont tous semblables et référables à *Mastomys erythroleucus* Temminck 1853, nom donné par Petter et Matthey (1960) aux *Mastomys* à $2N = 38$ chromosomes. Les douze animaux dont nous avons étudié la cytotaxonomie présentaient en effet 38 chromosomes et tous les caractères indiqués par Petter (1957) pour cette espèce.

La reproduction est facile à obtenir en élevage. La gestation dure 21 jours. Les portées sont de 7 à 13 petits ; le maximum étant de 15 petits (obtenu 2 fois dans l'élevage).

A la naissance, les portées comprennent autant de mâles que de femelles, mais au cours de l'élevage, une certaine mortalité se fait sentir, surtout chez les mâles. Au sevrage, il reste en général 6 à 8 jeunes dont 2/3 de femelles.

Les petits, aussi bien femelles que mâles, sont capables de se reproduire vers 12 semaines.

Ces quelques données permettent de comprendre facilement les dangers que pourraient faire courir à l'agriculture des pullulations de ces animaux.

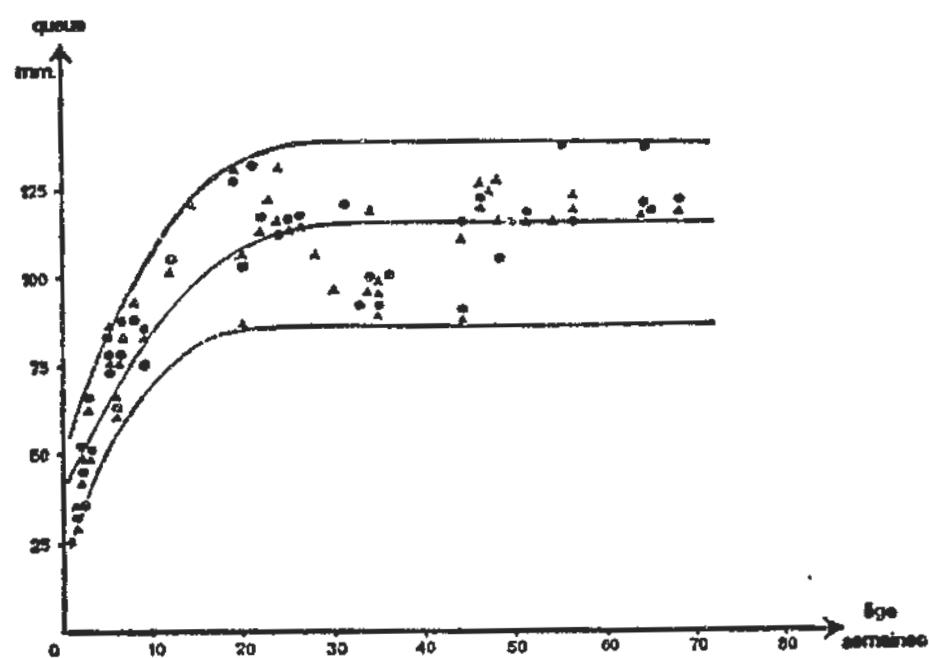
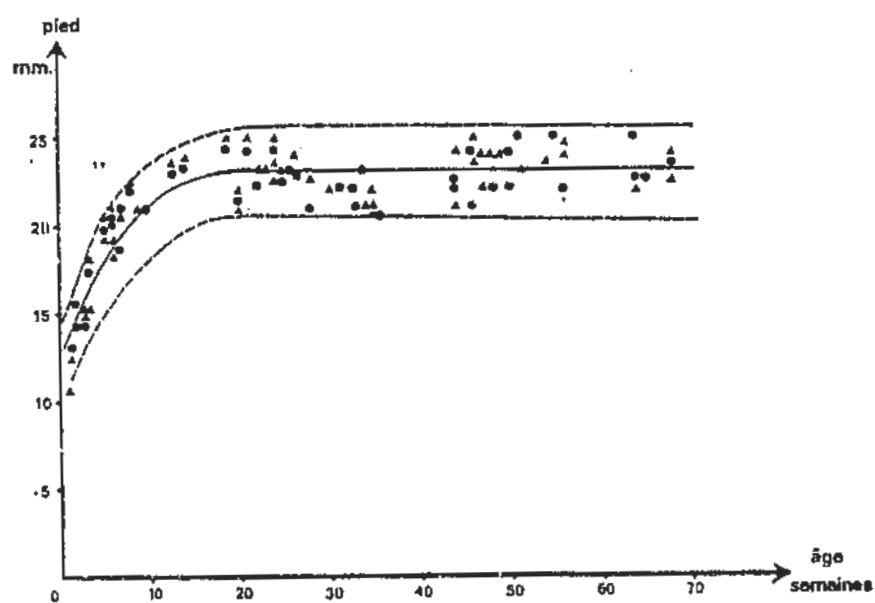
Pour toutes les mensurations (fig. 1 à 4), on peut constater qu'à 12 semaines, les animaux ont atteint leur taille adulte. Les variations de la longueur du corps et de celle de la queue sont relativement importantes chez les adultes. Les mesures de l'oreille et du pied sont au contraire très homogènes.

Le poids corporel présente de très importantes variations individuelles : pour un même âge, il peut varier du simple au double (parfois entre deux individus d'une même portée) (fig. 5).

Sur les figures, chaque triangle noir représente la moyenne des mesures pour les mâles d'une même portée, chaque cercle noir la moyenne des mesures des femelles d'une même portée.

La facilité de l'élevage des *Mastomys* a permis d'en sacrifier un grand nombre et d'avoir ainsi de nombreux points pour chacune des 4 mesures effectuées ; il en est de même pour les cristallins (fig. 6).

MAMMALIA

Fig.2 *Mastomys erythroleucus*: Croissance de la queue.Fig.3 *Mastomys erythroleucus*: Croissance du pied.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

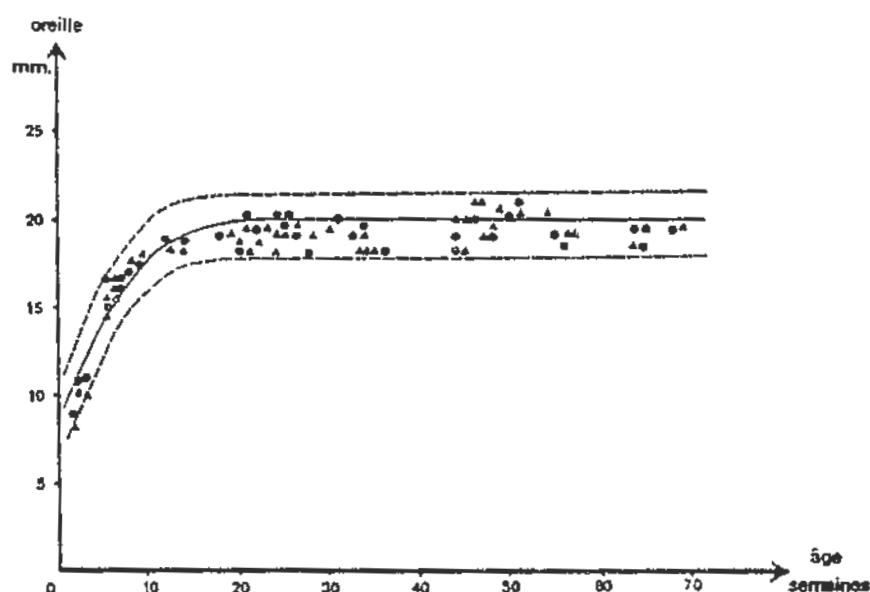


Fig.4 *Mastomys erythroleucus*: Croissance de l'oreille.

Toutefois il n'y a pas de différence significative entre les fonctions linéaires des droites de régression concernant les mâles et les femelles : l'équation est $y = 0,04 x + 1,17$ pour les mâles avec un coefficient de régression $b = 0,0406 \pm 0,0161$ et $y = 0,041 x + 1,1059$ pour les femelles avec un coefficient $b = 0,0418 \pm 0,00104$. La comparaison des deux coefficients de régression par le test t de Student ne permet pas de trouver une différence significative. En effet nous obtenons une valeur de $t = 0,7453$ qui est très inférieure au t théorique ($t = 1,960$), au risque de 0,05 et pour le nombre de degrés de liberté correspondants.

Nous considérerons donc ultérieurement qu'il n'y a pas de dimorphisme sexuel à propos de la croissance pondérale des cristallins secs. Ces derniers présentent une variation individuelle considérable par rapport à celle observée chez *Microtus*. Ce fait peut être dû à une dessiccation insuffisante pour des cristallins relativement gros, ou bien à des conditions limites d'utilisation de la méthode. Dapson et Irland (1972) ont présenté une méthode modifiée de pesée du cristallin par prélèvement et mesure d'une fraction plus fiable ; il serait intéressant de tenter de l'appliquer.

Nous indiquons pour chaque mensuration la moyenne et l'erreur standard correspondante, pour les âges de 8 semaines, 20 semaines et 50 semaines (tableau I).

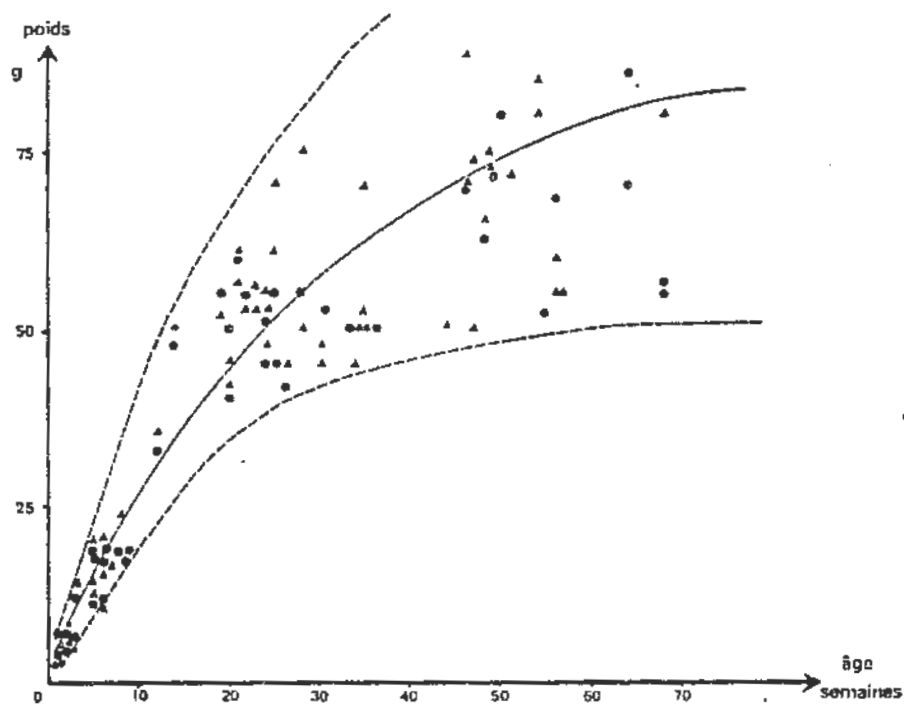


Fig. 5 Mastomys erythroleucus: Croissance pondérale.

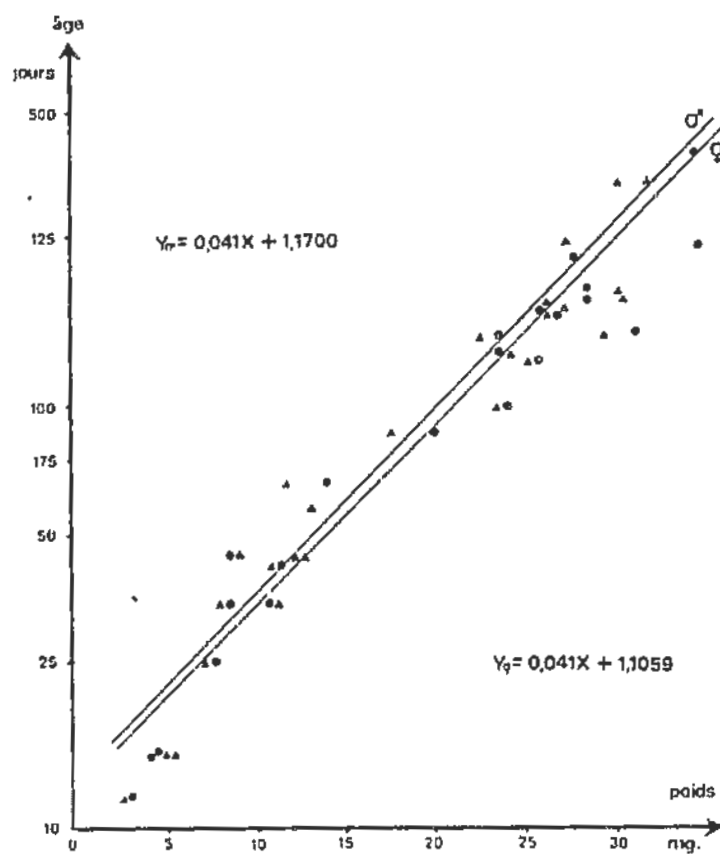


Fig 6 Mastomys erythroleucus: Croissance pondérale des cristallins secs.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

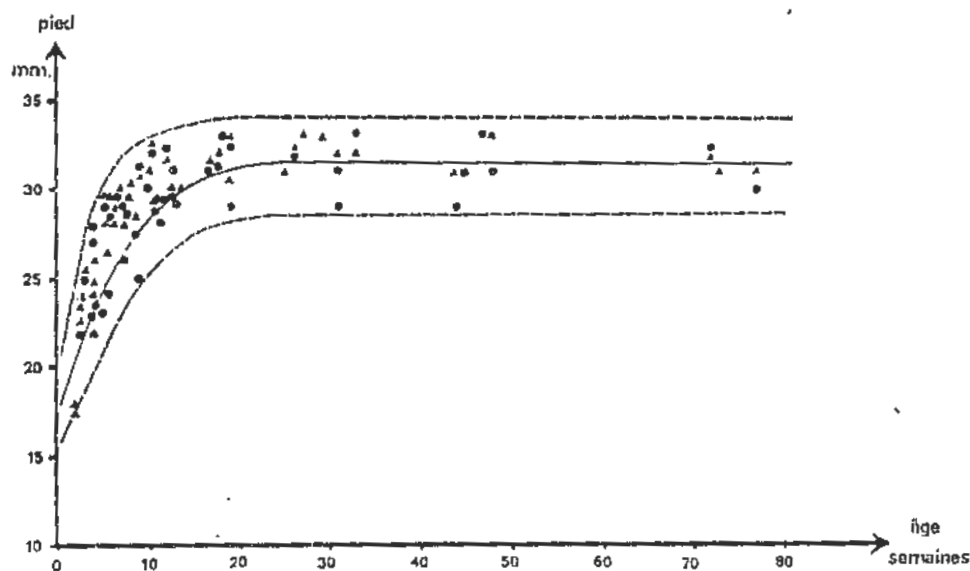
TABLEAU I. — Moyennes et erreurs standard des principales données biométriques à 8 semaines, 20 semaines et 50 semaines chez *Mastomys erythroleucus*.

Mesure à :	Longueur tête-corps en mm	Longueur de la queue en mm	Longueur du pied en mm	Longueur de l'oreille en mm	Poids du corps en g	Poids du cris- tallin sec en mg
— 8 semaines	83,75 ± 4,4	89,8 ± 4,1	21,3 ± 0,7	16,8 ± 0,7	19,1 ± 2,9	13,2 ± 0,4
— 20 semaines	115,1 ± 3,1	112,1 ± 2,1	24,3 ± 0,4	18,8 ± 0,4	49,4 ± 7,0	24,3 ± 1,4
— 50 semaines	140,2 ± 6,8	118,2 ± 8,1	24,3 ± 0,5	20,0 ± 0,5	74,8 ± 20,1	31,2 ± 1,8

II. *Tatera gambiana*

D'après Rosevear (1969), il n'y aurait qu'une seule espèce de gros *Tatera* à queue courte en Afrique de l'Ouest : *Tatera kempi*. Or, Matthey a trouvé pour des *Tatera*, envoyés de Dakar par Taufflieb, une formule chromosomique sensiblement différente de celle rencontrée chez les *Tatera* de Haute-Volta, rapportés à *Tatera kempi*. Petter (1969) a rapporté ces animaux à 52 chromosomes à *Tatera gambiana* Thomas 1910.

Les 8 animaux de Bandia dont nous avons étudié la formule chromosomique présentaient 52 chromosomes.

Fig. 8 *Tatera gambiana* : Croissance du pied.

MAMMALIA

Les *Tatera* sont plus difficiles à élever que les *Mastomys*. La reproduction s'induit plus volontiers après supplément de mil germé dans l'alimentation et surtout si on installe les animaux dans de grands bacs en matière plastique (50 × 100 cm) garnis de sable fin éolien.

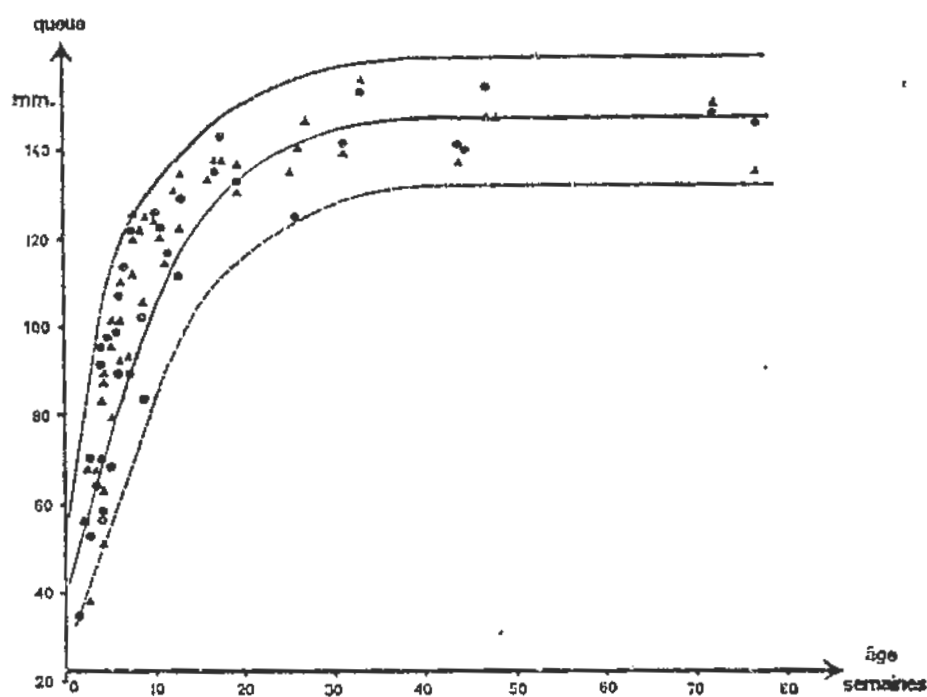


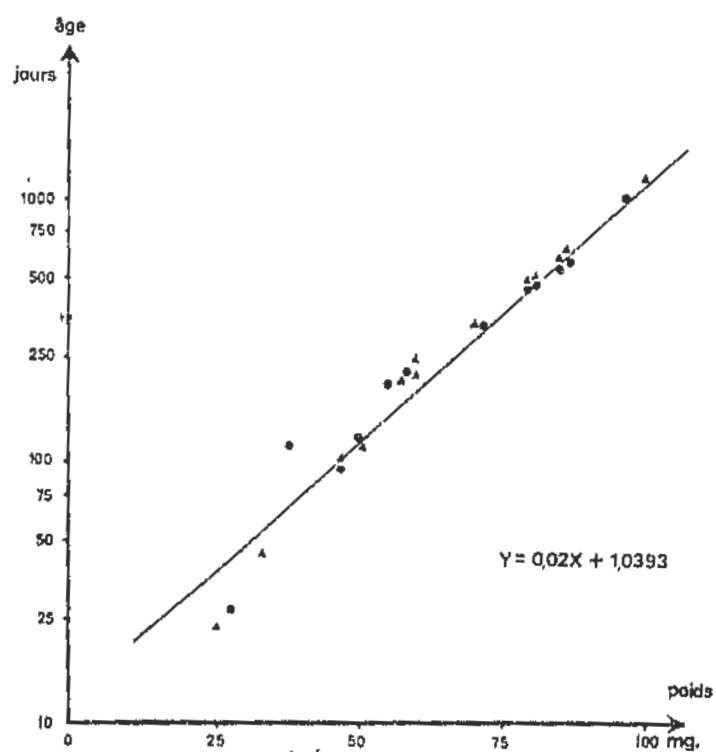
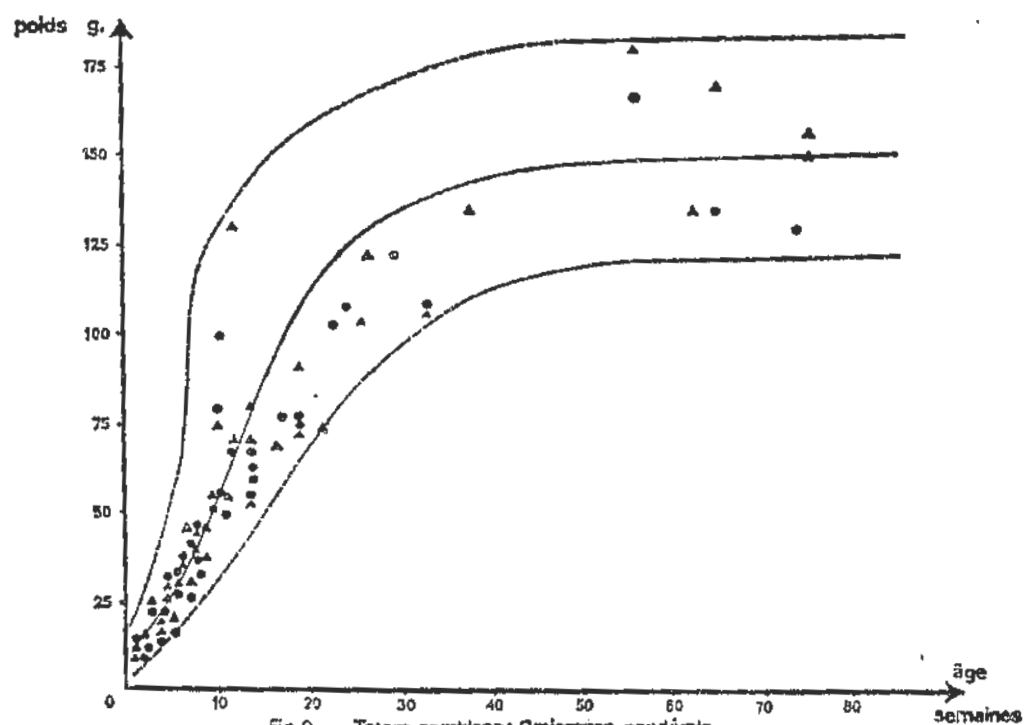
Fig. 7 *Tatera gambiana*: Croissance de la queue.

La durée moyenne de gestation semble être de 25 jours. Le nombre de petits par portée est de 2 à 6, avec en général autant de mâles que de femelles. Les jeunes mâles et les jeunes femelles paraissent capables de se reproduire dès l'âge de 11 à 15 semaines.

Nous n'avons retenu pour cette espèce que les données concernant les longueurs de la queue et du pied (fig. 7 et 8), ainsi que sur le poids (fig. 9) et les poids de cristallins (fig. 10). A 13 semaines, les animaux ont en général atteint leur taille adulte pour la longueur de la queue et du pied. La croissance pondérale, en revanche, dure plus longtemps ; il y a une variation individuelle assez importante chez les adultes.

Les moyennes et les erreurs standard du poids du corps et du poids du cristallin sec, calculés pour les âges de 8 semaines, 20 semaines et 50 semaines, sont présentées dans le tableau II qui regroupe les données concernant les 3 espèces de Gerbillidés.

RONGEURS DU SÉNÉGAL



MAMMALIA

TABLEAU II. — Moyennes et erreurs standard du poids du corps et du poids du cristallin sec à 8 semaines, 20 semaines et 50 semaines chez *Tatera gambiana*, *Taterillus gracilis* et *T. pygargus*

	<i>Tatera gambiana</i>	<i>Taterillus gracilis</i>	<i>Taterillus pygargus</i>
Poids du corps en g :			
— 8 semaines	41,6 ± 3,2	33,2 ± 3,4	36,4 ± 2,8
— 20 semaines	110,6 ± 10,8	62,7 ± 2,1	58,2 ± 5,4
— 50 semaines	139,5 ± 15,2	55,1 ± 3,5	62,1 ± 10,2
Poids du cristallin sec en mg :			
— 8 semaines	33,8 ± 0,4	29,0 ± 0,5	26,5 ± 0,8
— 20 semaines	47,8 ± 1,6	52,3 ± 1,8	43,2 ± 0,4
— 50 semaines	57,0 ± 1,2	91,6 ± 1,2	74,3 ± 2,2

En coordonnées semi-logarithmiques, les points concernant les poids de cristallins secs sont alignés selon une droite de fonction $y = 0,02x + 1,0393$ avec $b = 0,02 \pm 0,004$ (fig. 10).

III. Les *Taterillus*

Selon Rosevear (1969), il n'y avait qu'une seule espèce de *Taterillus* au Sénégal : *Taterillus gracilis* Thomas 1892. Matthey a pourtant trouvé deux formules chromosomiques ; l'une déjà connue de Haute-Volta (36/37 chromosomes) et l'autre rappelant celle de deux animaux du Nord du Sénégal (22/23 chromosomes). Selon Matthey et Jotterand (1972) il s'agit de deux espèces différentes, les formules présentant de trop grandes divergences. Une mise au point systématique récente de Petter *et al.* (1972) nomme l'espèce à $2N = 36-37$ chromosomes *Taterillus gracilis* Thomas 1892 et l'espèce à $2N = 22/23$ chromosomes *Taterillus pygargus* (Cuvier 1832), décrit de Saint-Louis du Sénégal. Malheureusement, il est impossible de séparer ces deux espèces à partir de critères morphologiques.

Les analyses chromosomiques que nous avons pu mener à Dakar nous ont confirmé la présence de ces deux espèces à Bandia, sans aucun intermédiaire connu dans la nature.

En élevage, au contraire, il a été relativement facile d'obtenir des hybrides à $2N = 30$ chromosomes. Le caryotype de ces hybrides (eux-mêmes jusqu'à présent stériles) est formé d'éléments paternels et d'éléments maternels qu'il est impossible d'apparier.

D'autre part, en effectuant une électrophorèse sur gel d'amidon, ou sur acétate de cellulose, deux protéines sériques de ces deux espèces, une transferrine et une albumine, migrent différemment.

Il devient alors facile après prélèvement par ponction cardiaque de quelques dixièmes de ml de sang sur chaque Rongeur et étude

RONGEURS DU SÉNÉGAL

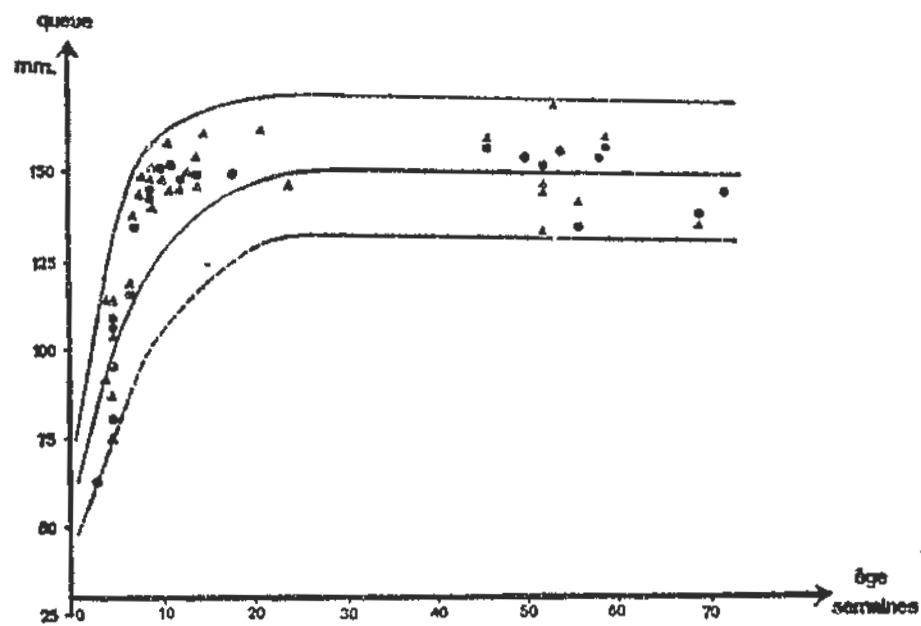


Fig.11 *Taterillus pygargus*: Croissance de la queue.

de la migration des séroprotéines d'obtenir la détermination de l'espèce. Les séroprotéines des hybrides migrent comme un mélange des séroprotéines des deux espèces (Hubert et Baron, 1973 ; Baron, Hubert, Lambin et Fine, 1974).

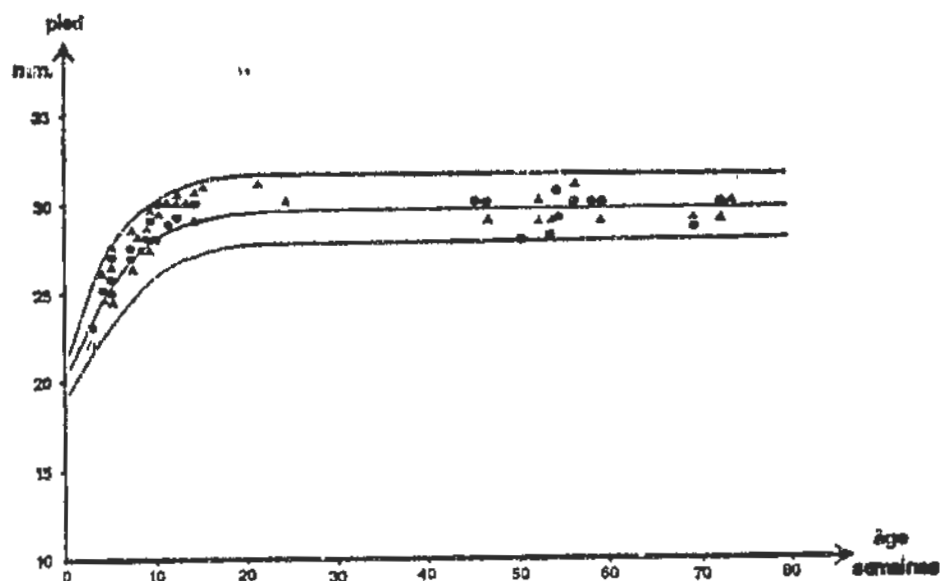


Fig.12 *Taterillus pygargus*: Croissance du pied.

MAMMALIA

Tous les animaux ont donc été déterminés, soit par leur caryotype ou celui de leurs descendants, soit à partir de la migration de leurs séroprotéines.

Les deux espèces sont vraisemblablement issues d'un ancêtre commun proche dans le temps et qui existe peut-être encore dans la nature actuelle. Elles ne sont pas encore différenciées morphologiquement, mais il semble que leurs « *preferendums* » écologiques commencent à se séparer : l'une, plus rustique, semble s'accommoder plus volontiers des zones sableuses sèches sahéliennes et subdésertiques du nord du Sénégal (*Taterillus pygargus*), l'autre, moins résistante, préfère des sols plus humides et des zones soudanaises plus hospitalières (*Taterillus gracilis*). A la faveur d'importantes modifications climatiques comme celle que connaît l'Afrique de l'Ouest ces dernières années, et qui favorise la désertification, l'une des deux espèces gagne du terrain sur l'autre, qui est repoussée plus au Sud. Chacune des deux formes sera obligée de se spécialiser plus définitivement et risque ainsi de se différencier plus nettement de l'autre.

A une échelle paléontologique, les deux espèces pourraient devenir bien différentes morphologiquement et écologiquement. Nous les étudierons successivement.

A) *Taterillus pygargus*.

La reproduction est assez facile à obtenir chez cette espèce qui paraît bien plus rustique que *Taterillus gracilis* (cf. conditions de vie dans le Nord du Sénégal).

La durée moyenne de gestation est de 26 jours. Les portées sont en moyenne de 4 à 6 petits avec autant de mâles que de femelles. Les jeunes sont capables de se reproduire vers 12 semaines en élevage ; ils ont alors atteint les dimensions de l'adulte. Comme pour les autres espèces, ils peuvent donc, dans la nature, se reproduire au cours de la saison de reproduction pendant laquelle ils sont nés si les conditions de milieu sont favorables, sinon ils doivent attendre l'année suivante. Les variations individuelles sont relativement importantes pour la longueur de la queue et le poids, mais bien moins que chez *Mastomys erythroleucus* (fig. 11 à 14).

La fonction linéaire de la droite de régression concernant les poids des cristallins secs en coordonnées semi-logarithmique est la suivante : $y = 0,0186 x + 1,1175$ avec $b = 0,0186 \pm 0,000277$.

B) *Taterillus gracilis*.

Taterillus gracilis paraît plus fragile que *Taterillus pygargus*. Sa reproduction est plus difficile à induire et les jeunes font souvent des

RONGEURS DU SÉNÉGAL

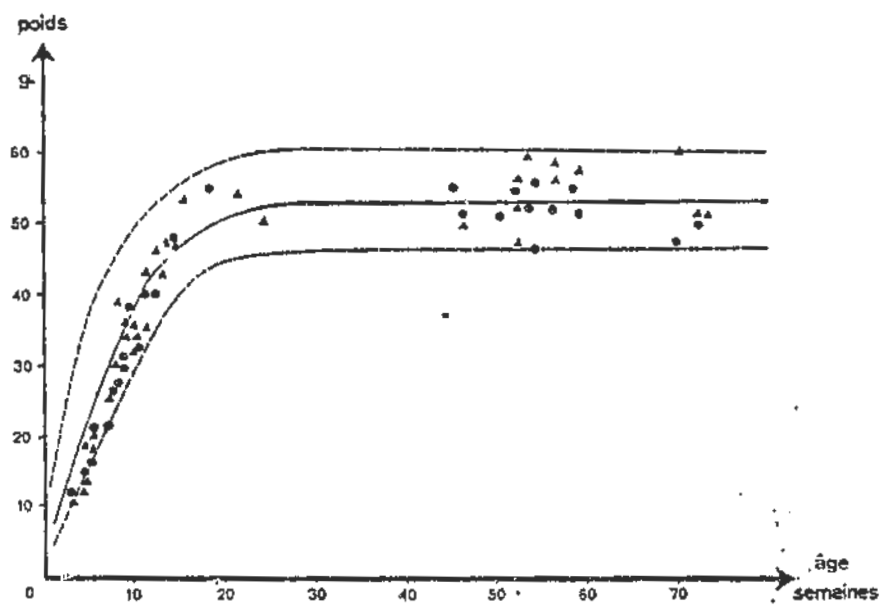


Fig.13 *Taterillus pygargus*: Croissance pondérale.

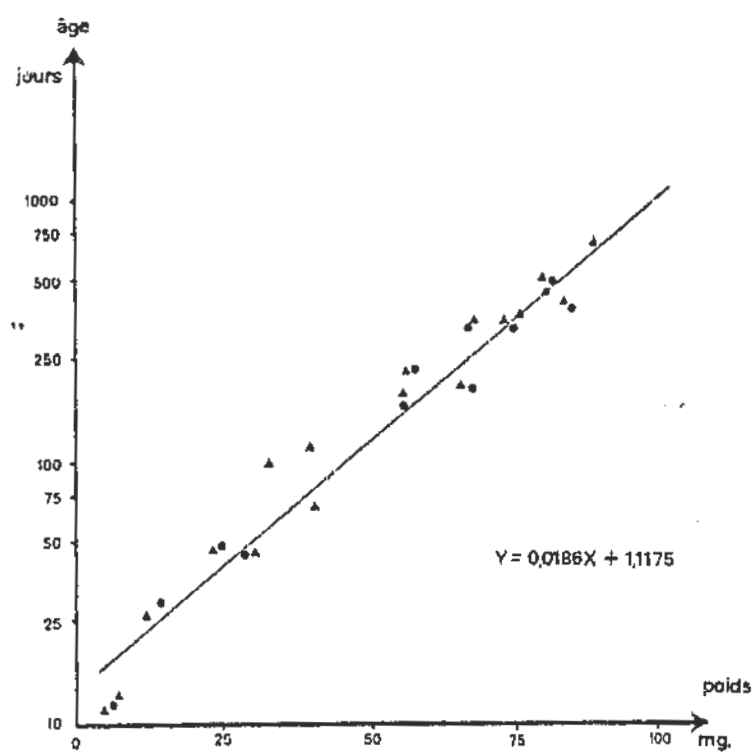


Fig 14 *Taterillus pygargus*: Croissance pondérale des cristallins secs.

MAMMALIA

accidents d'ostéoporose (ces accidents ont cessé après addition d'éléments minéraux dans l'alimentation).

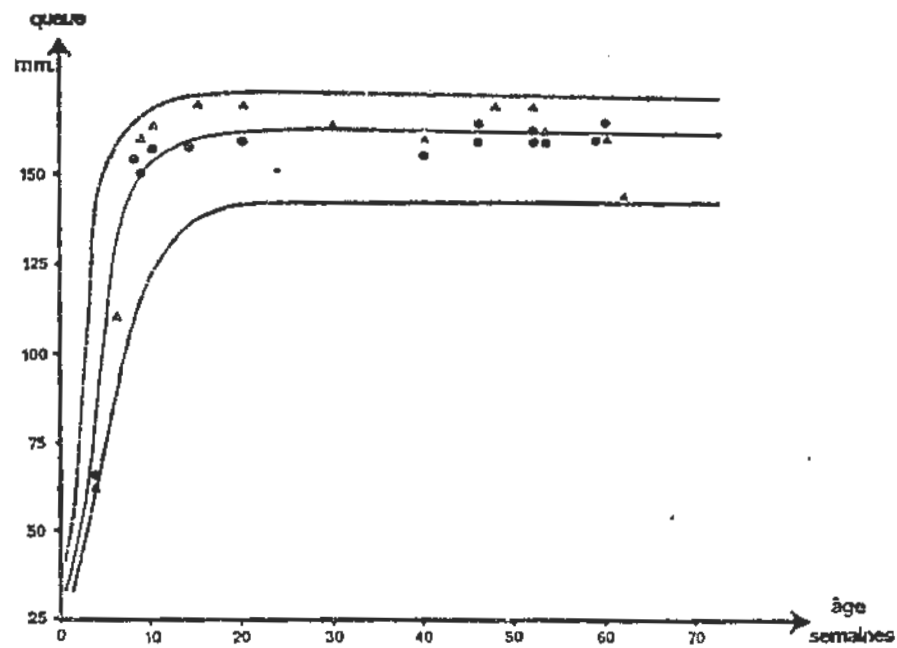


Fig.15 *Taterillus gracilis*: Croissance de la queue.

La gestation paraît être plus longue que celle de *Taterillus pygargus*, la durée moyenne des intervalles observés étant de 30 jours. Les

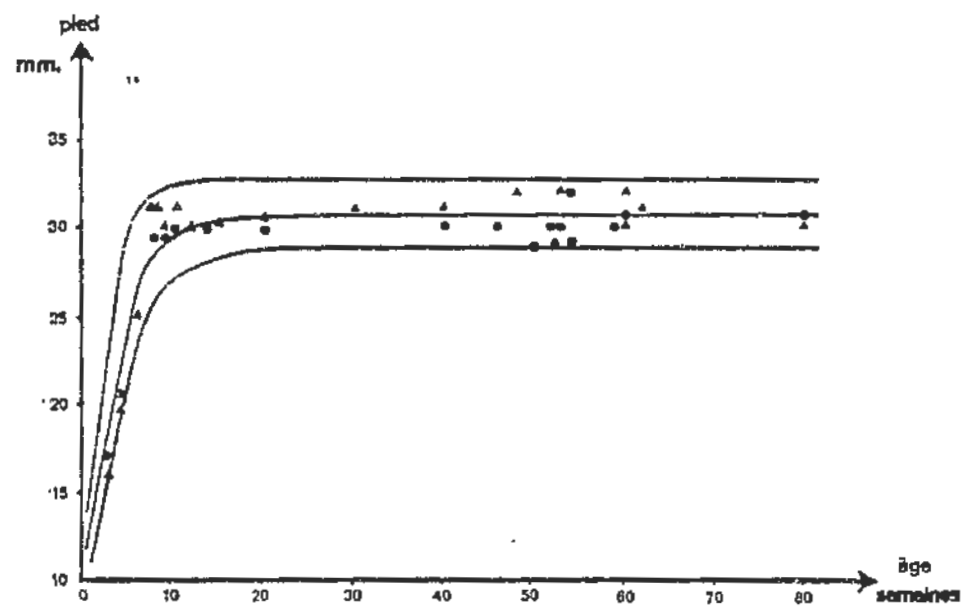


Fig.16 *Taterillus gracilis*: Croissance du pied.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

portées sont de 3 à 5 petits, avec autant de mâles que de femelles. Les jeunes sont capables de se reproduire vers 12 semaines.

La reproduction étant plus difficile à obtenir chez cette espèce que chez *Taterillus pygargus*, les données concernant les courbes de croissance sont moins nombreuses (fig. 15 à 18). La courbe de croissance de la longueur du pied recouvre très exactement celle de *Taterillus pygargus*. En revanche, pour ce qui est de la queue, dans la mesure où notre échantillon est suffisamment représentatif, sa longueur serait plus grande en moyenne que chez l'autre espèce et sujette à moins de variation individuelle tout en restant dans les limites de variation de *Taterillus pygargus*. Ce critère ne peut donc pas être utilisé pour séparer les deux espèces. Les adultes de *Taterillus gracilis* présentent au contraire une très grande variation individuelle des poids ; ceux-ci peuvent être parfois très élevés. *Taterillus pygargus* aurait des poids en moyenne plus faibles, une variabilité moindre, entièrement comprise dans les limites de variation de *Taterillus gracilis*. Ce critère ne peut donc pas non plus être utilisé.

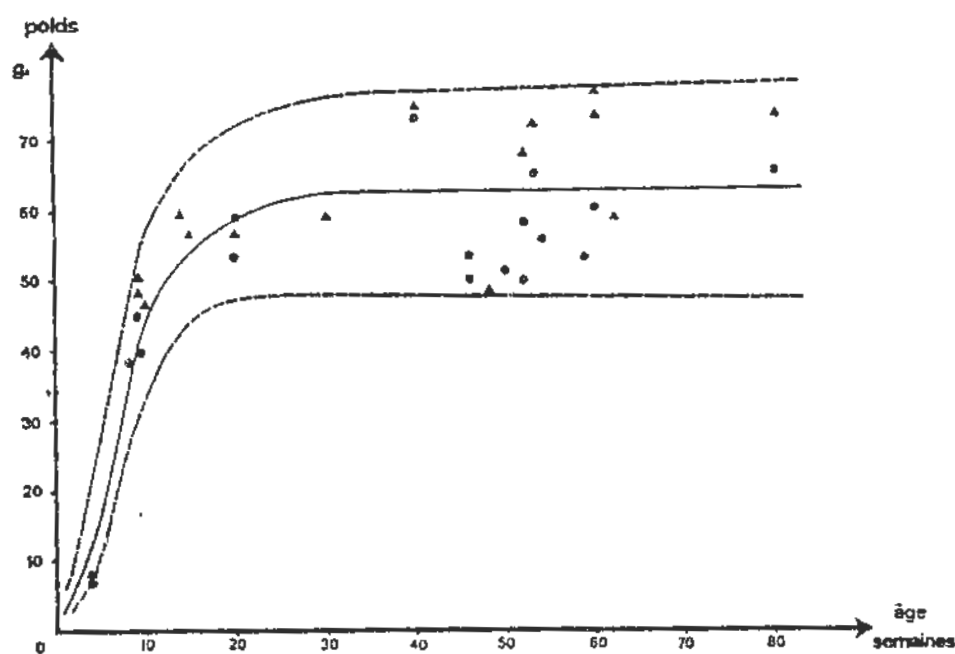


Fig. 17. *Taterillus gracilis*: Croissance pondérale.

Par contre les pentes des deux droites de régression des croissances pondérales des cristallins secs en coordonnées semi-logarithmiques sont significativement différentes. En effet la fonction pour *Taterillus gracilis* est la suivante :

MAMMALIA

$$y = 0,0132 x + 1,2931 \text{ avec } b = 0,0132 \pm 0,00058$$

Si on compare les deux coefficients de régression, celui pour *T. pygargus* et celui pour *T. gracilis* nous obtenons $t = 8,4375$ qui est très supérieur au t théorique pour le nombre de degrés de liberté au risque 0,05 ($t = 1,960$), c'est-à-dire que les deux coefficients sont significativement différents.

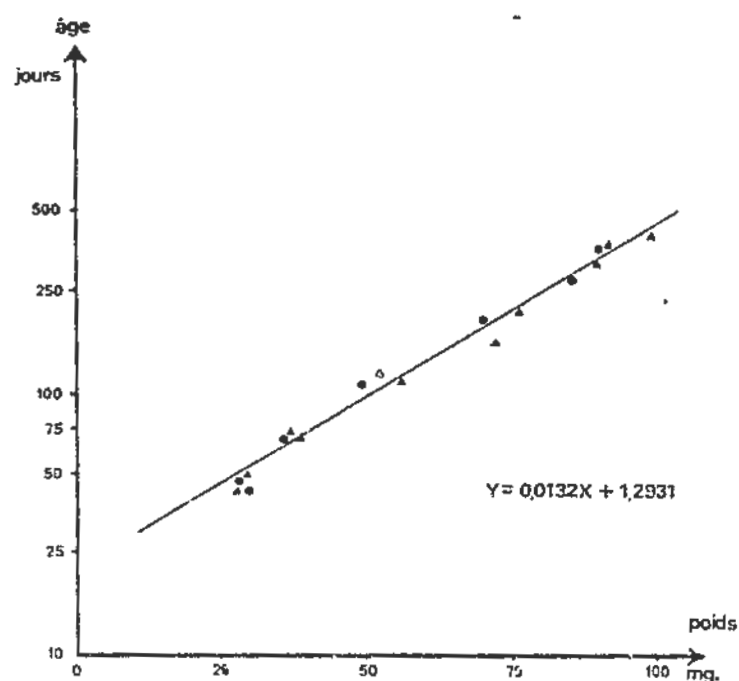


Fig. 13 *Taterillus gracilis*: Croissance pondérale des cristallins secs.

Cette différence explique donc un certain décalage dans les classes d'âges qui a pour corollaire une confusion apparente des données biométriques pour ces animaux. Nous verrons dans une publication ultérieure que tenant compte de ces classes d'âges certains programmes de classification mis au point au service de Biométrie du CNRZ permettent de déterminer les *Taterillus* à partir de certaines données biométriques.

Ces quelques données recueillies sur la reproduction et la croissance des principales espèces de Rongeurs de la région de Bandia ont permis une bien meilleure interprétation des données obtenues sur le terrain et concernant l'écologie de ces populations, leur démographie, leurs cycles d'activités. Elles ont en outre largement participé à la résolution du problème de systématique posé par le genre *Taterillus*.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

Encore une fois, les élevages de Rongeurs confirment leur haut intérêt. C'est une méthode de travail extrêmement utile sans laquelle de nombreux problèmes écologiques et taxonomiques resteraient obscurs.

Après l'obtention de ces données de base, il s'agit maintenant d'aller plus loin dans l'utilisation de ces élevages, et de s'attacher à des études plus complexes concernant l'alimentation, les rythmes d'activité et l'induction de la reproduction...

Elles confirment par ailleurs la différence entre les stratégies de reproduction de *Mastomys* et des Gerbillidés.

SUMMARY

The authors have studied the breeding of the four most important species of rodents from Bandia (Senegal, 14°35' N, 17°01' W): *Mastomys erythroleucus* (Temminck 1853), *Tatera gambiana* Thomas 1910, *Taterillus gracilis* (Thomas 1892) and *Taterillus pygargus* (Cuvier 1832). They give the main data about growth and breeding (weight of pregnancy, number of young, age of puberty). The weight growth of dry crystalline lens is given for the four species.

BIBLIOGRAPHIE

- BARON, J. C., B. HUBERT, P. LAMBIN et J. M. FINE, 1974. — Serological differentiation of two species of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal: *T. gracilis* Thomas 1892 and *T. pygargus* (Cuvier 1832). *Comp. Biochem. Physiol.*, 47 A : 441-446.
- DAPSON, R. W., et J. M. IRLAND, 1972. — An accurate method of determining age in small mammals. *J. Mamm.*, 53 : 100-106.
- HUBERT, B., F. ADAM et A. POULET, 1973. — Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, 37 : 76-87.
- HUBERT, B., et J. C. BARON, 1973. — Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood. Grps. Biochem. Genet.*, 4 : 51-54.
- HUBERT, B., 1975. — Ecologie des Populations de Rongeurs de Bandia. *Terre et Vie* (sous presse).
- MARTINET, L., 1966. — Détermination de l'âge chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, 30 : 425-430.
- MATTHEY, R., 1969. — Chromosomes de Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33 : 522-528.
- MATTHEY, R., et M. JOTTERAND, 1972. — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- MATTHEY, R. et F. PETTER, 1970. — Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de R. C. A. (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 34 : 585-597.
- PETTER, F., 1957. — Remarques sur la systématique des *Rattus* africains et description d'une forme nouvelle de l'Aïr. *Mammalia*, 31 : 125-131.
- PETTER, F., 1961. — Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques du Sahara Occidental à l'Iran Oriental. *Mammalia*, 25, n° spécial.
- PETTER, F., A. POULET, B. HUBERT et F. ADAM, 1972. — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal, *Taterillus pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *Taterillus gracilis* Thomas, 1892 (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 210-213.

I - 3 RELATIONS ENTRE LES RONGEURS ET LE MILIEU EDAPHIQUE.
CONSEQUENCES BIOGEOGRAPHIQUES

HUBERT, B., LEPRUN J.C. et POULET A., (1977)
Importance écologique des facteurs édaphiques dans
la répartition spatiale de quelques Rongeurs au
Sénégal, Mammalia, t. 41, n°1, 35-59

Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques Rongeurs au Sénégal

par

B. HUBERT, J.-C. LEPRUN et A. POULET

Les auteurs ont étudié les rapports entre le peuplement de rongeurs et les sols dans trois zones bioclimatiques du Sénégal. Ils montrent ainsi les relations qui existent entre les différentes qualités des sols présents et les populations des cinq espèces principales (*Mastomys erythroleucus*, Muridé ; *Tatera gambiana*, *Tatera guineae*, *Taterillus gracilis*, *Taterillus pygargus*, Gerbillidés). Ils constatent que les différences de répartition observées dans des localités précises sont déterminantes, à plus grande échelle, dans la distribution géographique. Les principales exigences de chaque espèce concernant les caractéristiques pédologiques sont exposées.

Les relations entre la répartition des populations des différentes espèces de Rongeurs et l'aménagement des divers types de sol ont, depuis longtemps, intéressé les écologistes. Une bonne connaissance de ces relations est nécessaire à la compréhension des phénomènes évolutifs qui ont mené à l'installation des peuplements actuels de Rongeurs, en fonction de leurs caractéristiques écologiques propres et de l'évolution des milieux. La mise en relation de la paléofaune de microvertébrés avec les paléosols d'un même site peut apporter d'importantes précisions sur la paléoclimatologie de la zone étudiée et aider ainsi à l'interprétation de phénomènes évolutifs plus généraux.

C'est d'autre part un élément important pour l'étude de la répartition spatiale d'espèces sympatriques de rongeurs, utilisant un même milieu. Si c'est une évidence pour les espèces fouisseuses, cela est vrai aussi pour celles qui ne creusent pas de terrier, aussi bien celles qui construisent des nids à la surface du sol, dans des buissons ou des hautes herbes, que celles qui vivent dans les arbres et les arbustes. Elles sont très intimement liées à la végétation dont la répartition n'est pas indépendante de celle des sols.

Plusieurs travaux sur ce sujet concernent des espèces et des milieux néarctiques (Hardy, 1945 ; Hall et Linsdale, 1929 ; Hall, 1941 et 1946 ; Ghiselin, 1970). Ces auteurs se sont en général limités à des observations concernant la texture et la profondeur des sols, en relation avec les possibilités de fouissement et de déplacement des espèces de Rongeurs présents. Hardy (1945) met en évidence, en particulier, des liaisons entre la couleur et la texture des sols avec des sous-espèces de Rongeurs caractérisées par la coloration du pelage.

La présente étude est basée sur les résultats issus de piégeages de plusieurs espèces de Rongeurs, et expose les relations entre la distribution de ces espèces et la répartition de différents types de sols, étudiés et analysés à partir de leurs

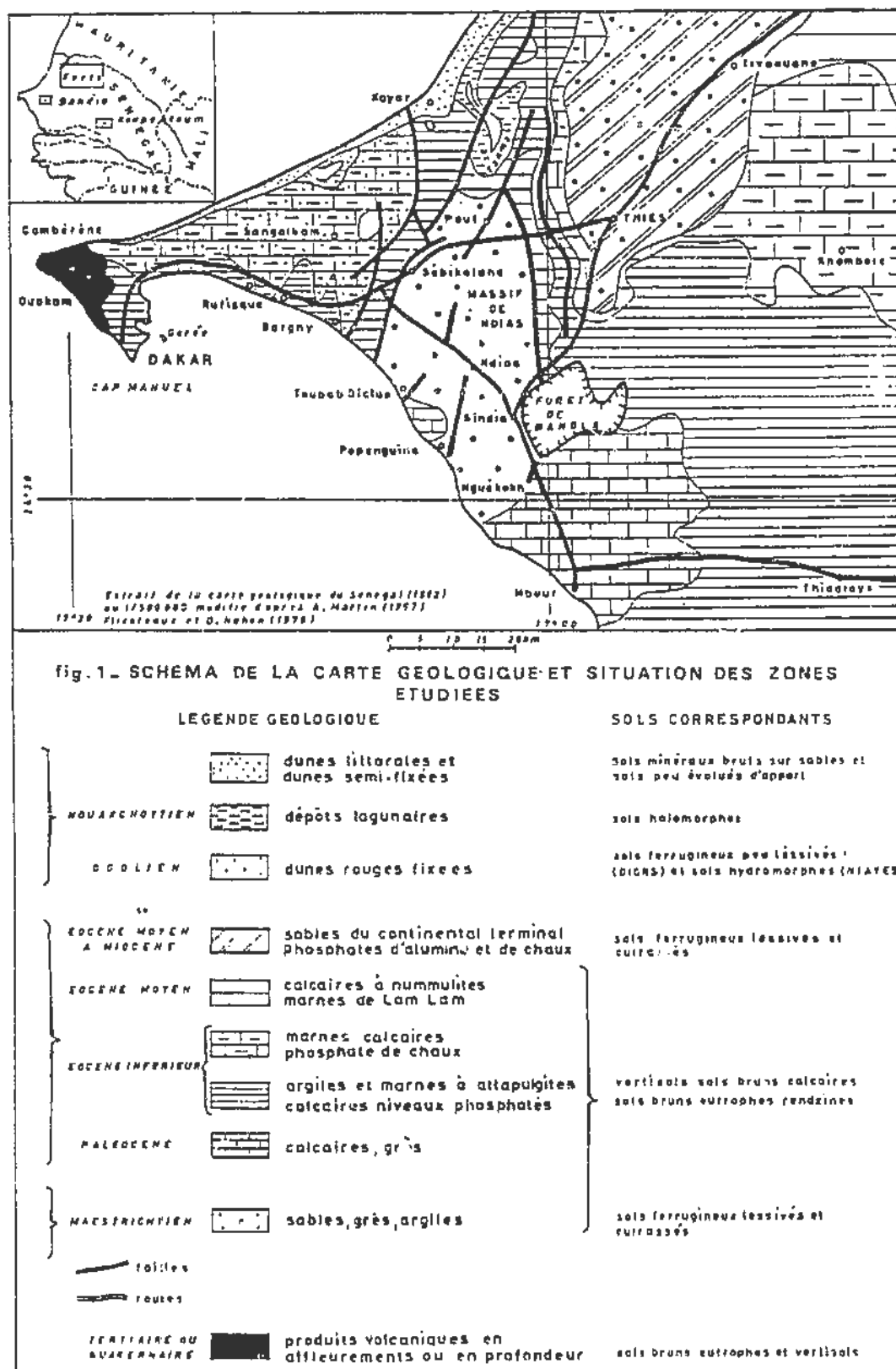


Fig. 1.

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

propriétés physiques et chimiques. Elle a été menée principalement dans la forêt de Bandia dans l'ouest du Sénégal (14°35'N, 17°01'O) dont les populations des Rongeurs ont fait l'objet d'une étude écologique générale (Hubert, 1977). Une comparaison est effectuée avec deux autres zones du Sénégal : la zone des « Terres Neuves » au sud de Koumpentoum au Sénégal oriental (13°50'N, 14°25'O) et la région du nord du Ferlo dans le Sénégal septentrional (16°N, 15°O).

Nous nous sommes arrêtés dans ce travail aux données concernant les cinq principales espèces présentes dans les milieux sahéliens et soudaniens du Sénégal : *Mastomys erythroleucus*, *Tatera gambiana*, *T. guineae*, *Taterillus gracilis* et *T. pygargus*.

A — A BANDIA

I - LE MILIEU

Bandia est située dans le nord de la zone soudanienne, mais en bordure occidentale, où l'influence des alizés se fait sentir en hiver du fait de la proximité de la mer et de la zone climatique sub-canarienne. Une longue saison sèche (d'octobre à juin) y est suivie d'une courte saison de pluies dite « hivernage » (de juillet à septembre).

1) GÉOLOGIE ET GÉOMORPHOLOGIE (fig. 1)

La zone étudiée est située sur deux formations géologiques principales : à l'est les calcaires zoogènes karstiques paléocènes, à l'ouest et au nord les grès du Maestrichtien. Des placages de sables éoliens quaternaires recouvrent localement ces formations ainsi que leurs altérations. La forêt classée de Bandia peut être considérée comme une plaine dominée à l'est par le rebord du plateau de Thiès constitué de latérites phosphatés formant cuesta, et à l'ouest par les premiers gradins du horst de N'Diass dont le soulèvement a affecté les grès du Maestrichtien. Le drainage se fait vers le sud-ouest par la Somone dont le régime est temporaire, et dont l'estuaire envahi par la mangrove est en réalité une « ria », pénétrée profondément par la mer. En fin de saison des pluies l'écoulement de la Somone laisse subsister un chapelet de mares, permettant à une galerie forestière à essences plus méridionales de se maintenir.

2) LES SOLS

La double origine des roches mères a une grande influence sur les sols rencontrés à Bandia qui sont ainsi de deux types principaux : d'une part les grès, les latérites et les colluvions sablo-argileuses présentant des sols minéraux bruts sur cuirasse et des sols ferrugineux tropicaux lessivés ; d'autre part, les calcaires, les marnes phosphatées, les argiles à attapulgite supportant des sols bruns calcaires, des vertisols et des sols bruns eutrophes.

Douze profils pédologiques ont été étudiés par l'un d'entre nous (J-C. L.) dans les endroits les plus intéressants (fig. 2). Une carte pédologique au 1/50 000^e

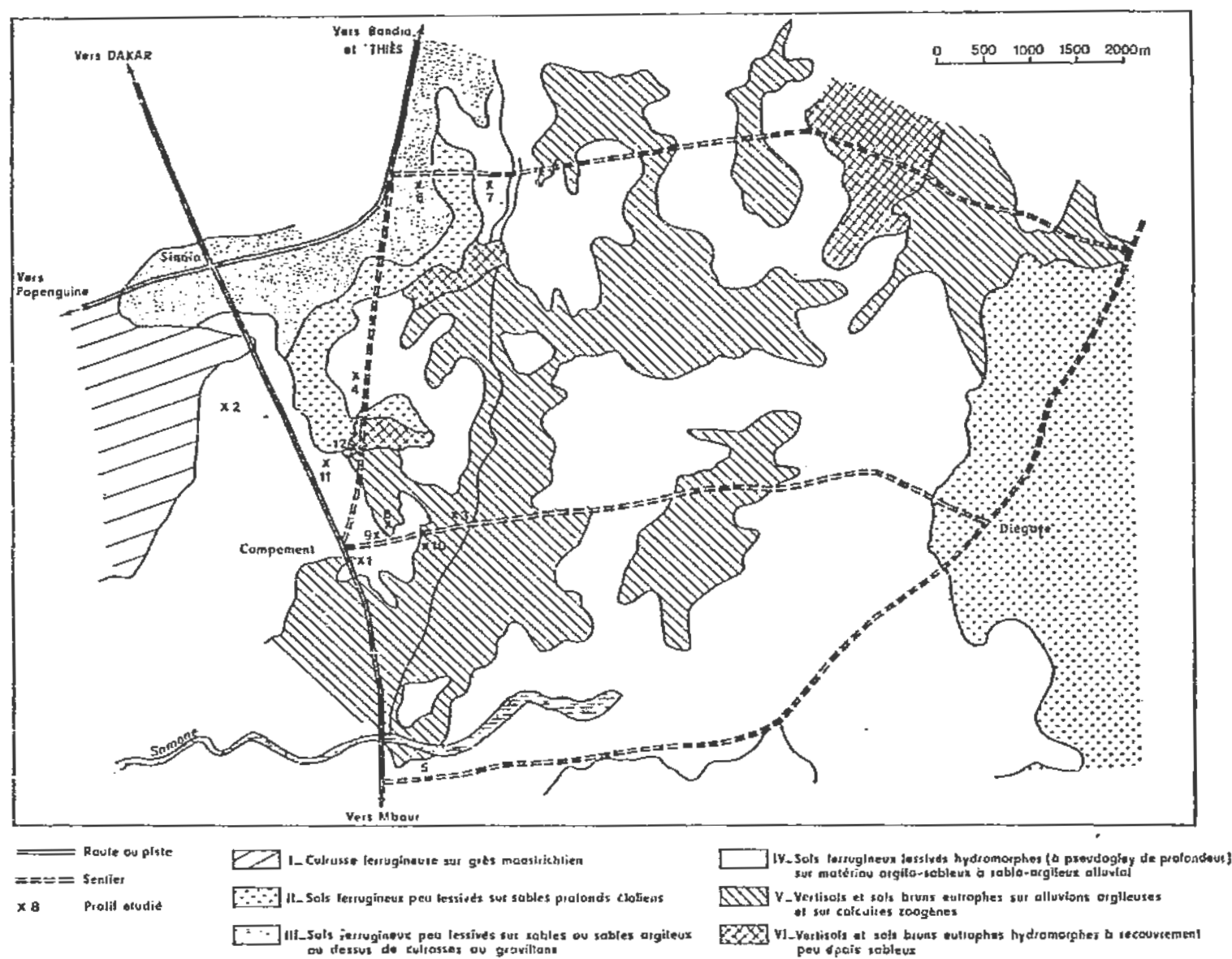


Fig. 2. — Les sols de Bandia (d'après J.-C. Leprun).

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

de cette zone a été dressée ensuite à partir de photos aériennes de l'Institut Géographique National. Nous avons pu ainsi distinguer 5 principaux types de sols, qui peuvent se ranger de la manière suivante dans la classification française employée par l'ORSTOM (G. Aubert, 1965) :

- Classe I — sols minéraux bruns d'origine non climatique d'érosion : lithosols sur cuirasse ferrugineuse ;
- Classe IV — vertisols topolithomorphes non grumosoliques modaux sur alluvions argileuses et altérations des calcaires ;
- Classe VI — sols bruns eutrophes tropicaux hydromorphes ou vertiques sur alluvions argileuses et altérations des calcaires ;
- Classe VIII — sols ferrugineux tropicaux peu lessivés sur sables ou sables argileux au-dessus de cuirasse ;
sols ferrugineux tropicaux lessivés hydromorphes sur matériau argilo-sableux à sablo-argileux alluvial.

En outre, plusieurs sols sont constitués d'une superposition de matériaux d'origines différentes, présentant des qualités physiques et chimiques très différentes. Ainsi, les sables argileux éoliens anciens ou les argiles alluviales, matériaux lourds, retenant l'eau, peu perméables et peu poreux, peuvent être recouverts par des sables éoliens récents, légers, poreux, perméables, à faible capacité de rétention pour l'eau.

3) LA VÉGÉTATION

Le peuplement végétal de la forêt de Bandia est de type sahélo-soudanien mais la végétation y est évidemment très liée à la qualité des sols ; nous distinguons donc plusieurs grands types d'associations végétales, plus ou moins bien représentées selon que la zone a été mise en culture ou non.

La plupart des arbres et arbustes ont des feuilles qui apparaissent pendant la saison des pluies et qui tombent plus ou moins tôt au cours de la saison sèche. La floraison a lieu en hivernage ou au début de la saison sèche, et est suivie par la fructification.

La strate herbacée est essentiellement liée à la saison des pluies. La floraison et l'épiaison des différentes espèces de graminées se succèdent tout au long de l'hivernage. La hauteur de la végétation est très variable selon la pluviométrie : 50 cm à 1 m selon les espèces en 1971, 10 à 30 cm en 1972.

De nombreuses espèces végétales sont relativement peu spécifiques d'un type de sol, d'autant plus que certaines espèces ligneuses à racines profondes peuvent profiter des différentes conditions offertes par des sols superposés. Certaines plantes sont néanmoins très liées à des conditions particulières et dans l'ensemble, chaque faciès est bien caractéristique d'une zone donnée. Nous verrons qu'il abrite un peuplement de Rongeurs lui aussi bien caractéristique.

Une description plus précise de la végétation étant exposée dans une autre publication (Hubert, 1977), nous nous contenterons de rappeler ici l'aspect des différents paysages végétaux.

Le type de la végétation sur cuirasse est la « savane-bois-armé », c'est-à-dire un peuplement très dense d'arbustes épineux, formant des massifs impénétrables, où les Mimosées sont dominantes, en particulier *Acacia ataxantha*.

Les sols ferrugineux peu lessivés sur matériaux sableux, très légers et faciles à travailler, sont très utilisés, pour les cultures après défrichement

MAMMALIA

(Mil et Arachide). C'est un milieu assez ouvert, surtout cultivé, où la végétation naturelle est limitée aux quelques friches, religieuses ou culturales. La strate ligneuse bien caractéristique n'est jamais très développée : *Acacia albida* (Mimosée), *Bauhinia reticulata* (Césalpiniée), *Guiera senegalensis*, *Combretum micranthum* (Combrétacées); la strate herbacée par contre est formée de nombreuses adventices : *Cenchrus biflorus*, *Aristida longiflora* (Graminées), *Centaurea senegalensis* (Composée), etc.

Les sols ferrugineux avec matériaux sablo-argileux et argilo-sableux sont aussi très souvent cultivés. Quand ils sont laissés en friche ou protégés par la « forêt classée », on reconnaît une strate ligneuse qui peut atteindre 3 ou 4 m de haut, où les Mimosées (*Acacia seyal*, *Acacia sieberiana*, *Dicrostachys glomerata*) dominent quelques Combrétacées ainsi que les petits arbustes buissonnants. La strate herbacée y est bien représentée par de nombreuses graminées.

Les vertisols et sols eutrophes, plus difficiles à cultiver, sont donc plus volontiers laissés en friche, ils constituent d'ailleurs l'essentiel de la « forêt classée ». Nous pouvons y rencontrer de grands arbres, répartis de façon assez peu dense : *Adansonia digitata* (Malvacée) et *Khaya senegalensis* (Césalpiniée) principalement. L'essentiel du peuplement est arbustif et comprend une strate ligneuse moyenne pouvant atteindre 3 à 4 m de haut, dominée par les Mimosées, une strate ligneuse basse : *Combretum micranthum* (Combrétacée), *Grewia bicolor* (Tiliacée), *Boscia senegalensis* (Capparidacée), *Feretia apodanthera* (Rubiaceae), *Grewia flavescens* (Tiliacée), et une strate herbacée plus ou moins bien développée : *Cassia tora* (Césalpiniée), *Brachieria hagempi*, *Chloris pilosa*, *Dactyloctenium gracilis*, *Digitaria sp.* (Graminées).

4) LA FAUNE DE MAMMIFÈRES

La faune de Mammifères de Bandia est caractéristique des zones sahélo-soudanaises ; elle est relativement riche pour la région ; la forêt classée constituant un refuge pour de nombreux carnivores et quelques ongulés (guibs, céphalophes, phacochères). Elle est suffisamment boisée pour y permettre la présence de *Galago senegalensis* (E. Geoffroy, 1796). Le peuplement de Rongeurs est largement plurispécifique et représentatif des zones moyennes du Sénégal : les principales familles de rongeurs de l'ouest africain y sont représentées, mais l'essentiel de la biomasse est constitué par les 5 espèces qui font l'objet de cette étude : *Mastomys erythroleucus*, *Tatera gambiana*, *T. guineae*, *Taterillus gracilis* et *T. pygargus*.

Il s'agit donc d'une espèce de Muridés et de quatre espèces de Gerbillidés, familles particulièrement caractéristiques de cette zone où elles sont très bien représentées. Chacune de ces espèces a fait l'objet d'une étude systématique à partir des données les plus récentes publiées par Ellermann (1940), Rouxvear (1969), Matthey (1969, 1970) et Petter (1972), éventuellement complétée par la cytotaxonomie. Les données concernant la reproduction de ces espèces en captivité ont fait l'objet d'une autre publication (Hubert et Adam, 1975).

a) *Mastomys erythroleucus*.

Les *Mastomys* de Bandia sont tous semblables et ont été rapportés à *Mastomys erythroleucus* Temminck 1853, espèce à $2N = 38$ chromosomes,

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

étudiée par Petter et Matthey (1960). Douze animaux étudiés en cytotauxonomie présentaient en effet 38 chromosomes et tous les caractères indiqués par Petter (1957) pour cette espèce.

b) *Tatera gambiana*.

D'après Rosevear (1969), il n'y aurait qu'une seule espèce de gros *Tatera* à queue relativement courte en Afrique de l'Ouest, *Tatera kempi*. Mais Matthey a trouvé, pour des *Tatera* envoyés de Dakar par Taufflieb, une formule chromosomique sensiblement différente de celle rencontrée chez les *Tatera* de Haute-Volta, rapportés à *Tatera kempi*. Petter (1970) a rapporté ces animaux à 52 chromosomes à *Tatera gambiana* Thomas 1910. La formule chromosomique des 8 animaux étudiés de Bandia est bien $2N = 52$.

c) *Tatera guineae*.

Les *Tatera* à longue queue de Bandia sont tous référables à *Tatera guineae* en accord avec Rosevear (1969) et les 6 spécimens étudiés présentent tous un caryotype de $2N = 50$ chromosomes, ce qui correspond à ce qui a été décrit pour cette espèce (Matthey et Petter, 1970).

d) Les *Taterillus*.

Selon Rosevear (1969), il n'y avait qu'une seule espèce de *Taterillus* au Sénégal : *Taterillus gracilis* Thomas 1892. Matthey a pourtant trouvé deux formules chromosomiques : l'une déjà connue de Haute-Volta (36/37 chromosomes) et l'autre identique à celles de deux animaux du nord du Sénégal (22/23 chromosomes). Selon Matthey et Jotterand (1972) il s'agit de deux espèces différentes, les formules présentant de trop grandes divergences. Une mise au point systématique récente de Petter *et al.* (1972) rapporte à *Taterillus gracilis* Thomas, 1892, l'espèce à $2N = 36/37$ chromosomes, et à *Taterillus pygargus* (Cuvier, 1832), l'espèce à $2N = 22/23$ chromosomes, décrite de Saint-Louis du Sénégal. Malheureusement, il est impossible de séparer ces deux espèces à partir de critères morphologiques.

Les analyses chromosomiques que nous avons pu mener à Dakar nous ont confirmé la présence de ces deux espèces à Bandia, sans aucun intermédiaire dans la nature. Par contre, il a été relativement facile d'obtenir en élevage des hybrides à $2N = 30$ chromosomes. Le caryotype de ces hybrides (eux-mêmes jusqu'à présent stériles) est formé d'éléments paternels et d'éléments maternels qu'il est impossible d'apparier.

En effectuant une électrophorèse du sérum sanguin de ces deux espèces sur gel d'amidon, ou sur acétate de cellulose, deux protéines sériques, une transferrine et une albumine, migrent différemment. Il devient alors facile, après prélèvement par ponction cardiaque de quelques dixièmes de ml de sang sur chaque rongeur, et étude de la migration des séroprotéines, d'obtenir la détermination de l'espèce. Les séroprotéines des hybrides migrent comme un mélange des séroprotéines des deux espèces (Hubert et Baron, 1973 ; Baron *et al.*, 1974). Tous les individus du genre *Taterillus* ont donc été déterminés, soit par leur caryotype ou celui de leurs descendants, soit à partir de la migration de leurs séroprotéines.

MAMMALIA

II — MÉTHODES ET TECHNIQUES

1) PIÉGEAGES

Les animaux ont été piégés à l'aide de pièges en grillage de type « Manu-irance » permettant la capture d'animaux vivants.

Les piégeages correspondent à des lignes de 100 pièges fonctionnant tous les mois dans différents milieux (de septembre 1971 à janvier 1973) et à deux grilles, utilisées en marquage-recaptures, en alternance un mois sur deux, dans la forêt et dans les zones cultivées (d'août 1972 à janvier 1973). 450 rongeurs, appartenant aux cinq espèces étudiées, ont été ainsi collectés. Les résultats bruts des piégeages sont présentés dans l'étude de dynamique des populations proprement dite (Hubert, 1977).

2) ÉTUDE DES SOLS

Tous les profils des fosses creusées ont fait l'objet d'une description morphologique indiquant la succession des horizons, leur épaisseur, couleur, texture (composition granulométrique), structure (mode d'assemblage des différentes fractions granulométriques), cohésion, porosité pour l'air, développement de l'enracinement et de l'activité biologique, qualité de la transition avec l'horizon sous-jacent.

Les profils de sols types et certains sols intéressants ont été prélevés et analysés. Le matériel de chaque horizon a donné lieu à différentes déterminations dont :

la granulométrie de la terre fine de 0 à 2 mm = fractions 1/4 argile (2 μ), limons fins (2 à 20 μ), limons grossiers (20 à 30 μ), sable fin (50 à 200 μ), sable grossier (0,2 à 2 mm) ; l'humidité (perte de poids à 105°) ; la matière organique totale ; le carbone, l'azote ; pH eau, pH KCl (1/2,5 en volume) ; les principaux cations échangeables (Ca, Mg, K, Na), la somme des cations, la capacité totale d'échange ; les principales mesures physiques : capacité de rétention pour l'eau à pF 3 et 4,2, perméabilité pour l'eau, porosité pour l'air, densité apparente...

III — RÉSULTATS

1) LES SOLS

a) Descriptions morphologiques et classification.

Afin d'alléger le texte nous réduirons les descriptions, souvent fastidieuses pour les non-initiés, en donnant seulement la texture (composition granulométrique), la structure (mode d'assemblage des fractions granulométriques), la cohésion d'ensemble de l'horizon et l'activité biologique de cinq sols choisis pour leur représentativité.

PROFIL SIN 1 : sol ferrugineux tropical lessivé à pseudo-gley de profondeur :

- 0-15 cm : gris clair, sableux, massif à cohésion moyenne, activité biologique faible
- 15-44 cm : jaune, sablo-argileux, massif à tendance polyédrique, cohésion moyenne à forte, activité biologique très forte (iules, termites...), transition brutale ;
- 44-95 cm : brun rouge, plus argileux, structure polyédrique, cohésion forte, activité biologique plus faible ;
- 95-185 cm : gris brun bariolé de rouge et jaune, argilo-sableux, structure prismatique à cohésion très forte.

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

La texture sableuse de l'horizon de surface distingue nettement ce sol des suivants plus argileux, la cohésion passant alors de faible ou moyenne à moyenne ou forte. Ces observations et la connaissance du contexte géologique local militent en faveur de la superposition de deux matériaux d'origine différente, les sables supérieurs étant probablement éoliens.

PROFIL SIN 3 : vertisol topomorphe grumosolique :

- 0-15 cm : gris sombre, argilo-sableux, structure polyédrique à cubique bien développée, cohésion faible, activité biologique moyenne ;
- 15-50 cm : gris moyen, plus argileux, structure prismatique à débit en plaquettes, cohésion faible, résistance à l'écrasement extrême ;
- 50-90 cm : gris brun à mouchetures rouille, argileux, structure prismatique passant à massive, cohésion forte, compact ;
- 90-125 cm : gris et ocre rouille, argileux, structure massive, cohésion forte ;
- 125 cm : cuirasse ferrugineuse très dure, en place.

Ce profil a toutes les caractéristiques d'un vertisol topomorphe grumosolique à caractères vertiques moyennement accentués sur matériau argileux alluvial. Ce matériau repose sur une cuirasse ferrugineuse fossile. La structure prismatique à débit oblique produisant des faces lissées indique que l'argile est à forte dominance d'argiles gonflantes. La cohésion extrême et la très faible macroporosité en font un sol lourd, compact et asphyxiant.

PROFIL SIN 6 : sol ferrugineux tropical peu lessivé :

- 0-20 cm : rouge grisé, sableux à structure massive et cohésion faible, activité biologique fine moyennement développée ;
- 20-60 cm : rouge, sablo-argileux, structure massive à tendance polyédrique, cohésion moyenne à faible, activité biologique fine forte ;
- 60-80 cm : rouge, gravillonnaire et sablo-argileux, structure grumeleuse, cohésion faible, activité biologique forte ;
- 80-145 cm : blocs de cuirasse ferrugineuse démantelée et gravillons.

Les 80 premiers centimètres orientent ce sol vers les sols ferrugineux tropicaux peu lessivés, peu différenciés, jeunes, sur matériau sableux d'origine éolienne vraisemblable, au-dessus de cuirasse ferrugineuse. La texture sableuse, la faible cohésion, les structures massives et la forte porosité indiquent un substrat meuble, aéré, facile à creuser mais corrélativement de faible tenue.

PROFIL SIN 8 : sol brun eutrophe tropical hydromorphe à tendance vertique en profondeur sur matériau sablo-argileux à argilo-sableux, alluvial :

- 0-32 cm : brun grisé, sablo-argileux à structure prismatique large assez bien développée, cohésion moyenne, activité biologique assez forte (lules, termites...) ;
- 32-70 cm : bariolé beige, brun et gris, plus argileux, même structure, cohésion plus forte, même activité biologique ;
- 70-170 cm : bariolé, plus clair, argileux, à structure prismatique large à faces obliques lissées, cohésion très forte, activité biologique nulle.

A la structure fine ou moyenne de l'horizon médian, fait suite une structure large à faces lissées en profondeur. La cohésion devient alors excessive et la nature gonflante de l'argile suggère un milieu confiné engorgé en raison des pluies.

PROFIL SIN 12 : sol polyphasé ferrugineux tropical sur sol brun eutrophe hydromorphe :

- 0-12 cm : gris moyen à brun, sablo-argileux, structure massive, cohésion moyenne à forte, activité biologique moyenne ;
- 12-30 cm : brun-jaune, sablo-argileux, structure massive, cohésion forte, activité biologique plus développée, transition tranchée ;

MAMMALIA

30-75 cm : même couleur plus foncée, plus argileux, structure prismatique, cohésion forte, activité biologique faible ;
 75-170 cm : bariolé beige, jaune, rouge, argilo-sableux, structure prismatique à cohésion moyenne, même activité biologique.

La succession et les caractères des horizons orientent le diagnostic de classification vers un sol polyphasé, ferrugineux tropical en haut (les deux premiers horizons), brun eutrophe hydromorphe sous 75 cm, le troisième horizon faisant passage entre les deux sols constitués de deux matériaux à pôle sableux (éolien ?) en haut, argileux (alluvial ?) en profondeur.

b) Les résultats analytiques.

Les analyses des horizons les plus caractéristiques des sols précédents sont consignées dans le tableau I.

TABLEAU I. — Résultats analytiques de quelques horizons des sols de Bandia.

PROFIL N°	SIN 1				SIN 3			SIN 6		SIN 12			
Profondeur en cm	0-15	15-44	44-95	95-185	0-15	15-50	50-125	125-200	20-60	60-120	120-300	300-750	750-1700
Refus %	0	0	0	0	0	0	0	8.67					
GRANULOMETRIE en %													
Humidité	0.81	1.27	1.53	2.76	5.04	4.88	2.00	0.68	1.13	1.18	1.57	1.86	2.51
Argue	8.64	14.22	16.51	21.34	36.32	42.18	19.30	8.88	17.27	11.68	18.76	20.32	26.16
Limon fin	3.30	3.81	3.30	5.84	11.94	10.41	4.08	2.54	3.58	4.06	3.30	3.30	4.63
Limon grossier	8.95	7.54	8.25	8.39	5.53	6.33	4.92	10.08	5.28	12.65	12.62	11.49	10.78
Sable fin	51.25	45.99	45.16	38.51	25.06	24.31	35.67	52.64	50.37	45.81	44.23	43.99	36.34
Sable grossier	28.79	27.03	25.08	23.86	13.41	11.28	24.80	25.44	22.68	20.45	20.21	18.73	17.91
Matière organique %	0.92	0.58			4.78	2.95		0.74		1.12			
Total	100.35	100.42	100.84	100.21	102.09	101.41	100.65	99.98	100.50	98.16	98.69	99.60	98.53
MATIÈRE ORGANIQUE en %													
Carbone	5.36	3.24			27.74	11.87		4.75		8.49			
Azote	0.42	0.37			2.44	0.83		0.42		0.53			
C/N	12.8	8.8			11.4	14.3		10.2		11.0			
Phosphore total %													
ACIDITE													
pH eau 12.5	5.80	5.10	5.30	5.80	7.1	7.3	7.3	5.9	5.9	6.3	6.1	6.2	5.1
pH KCl	5.20	5.10	4.60	4.50	6.3	6.2	6.1	5.0	4.7	5.1	4.9	4.8	4.8
CATIONS ECHANGEABLES en meq %													
Calcium Ca ++	3.20	4.14	4.48	6.18	27.68	23.40	8.30	1.98	1.65	5.24	5.18	5.66	7.60
Magnesium Mg ++	0.54	0.60	0.86	0.90	2.92	2.46	1.00	0.12	0.34	0.26	1.06	0.86	0.90
Potassium K +	0.10	0.07	0.05	0.05	0.20	0.16	0.06	0.20	0.23	0.06	0.04	0.04	0.04
Sodium Na +	0.07	0.07	0.21	0.12	0.14	0.08	0.05	0.03	0.04	0.07	0.07	0.05	0.12
S	3.91	4.68	5.60	7.25	30.94	26.12	9.41	2.33	2.29	5.70	6.35	6.63	8.66
Capacité d'échange T	4.76	5.13	6.79	8.59	28.86	22.77	7.75	2.85	3.41	6.45	6.30	6.36	8.08
ST	82.1	79.5	82.5	84.5	> 100	> 100	> 100	81.9	87.2	88.9	> 100	> 100	> 100
MESURES PHYSIQUES													
pF = 3	4.33	6.81	8.05	11.13	20.03	19.37	9.70	4.39	7.79	6.34	7.66	9.40	13.09
pF = 4.2	2.77	4.18	5.10	7.04	15.43	14.11	6.47	3.13	5.29	4.07	4.95	6.13	8.65
Perméabilité K cm/h	2.80	2.04	2.46	2.31	5.78	5.86	2.98	4.36	4.00	2.00	3.18	3.79	2.68
Porosité %	22.18	25.59	20.54	18.15	23.06	18.69	17.34	20.63	27.21	25.48	28.47	21.86	19.25
Densité apparente	1.95	1.85	1.96	2.02	1.92	2.01	1.92	1.98	1.62	1.62	1.94	1.95	2.01

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

2) LES RONGEURS

Dans la forêt proprement dite les piégeages permettent de capturer par ordre d'importance décroissante, avec toutefois certaines variations locales : *Mastomys erythroleucus*, *Taterillus gracilis*, *Tatera guineae* et *Lemniscomys barbarus*.

Dans les zones cultivées (champs et jachères) à ces mêmes espèces s'ajoutent *Taterillus pygargus* et *Tatera gambiana*. L'importance relative des populations de ces différentes espèces est variable selon le développement de la végétation, la mise ou non en culture et bien sûr, les sols.

En particulier, les zones où ont été étudiés les profils pédologiques sont occupées de la façon suivante :

SIN 1 : *Taterillus gracilis* et *Mastomys erythroleucus* ;

SIN 3 : quelques *Lemniscomys barbarus* ;

SIN 6 : *Taterillus pygargus*, *T. gracilis* et *Tatera gambiana* ;

SIN 8 : *Mastomys erythroleucus* ;

SIN 12 : *Taterillus gracilis*, *Tatera guineae* et *Mastomys erythroleucus*.

Le tableau II présente les résultats obtenus à partir des lignes de piégeages.

TABLEAU II. — Taux de capture des cinq principales espèces de rongeurs de Bandia rapportés à 100 m de ligne.

Ces calculs ont été effectués à partir des lignes de piégeage posées de septembre 1971 à janvier 1973 et représentant 117 éléments de 100 m. Les différents types de sols sont signalés par un chiffre qui correspond à la légende de la fig. 2. La représentation de ces divers sols n'étant pas comparable, une étude statistique serait sans signification.

Type de sol	Echantillonnage	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Tatera gambiana</i>	<i>Tatera guineae</i>	<i>Taterillus pygargus</i>	<i>Taterillus gracilis</i>
I	8	0,25	0,25	0	4,38	0
II	12	0,75	0,33	0	2,56	1,25
III	4	1,5	0,5	0,5	1,25	2,5
IV	68	1,26	0,18	0,29	0,18	0,68
V	22	2,14	0,09	0,36	0	0,18
VI	3	2,0	0	0,67	0	0

Mastomys erythroleucus occupe tous les sols de Bandia sauf les cuirasses, les sols ferrugineux sur sables profonds et les vertisols. Il se trouve sur les sols lourds, plus ou moins argileux en profondeur et conservant bien l'humidité : sols ferrugineux lessivés hydromorphes et sols bruns eutrophes. Ce Rongeur a

MAMMALIA

un terrier très simple qui peut descendre assez profondément (50 à 80 cm) sans sortie annexe (fig. 3), mais il se contente parfois de fentes dans le sol ou de trous dans les termitières.

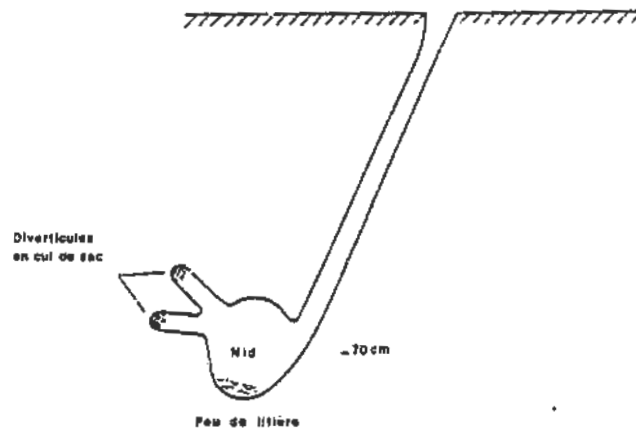


Fig. 3. — Terrier de *Mastomys erythroleucus*, observé sur un sol brun eutrophe, en forêt de Bandia.

Tatera gambiana creuse un terrier assez profond et compliqué, constitué de plusieurs niveaux (fig. 4). Il semble rechercher les sols plutôt légers ferrugineux peu lessivés ou lessivés mais il est très lié au couvert végétal et recherche toujours un couvert arbustif relativement dense. Cette espèce ne se capture en effet que dans les friches. Peut-être sa taille l'oblige-t-elle à se méfier plus que les autres des prédateurs aériens. Sa recherche du couvert végétal ne l'entraîne néanmoins pas jusqu'à habiter dans des sols argileux trop lourds bruns ou vertiques puisqu'on ne le rencontre jamais dans la « forêt ».

Ces animaux possèdent plusieurs terriers sur leur domaine vital (jusqu'à 10 d'importance inégale), mais ils connaissent aussi les refuges que leur offrent les terriers d'autres espèces.

Tatera guineae creuse un terrier assez compliqué mais relativement peu profond ; l'entrée est cachée par le déblai (fig. 5) ; on ne les rencontre pratiquement que sur les sols ferrugineux lessivés hydromorphes et bruns eutrophes, quand ils sont recouverts par une strate arbustive relativement dense ; c'est le cas de la forêt et de certaines friches. Ces sols sont assez lourds et donc

Fig. 4. — Terrier de *Tatera gambiana*, sur sol ferrugineux peu lessivé, dans une friche proche du village de Sindia. A, B, C : ouvertures du terrier. D, E, F, G : sorties de secours ouvertes jusqu'à quelques cm de la surface.

Fig. 5. — Terrier de *Tatera guineae*, observé sur un sol ferrugineux lessivé, en forêt de Bandia.

Fig. 6. — Terrier de *Taterillus pygargus*, observé sur un sol ferrugineux peu lessivé, dans un champ proche de Sindia. A, B : ouvertures du terrier. C, D, E, F, G : sorties de secours.

Fig. 7. — Terrier de *Taterillus gracilis*, observé, en forêt de Bandia. A : une seule ouverture. B, C : deux sorties de secours.

N.B. : Les figures 4, 5 et 6 sont à la même échelle.

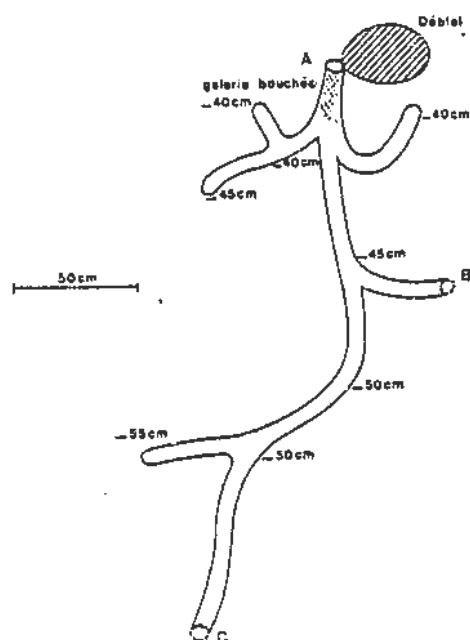


Fig. 7.

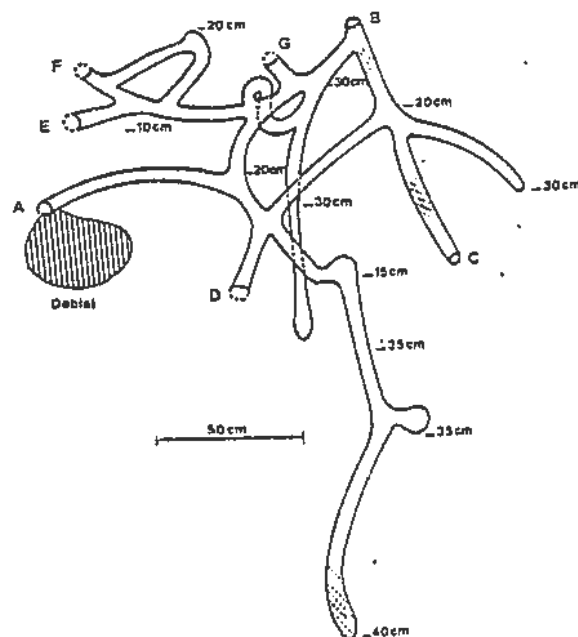


Fig. 4.

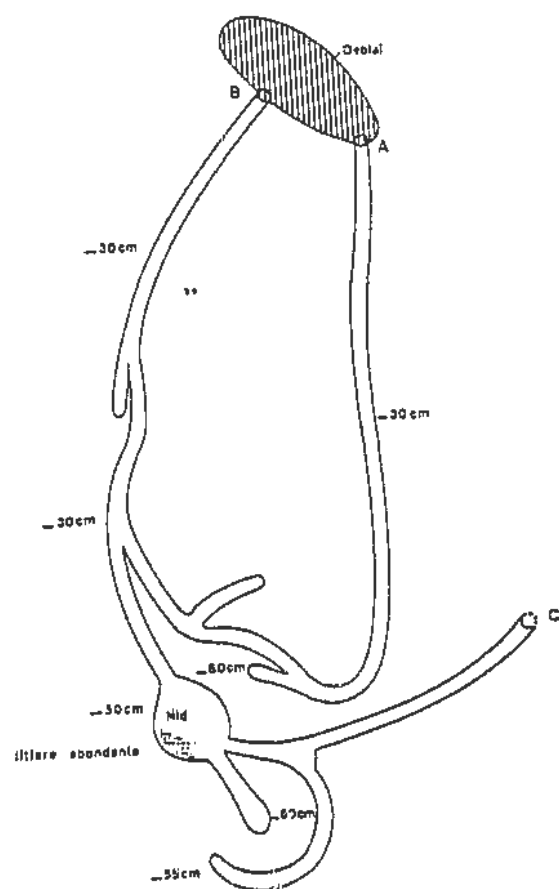


Fig. 5.

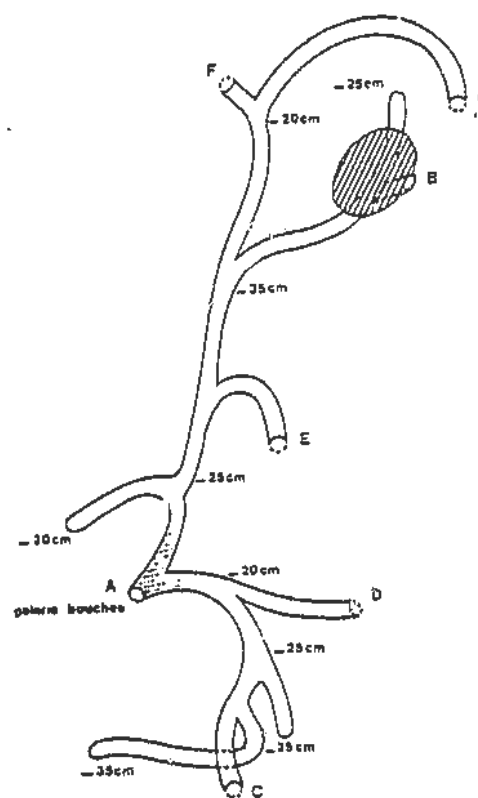


Fig. 6.

MAMMALIA

relativement difficiles à creuser, mais cela ne rebute pas *T. guineae* qui, au Sénégal oriental, dans la région de Kédougou, creuse ses galeries dans les plateaux gravillonnaires latéritiques.

Le terrier de *Taterillus pygargus* est relativement simple et peu profond (fig. 6). A Bandia, cette espèce semble être limitée aux sols ferrugineux peu lessivés sur sables, parfois aux sols ferrugineux lessivés si ces derniers comportent en surface un horizon plus sableux qu'argileux ; *Taterillus pygargus* semble partager assez volontiers le terrain avec *Tatera gambiana*. On le rencontre dans les champs et dans les friches, jamais dans la « forêt », à l'opposé de *Taterillus gracilis* qui l'habite volontiers. *Taterillus pygargus* est l'espèce dominante dans le nord du Sénégal, en particulier dans le Ferlo sablonneux (Poulet, 1972).

T. gracilis occupe tous les sols ferrugineux peu lessivés ou lessivés hydromorphes et les sols bruns. Il voisine volontiers avec *Tatera guineae*, qui occupe souvent les mêmes sols mais plus en profondeur. Son terrier ne semble pas très différent de celui de *Taterillus pygargus* ; il est aussi de schéma assez simple, mais un peu plus profond (fig. 7).

IV — INTERPRÉTATION — DISCUSSION

Le tableau III présente les résultats en fonction de différentes espèces de Rongeurs. Il permet de distinguer deux groupes d'espèces :

- des espèces qui semblent plus attirées par les sols sableux : *Taterillus pygargus*, *T. gracilis* et *Tatera gambiana* ;
- des espèces occupant les sols plus argileux : *Mastomys erythroleucus*, *Tatera guineae*.

1) LES ESPÈCES « PSAMMOPHILES »

Granulométrie et caractères physicochimiques des sols occupés.

Si les teneurs en sables des sols occupés par ces trois espèces sont très voisines, il n'en est pas de même pour la fraction argileuse qui montre un gradient depuis *Taterillus gracilis*, vers *Tatera gambiana* et enfin *Taterillus pygargus* pour qui les teneurs sont les plus faibles. Ce gradient se retrouve à propos de la teneur en eau, de la porosité et de la perméabilité. *T. pygargus* occupe les sables éoliens récents, meubles, bouillants, peu structurés, aérés, stockant peu d'eau, contenant peu d'argiles et à pH neutre. *T. gambiana* se trouve sur des sables peu argileux, moyennement cohésifs à pH neutre. *T. gracilis* occupe aussi des zones sableuses, mais plus argileuses, contenant plus d'eau ; elles sont moins perméables, moins poreuses, à pH neutre.

Caractéristiques du terrier.

Ces trois espèces ont des terriers comparables. Le plus complexe est celui de *Taterillus pygargus* qui comporte plusieurs sorties et de multiples ramifications. La profondeur maximale est de 35 cm, avec une moyenne de 25 cm : la cohésion de ces sols est plus forte vers le haut, et ils deviennent de plus en plus meubles seulement en profondeur. Le terrier de *T. gambiana* est un peu plus profond (maximum : 40 cm, moyenne : 30 cm), comporte quelques rami-

TABLEAU III. — Moyennes (m) et écarts-types (σ) de quelques caractéristiques physiques et chimiques des sols, mises en relation avec les rongeurs qui les habitent.

	BANDIA (Leprun)					TERRES NEUVES (Mercky)		FERLO (Boulet-Leprun)	
	Taterillus pygargus	Tatera gambiana	Taterillus gracilis	Tatera guineae	Mastomys erythroleucus	T. gracilis (1) T. gambiana M. erythroleucus	T. guineae (2) M. erythroleucus	(3) T. pygargus	(4) T. pygargus T. gracilis
% Argiles	m 13,4 σ 1,78	m 9,98 σ 3,21	m 12,4 σ 2,35	m 20,4 σ 2,45	m 23,2 σ 4,3	19,76	31,0	6,43 3,17	11,91 4,6
% sables totaux	m 58,6 σ 5,95	m 67,5 σ 5,5	m 69,6 σ 5,8	m 61,7 σ 4,4	m 58,1 σ 8,6	68,44	59,8	87,10 2,20	76,7 4,1
eau pF ₃ pF _{4,2}	m 2,37 σ 0,2	m 1,85 σ 0,48	m 2,13 σ 0,41	m 3,70 σ 0,15	m 4,02 σ 0,57	2,23	3,66	0,66 0,25	2,25 0,65
Perméa- bilité	m 2,43 σ 0,10	m 4,08 σ 0,09	m 3,53 σ 0,85	m 2,67 σ 0,51	m 2,48 σ 0,71	2,52	2,27	—	—
Porosité	m 24,87 σ 4,14	m 25,8 σ 1,45	m 25,43 σ 0,90	m 20,78 σ 1,69	m 19,07 σ 1,53	23,87	22,64	22,5 1,89	17,04 1,65
pH	m 5,78 σ 0,52	m 6,47 σ 0,49	m 6,57 σ 0,32	m 6,55 σ 1,15	m 5,82 σ 0,29	5,64	5,1	6,29 0,49	6,23 1,3
densité apparente	m 1,87 σ 0,05	m 1,87 σ 0,07	m 1,85 σ 0,03	m 1,97 σ 0,05	m 2,01 σ 0,05	—	—	—	—

(1) Sols sablo-argileux colluvio-alluviaux

(2) Sols sablo-argileux

(3) Dunes

(4) Mares

MAMMALIA

fications, il est de manière générale mieux structuré, constitué d'argiles mieux agrégées. *T. gracilis* construit un terrier relativement plus vertical, plus profond (55 cm), comportant relativement moins de ramifications.

Environnement végétal.

T. pygargus semble pouvoir se passer de couvert arbustif : les sols sableux qu'il occupe ne supportent parfois qu'un couvert graminéen. *T. gambiana*, par contre, recherche un couvert plus dense, que les sols plus argileux lui procurent, grâce à une multiplicité des strates de végétation. *T. gracilis* semble être plus indifférent à ces problèmes de couvert végétal.

2) LES ESPÈCES DES SOLS ARGILEUX

Granulométrie et caractères physicochimiques des sols occupés.

Mastomys erythroleucus et *Tatera guineae* occupent des sols dont la teneur en argile est supérieure à 20%, la teneur en eau supérieure à 3,70 (PF 3-4,2), la perméabilité inférieure à 2,7 et la porosité inférieure à 20,7. Toutefois *Mastomys erythroleucus* est plus capable d'occuper les sols aux caractéristiques extrêmes que *Tatera guineae* : des sols plus argileux (comprenant moins de sables totaux), contenant plus d'eau, moins perméables, moins poreux et à pH acide (neutre pour *T. guineae*). Ce sont des sols plus lourds (densité apparente supérieure à 2). Ces deux espèces sont souvent réunies sur des sols identiques, qu'elles peuvent parfois occuper en profondeur s'ils sont soumis à un recouvrement sableux.

Caractéristiques des terriers.

Le terrier de *T. guineae* est moyennement profond (maximum : 60 cm, moyenne : 50 cm) ; il est constitué de plusieurs galeries courbes. Par contre, le terrier de *M. erythroleucus* est extrêmement simple et peut se limiter à une simple galerie verticale terminée en cul de sac par le nid, assez profond (70 cm) ; cette espèce est aussi capable d'habiter les fentes et les galeries de termitière, se passant alors de terriers propres.

Environnement végétal.

T. guineae semble lié à la présence d'un couvert arbustif dense, ce qui n'est pas le cas de *M. erythroleucus* dont les jeunes, au moins, colonisent des zones sans végétation.

3) RÉPARTITION SPATIALE

Dans des milieux simples.

Sur un sol sableux, sans couvert végétal on trouvera *T. pygargus*, avec couvert végétal *T. pygargus* et *T. gambiana*. *T. gracilis* se rencontrera seul sur

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

des sols sablo-argileux à faible couvert, avec *T. gambiana* sur les mêmes sols si des arbustes sont présents.

Sur des sols argilo-sableux on capturera surtout *Mastomys erythroleucus*, seul ou en association avec *T. guineae* s'il y a un couvert végétal relativement dense. Il sera le seul occupant des zones très argileuses (avec *Lemniscomys barbarus* qui ne creuse pas de terrier et se contente d'un nid d'herbes coupées au sol, dans la paille ou les buissons).

Dans des milieux composés.

C'est le cas de certains sols polyphasés, où on peut reconnaître deux pôles à granulométrie très différente et sans continuité (le plus souvent il s'agit d'un recouvrement sableux éolien sur un niveau argileux plus lourd). On observera :

— soit une superposition des nids, avec en surface *T. gracilis* et *T. gambiana*, et en profondeur *M. erythroleucus* et *T. guineae*, c'est le cas de SIN 1 et SIN 12 ;

— soit une utilisation de la surface seulement si le niveau profond est trop hostile : c'est le cas de SIN 8, les zones où affleure le niveau de profondeur, sans recouvrement, ne sont pas habitées par les rongeurs.

B — AU FERLO

I — LE MILIEU

La zone septentrionale du Sénégal, sous climat sahélien, est surtout caractérisée par son aridité ; le paysage est constitué de dunes mortes recouvertes par une végétation de type sahélien et séparées par des bas-fonds occupés par des mares temporaires, et où la végétation arbustive se densifie (Bille *et al.*, 1972).

Sécheresse et sols sableux expliquent qu'on ne trouve en permanence que des espèces psammophiles de zones semi-arides : essentiellement des *Taterillus*.

Taterillus pygargus est, au Ferlo, largement dominant. On trouve aussi *Taterillus gracilis*, mais toujours en très faible proportion par rapport à *T. pygargus*. Sur 25 analyses chromosomiques effectuées par Matthey et Jotterand, 1972, sur des *Taterillus* provenant du Ferlo, 3 individus seulement étaient référencés à la formule $2N = 36-37$ de *T. gracilis*. Cette espèce apparaissait rare au Ferlo, mais la raison en restait inconnue.

L'étude craniométrique par analyse factorielle des correspondances sur 14 mensurations (Bellier 1973) d'un groupe de 65 *Taterillus* de Fete-Ole n'isolait qu'un seul individu de l'ensemble ; le même travail basé sur des individus identifiés au préalable, rend aisée la séparation des deux espèces, à condition que l'échantillon soit homogène dans le temps et l'espace (même localisation et même époque de capture). La conclusion de cette tentative était là encore une nette prédominance de *T. pygargus* sur *T. gracilis*. Mais ce résultat doit être associé à la période climatique (contexte de sécheresse 1968-1973), à la saison (mi-saison sèche) et au milieu (quadrat de référence PBI de Fete-Ole).

MAMMALIA

La mise au point de la séparation par migration électrophorétique de certaines séroprotéines (Hubert et Baron, 1973) rend l'identification plus facile et plus rapide sur des échantillons d'effectifs importants. De nouvelles tentatives basées sur cette technique, et bénéficiant de l'augmentation spectaculaire des densités de rongeurs en 1974-1975, ont permis de mieux comprendre la répartition des *Taterillus* au Ferlo.

II — RÉSULTATS

1) LES SOLS

Sur les sommets de dunes nous avons affaire à des sols ferrugineux tropicaux peu à pas lessivés dont l'horizon (B) est de couleur.

PROFIL type, reconstitué :

- 0-13 cm : beige, encroûté, sableux, structure massive, cohésion faible ;
- 13-30 cm : jaune clair, texture et structure sans changement, cohésion plus faible ;
- 30-75 cm : brun rouge, mêmes caractères ;
- 75-125 cm : jaune, sableux plus grossier, même structure, cohésion plus faible.

Ces sols ferrugineux de haut de dunes possèdent des taux d'éléments fins (argile + limons) très faibles de l'ordre de 10 — 13%, des teneurs en matière organique, en bases échangeables et en eau, faibles (respectivement, en moyenne, 5‰, 2 meq, et 3,0 à pF 3).

Dans les interdunes se développent soit un sol ferrugineux peu lessivé à pseudo-gley de profondeur (hydromorphe), soit un sol hydromorphe à pseudo-gley, le premier l'emportant nettement sur le second du point de vue de la surface occupée.

PROFIL type, reconstitué :

- 0-20 cm : stries grises sur fond beige, sableux fin, structure massive, moyennement cohésif ;
- 20-40 cm : brun grisé, sablo-argileux, structure massive, cohésion un peu plus forte ;
- 40-85 cm : brun ocre, plus argileux, cohésion forte ;
- 85-200 cm : bariolé brun, gris, jaune, argilo-sableux, structure massive, cohésion faible.

Toutes les valeurs indiquées ci-dessus s'accroissent vers le bas de pente pour atteindre 40% d'éléments fins, 20% de matière organique, 10 meq, et 6,0 à pF 3.

2) LES RONGEURS

Les données concernant la dynamique de population et la répartition spatiale des populations des Rongeurs du Ferlo ont été étudiées par Poulet (1972).

Les résultats montrent clairement, comme à Bandia, une ségrégation des deux espèces par les micro-biotopes : *T. pygargus* occupe seule les zones purement dunaires, et vit en sympatrie avec *T. gracilis* au niveau des bas-fonds. Par exemple, sur 15 individus pris en « dune », 15 sont des *T. pygargus* et sur 10 individus pris en « mare », 6 sont des *pygargus* et 4 des *gracilis* ;

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

ceci, en mi-saison sèche, au moment du maximum de densité et en période d'abondance des rongeurs. Si on considère que les mares et leur ceinture immédiate ne représentent qu'environ 12% des surfaces étudiées, on voit pourquoi *T. gracilis* est toujours très minoritaire au Ferlo.

Il en est de même dans le Delta du Sénégal, où *T. pygargus* est seul représenté sur des dunes, mais vit côte-à-côte avec *T. gracilis* à la limite dunes-milieux deltaïques hydromorphes. Cette situation explique que là encore, *T. pygargus* est beaucoup plus répandu que *T. gracilis*, les zones utilisables par cette dernière espèce étant restreintes et habitables concurremment par *T. pygargus*.

Les terriers de *T. pygargus* ne sont creusés, au Ferlo, que pendant une courte période, de la fin de la saison des pluies au début de la saison sèche, lorsque le sol, humide en surface, est meuble (Poulet, 1972) ; plus tard, la surface devient si dure que les *Taterillus* se révèlent incapables d'amorcer une galerie (a.g. 8).

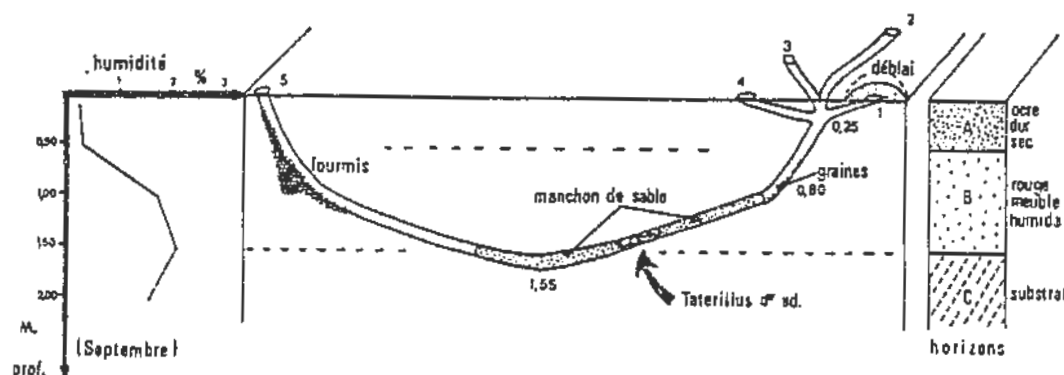


Fig. 8. — Terrier de *Taterillus pygargus* : coupe verticale, profil hydrique et pédologique en sommet de dune, au Ferlo.

Il y a donc dès le début de la saison sèche une limite potentielle à l'accroissement des densités ; à Fete-Ole, pour l'année 1975-1976, cette limite était de l'ordre de 80 terriers par hectare, et donc, en raison du comportement individualiste des *Taterillus*, 80 rongeurs par hectare. Ce niveau peut être plus élevé ailleurs, en fonction de l'importance de la population au moment du creusement des nouveaux terriers et des caractéristiques de la saison des pluies (durée, ampleur, action mécanique sur les sols...). *T. pygargus* s'établit sur le sommet des dunes, sur les pentes, et dans une moindre mesure vers les bas de pente non engorgés.

La répartition des individus en fonction de la topographie montre que la majeure partie est cantonnée, en début de saison sèche, sur le faciès « sommet de dune » qui est aussi le plus répandu (plus de 50% des surfaces) ; mais un plus grand rendement des piégeages indique que le faciès « pente de dune » est plus apprécié ; quant au « bas de pente » ceinturant les mares, il est peu occupé à cette époque par *T. pygargus*. Ce dernier faciès est le seul où l'on puisse trouver *T. gracilis* ; il supporte une végétation herbacée et arbustive beaucoup plus

MAMMALIA

riche que le milieu dunaire proprement dit, mais le sol est plus argileux et moins bien drainé, ce qui pourrait expliquer le fait que *T. pygargus* ne choisit pas d'y creuser ses terriers.

Dans le courant de la saison sèche, on assiste d'abord à une croissance des densités à la suite de la reproduction, puis après l'arrêt de celle-ci, à une décroissance plus ou moins rapide jusqu'à l'hivernage suivant. Cette décroissance ne s'effectue pas de manière homogène : les sommets de dune se vident plus vite que les flancs de dune et l'analyse des variations des densités relatives selon les faciès montre qu'il y a migration du « sommet de dune » vers les « flancs de dune » et vers la périphérie des mares en fin de saison sèche. Le glissement de la population de *T. pygargus* du sommet vers la pente des dunes pendant la première moitié de la saison sèche ne peut être dû à des causes nutritionnelles, car ces 2 faciès topographiques supportent la même couverture graminéenne : groupements 1 et 2, à *Aristida*, *Schoenefeldia*, *Blepharis*, *Polycarpea*, *Cenchrus* et *Ctenium* (Bille et Poupon, 1972) ; par contre, la concentration en fin de saison sèche vers la ceinture des mares implique un changement important de couvert végétal — donc d'abris et de disponibilités alimentaires — cette zone étant caractérisée par les groupements 4 et 5 à *Chloris*, *Bracharia*, *Panicum*, *Pennisetum* et *Indigofera*, pour la strate herbacée, *Balanites*, *Commiphora*, *Guiera* et *Combretum* pour la strate arbustive.

Dans certaines zones, comme la vallée fossile du Ferlo, on peut rencontrer quelques peuplements de *Tatera gambiana*, qui restent strictement limités au lit boisé de cette rivière « sèche ». De même on peut capturer *Tatera guineae* dans les sols lourds de la vallée du Sénégal jusqu'à Matam.

III — INTERPRÉTATION — DISCUSSION

La première phase de la migration est due à des causes édaphiques : les *Taterillus* recherchent une certaine humidité du sol, qui est trouvée à des profondeurs variables suivant l'époque et la position topographique ; on comparera à ce propos les profils hydriques décrits par Bille *et al.*, 1972, avec le plan du terrier de *Taterillus pygargus* en haut de dune de la figure 8 : le rongeur établit le fond de son terrier dans la zone d'humidité maximale.

En ceinture de mare, il est possible que les terriers soient principalement l'œuvre de *T. gracilis*, ce qui expliquerait que l'occupation des mares asséchées soit plus importante en période d'abondance des rongeurs qu'en période de faibles densités : en effet, les *T. pygargus* pourraient coloniser les terriers des *T. gracilis* en fin de saison sèche (le nombre de terriers disponibles est alors toujours supérieur au nombre d'individus résidents).

Ce schéma n'est possible que si les *T. gracilis* sont présents en nombre suffisant à l'époque du creusement des terriers, qui est aussi celle du minimum annuel de population. De 1969 à 1972, période de très faibles densités dues à la sécheresse, les *T. gracilis* étaient rares : les captures au niveau des mares, aussi bien de *T. gracilis* que de *T. pygargus* étaient toujours exceptionnelles ; par contre, en 1975-76, période de hautes densités, les *T. gracilis* étaient mieux représentés et les piègeages au niveau des bas-fonds donnaient de nombreuses captures de *T. pygargus*.

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

C — AU SENEGAL ORIENTAL

I — LE MILIEU

Le paysage est constitué par une savane boisée à Combrétacées recouvrant un tapis herbacé généralement assez bien développé. Quelques grands arbres (*Sterculia setigera*, *Adansonia digitata*) dominent l'ensemble.

A quelques variantes près, la faune mammalienne de ces « Terres-Neuves » est la même qu'à Bandia.

II — RÉSULTATS

1) LES SOLS

a) *Description morphologique* (effectuée par C. Hanrion, P. Mercky, A. Chauvel, 1971) *simplifiée et classification*.

PROFIL TN 168 : sol ferrugineux tropical lessivé à taches et concrétions de pseudo-gley, sur matériau sablo-argileux à argilo-sableux des plateaux. (Zone plane, 4 km au nord-ouest de Parempompé, assez belle savane arborée avec plusieurs touffes arbustives de *Combretum micranthum* ; tapis brûlé).

Description :

- 0-15 cm : gris, texture sablo-limoneuse, structure massive, cohésion faible à moyenne ;
- 14-41 cm : brun, clair, rosé, texture sablo-argileuse à argilo-sableuse, structure massive à tendance polyédrique, cohésion d'ensemble moyenne à forte ;
- 41-95 cm : brun, clair, texture argilo-sableuse à argileuse, structure polyédrique, cohésion d'ensemble moyenne ;
- 95-128 cm : brun, jaune, clair, et quelques ségrégations ocre rouille, texture un peu plus argileuse, même structure, cohésion d'ensemble faible à moyenne ;
- 128 cm : les ségrégations ocre-rouille deviennent plus nombreuses (30 % de la masse) et s'indurent légèrement.

PROFIL TN 138 : sol ferrugineux tropical lessivé profond sur matériau sablo-argileux colluvio-alluvial des axes alluviaux. (9 km au Nord-Est de Parempompé, savane arborée haute à *Sterculia setigera* et *Adansonia digitata*, tapis herbacé assez bien développé ; enracinement très bien développé dans les deux premiers horizons, bien développé ensuite).

Description :

- 0-16 cm : gris humifère, texture sableuse à sables grossiers et fins, structure massive, cohésion moyenne ;
- 16-35 cm : brun, clair, texture sableuse à sables fins au sommet, devenant sablo-faiblement argileuse, structure massive, cohésion moyenne, forte activité biologique.
- 35-90 cm : brun, rouge, clair, texture sablo-argileuse, structure massive, cohésion un peu plus forte.

b) Les caractères analytiques sont consignés dans le tableau IV à titre indicatif.

MAMMALIA

TABLEAU IV. — Résultats analytiques de deux sols de la région de Koumpentoum (Sénégal oriental).

Profondeur en cm	PROFIL TN 138				PROFIL TN 168			
	0-10	20-30	60-70	90-100	0-15	20-30	60-70	90-100
Humidité %	0,04	0,18	0,74	0,72	0,25			
Argile %	10,50	15,8	36,0	35,0	7,5	15,5	21,7	33,5
Limon fin %	6,50	5,8	4,5	3,8	6,5	6,2	18,2	7,2
Limon grossier %	10,8	9,3	7,5	9,0	14,4	14,3	10,0	10,1
Sable fin %	42,8	39,3	26,6	28,7	32,8	30,2	19,6	19,8
Sable grossier %	30	28,5	21,5	19,0	40,9	34,0	24,7	23,3
Mat. org. totale %	13,44	7,25			18,95	9,64		
Carbone %	7,80	4,21			11,60	5,54		
Azote %	0,53	0,31			0,62	0,36		
C/N	14	13			17	15		
F ₂ O ₅ total %	0,00	0,00			0	0		
F ₂ O ₃ total %	12,25	14,41	19,22	19,30	9,60	10,30	12,90	20,90
Bases échangeables méq/100g de sol								
Ca	2,84	1,20	1,06	1,44	2,86	1,19	0,88	0,82
Mg	0,84	1,18	1,12	1,09	1,02	0,75	1,12	0,96
K	0,39	0,08	0,10	0,09	0,13	0,06	0,07	0,07
Na	0,08	0,09	0,09	0,09	0,08	0,09	0,02	0,03
S	4,15	2,55	2,37	2,71	4,09	2,09	2,09	1,88
T	4,29	3,12	3,89	3,46	4,45	2,82	3,59	3,68
S/T = V %	96	81	60	78	91	74	58	51
pH eau	7,0	6,0	5,3	5,2	6,2	5,2	4,4	4,7
pH KCl	6,0	5,1	4,3	4,5	5,7	4,6	4,0	4,0
PF 3	4,60	5,89	11,90	11,18	4,61	6,85	12,37	12,46
pF 4,2	2,38	3,77	9,94	9,98	2,00	4,58	8,59	6,89

2) LES RONGEURS

Les mêmes méthodes ont été utilisées de mai 1974 à juillet 1976 et ont permis la capture de 1 500 Rongeurs. Ces données seront utilisées dans une étude de dynamique des populations et des peuplements de rongeurs qui fera l'objet d'une publication distincte. Il est possible de faire une première analyse de la localisation des captures en fonction des sols, dont nous avons connaissance par Hamron, Mercky et Chauvel (1971).

Parmi les espèces étudiées plus haut, seul *T. pygargus* n'est pas représentée aux « Terres-Neuves ». Les autres espèces se répartissent là aussi en fonction des deux types de sol : on rencontre sur les sols sur matériaux sableux à sablo-argileux colluvio-alluviaux *T. gracilis*, *Tatera gambiana* et *Mastomys erythro-leucus* ; par contre, sur les sols plus lourds « de plateau » sur matériaux sablo-argileux à argilo-sableux, on ne capture que *Tatera guineae* et *Mastomys erythro-leucus*.

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

III — INTERPRÉTATION — DISCUSSION

Le tableau IV montre qu'encore une fois les espèces capturées sont en relation avec les caractéristiques pédologiques.

Les taux de sable des sols ferrugineux peu lessivés sont voisins de ceux des mêmes sols de Bandia ; il en est de même pour de nombreux autres caractères, sauf pour la teneur en argile qui est bien plus élevée. On y rencontre *T. gracilis*, *T. gambiana* et *M. erythroleucus*. Ces zones sont les seules à être mises en culture traditionnellement, ce sont donc soit des champs proprement dits (arachide, mil ou quelquefois coton), soit des friches de 2 ou 3 ans.

De même les sols hydromorphes sont voisins de ceux de Bandia, sauf pour la teneur en argile qui y est beaucoup plus élevée. Ces sols sont recouverts par des zones de végétation soudanienne avec une strate herbacée, une strate arbustive assez dense, voire une strate arborée. Ils sont habités par *M. erythroleucus* et *T. guineae*.

D — CONCLUSION

Il apparaît clairement que les habitats de plusieurs espèces de Rongeurs du Sénégal sont liés dans une même localité, en grande partie à la nature des sols aussi bien selon leur répartition horizontale que selon une éventuelle stratification verticale. Certains sols aux caractères excessifs, comme les vertisols, ne peuvent pas être habités par les espèces fouisseuses.

Cette répartition spatiale se retrouve dans la distribution latitudinale des mêmes espèces. Les différences climatiques accentuent parfois ces préférences, certaines espèces voient ainsi leurs exigences se radicaliser : elles recherchent alors dans des sols aux caractères plus marqués les conditions qu'elles trouvaient facilement dans d'autres types de sols, dans des zones géographiques différentes. A partir de Bandia, zone moyenne, où plusieurs espèces sont présentes, en allant vers le pôle sableux septentrional, seules subsisteront les espèces à tendance psammophile (*Taterillus pygargus*, *T. gracilis*, *Tatera gambiana*), alors que vers le sud-est, la plus psammophile de ces espèces (*T. pygargus*) disparaîtra pour laisser la place à d'autres (*Tatera guineae*), alors qu'elle subsiste, à la même latitude, dans la partie occidentale sujette à un recouvrement sableux, relativement localisé à la zone littorale jusqu'à 200 km environ vers l'intérieur.

Mastomys erythroleucus semble capable d'occuper un grand éventail de sols, en particulier par l'intermédiaire des jeunes qui ont un comportement de pionniers vis-à-vis de zones nouvelles, et qui peuvent coloniser des sols considérés comme très argileux.

Les sols interviennent vis-à-vis des rongeurs par les difficultés qu'ils opposent au creusement, par le couvert végétal qu'ils supportent, par les conditions d'humidité et de température qu'ils permettent dans les nids des espèces fouisseuses. D'une manière générale, il semble que la teneur en argile doit être supérieure à 13% et la densité apparente supérieure à 1,87 pour qu'il y ait constitution d'un nid structuré. Plus la teneur en argile sera élevée, plus le terrier sera profond, sa forme simple, sa direction verticale, et plus le nid sera structuré et distinct des galeries.

MAMMALIA

L'interprétation de ces données permet de comprendre en partie la distribution des principales espèces de rongeurs étudiés :

- *Taterillus pygargus* recherche des sols à forte perméabilité et qui ne comportent guère plus de 12% d'argile ;
- *Taterillus gracilis*, espèce moins psammophile, ne peut pas s'implanter dans les zones pauvres en argile ;
- *Tatera gambiana* présente des exigences intermédiaires mais recherche avant tout un couvert arbustif relativement dense ;
- *Tatera guineae* recherche des sols dont la teneur en argile et la teneur en eau sont assez fortes (au moins 20% d'argiles et pF 3-4,2 égal à 3,5) ;
- *Mastomys erythroleucus* semble être une espèce plus souple capable de coloniser des milieux très variés, mais plus argileux que sableux.

SUMMARY

The authors have studied the connections between the stock of rodents and the soils, in three bioclimatic zones of Senegal. They show the relations between the different qualities of soils and the populations of five most important species (*Mastomys erythroleucus*, Muridae ; *Tatera gambiana*, *Tatera guineae*, *Taterillus gracilis*, *Taterillus pygargus*, Gerbillidae). They notice that the difference of distribution observed in settled places are the same in large-scale biogeography of these species. The main requirements of each species relating to the soil characteristics are exposed.

Centre O.R.S.T.O.M.,
B.P. 1386,
Dakar, Sénégal.

BIBLIOGRAPHIE

- Atlas International de l'Ouest Africain, IFAN, 1968.
- ADAM, J. G., F. BRIGAUD, C. CHARREAU et R. FAUCK, 1965. — « Études sénégalaises n° 9 ». *Connaissance du Sénégal*, fasc. 3 : *Climats, sols, végétations*. CRDS Sénégal.
- AUBERT, G., 1965. — Classification des sols. Tableaux des classes, sous-classes, groupes et sous-groupes de sols utilisés par la section de Pédologie de l'ORSTOM. *Cahiers ORSTOM, Pédologie*, 3 (3) : 269-288.
- BARON, J. C., B. HUBERT, P. LAMBIN et J. M. FINE, 1974. — Serological differentiation of two species of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal : *T. gracilis* Thomas 1892 et *T. pygargus* (Cuvier 1832). *Comp. Biochem. Physiol.*, 47 A : 441-446.
- BELLIER, L., 1973. — Le genre *Cricetomys*, in : J. P. BENZECRI et al., *L'analyse des données* : 436-457. Dunod, Paris.
- BERHAUT, J., 1967. — *Flore du Sénégal*. Clairafrique, Dakar (2^e édit.).
- BILLE, J. C., M. LEPAGE, G. MOREL et H. POUPON, 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : présentation de la région. *La Terre et la Vie*, 26 : 332-350.
- BILLE, J. C., et H. POUPON, 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- DEMOULIN, D., 1970. — *Etude géomorphologique du massif de N'diass et de ses bordures (Sénégal Occidental)*. Thèse Doct. 3^e cycle, Dépt. Géog. Fac. Lett. Sc. Hum. Univ. Dakar, 228 p., 41 fig.

FACTEURS ÉDAPHIQUES ET ÉCOLOGIE DES RONGEURS

- ELLERMAN, J. R., 1940. — *The Families and Genera of living Rodents*. British Museum, London.
- GRISELIN, J., 1970. — Edaphic control of habitat selection by Kangaroo Mice (*Microdipodops*) in three Nevadan populations. *Ecologia* (Berl.), 4 : 248-261.
- HALL, E. R., 1941. — Revision of the rodent genus *Microdipodops*. *Fields Mus. Natur. Hist., Zool. Ser.*, 27 : 233-277.
- HALL, E. R., 1946. — *Mammals of the Nevada*. Univ. California Press, Berkeley-Los Angeles.
- HALL, E. R., and J. M. LINSDALE, 1929. — Notes on the life history of the Kangaroo mouse (*Microdipodops*). *J. Mammal.*, 10 : 298-305.
- HANRIEN, Cl., P. MERCKY et A. CHAUVEL, 1971. — Projet Pilote des Terres-Neuves. *Etude pédologique du périmètre Sud Koupennitoun*, 6 cartes. ORSTOM. Centre de Dakar-Hann, 75 p. multigr.
- HARDY, R., 1945. — The influence of the types of soil upon local distribution of Mammals in Southwestern Utah. *Ecol. Monog.*, 15 : 72-106.
- HUBERT, B., F. ADAM et A. POULET, 1973. — Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, 37 (1) : 76-87.
- HUBERT, B., et J. C. BARON, 1973. — Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood. Grps. Biochem. Genet.*, 4 : 51-54.
- HUBERT, B., et F. ADAM, 1975. — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., 1977. — Écologie des populations de Rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-soudanienne. *La Terre et la Vie* (sous presse).
- MAIGNIEN, R., 1965. — *Carte pédologique du Cap-Vert au 1/50 000*, notice explicative* ORSTOM, Dakar, 3 cartes.
- MARTIN, A., 1970. — *Les nappes de la presqu'île du Cap-Vert (République du Sénégal). Leur utilisation pour l'alimentation en eau de Dakar*. Bureau de Recherches géologiques et minières.
- MATTHEY, R., 1969. — Chromosomes de Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33 : 522-528.
- MATTHEY, R., et M. JOTTERAND, 1972. — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- MATTHEY, R., et F. PETTER, 1970. — Étude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de R.C.A. (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 34 : 585-597.
- PETTER, F., 1957. — Remarques sur la systématique des *Rattus* africains et description d'une forme nouvelle de l'Afr. *Mammalia*, 31 : 125-131.
- PETTER, F., A. POULET, B. HUBERT et F. ADAM, 1972. — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal, *Taterillus pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *Taterillus gracilis* Thomas, 1892 (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A. R., 1972. — Recherche écologique sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) : Les Mammifères. *La Terre et la Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A. R., 1972. — Caractéristiques spatiales de *Taterillus pygargus* dans le Sahel sénégalais. *Mammalia*, 36 : 579-609.
- ROSEVEAR, D. R., 1969. — *The Rodents of West Africa*. Trustees of the British Museum Natural History, London.
- TROCHAIN, J., 1940. — *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal*. Mém. IFAN, n° 2.

II - STATUT SYSTEMATIQUE DU MATERIEL ETUDIE

II - 1 RAPPEL DE LA FAUNE DE RONGEURS DU SENEGAL.
 SITUATION DE BANDIA.

HUBERT, B., ADAM F., et POULET A., (1973)
Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal.
Mammalia, T. 37, n°1, 76-87

LISTE PRELIMINAIRE DES RONGEURS DU SENEGAL

par

B. HUBERT, F. ADAM et A. POULET

Les auteurs présentent et commentent une liste préliminaire de 30 espèces de rongeurs qu'ils ont capturées au Sénégal et dont une dizaine, sont nouvelles pour ce pays. Ils discutent brièvement le problème posé par l'existence des deux espèces de *Taterillus* : *T. pygargus* et *T. gracilis*, i sont partiellement sympatriques au Sénégal ; ils s'efforcent de mettre en évidence les conditions de milieu qui sont en rapport avec la répartition de chacune d'elles.

Comme tout premier travail, le laboratoire d'Ecologie des Petits Vertébrés a dû dresser l'inventaire faunistique des rongeurs du Sénégal. A cette occasion, il a eu à résoudre de nombreux problèmes systématiques aboutissant, pour certains, à des remises en question taxonomiques (problème des *Taterillus* : cf. Petter, Poulet, Hubert et Adam, 1972) et pour d'autres, souvent à des extensions importantes des aires de répartition de rongeurs qui n'étaient connus jusqu'ici pour l'Afrique de l'Ouest que de Guinée (Heim de Balsac et Lamotte, 1938) et tout récemment de Côte-d'Ivoire (Bellier, Gautun, Heim de Balsac, 1967-1972). Certaines de ces captures confirment même des hypothèses émises par Heim de Balsac (1965) à la suite de l'étude de pelotes de réjections collectées par de Naurois.

De nombreux spécimens nous ont été soumis pour détermination par l'équipe d'entomologie médicale de l'ORSTOM de Dakar, qui les avait piégés elle-même dans différentes régions du Sénégal, les autres ont été capturés par nous-mêmes au piège ou à la main, dans leurs terriers ou dans leurs nids, au cours de diverses missions du Laboratoire, certaines ayant été effectuées avec F. Petter (mars 1971 et mars 1972).

De la plupart de ces espèces, des spécimens en peaux sont conservés dans nos collections et des individus vivants sont élevés dans l'animalerie du laboratoire à Dakar, en vue d'études complémentaires de cytotaxonomie, de sérologie, de reproduction.

Nous tenons vivement à remercier ici R. Taufflieb et toute l'équipe d'entomologie médicale de l'ORSTOM et en particulier, M. Chateau, pour les nombreux spécimens qu'elle nous a fournis, A. Dupuy, Conservateur en chef des Parcs Nationaux du Sénégal,

RONGEURS DU SÉNÉGAL

qui nous a donné toutes facilités pour travailler dans les Parcs, ainsi que R. Matthey qui a effectué les premières études cytotaxonomiques, nous permettant de préciser certains problèmes systématiques, et qui nous a initiés lui-même à ces méthodes.

RAPPEL BIOGÉOGRAPHIQUE

Le Sénégal est situé dans la zone de climat tropical ; en moyenne, il est soumis à une longue saison sèche (novembre à juin) et à une courte saison des pluies (juin à octobre). Mais du nord au sud du pays, c'est-à-dire en 500 km, on passe d'une moyenne de 300 mm de pluie par an, tombant en deux mois, dans la région de Podor, à plus de 1 800 mm tombant en six mois vers Oussouye. C'est-à-dire qu'on passe très rapidement du « sahélien subdésertique » au « subguinéen » et même au « guinéen », avec de toute façon, quelle que soit la quantité d'eau tombée, une longue saison sèche qui est le facteur dominant. Ce télescopage des régions et des domaines phytogéographiques a pour conséquences une grande intrication des flores mais aussi des faunes, de micromammifères en particulier.

Il n'est pas rare, en effet, de trouver dans une même localité des espèces ayant des exigences très différentes, se partageant le terrain au mieux de leurs besoins, utilisant alors toutes les possibilités microclimatologiques du milieu : la moindre galerie forestière, la plus légère dénivellation, une exposition différente, un changement qualitatif du sol, etc. On constate ainsi une assez grande variété dans cette mosaïque de peuplements.

Il y a donc de grands ensembles phytogéographiques relativement homogènes, mais avec de nombreuses inclusions des régions voisines, telles, par exemple, la côte occidentale et la région des Niayes (où la nappe phréatique affleure entre les dunes et permet au subguinéen de monter très au nord), la vallée sèche du Ferlo (remontée soudanienne dans le domaine sahélien), le fleuve Sénégal (et ses périodes de crues qui durent de quatre à cinq mois pendant lesquels les eaux recouvrent une partie des terres « les colladés », modifiant ainsi considérablement la texture des sols et la végétation. Ces terres s'opposent aux zones de « fondé » jamais recouvertes par les crues du Sénégal, même aux plus hautes eaux). Les peuplements de rongeurs suivent évidemment ces modifications du milieu : ils sont en effet, très directement liés au couvert végétal où ils se déplacent, se nourrissent et parfois même habitent, ainsi qu'à la structure et à la nature du sol, où la plupart des espèces creusent leurs terriers

MAMMALIA

(ils sont donc très sensibles à la granulométrie, à l'humidité, à la consistance de ces sols, etc.). Les rongeurs, très intimement liés aux facteurs du milieu, caractérisent parfois très bien ce dernier, surtout en position limite de leurs aires de répartition.

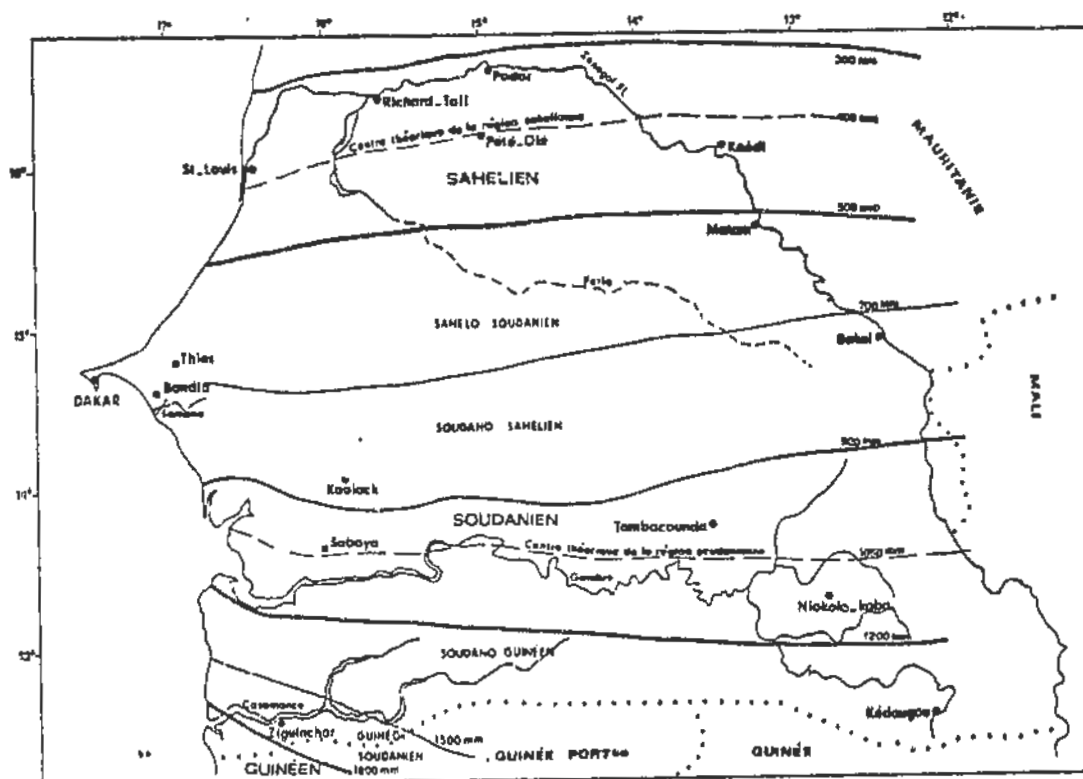


Fig. 1. — Régions et domaines phytogéographiques (d'après J. G. Adam).

Nous avons capturé :

SCIURIDÉS

- *Heliosciurus gambianus* (Ogilby, 1835)
- *Heliosciurus rufobrachium caurinus* Thomas, 1923
- *Funisciurus anerythrus mandingo* Thomas, 1903
- *Euxerus erythropus* Desmarest, 1817.

GERBILLIDÉS

- *Tatera gambiana* Thomas, 1910
- *Tatera guineae* Thomas, 1910
- *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892)
- *Taterillus pygargus* (Cuvier, 1832)
- *Desmodilliscus braueri* Wettstein, 1916

CRICETOMYIDÉS

- *Cricetomys gambianus* Waterhouse, 1840

DENDROMURIDÉS

- *Skeatomys caurinus* Thomas, 1912

MURIDÉS

- *Mus musculus* Linnaeus, 1758

RONGEURS DU SÉNÉGAL

- *Mus mattheyi* Petter, 1969
 - *Mus haussa* (Thomas et Hinton, 1920)
 - *Mus musculoides* Temminck, 1853
 - *Mus setulosus* Peters, 1876
 - *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)
 - *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)
 - *Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822)
 - *Dasymys incomtus* (Sundevall, 1847)
 - *Lemniscomys barbarus* (Linnaeus, 1767)
 - *Uranomys ruddi* Dollmann, 1909
 - *Thamnomys buntingi* Thomas, 1911
 - *Praomys tullbergi* (Thomas, 1894)
 - *Myomys daltoni* (Thomas, 1892)
 - *Mastomys erythroleucus* (Temminck, 1853)
 - *Mastomys* sp. (32 chromosomes)
- GLIRIDÉS
- *Graphiurus murinus*
- HYSTRICIDÉS
- *Hystrix cristata* Linnaeus, 1758
- THRIONOMYIDÉS
- *Thryonomys swinderianus* (Temminck, 1827)

Nous n'avons pas encore capturé *Anomalurops beecrofti hervoi* (Dekeyser et Villiers, 1951). Anomaluridé décrit des îlots forestiers de Casamance, ni *Lemniscomys griselda* (Thomas, 1904).

NOTES SUR LES ESPÈCES

Heliosciurus gambianus.

C'est un animal commun dans tout le Sénégal où il occupe aussi bien les rares baobabs du Ferlo que la voûte continue des « forêts » casamançaises et des galeries guinéennes du Sénégal oriental. Cette espèce est présente sous deux formes : *H. g. gambianus*, très homogène sur tout le Sénégal et *H. g. senescens* Thomas, 1909, présentant un pelage d'aspect plus pâle et plus vert décrit de la région de Thiès. Cette forme est d'ailleurs fort bien représentée dans la forêt de Bandia où elle cède néanmoins la place à *H. g. gambianus* dans la petite « galerie » que forme la Somone.

Heliosciurus rufobrachium caurinus.

Cette espèce beaucoup plus grande que la précédente et bien caractérisée par la couleur roussâtre des poils des membres, ne se trouve qu'en Casamance et semble limitée aux zones franchement guinéennes de cette région. Il s'agit de la forme *caurinus* Thomas qui a été décrite de Guinée portugaise.

Funisciurus anerythrus.

Il habite la voûte des arbres qui est continue dans les régions

MAMMALIA

subguinéennes et guinéennes du pays : les « forêts » de Casamance et les galeries forestières du Sénégal oriental. Il s'agit de la sous espèce *Funisciurus anerythrus mandingo* Thomas, décrite de Gambie.

Euxerus erythropus.

Commun dans tout le Sénégal, depuis le Ferlo sahélien jusqu'aux « forêts » casamançaises. Il semble relativement homogène, mais il doit être possible de distinguer plusieurs formes (*E.e. erythropus*, *E.e. leucombrinus* et *E.e. microdon*) au moins d'après la couleur de la robe (qui fonce vers le Sud) et la forme du crâne.

Taterillus pygargus et *Taterillus gracilis.*

Ces deux espèces sont actuellement impossibles à reconnaître selon les critères habituels de la taxonomie classique, mais elles sont parfaitement discernables par la cytotaxonomie, par l'électrophorèse des séroprotéines sur gel d'amidon et par immunoélectrophorèse. Elles occupent les deux tiers septentrionaux du territoire sénégalais. Elles semblent se recouvrir sur la plus grande partie de leurs aires, du fait du télescopage, propre au Sénégal, des secteurs biogéographiques ; *Taterillus gracilis* serait plus soudanien et *Taterillus pygargus* plus sahélien. Ce dernier dépasserait le fleuve Sénégal vers le nord et céderait ensuite la place aux Gerbilles, franchement déserticoles ; sa limite méridionale semble correspondre à l'isohyète des 1000 mm. *Taterillus gracilis* ne semble pas dépasser le fleuve Sénégal vers le nord et occupe vers le sud les savanes soudanaises jusqu'à la limite avec le milieu soudano-guinéen (isohyète 1200 mm environ).

Dans d'autres pays de l'Afrique de l'Ouest, où les zones sont plus étalées, ces deux espèces possèdent vraisemblablement des aires de répartition plus distinctes, avec une zone de recouvrement plus restreinte.

Tatera gambiana.

Tatera gambiana occupe au Sénégal toutes les zones au Sud de l'isohyète 700 mm. Il profite de certaines remontées soudanaises comme la vallée sèche du Ferlo, s'installe alors dans le lit de cette ancienne rivière et à sa proximité, laissant les dunes sahéliennes aux *Taterillus*. Tous les *Tatera* du Sénégal que nous avons examinés, référables au groupe *kempi* de Rosevear, présentent 52 chromosomes et correspondent donc en fait à ce que Matthey et Petter (1970) nomment *Tatera gambiana*. Cette formule chromosomique

RONGEURS DU SÉNÉGAL

de *Tatera* n'est jusqu'à présent pas connue hors des limites du Sénégal, ils creusent des terriers assez compliqués, en général à deux étages.

Tatera guineae.

On rencontre cette espèce pratiquement dans la même zone que la précédente. Elle remonte jusqu'à la limite de la zone soudano-sahélienne vers Thiès et plus au Nord même, le long de la vallée du fleuve Sénégal (Matam). Elle occupe aussi les clairières du Sud du pays, où elle creuse des terriers longs et sinueux. Cette espèce est très proche parente, du point de vue morphologique et cytologique, de *T. robusta* dont la répartition est plus orientale.

Desmodilliscus braueri.

Ce petit Gerbillidé se rencontre dans toutes les zones sahéliennes du pays, dans le Ferlo aussi bien que dans les zones de « fondé » de la vallée du Sénégal (Saint-Louis, Matam). Sa répartition couvre ainsi toute la zone sahélienne, du Soudan à l'Atlantique.

Cricetomys gambianus.

Le rat de Gambie est présent dans tout le pays et il est particulièrement abondant dans les villes (Dakar, Saint-Louis).

Steatomys caurinus.

Les captures de *Steatomys caurinus* vivants, par destruction de leur terrier, aussi bien au Sénégal oriental que dans la région de Bandia, confirment la présence de ce Dendromuridé au Sénégal, ainsi qu'Heim de Balsac l'avait pressenti par l'examen de pelotes de réjection (1965). Cette espèce occupe la zone soudanienne et soudano-guinéenne depuis la R.C.A. (Petter et Genest, 1970) et la Côte d'Ivoire (Bellier et Gautun, 1968) jusqu'à l'Atlantique.

Ce rongeur n'est réellement actif que pendant la saison des pluies, c'est-à-dire quatre à six mois par an selon les régions. Il passe la saison sèche en semi-léthargie, vivant essentiellement sur ses réserves de graisse qui sont impressionnantes.

En élevage, tout comme *Steatomys opimus* de R.C.A. (Petter, 1966), il présente un cycle thermique journalier ; sa température descendant vers 28-30° dans la journée et remontant dans la soirée, période de plus grande activité, vers 35-36°. Maintenu dans une salle à 20°, sa température descend vers 25-26°, il cesse de se nourrir et vit sur ses réserves.

MAMMALIA

Mus musculus.

La souris domestique est présente dans les grandes villes, où elle reste strictement anthropophile.

Mus mattheyi.

La capture en plusieurs points du Sénégal (Petter *et al.*, 1971), de ce rongeur récemment décrit, a permis d'étendre l'aire de répartition de cette espèce à toute la zone soudano-guinéenne (750 à 1250 mm).

Mus haussa.

Cette souris était, comme la précédente, inconnue au Sénégal. Un spécimen a été capturé à Pete Ole, dans le Ferlo, c'est-à-dire dans la zone sahélienne où elle se répartit au Niger et au Tchad.

Mus musculoides.

Capturée en même temps que *Mus mattheyi* dans la zone Soudano-guinéenne, cette espèce a ainsi une répartition continue dans l'Afrique de l'Ouest.

Rattus norvegicus.

Le surmulot se rencontre dans toutes les grandes villes portuaires, mais il ne semble pas pénétrer à l'intérieur du pays.

Rattus rattus.

Le rat noir, par contre, pénètre fort loin à l'intérieur du territoire où il semble rester néanmoins strictement anthropophile. Dans tous les cas où nous avons pu l'obtenir, les trois formes de l'espèce (*alexandrinus*, *rattus* et *frugivorus*) semblent coexister.

Arvicanthis niloticus.

Présent dans tout le pays, *Arvicanthis niloticus* se rencontre principalement au voisinage des habitations et dans les zones cultivées. Ce rongeur, qui ne creuse pas de terrier, utilise les clôtures des champs et les buissons touffus pour y établir son nid.

Les *Arvicanthis niloticus* sénégalais sont rapportés à la sous-espèce *A.n. testicularis* Sundevall.

Dasymys incomtus.

Dans l'état actuel de nos connaissances, ce rongeur ne semblent occuper que les savanes à *Elaeis* de Basse Casamance, qui ne représentent qu'une zone très restreinte au Sénégal. Sa capture au Séné-

RONGEURS DU SÉNÉGAL

gal confirme les prévisions d'Heim de Balsac (1965) qui l'avait trouvé dans des pelotes de rapace provenant de Guinée portugaise.

Lemniscomys barbarus.

Ce petit rongeur diurne occupe les savanes boisées soudanien-
nes et remonte le long de la côte occidentale jusqu'à Thiès environ.
Il ne creuse pas de terrier mais se fait un petit nid d'herbes sèches
dans les touffes et sous les buissons. La forme propre au Sénégal est
rapportée à *L.b. oweni* Thomas.

Lemniscomys griselda.

Cette espèce n'a pas encore été capturée par le laboratoire,
mais d'après la littérature (Rosevear 1969), elle est présente au
Sénégal, au moins en haute-Gambie (type de *L.g. linulus* Thomas).
On connaît cette espèce en Côte d'Ivoire (Bellier et Gautun, 1967).

Uranomys ruddi.

Ce petit rongeur, à la peau très fragile, vit dans les savanes
humides au Sud du Pays (captures en Casamance et au Sénégal
oriental), où il creuse de petits terriers. Sa présence au Sénégal,
prévue elle aussi par Heim de Balsac, permet d'étendre jusqu'à
la côte ouest de l'Afrique, l'aire de répartition de cette espèce qui
est connue ainsi dans toute la zone soudano-guinéenne depuis la
R.C.A. (Petter et Genest, 1970) en passant par la Côte d'Ivoire (Heim
de Balsac et Lamotte, 1958 ; Bellier, 1968).

Thamnomys buntingi.

Les captures de ce rongeur au Sénégal étendent considérable-
ment l'aire de répartition de cette espèce subforestière, qui occupe
en fait toute les zones soudano-guinéennes et guinéennes en Afrique
de l'Ouest. Elle est liée, dans chaque cas, au milieu le plus favorable
à sa vie strictement arboricole : forêts et bananeraies en Casamance,
galeries forestières au Sénégal oriental. Ce rongeur fabrique un
nid d'herbes et de feuilles qui reste suspendu dans les arbustes,
au niveau d'une strate arbustive continue. Il se piège difficilement ;
il est plus facile de repérer son nid et de l'y capturer.

Praomys tullbergi.

Cette espèce forestière se rencontre dans le sud du pays quand
elle trouve un milieu favorable, c'est-à-dire un couvert arbustif
continu. Elle habite donc les « forêts » et les galeries forestières de

MAMMALIA

Casamance et du Sénégal oriental. Les *Praomys* sénégalais sont très homogènes et bien caractéristiques de *P. tullbergi*.

Myomys daltoni.

Ce rongeur occupe les savanes boisées des zones soudaniennes et soudano-guinéennes. Il fait son nid dans un petit trou d'arbre, une branche creuse ou même sous l'écorce. Les *Myomys* du Sénégal sont homogènes, féconds entre eux et possèdent 36 chromosomes (2N), comme tous leurs congénères de l'Afrique de l'Ouest (Matthey, *comm. pers.*).

Mastomys erythroleucus.

Il s'agit des *Mastomys* à 38 chromosomes (Matthey, 1958) répartis dans tout le pays. Ils occupent aussi bien les habitations que les greniers ou les zones sauvages en pleine savane soudanienne. Ils creusent des terriers assez simples. Leur pelage ventral gris clair s'oppose vivement aux flancs et au dos gris roux.

Mastomys « 32 chromosomes »

La répartition de cette espèce apparaît bien plus liée aux conditions microclimatiques qu'à la zone biogéographique et elle semble limitée aux zones humides : delta du Sénégal, rizières de Casamance, etc. Jusqu'à présent, elle n'a pas été clairement rapportée au type d'une espèce décrite. Elle se distingue néanmoins très bien par une robe grise assez foncée sur le dos, et devenant progressivement plus claire sur le ventre.

Graphiurus murinus.

Cet animal assez rare et difficile à capturer, est présent au Sénégal oriental et en Casamance et il a été collecté vers le nord jusqu'à Thiès. Tout comme les Gliridés européens, il est essentiellement arboricole ; il vit dans les savanes boisées.

Hystrix cristata.

Le porc-épic se rencontre dans tout le pays, de la Casamance au Ferlo. Son peuplement est d'autant moins dense, qu'il est soumis à une forte pression de chasse. Il s'agit d'*H.c. senegalica* Cuvier.

Thryonomys swinderianus.

L'Aulacode est bien connu dans les savanes du Sud du pays (Casamance, Sénégal oriental) où il est activement chassé et consommé.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

CONCLUSION

La capture au Sénégal de plusieurs espèces qui n'étaient pas encore connues de cette région, permet de mieux apprécier les limites de leurs aires de répartition. Celles-ci correspondent en fait, le plus souvent, aux vastes zones biogéographiques qui se succèdent en latitude et qui caractérisent le climat et la végétation de l'Afrique de l'Ouest.

Nous pouvons distinguer ainsi :

- une espèce typiquement sahélienne : *Desmodilliscus braueri* ;
- une espèce du nord de la région sahélo-soudanienne : *Taterillus pygargus* ;
- une espèce du sud de la région sahélo-soudanienne : *Taterillus gracilis* ;
- deux espèces soudaniennes : *Lemniscomys barbarus* et *Myomys daltoni* ;
- huit espèces soudano-guinéennes : *Tatera gambiana*, *Tatera guineae*, *Mus mattheyi*, *Mastomys erythroleucus*, *Uranomys ruddi*, *Steatomys caurinus*, *Graphiurus murinus* et *Lemniscomys griselda* ;
- sept espèces guinéennes : *Heliosciurus rufobrachium*, *Funisciurus anerythrus*, *Anomalurops Beecrofti*, *Dasyomys incomtus*, *Thamnomys buntingi*, *Praomys tullbergi* et *Thryonomys swinderianus* ;
- six espèces réparties sur l'ensemble du Sénégal : *Euxerus erythropus*, *Heliosciurus gambianus*, *Cricetomys gambianus*, *Arvicanthis niloticus*, *Mastomys* « 32 chromosomes » et *Hystrix cristata*.

La diversité spécifique augmente bien entendu du nord au sud, c'est-à-dire des milieux sahéliens vers les milieux guinéens, plus riches et plus divers (strates arbustives et arborées continues).

SUMMARY

The authors present and comment on a preliminary list of 30 species of rodents which they captured in Senegal and of which some ten are new for this country. They discuss briefly the problem posed by the existence of two species of *Taterillus* : *T. pygargus* and *T. gracilis*, which are partly sympatric in Senegal ; they present the conditions of the habitat which are related to the distribution of each of them. (Summary translated by A. Dagg).

BIBLIOGRAPHIE

- Atlas International de l'Ouest Africain, IFAN 1968.
 ADAM, J. G., F. BRIGAUD, C. CHARREAU et R. FAUCK, 1965. — « Etudes sénégalaises n° 9 ». Connaissance du Sénégal, fasc. 3 : Climats, sols, végétation, CRDS Sénégal.

MAMMALIA

- BELLIER, L., 1968. — Contribution à l'étude d'*Uranomys ruddi* Dollman. *Mammalia*, 32 : 419-446.
- BELLIER, L., et J. C. GAUTUN, 1967. — Note sur les *Lemniscomys* de Côte-d'Ivoire. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 75 : 282-287.
- BELLIER, L., et J. C. GAUTUN, 1968. — Note sur l'activité des *Steatomys* du groupe *opimus* en Côte d'Ivoire. *Mammalia*, 32 : 708-709.
- BERHAUT, J., 1967. — *Flore du Sénégal*. Clairafrrique, Dakar (2^e éd.).
- DEKEYSER, P. L., 1955. — *Les mammifères de l'Afrique Noire Française*. Initiations africaines, I (2^e éd.) IFAN, Dakar.
- DUPUY, A. R., 1971. — Présence d'*Heliosciurus rufobrachium caurinus* au Sénégal. *Mammalia*, 35 : 510.
- ELLERMAN, J. R., 1940. — *The Families and Genera of Living Rodents*. British Museum, London.
- GENEST-VILLARD, H., 1967. — Révision du genre *Cricetomys* (Rongeurs, Cricetidés). *Mammalia*, 31 : 390-455.
- HEIM DE BALSAC, H., 1965. — Quelques enseignements d'ordre faunistique tirés de l'étude du régime alimentaire de *Tyto alba* dans l'Ouest de l'Afrique. *Alauda*, 33 : 309-322.
- HEIM DE BALSAC, H., 1967. — La distribution réelle de *Desmodilliscus* (*Gerbillinae*). *Mammalia*, 37 : 160-164.
- HEIM DE BALSAC, H., et V. AELLEN, 1965. — Les Muridae de Basse-Côte-d'Ivoire. *Rev. Suisse de Zool.*, 72 : 695-783.
- HEIM DE BALSAC, H., et L. BELLIER, 1967. — Liste préliminaire des rongeurs de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Mammalia*, 31 : 156-159.
- HEIM DE BALSAC, H., et M. LAMOTTE, 1958. — La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, 15 : Mammifères (Muscardinidés et Muridés). *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire*, n° 58.
- MATTHEY, R., 1958. — Les chromosomes et la position systématique de quelques *Murinae* africains. (*Mammalia, Rodentia*). *Acta Tropica*, 15 : 97-117.
- MATTHEY, R., 1965. — Etudes de cytogénétique sur des *Murinae* africains appartenant aux genres *Arvicanthis*, *Praomys*, *Acomys* et *Mastomys* (*Rodentia*). *Mammalia*, 29 : 228-249.
- MATTHEY, R., 1966. — Le polymorphisme chromosomique de *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. *Rev. Suisse de Zool.*, 73 : 585-607.
- MATTHEY, R., 1966. — Nouvelle contribution à la cytogénétique de *Mus* africains du sous-genre *Leggada*. *Experientia*, 22 : 400-401.
- MATTHEY, R., 1969. — Chromosomes de *Gerbillinae*. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33 : 522-528.
- MATTHEY, R., 1970. — Caryotypes de Muridés et Dendromuridés originaires de R.C.A. *Mammalia*, 34 : 459-466.
- MATTHEY, R., et M. JOTTERAND, 1972. — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, *Gerbillidae*). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- MATTHEY, R., et F. PETTER, 1970. — Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de R.C.A. (Rongeurs, *Gerbillidae*). *Mammalia*, 34 : 585-597.
- PETTER, F., 1964. — Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sous-famille de rongeurs *Cricetidae*, les *Cricetomyinae*. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 258 : 6516-6518.
- PETTER, F., 1966. — La léthargie de *Steatomys opimus* (Rongeurs, Cricetidés, Dendromuridés). *Mammalia*, 30 : 511-513.
- PETTER, F., 1969. — Une souris nouvelle d'Afrique Occidentale *Mus mattheyi*, sp. nov. *Mammalia*, 33 : 118-123.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

- PETTER, F., F. ADAM, et B. HUBERT, 1971. — Présence au Sénégal de *Mus malthesi* Petter 1969. *Mammalia*, 35 : 346-347.
- PETTER, F., et H. GENEST, 1970. — Liste préliminaire des Rongeurs Myomorphes de R.C.A. Description de deux souris nouvelles : *Mus oubanguii* et *Mus goundae*. *Mammalia*, 34 : 451-458.
- PETTER, F., A. POULET, B. HUBERT et F. ADAM, 1972. — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal, *T. pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *T. gracilis* (Thomas 1892) (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A. R., 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Fouta septentrional (Sénégal) : Les mammifères. *La Terre et La Vie*.
- ROCHERBRUN, 1883. — Faune de Ségambie. Mammifères. Soc. Linn. Bordeaux, 37 : 49-204.
- ROSEVEAR, D. R., 1963. — On the West African forms of *Heliosciurus* Trouessart. *Mammalia*, 27 : 177-185.
- ROSEVEAR, D. R., 1969. — *The Rodents of West Africa*. Trustees of the British Museum (National History), London.
- TROCHMAN, J., 1940. — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mém. IFAN*, n° 2.

II - 2 DEUX ESPECES DE *Taterillus* INDISCERNABLES A
L'OEIL.

PETTER F., POULET A., HUBERT B., et ADAM F., (1972)
Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal,
T. pygargus (F. Cuvier, 1832) et *T. gracilis* (Thomas,
1892), (Rongeurs, Gerbillidés), Mammalia, T. 36, n° 2
210-213

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES *TATERILLUS* DU SENEGAL*T. PYGARGUS* (F. CUVIER, 1832)

ET

T. GRACILIS (THOMAS, 1892) (RONGEURS, GERBILLIDES)

par

F. PETTER, A. POULET, B. HUBERT et F. ADAM

L'étude de la formule chromosomique des *Taterillus* du Sénégal a permis de reconnaître l'existence de deux espèces sympatriques qu'il a été jusqu'à présent impossible de distinguer par leur morphologie. Les auteurs proposent toutefois de rapporter la forme à 22 chromosomes au type de *T. pygargus* et la forme à 36 chromosomes à celui de *T. gracilis*, en tenant compte de leur localisation géographique respective.

La systématique des espèces du genre *Taterillus* a rebuté la plupart des zoologistes modernes. En effet, à part la mise en évidence de différences minimales qui apparaissent comme des variations individuelles ou subspécifiques, du pelage, des dimensions générales ou de la disposition des cuspides dentaires, nous ne disposons jusqu'à présent d'aucun fil directeur pour reconnaître clairement les espèces. Le grand nombre de formes nommées a incité les systématiciens à envisager des solutions provisoires, telles que des regroupements correspondant aux noms des plus anciennes formes géographiques décrites dans des milieux différents. C'est ainsi que les *Taterillus* du Sénégal sont tous rapportés par Rosevear (1969) à *T. gracilis* (Thomas, 1892).

L'étude de la formule chromosomique nous apporte maintenant un moyen de connaître les limites géographiques dans lesquelles vit une même espèce génétiquement déterminée et également d'apprécier le polymorphisme externe individuel de celle-ci. Les *Taterillus* de l'Ouest africain, et en particulier ceux du Sénégal et de la région de Bobo-Dioulasso en Haute-Volta (collectés par M^{lle} O. Bain), ont fait l'objet d'une telle étude cytogénétique et morphologique sur un nombre suffisant de spécimens pour que l'on admette la constance des deux formules chromosomiques : $2N = 22/23$ chromosomes et $2N = 36/37$ chromosomes, mises en évidence par R. Matthey et M. Jotterand et considérées par ces auteurs (1972) comme spécifiques.

LES TATERILLUS DU SÉNÉGAL

L'étude des deux espèces confondues dans une même population au Sénégal présente un intérêt particulier, compte tenu du rôle que les rongeurs sont censés jouer dans l'épidémiologie des virus transmissibles à l'homme et aux animaux domestiques par l'intermédiaire des arthropodes. L'histoire évolutive de ces espèces est en rapport avec la constitution de patrimoines héréditaires propres à chacune d'elles, ce qui se traduit par des adaptations différentes aux facteurs écologiques et, en conséquence, par des répartitions géographiques distinctes, ainsi que par des réactions qui peuvent être très différentes, voire opposées, vis à vis de certains agents pathogènes. Du point de vue épidémiologique il est donc important de reconnaître les espèces, en particulier dans les zones où leurs aires de répartition se recouvrent.

Il n'a malheureusement pas été possible jusqu'à présent de mettre en évidence sur les spécimens en collection des caractères corrélatifs de l'une ou l'autre de leurs formules chromosomiques dans les différentes localités de capture. L'analyse biométrique ordinaire portant sur les mensurations externes classiques (longueurs « tête et corps », « queue », « pied », « oreille ») n'apporte aucune indication permettant de séparer deux groupes.

Nous avons alors tenté, avec l'aide du Centre de Calcul de l'I.N.R.A., d'appliquer aux 46 spécimens provenant du Sénégal et aux 12 spécimens de Haute-Volta dont nous connaissons la formule chromosomique un programme d'analyse factorielle des correspondances, d'après 14 mensurations crâniennes relevées sur chaque individu. Les résultats de ce travail préliminaire sont assez décevants. Pourtant, si la plus grande partie (34 %) de la variabilité mise en évidence par la méthode est relative à l'âge des individus, l'analyse a révélé qu'une partie non négligeable de cette variabilité (16 %) correspond précisément à la distinction des formules chromosomiques. Ceci signifie que les différences biométriques induites par les formules chromosomiques sont relativement importantes et qu'une analyse fine des caractères morphologiques doit pouvoir permettre de préciser les caractères différentiels des deux espèces. En particulier, la distinction apparaît plus nettement dans le peuplement mixte provenant de la localité de la forêt de Bandia que dans les autres peuplements. Il semble qu'il y ait lieu de poursuivre des recherches de ce type d'abord sur des individus issus d'une même localité ; en effet la variation géographique des *Taterillus* se superpose aux différences d'ordre spécifique et peut suffire à les masquer.

Si l'on analyse la répartition géographique, en fonction de la latitude, des deux formules chromosomiques mises en évidence chez

MAMMALIA

les *Taterillus* du Sénégal et de Haute-Volta, on constate que la proportion des individus à formule « $2N = 22/23$ » décroît du nord au sud, du climat sahélien sec au climat soudanien relativement humide :

- Puits de Pete-Ole (sahélien subdésertique) : 90 %
- Forêt de Bandia (sahélo-soudanien) : 64 %
- Forêt de Saboya (soudanien) : 57 %
- Bobo-Dioulasso (soudanien) : 0 %.

SYSTÉMATIQUE

La population de *Taterillus* du Sénégal est rapportée par Rosevear à *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892). Cette forme a été décrite de Gambie, dans la partie la plus méridionale de la répartition des *Taterillus* au Sénégal.

Cependant une autre forme de *Taterillus* du Sénégal avait été décrite par F. Cuvier en 1836. Celle-ci n'avait pas été reconnue comme un *Taterillus* car le crâne du spécimen type figuré par Cuvier sous le nom de « Gerbille du Sénégal » avait été associé par erreur, du temps de Cuvier, à une peau de *Gerbillus pyramidum*, ce qui a créé bien des confusions dans la littérature (Petter, 1952). Quoiqu'il en soit, c'est le crâne figuré par Cuvier qui doit être considéré comme le type de la première forme nommée de *Taterillus* du Sénégal. Ce spécimen a été donné à Cuvier par Valanciennes, qui ne l'avait pas rapporté lui-même mais le tenait d'un collecteur auquel il l'avait acheté. La ville de Saint-Louis étant à cette époque le principal port du Sénégal, il est tout à fait probable que le « type » de *Taterillus pygargus* ait été collecté dans cette région septentrionale du Sénégal et qu'il s'agisse d'un représentant de l'espèce à $2N = 22/23$ chromosomes. Le crâne du type de *T. pygargus*, soumis à l'analyse biométrique avec la série de spécimens provenant de la région de Fete-Ole, ne peut pas être distingué de cette série.

Malgré les incertitudes qui persisteront longtemps encore sur ces identifications, nous proposons de rapporter les spécimens de *Taterillus* du Sénégal dont la formule est $2N = 22/23$ à *T. pygargus* (Cuvier 1832), et de conserver à ceux dont la formule est $2N = 36/37$ le nom de *T. gracilis* (Thomas 1892).

Laboratoire de Zoologie des Mammifères,
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris,
et

Centre d'Etude des Petits Vertébrés,
O.R.S.T.O.M., Dakar.

LES TATERILLUS DU SÉNÉGAL

SUMMARY

Analysis of the chromosomes of *Taterillus* from Senegal shows that they can be divided into two sympatric species, until now unrecognizable by their external features. Nevertheless it is tentatively proposed to consider the form with 22 chromosomes as *T. pygargus* and the form with 36 chromosomes as *T. gracilis*, taking their range into account.

BIBLIOGRAPHIE

- CUVIER, F., 1836-1841. — Mémoire sur les Gerboises et les Gerbilles. *Trans. Zool. Soc., London*, 2 : 142.
- MATTHEY, R., et M. JOTTERAND, 1972. — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* (Th.) (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- PETTER, F., 1952. — Note sur un type de F. Cuvier : *Gerbillus pygargus*, « la Gerbille du Sénégal ». *Mammalia*, 16 : 37-40.
- ROSEVEAR, D. R., 1969. — *The Rodents of West Africa*. Trustees of the British Museum (Nat. Hist.), 604 pp.

II - 3 UNE METHODE DE DETERMINATION DES *Taterillus*
PAR ELECTROPHORESE DU SERUM SANGUIN.

HUBERT. B., and BARON J.C., (1973), Determination
of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from
Senegal by serum electrophoresis. Animal Blood
Groups and Biochemical Genetics, 4, 51-54

Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis

B. Hubert and J. C. Baron

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), Dakar,
Senegal

Received: 4 December 1972

The taxonomy of the genus *Taterillus* Thomas has always posed problems. Recently, Rosevear (1969) regrouped all Senegalese *Taterillus* in only one species: *Taterillus gracilis* Thomas 1892. Professor Matthey carried out a cytotaxonomic investigation on specimens collected in the field: there are at least two chromosomically distinct species: the first with 22 chromosomes for females and 23 for males (Fundamental Numbers 44 and 46, respectively) and the second with 36 and 37 chromosomes (FN = 46). Later on, cytotaxonomic investigations were carried out in Lausanne and Dakar on wild animals and their offspring reared in the laboratory. All individuals studied belong to one of these two groups. Although we never found other chromosomic numbers in nature, hybrids have been obtained with 30 chromosomes by interbreeding the two species (either by mating a male with 23 chromosomes with a female with 36 chromosomes or the reciprocal cross).

According to a recent proposal of nomenclature (Petter et al., 1972), the individuals with 36/37 chromosomes are called *Taterillus gracilis* Thomas and the others with 22/23 chromosomes *Taterillus pygargus* Cuvier. These two species, sympatric on the main part of the Senegalese territory (*T. gracilis* should be more Soudanian and *T. pygargus* more Sahelian), are indistinguishable by usual tests (colour of the coat, body and cranial measurements and morphology). Determination by chromosomic analysis requires the sacrifice of the animal, prohibiting any ecological work with capture-recapture and marking methods. Therefore a method has been developed which permits the identification of an animal without killing by carrying out a serum electrophoretic analysis with blood obtained by a cardiac puncture.

The search in serum esterases for isoenzymes which can be used as genetic markers appears intricate (cf. Baron, 1973). But the electrophoretic analysis of the whole serum permits an easy differentiation of the species since the migration of the albumin fraction is slower in individuals with 22/23 chromosomes than in those with 36/37. (Fig. 1A and 1B). Hybrids have an electrophoretic pattern showing two bands for the albuminic fraction while the parents are characterized by only one band (Fig. 1B).

B. HUBERT AND J. C. BARON

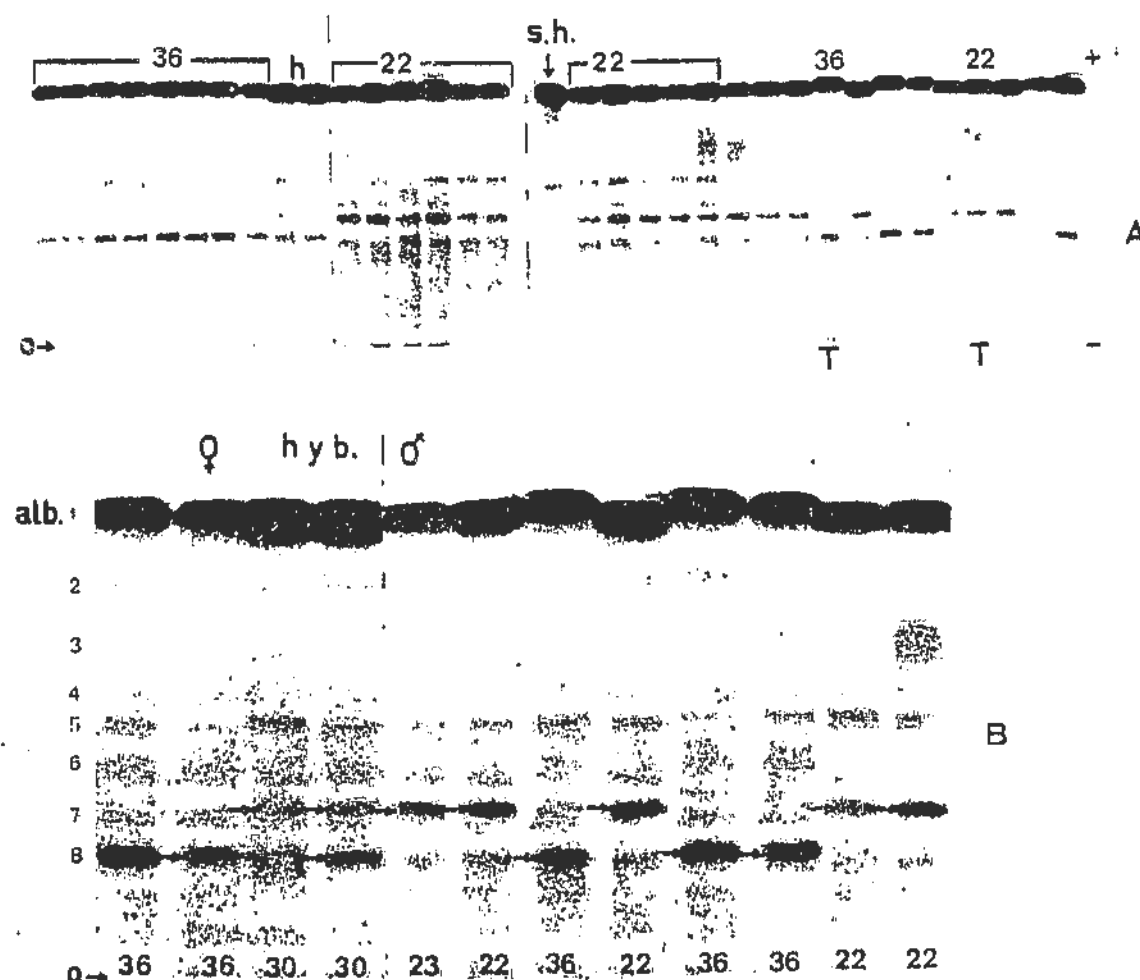


Fig. 1. Electrophoretograms of *Taterillus* sera after horizontal gelelectrophoresis (concentration 12%) with a voltage gradient of 4.5 V/cm applied for 6 h at room temperature. Discontinuous buffer: electrode buffer 25 mM LiOH and 100 mM borate, pH 8.4; gel buffer 50 mM tris and 8 mM citrate, pH 8.2. Coloration: amido black 10 B.

A. Electrophoretograms of 33 *Taterillus* sera; 36 indicates *T. gracilis* (36/37 chromosomes) and 22 indicates *T. pygargus* (22/23 chromosomes); h = hybrids; s.h. = human serum; O = origin of the migration; T = check samples among unknown sera.

B (left). Comparison between the sera of parents (♀ = female with 36 chromosomes; ♂ = male with 23 chromosomes) and the sera of their progeny F₁ (hybrids with 30 chromosomes).

B (right). Comparison between the sera of *T. gracilis* (fast albumin) and *T. pygargus* (slow albumin).

Further an important fraction migrates more rapidly (No 7) in animals with 22/23 chromosomes than in animals with 36/37 (No 8). In hybrids two fractions are present (No 7 and No 8).

For routine work we used an indirect method which consisted of mixing the serum of an unknown animal (X) with the serum of a known animal (A) (for instance 22/23 chromosomes) before the electrophoretic migration. If we find only one albuminic fraction, X and A belong to the same species (22/23 chromosomes). If we find

DETERMINATION OF TATERILLUS BY SERUM ELECTROPHORESIS

two bands, X belongs to the other species (36/37 chromosomes). Determination of the species by serum electrophoresis on cellulose acetate and localization of the transferrin by autoradiography will be studied very soon.

References

- Baron, J. C., 1973. Simultaneous electrophoretic analysis of a large number of samples. Application to serum esterases. *Anim. Blood Grps biochem. Genet.* 4: 49-50.
- Leone, C. A., 1964. Taxonomic biochemistry and serology. Ronald Press, New York.
- Matthey, R., 1969. Chromosomes des Gerbillinae. Genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia* 33: 522-528.
- Matthey, R. & F. Petter, 1970. Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute Volta et de la République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia* 34: 585-597.
- Matthey, R. & M. Jotterand, 1972. L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs-Gerbillidae). *Mammalia* 36.
- Nadler, C. F., R. S. Hoffman & J. J. Pizzimenti, 1971. Chromosomes and serum proteins of prairie dogs and a model of *Cynomys* evolutions. *J. Mamm.* 52: 545-555.
- Petter, F., 1971. Nouvelles méthodes en systématique des mammifères. Cytotaxonomie et élevage. *Mammalia* 35: 331-369.
- Petter, F., A. R. Poulet, B. Hubert & F. Adam, 1972. Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal. *T. pygargus* (F. Cuvier 1832) et *T. gracilis* (Thomas 1892) (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia* 36.
- Rosevear, D. R., 1969. The rodents of West Africa. British Museum, London, pp. 604.

II - 4 ETUDE DE L'ENSEMBLE DES DIFFERENCIATIONS SEROLOG-
IQUES ENTRE LES DEUX ESPECES DE *Taterillus*.

BARON, J.C., HUBERT B., LAMBIN P., and FINE J.M.,
(1974), Serological differentiation of two species
of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal :
T. gracilis (Thomas, 1892) and *T. pygargus* (Cuvier,
1832). Comp. Biochem. Physiol., Vol. 47A, 441-446

SEROLOGICAL DIFFERENTIATION OF TWO SPECIES OF *TATERILLUS* (RODENTIA, GERBILLIDAE) FROM SENEGAL: *T. GRACILIS* (THOMAS, 1892) AND *T. PYGARGUS* (CUVIER, 1832)

J. C. BARON¹, B. HUBERT¹, P. LAMBIN² and J. M. FINE²

¹Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, 24 rue Bayard, Paris (8°); and ²Laboratoire d'Immunochimie, Centre National de Transfusion Sanguine, 6 rue Alexandre-Cabanel, Paris (15°), France

(Received 9 April 1973)

Abstract—1. The sera of two species of *Taterillus*, *T. gracilis* and *T. pygargus*, were analysed by electrophoresis with different media: acetate, starch gel and acrylamide.

2. The two principal fractions, albumin and transferrin, appear to have different mobilities according to the species and consequently can be used to differentiate these two species which are indistinguishable by the usual tests.

3. The hybrids inherit albumin and transferrin from their parents and show two different fractions for transferrin and two different fractions for albumin.

4. The chromosomal equipment of each species, 36/37 chromosomes for *T. gracilis*, 22/23 chromosomes for *T. pygargus* and 30 chromosomes for hybrids, bears out serological differentiations.

INTRODUCTION

THE TAXONOMY of the genus *Taterillus* (Thomas) has always posed problems. Recently, Rosevear (1969) regrouped all Senegalese *Taterillus* into only one species: *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892). Matthey carried out a cytotaxonomic investigation on specimens collected in the field; there are at least two chromosomically distinct species: the first with 22 chromosomes for females and 23 for males, and the second with 36 and 37 chromosomes. Although we have never found other chromosomal numbers in nature, hybrids have been obtained with 30 chromosomes by interbreeding the two species (either by mating a male with 23 chromosomes with a female with 36 chromosomes or the reciprocal cross).

According to a recent proposal of nomenclature (Petter *et al.*, 1972), the individuals with 36/37 chromosomes are called *T. gracilis* (Thomas) and the others with 22/23 chromosomes *T. pygargus* (Cuvier). These two species, sympatric on the main part of the Senegalese territory, are indistinguishable by the usual tests (colour of the coat, body and cranial measurements and morphology, etc.) To avoid the sacrifice of the animal—prohibiting any ecological work—for chromosomal determination Hubert & Baron (1973) conducted serological investigations

J. C. BARON, B. HUBERT, P. LAMBIN AND J. M. FINE

by starch gel electrophoretic analysis. The present report presents the results obtained with two other different media and the localization of the transferrin.

MATERIALS AND METHODS

Samples of sera for investigation were obtained from 17 *Taterillus pygargus*, 13 *T. gracilis* and 2 hybrids. The blood was obtained by cardiac puncture. The animals studied in this work, were collected in the field (numbers with B or E) or inbred in the laboratory (numbers with Tu, see Table 1). The B-animals came from the north of Senegal, near the Pete-Ole well (16°10' N, 15°05' W) and the E animals were collected in the protected forest of Bandia (14°35' N, 17°01' W). The animals indicated as coming from the laboratory are offspring reared here, for instance the hybrids. Hybrids have never been available in the field. The two species, although sympatric, share the ground according to their ecological requirements. Nevertheless, no sexual attraction seems to exist. On the other hand, on breeding they give birth to hybrids which are definitively sterile.

Three types of electrophoresis

Cellulose acetate electrophoresis was carried out on Cellogel bands (5.7 × 14 cm) with an apparatus manufactured by Sebia. A voltage of 200 V was applied for 45 min. The buffer was made of barbital (1.38 g)/barbital sodium (8.76 g)/calcium lactate (0.384 g) in 1 l. of distilled water, pH 8.6. The bands were stained in a red Ponceau S solution.

Horizontal starch-gel electrophoresis was carried out using a discontinuous buffer system (Smithies, 1955). The gel, 12% starch (Connaught Medical Research Laboratories, Toronto), was made up in a buffer containing 0.05 M Tris and 0.008 M citric acid, pH 8.2; the electrode vessels contained 0.025 M LiOH and 0.1 M boric acid, pH 8.4. The samples migrated in the same run with a voltage gradient of 4.5 V/cm applied for 6.5 hr at room temperature, using an apparatus already described (Baron, 1972). After electrophoresis, the gel was cut horizontally, one slice being stained with Amido black and the other revealed by autoradiography.

Electrophoretic separation according to size and charge was performed in a 4–30% concave polyacrylamide gel gradient as described by Margolis & Kenrick (1968) and using the Gradipore reagents and apparatus as supplied by the manufacturer (Townson & Mercer, Lane Cove, Australia). The buffer used was a Tris-borate EDTA buffer, pH 8.6. Five μ l of each sample was submitted to electrophoresis.

Autoradiography

The serum was previously labelled with radioactive iron (^{59}Fe) by the addition of $^{59}\text{FeCl}_3$ (50 μ l/ml of serum of a $^{59}\text{FeCl}_3$ solution containing 10 μCi). After starch gel electrophoresis one slice was cooled at -15°C to prevent the proteins from diffusing during autoradiography which was performed for 48 hr with a Kodirex film (13 × 18 cm) set on the gel inside a dark box kept at -15°C .

Cytological preparations of chromosomes

Caryotypes were obtained by "squashes" prepared by the method perfected by Matthey. Animals were sacrificed 1.5 hr after an intraperitoneal injection of 1% colchicine (0.01 ml/g). The spleen and gonads were collected and minced into fragments incubated for 10 min in a hypotonic solution of 1% sodium citrate, and then fixed in 50% acetic acid solution for 40 min. Each fragment was squashed on an albuminized slide with a cover slide and petroleum jelly. After immersion into 70% alcohol the preparations were coloured (acid Kemal), dehydrated and set with Canada balsam.

The specimens were preserved, with skin and skull kept in the laboratory collection.

SEROLOGICAL DIFFERENTIATION OF TWO SPECIES OF *TATERILLUS*

RESULTS

Electrophoretic analysis

Cellulose acetate (Fig. 1A). The electrophoregram shows five main protein fractions. The most important one, albumin, has the fastest relative mobility. The second important main fraction is transferrin. The transferrin has been identified in this medium by analogy with its position after paper electrophoresis followed by autoradiographic revelation.

An important mobility difference is observed between the albumin of *T. gracilis* (fast) and the albumin of *T. pygargus* (slow) (Fig. 1A). The last one does not migrate as far as the first one. The hybrid shows two albumin fractions whose mobilities correspond to those of the parents as can be seen with a pool of sera from *T. gracilis* and *T. pygargus*. The mobility of the transferrin depends also on the species: fast for *T. pygargus* and slow for *T. gracilis*, the hybrids having two transferrins transmitted from their parents.

Starch gel (Fig. 1B). Separation in this medium is better than on acetate and more than nine bands are observed on electrophoregrams. The most important and fastest fraction is albumin which shows a difference in mobility depending on the species: fast for *T. gracilis* and slow for *T. pygargus*. Hybrids have an electrophoretic pattern showing two albumin fractions, the mobilities of which are slightly different from those of the parents.

The second main fraction is transferrin localized by means of autoradiography at a fast level (No. 7) for *T. pygargus* and a slow level (No. 8) for *T. gracilis* (Fig. 1B). Another protein fraction easily visible in *T. pygargus* sera has a relative mobility close to slow transferrin and must not be confused with transferrin when using only a general Amido black 10B staining. The transferrin seems to be monomorphic in the animals of the two species studied (13 *T. gracilis* and 17 *T. pygargus*) and hybrids inherit from their parents the two different transferrins with respectively the same mobilities.

Polyacrylamide gel (Fig. 1C). This medium, with its concentration gradient (4–30 per cent), gives the best separation of *Taterillus* sera from which more than 15 fractions are well separated.

In our experiments the albumins of the two *Taterillus* species seem to migrate at the same level and, of course, the hybrid shows a one-albumin pattern. This insignificant result for albumin comes from the fact that in this kind of gel the separation mainly depends on the molecular size.

The transferrins present the same differences in mobility that are found with acetate or starch gel electrophoresis.

Caryotypes

The caryotypes studied are classified into two types according to the two species deriving from an ancestral stock. The establishment of caryotypes is complicated in Gerbillidae because of a relatively important polymorphism.

As shown in Fig. 1, the formulas established are:

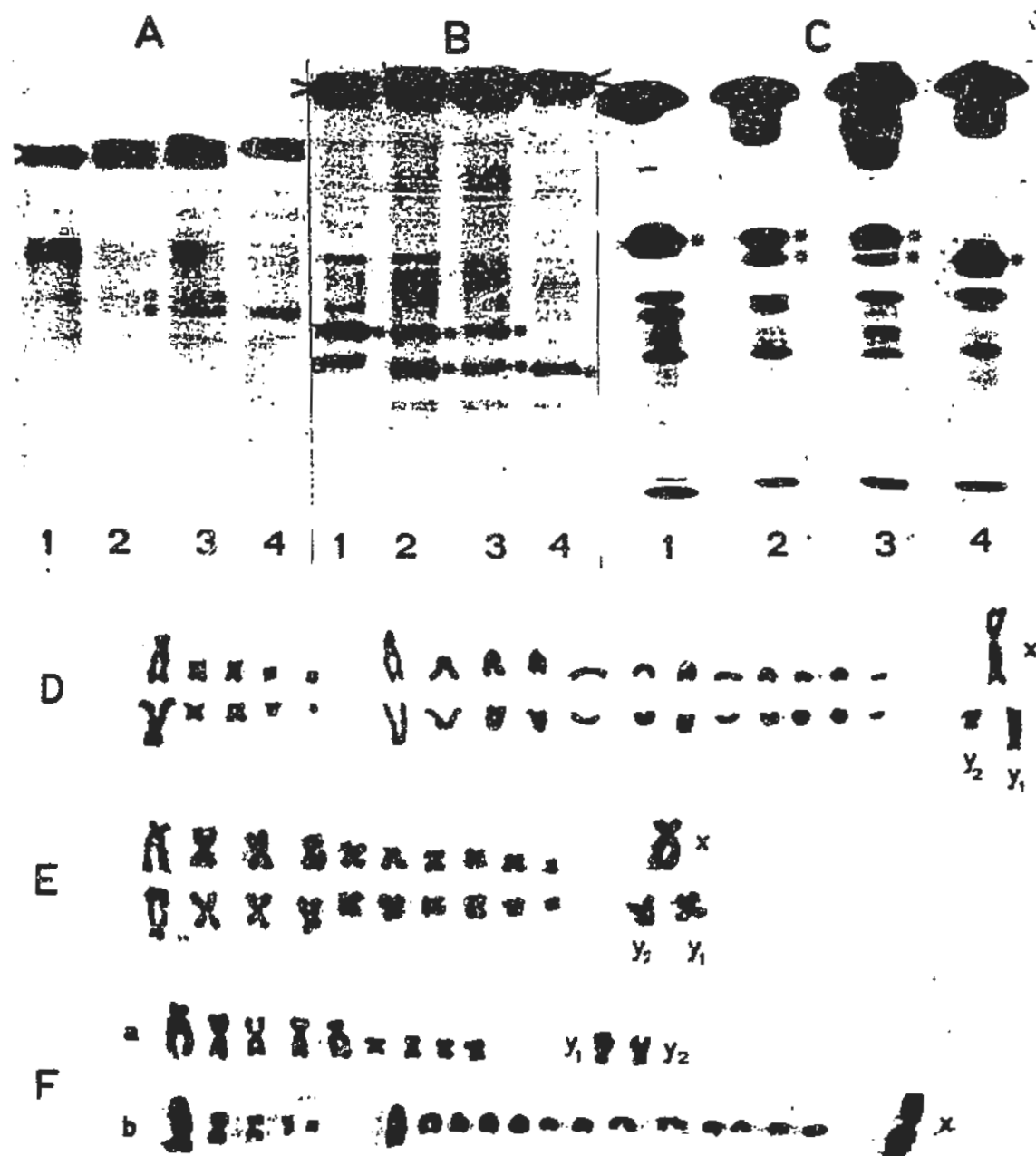


FIG. 1. A. Electrophoresis of *Taterillus* sera on cellulose acetate membrane, B in starch gel, C in polyacrylamide gradient gel. 1, *Taterillus pygargus*; 2, hybrid: *T. pygargus* × *T. gracilis*; 3, mixture of sera from one *T. pygargus* and one *T. gracilis*; 4, *Taterillus gracilis*. >, Albumins; *, zones of radioactivity (^{59}Fe) corresponding to iron-binding protein of serum (transferrin). D. Caryotype of *T. gracilis* (male, No. E 324) (× 2700). E. Caryotype of *T. pygargus* (male, No. E 327) (× 4000). F. Caryotype of hybrid (male, No. Tu 145) (× 2700): a, chromosomes issued from male genome (*T. pygargus*); b, chromosomes issued from female genome (*T. gracilis*).

J. C. BARON, B. HUBERT, P. LAMBIN AND J. M. FINE

T. gracilis (Thomas, 1892): 37/36 chromosomes (Fig. 1D):

Males: 37 chromosomes (fundamental number (FN) = 50):

metacentric chromosomes: 5 pairs;

acrocentric: 12 pairs;

sexual chromosomes: X/Y_1Y_2 .

Females: 36 chromosomes (FN = 48):

metacentric chromosomes: 5 pairs;

acrocentric: 12 pairs;

sexual chromosomes: XX.

T. pygargus (Cuvier, 1832): 23/22 chromosomes (Fig. 1E):

Males: 23 chromosomes (FN = 46);

metacentric chromosomes: 20 pairs;

sexual chromosomes: X/Y_1Y_2 .TABLE 1—LIST OF THE *Taterillus* STUDIED WITH REFERENCE TO THE NUMBER OF CHROMOSOMES, THE MOBILITY OF THE ALBUMIN IN STARCH GEL AND IN ACETATE AND THE MOBILITY OF THE TRANSFERRIN IN STARCH GEL

No.	Sex	Chromosome number	Albumin mobility (starch gel or acetate)	Transferrin mobility in starch gel	<i>Taterillus</i> species
B 46	m	37	F	S	<i>gracilis</i>
B 74	f	22	S	F	<i>pygargus</i>
B 75	m	23	S	F	<i>pygargus</i>
B 80	f	22	S	F	<i>pygargus</i>
E 321	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
E 324	m	37	F	S	<i>gracilis</i>
E 326	m	37	F	S	<i>gracilis</i>
E 327	m	23	S	F	<i>pygargus</i>
E 374	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
E 375	f	22	S	F	<i>pygargus</i>
E 376	m	23	S	F	<i>pygargus</i>
E 377	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
E 389	m	23	S	F	<i>pygargus</i>
E 390	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
Tu 4	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
Tu 52	f	22	S	F	<i>pygargus</i>
Tu 143	f	30	F and S	F and S	hybrid
Tu 144	m	30	F and S	F and S	hybrid
Tu 157	m	23	S	F	<i>pygargus</i>
Tu 162	f	36	F	S	<i>gracilis</i>
Tu 163	m	37	F	S	<i>gracilis</i>
Tu 175	f	22	S	F	<i>pygargus</i>
Tu 182	f	22	S	F	<i>pygargus</i>

F, Fast; S, Slow.

SEROLOGICAL DIFFERENTIATION OF TWO SPECIES OF *TATERILLUS*

Females: 22 chromosomes (FN = 44).

Hybrids: 30 chromosomes (Fig. 1F).

The 30 chromosomes cannot be paired, but it is easy to separate what come from the male (Fig. 1F, a) and the female genome (Fig. 1F, b). For example, a male (Tu 145) is born by cross-breeding between a male *T. pygargus* and a female *T. gracilis*.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Caryotypes

According to Matthey & Jotterand (1972) the Y_2 chromosome would be the half of an additional pair, the other half of which would be on the X chromosome by translocation. This kind of formula with X/Y_1Y_2 can also be found in Insectivora, Chiroptera and Artiodactyla.

The caryotypes of these two species are very similar: the fundamental numbers (FN) are not very different and some autosomes have many common characteristics (see Matthey & Jotterand, 1972). According to these authors, the 2N number and FN of these two species of *Taterillus* are less in relation to the other species of the genus, whose caryotypes are known (see Table 2).

TABLE 2—FEMALE CARYOTYPES OF SOME *Taterillus* SPECIES

	2N	FN
<i>T. congicus</i>	54	70
<i>T. emini</i>	44	68
<i>T. gracilis</i> from Haute Volta	36	46
<i>T. gracilis</i> from Senegal	36	48
<i>T. pygargus</i>	22	44

Electrophoretic analysis

Whereas the cytotaxonomic differentiation of *T. gracilis* and *T. pygargus* necessitates the sacrifice of animals, the serological method can be used on live animals and thus capture-marking-recapture methods are important in ecological studies. In fact only a very small amount of blood is necessary (0.1–0.2 ml) and it is quicker and easier to perform an acetate electrophoresis run (9 new serum analyses in less than 2 hr) than to prepare and examine good chromosomal preparations.

Serological work permits ecological comparative studies (qualitative and quantitative) of the two species of *Taterillus* particularly with regard to the possible different bearing of these two species in the epidemiology of some African arbovirus diseases.

Determination of the two species by the migration of the albumin on acetate is very easy and can be checked by looking at the migration of transferrin. In

J. C. BARON, B. HUBERT, P. LAMBIN AND J. M. FINE

order to make assurance doubly sure, starch gel electrophoresis can be done (40 samples can be analysed side by side in the same run with our apparatus) in which the various transferrins have quite different positions. An indirect method can be also used which consists of adding serum of a known species into the sample to be analysed (Hubert & Baron, 1973). If we find two albumin bands then the unknown sample belongs to the other species.

The serum electrophoretic analysis of *Taterillus* from Senegal corroborates the caryotypic analysis of Matthey & Jotterand (1972) who distinguished two cryptical species confused under the name of *T. gracilis* Thomas. If morphological and morphometrical characteristics do not permit the separation of the two species, a simple serum analysis indicates two different biochemical characters: the albumin and the transferrin.

REFERENCES

- BARON J. C. (1972) Note sur un nouvel appareil d'électrophorèse horizontale pour gel d'amidon. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. X, 251-262.
- BRES P., CAMICAS J. L., CORNET M., ROBIN Y. & TAUFFLIEB R. (1969) Considération sur l'épidémiologie des Arboviroses au Sénégal. *Bull. Soc. Path. exot.* 62, 253-259.
- FINE J. M. (1968) Electrophorèse en gel d'amidon. In *Techniques d'électrophorèse de zones* (Edited by DE LA TOURELLE ST.-MANDÉ).
- HUBERT B., ADAM F. & POULET A. (1973) Liste préliminaire des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia* 37, 183-193.
- HUBERT B. & BARON J. C. (1973) Détermination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood Grps biochem. Genet.* 4, 51-54.
- MARGOLIS J. & KENRICK K. G. (1968) Polyacrylamide gel electrophoresis in continuous molecular sieve gradient. *Analyt. Biochem.* 25, 347.
- MATTHEY R. & JOTTERAND M. (1972) L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Thomas (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia* 36, 193.
- MATTHEY R. & PETTER F. (1970) Etude cytogénique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute Volta et de la République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia* 34, 585-597.
- NADLER C. F., HOFFMAN R. S. & PIZZIMENTI J. J. (1971) Chromosomes and serum proteins of prairie dogs and a model of *Cynomys* evolution. *J. Mammal.* 52, 545-555.
- PETTER F. (1971) Nouvelles méthodes en systématique des Mammifères. Cytotaxonomie et élevage. *Mammalia* 35, 331-369.
- PETTER F., POULET A. R., HUBERT B. & ADAM F. (1972) Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal, *T. pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *T. gracilis* (Thomas, 1892). (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia* 36, 210.
- ROSEVEAR D. R. (1969) *The Rodents of West Africa*. British Museum, London.
- SMITHIES O. (1955) Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. *Biochem. J.* 61, 629-641.

Key Word Index—Albumin; transferrin; *Taterillus*; chromosomes; electrophoresis; cytotaxonomy.

II - 5 STATUT DES PRINCIPALES ESPECES DE *Mastomys*
EN AFRIQUE

HUBERT B., MEYLAN A., PETTER F., POULET A.,
et TRANIER M., (1982), Different species in
genus *Mastomys* from western central and southern
Africa (Rodentia, Muridae), Annals of the Royal
" Museum of Central Africa. (in press)

DIFFERENT SPECIES IN GENUS MASTOMYS FROM WESTERN, CENTRAL AND SOUTHERN AFRICA
- (RODENTIA MURIDAE)

by

B. HUBERT, A. NEYLAN, F. PETTER, A. POULET et H. TRANIER

The Mastomys group is widely distributed throughout sub-Saharan Africa except in the high rainforest. It is of interest due to this widespread distribution and to its perihuman habitats (villages fields) in consequence of which it is considered a major agricultural pest and a dangerous reservoir host of cattle and human diseases such as lassa virus, bubonic plague, bilharzia...

For us Mastomys is a good separate generic group designated by close characteristics for morphology (pattern skull teeth...) biology (reproduction, feeding habits...) and ecology (population dynamics, spatial distribution...).

The first modern work on its systematics was made by Matthey (1954) who described the karyotype of a specimen that Davis sent him from Johannesburg as $2n=36$; he referred it to M. natalensis. Then Petter (1957) thought specimens of M. natalensis from the South were different from the western specimens; he referred these to M. erythroleucus. Further works from Matthey (1965, 1966a, 1967, 1970) described different karyotypes from Ivory Coast, Congo, Zaïre, Central African Republic with either 32 or 38 chromosomes and one from Central African Republic with 36 chromosomes. An interesting case of polymorphism in a Chad population with 32 chromosomes was published by Matthey (1966b). Rosevear (1969) recognized five forms of Mastomys but he did not differentiate between karyotypes. Later it was stated that karyotypes of specimens from Zaïre have 38 chromosomes (Kral 1971). Tranier (1974) quoted that the Mastomys from Morocco has 38 chromosomes and is very close to west African forms.

Petter (1977) studying the type specimens in the British Museum gave two different names for the west and central African Mastomys: M. erythroleucus with 38 chromosomes and M. huberti with 32 chromosomes. At the same time, Hallett (1977) published a thesis on south African Mastomys showing two different karyotypes of 32 and 36 chromosomes. In an unpublished report she discussed crossing the "36" form of Mastomys with "32" and "38" forms respectively from the Congo and the Ivory Coast sent by Petter. She obtained only hybrids from crossing the 32 and 36 forms which had 34 chromosomes. One of the authors has collected Mastomys with 38 chromosomes in the Omo Valley in Ethiopia (Hubert, 1978).

Recently, Lyons (1977, 1980) and Gordon (1977) found two karyotypes of Mastomys from Zimbabwe and South Africa. They proposed that the 32 form is M. natalensis and the 36 form is M. goughi by comparing the geographical distribution of their specimens with the type localities. They asked on what similarities exist between western and southern specimens with 32 chromosomes.

Recent works on lassa fever virus increased our knowledge on this genus: Robbins and Krebs (1982) published data concerning 32 and 38 chromosomes karyotypes from Sierra Leone as did Dobrokhotoy, Arato and Neylan (1982) for Nigeria.

From personal communications, we know of additional karyotypes observed in some African countries: 32 in northern Zaïre (C.B. Robbins), 32 and 38 in Burundi, Upper Volta (R. Matthey, M. Verheyen) and Cameroon (D. Schlitter). One of us (M.T.) has found karyotypes of Mastomys from Niamey (Niger) with 32 chromosomes and from different localities in Senegal: Pandia area (38 ch.), Fatick (38 ch.), Casamance (32 ch.) and Savignie in Senegal River Valley (32 ch.).

From this data we shall see what is presently known to separate these forms of Mastomys on geographical, morphological and karyotypic differences.

GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

The genus is distributed throughout subsaharan Africa except for the high rain forest (fig.1). None of the authors found differences in local distribution. In southern Africa the two forms occur in villages, fields, veld and dry savanna this is also true in central Africa where, however, the 36 chromosome form was collected in the forest (one specimen). From western Africa we have some more precise data: *M. huberti* ($2n=32$) in Senegal is usually found in wet areas, even swamps, ricefields and riverbanks; in Sierra Leone in forest area and in Nigeria in northern savanna. In Senegal and Sierra Leone, *M. erythroleucis* inhabits dry bush savanna but not in Nigeria where it seems to prefer southern areas. Both species are found in villages and bush. It is therefore very difficult to find differences in their spatial distribution.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS

There is no positive test for cranial and dental morphology, but in suitable light conditions it is easy to distinguish these forms by pelage characteristics: south african seems to be soft-furred compared to western and central specimens; this character soft-fur is also valuable for an individual from Central African Republic with 36 chromosomes. The south african authors didn't quote any morphological characteristics to distinguish these two forms.

Fur colour is used to distinguish between the west african forms such as *M. erythroleucis* which is grey-brown, sometimes reddish on the back, greyish on the belly with a yellow-brown line on the flanks, whereas *M. huberti* has a dark grey back and belly without a yellow-brown line between. Colour may also vary according to age class: the young of both species are grey, but *M. erythroleucis* becomes brownish and reddish over the age of 6 months; it is generally easy to distinguish the two forms from the same age class and the same locality. Those with 32 chromosomes seem to be more aggressive than the two other forms (Hallett 1977 and personal observations).

KARYOTYPES

(see Table 1)

1-*Nastomys erythroleucis*: $2n=38$ chromosomes

We don't have results using the banding method for this karyotype, also the interpretation should recognize some imprecisions, particularly on the incidence of pericentric inversion and on the arbitrary choice of the Y. Nevertheless, this karyotype is well defined and different from the other two.

Most of the studied specimens show 7 or 8 pairs of meta- or submetacentrics and 10 pairs with a sub-terminal centromere, the X is a large metacentric and the Y a medium sized submetacentric. This is the rule for the specimens from Ivory Coast (Bouake) Senegal (Niokolo-Koba), Zaïre (Kivu) observed by Matthey (1965, 1966a), from Morocco (Essaouira) by Tranier (1974) from Nigeria by Dobrokhotov et al. (1982) and our personal observations from Senegal (Bandia area Ile aux Serpents).

For two different localities, peculiar formulae have been found: from northern Central African Republic (Mamoun lake) with a $NF=72$ or 74 by Matthey (in litt.) and from northern Senegal (Fatick Olo) with 10 pairs of meta- or submetacentrics (fig.2).

This last have been observed on specimens collected during the population outbreak in 1975-76 in an area uninhabited by this species in other conditions.

2-*Nastomys natalensis*: $2n=36$ chromosomes

The karyotypes published by Matthey (1954 1970), Hallett (1977) and Lyons et al. (1977) are very close: 10 pairs of meta- and submetacentrics, 7 pairs of acrocentrics the X is a large metacentric and the Y a submetacentric. A pericentric inversion has been described by Hallett (1977) in a Cape Province population.

3-*Nastomys* with 32 chromosomes

3.1-South african forms

The karyotypes were described by Hallett (1977) and Lyons et al. (1980), they both described an important polymorphism on pair n°12, for some specimens from Zimbabwe. The formula is as follows: 11-12 pairs of meta- or submetacentrics, 3-4 pairs of acrocentrics, the X is a large metacentric and the Y is acrocentric.

3.2-West african forms: *Nastomys huberti*

The chromosomal formula as described by Matthey (1966a) and by Dobrokhotov et al. (1982) from the Ivory Coast Congo Central African Republic and Nigeria is as follows:



- 2 m. 38
- ▲ 2 m. 32
- 2 m. 36

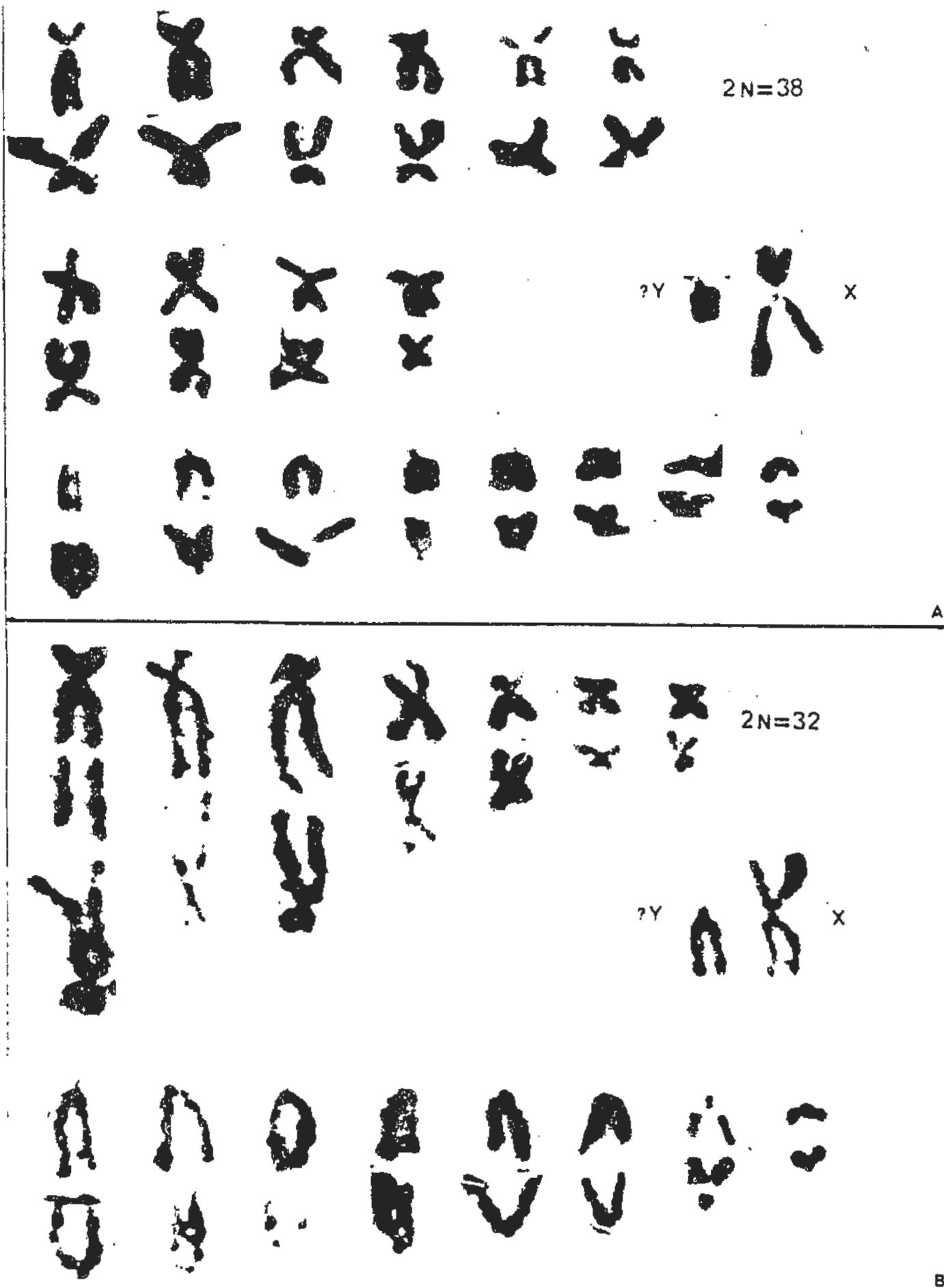


Figure 1 - Geographical distribution of the different known karyotypes of *Mastomys* in western, central and southern Africa.

Figure 2 - Karyotypes of two males *Mastomys* from Senegal:
 A-*Mastomys erythroleucus* from Pete Ole (16°10 N, 15°05 W)
 B-*Mastomys huberti* from Savignie (16°12 N, 16°18 W)

12 pairs of meta- or submetacentrics, 4 pairs of acrocentrics, the X is a large metacentric and the Y is a medium-sized submetacentric.

We found the same formula in Niamey (Niger), but with an acrocentric Y. Matthey (1966b) described a case of polymorphism with a pericentric inversion on 8 specimens from N'djamena (Chad), obtaining 11-12 pairs of meta- or submetacentrics. He quoted (in litt.) the case of an individual from Upper Volta with an acrocentric Y. The same kind of acrocentric Y was observed by us in a population from Savoigne (northern Senegal) with only 7 pairs of metacentrics, i.e. 8 pairs of acrocentrics (fig. 2).

4-Hybrids

Hybrids with 34 chromosomes have been obtained by crossing 36 chromosomes *Mastomys* with individuals from South Africa having 32 chromosomes (Hallett, 1977; Lyons et al., 1980) and from the Congo (Hallett, unpublished report). No hybrids have been produced by breeding 38 with 32 or 36.

ELECTROPHORETIC ANALYSES

Working with blood collected in the field, different authors have used haemoglobin patterns to recognize these different species: Gordon (1978) and Green et al. (1978 & 1980) in southern Africa, Dobrokhotov et al. (1982) in Nigeria and Robbins and Krebs (1982) in Sierra Leone. These last mentioned authors have found ambiguous results with specimens from Senegal which karyotypes are known and that we have sent to them.

DISCUSSION

With our knowledge, we can distinguish two well defined forms in western Africa and also two forms in southern Africa. Whereas one western form is well characterized by its chromosomal formula $2n=38$ and the first known species in South Africa by its formula $2n=36$, we know that there are individuals with $2n=32$ chromosomes both in western and southern Africa. Do these two last populations belong to the same species?

We know that some species have the same chromosomal formulae (*Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*, *Meriones shawi* and *M. libycus*...), as could be the case with these *Mastomys*. It can only be presumed that they are the same species.

Turning to the difficulties in using measurements to distinguish the *Mastomys* species, we need to compare enough chromosomal formulae of individuals from many localities. Among the recent data, we cannot be certain of the absence of one species in a locality where some individuals of an other chromosomal formula have been caught. Only 21 specimens with 32 chromosomes have been collected in the whole of Natal which is not enough to conclude that this is the formula of the type of *Mastomys natalensis* described from this country. The same is true for *M. concha* which cannot be identified with the species having 36 chromosomes using the available data.

Many strains of *Mastomys* with 36 chromosomes are used in different laboratories around the world and are known as *M. natalensis*. It seems to us to be premature, by using the present incomplete data, to relate this name with individuals of 32 chromosomes and to consider *M. huberti* as a synonyme.

CONCLUSION

In conclusion, we propose to maintain the name *M. natalensis* for the form with 36 chromosomes, *M. erythroleucus* for that with 38 chromosomes and *M. huberti* for the western form with 32 chromosomes, and to refer the individuals with 32 chromosomes from southern Africa to *Mastomys caffer* as suggested by Green et al. (1980) since it has also been described from this country.

This proposal, even if it is not definitive, allows us to maintain what is generally known, to show the complexity of this situation and, may be, to induce new research on the relationship between these two forms of *Mastomys* from different geographical origins. This work must be done quickly in regard to the importance of this group as agricultural pests (Poulet et al., 1980; Taylor and Green, 1976) and as disease vectors (Green, 1978; Higgins-Opitz et al., 1979; Coetzee, 1980; Dobrokhotov et al., 1982 and Robbins & Krebs, 1982).

	geographical distribution	level of polymorphism	chromosomal formula		
			meta and submetacentrics	acrocentrics	sexual chromosomes
2n=38	Western and central Africa -Senegal to Ethiopia -northern Senegal	low low	7 pairs 10 pairs	11 pairs 8 pairs	X meta Y submeta
2n=36	Southern and central Africa (R.S.A., Namibia, Zimbabwe) (Central African Republic)	low	10 pairs	7 pairs	X meta Y submeta
2n=32	Western and central Africa				X meta
	-Congo, Ivory Coast, Central African Republic	low	12 pairs	3 pairs	Y submeta
	-Chad, Niger, Upper Volta	high	11-12 pairs	3-4 pairs	Y acro
	-Senegal	low	7 pairs	8 pairs	Y acro
	Southern Africa				
	-Zimbabwe, R.S.A.	high	11-12 pairs	3-4 pairs	Y acro
Hybrids 2n=34	Only in laboratory 36 (South Africa) x 32 (South Africa, Congo, Ivory Coast) Females are fertile at a low rate				

Table I - Known karyotypes of Nastomys from western, central and southern Africa.

BIBLIOGRAPHY

- COETZEE C.G., 1980 - Distribution and ecology of Nastomys natalensis in South West Africa/ Namibia - S. Afr. Cancer Bull., 24:239-256.
- DOBROKHOTOV B., A.A. ARATA et A. MEYIAN, 1982 - Ecologie des rats à mammelles multiples (genre Nastomys) dans un foyer endémique de fièvre Lassa dans l'est de la Nigeria - Mammalia (in press).
- GORDON D.H., 1978 - Distribution of sibling species of the Praomys (Nastomys) natalensis group in Rhodesia (Mammalia: Rodentia) - Proc. Zool. Lond., 186:397-401.
- GREEN C.A., D.H. GORDON and N.F. LYONS, 1978 - Biological species in Praomys (Nastomys) natalensis (Smith), a rodent carrier of Lassa virus and bubonic plague in Africa - Am. J. Trop. Med. Hyg., 27:627-629.
- GREEN C.A., H. KEOGH, D.H. GORDON, H. PINTO and E.K. HARTWIG, 1980 - The distribution, identification and naming of the Nastomys natalensis species complex in Southern Africa (Rodentia: Muridae) - J. Zool. Lond., 192:17-23.
- HALLETT J.M., 1977 - Cytological and cytogenetical studies on the multimammate mouse Praomys (Nastomys) natalensis - Fac. of Sci., Univ. of the Witwatersrand, Johannesburg, 122 pp.
- HIGGINS-OPITZ S.B., K.B. BHOOIA, T.F.G. JACKSON and P. BERJAK, 1979 - Early hepatic bilharzial lesions of Praomys (Nastomys) natalensis (A. Smith) - Proc. Elect. Microscopy S. Afr., 9:109-110.
- HUBERT B., 1978 - Modern rodent fauna of the lower Omo Valley, Ethiopia - Bull. Carneg. Mus. Nat. Hist., 6:109-112.
- KRAI B., 1971 - Non-robertsonian variability in karyotype in rats of the subgenus Nastomys - Zool. Listy, 20:39-49.
- LYONS N.F., C.A. GREEN, D.H. GORDON and C.R. WALTERS, 1977 - G-banding chromosomal analysis of Praomys natalensis (Smith) (Rodentia: Muridae) from Rhodesia. I-36 chromosome population - Heredity, 38:197-200.
- LYONS N.F., D.H. GORDON and C.A. GREEN, 1980 - G-banding chromosome analysis of species A of the Nastomys natalensis complex (Smith, 1834) (Rodentia: Muridae) - Genetica, 54:209-212.
- MATTHEY R., 1954 - Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae - Caryologia, 6:1-44.
- MATTHEY R., 1965 - Etudes de cytogénétique sur des Murinae africains appartenant aux genres Arvicanthis, Praomys, Acomys et Nastomys (Rodentia) - Mammalia, 29:228-249.
- MATTHEY R., 1966a - Cytogénétique et taxonomie des rats appartenant au sous-genre Nastomys Thomas (Rodentia: Muridae) - Mammalia, 30:105-119.
- MATTHEY R., 1966b - Une inversion péricentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsonien dans une population de Nastomys (Rodentia: Murinae) - Chromosoma (Berl.), 18:188-200.
- MATTHEY R., 1967 - Note sur la cytogénétique de quelques muridés africains - Mammalia, 31:281-287.
- MATTHEY R., 1970 - Caryotypes de Muridés et de Dendromuridés originaires de République Centrafricaine - Mammalia, 34:459-466.
- PETTER F., 1957 - Remarques sur la systématique des Rattus africains et description d'une forme nouvelle de l'Afrique - Mammalia, 21:125-139.
- PETTER F., 1977 - Les rats à mammelles multiples d'Afrique occidentale et centrale: Nastomys erythroleucus (Temminck, 1853) et N. huberti (Wroughton) 1908 - Mammalia, 41:441-444.
- POULET A., B. HUBERT et F. ADAM, 1979 - Dynamique des populations de rongeurs et développement de l'agriculture dans la zone sahélienne - C. R. Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical, 1ère partie: Cultures tropicales, Marseille 13-16 mars 1979/ 773-799.
- ROBBINS C.B. and J.W. KREBS, 1982 - A review of the Sierra Leone Nastomys Lassa Fever Project - Ann. Mus. Roy. Terv. (in press).
- ROSEVEAR D.R., 1969 - The Rodents of West Africa. British Museum, London.
- TAYLOR K.D. and M.G. GREEN, 1976 - The influence of rainfall on diet and reproduction in four african rodent species - J. Zool. Lond., 180:367-389.
- TRANIER M., 1974 - Parenté des Nastomys du Maroc et du Sénégal (Rongeurs, Muridés) - Mammalia, 38:558-560.

III - DYNAMIQUE DE POPULATION

III - 1 MODELISATION A PARTIR DES RÉSULTATS DE TERRAIN

HUBERT B., ADAM F., POULET A., (1978), Modeling of the population cycles of two rodents in Senegal, Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, n° 6, 88-91

..

Made in United States of America
 Reprinted from BULLETIN OF CARNEGIE MUSEUM OF NATURAL HISTORY
 No. 6, 1978
 © 1978 by the Trustees of Carnegie Institute, all rights reserved

MODELING OF THE POPULATION CYCLES OF TWO RODENTS IN SENEGAL

BERNARD HUBERT

Laboratoire de Zoologie Appliquee, O.R.S.T.O.M., BP 1386, Dakar, Senegal

F. ADAM

Laboratoire de Zoologie Appliquee, O.R.S.T.O.M., BP 1386, Dakar, Senegal

ALAIN R. POULET

Laboratoire de Zoologie Appliquee, O.R.S.T.O.M., BP 1386, Dakar, Senegal

ABSTRACT

Models of adaptive strategy to periods of decreasing populations in two rodents in Senegal are given. Actual densities of *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis* are compared mathematically to observed densities. Differences in various

ecological parameters of the two species account for their respective adaptive success during periods of low population densities.

INTRODUCTION

The two principal species of rodents—*Mastomys erythroleucus* (Temminck) (Rodentia, Muridae) and *Taterillus gracilis* Thomas (Rodentia, Gerbillidae)—present after the population outbreak of 1975–1976 in the Bandia region of Senegal (14°37'N, 17°01'W), were studied from November 1975 to August 1977. This study particularly involved the large population decrease after the 1975–1976 outbreak. Results

are given for the different habitats together—a dry deciduous woodland, some areas of it cut for charcoal production and adjacent areas under cultivation. Different soils are present in Bandia, but all the areas included in this study are on tropical lateritic soils. A further description of the area was presented by Hubert (1977).

METHODS

A large number of animals (more than 1,500 individuals) were caught in snap traps (60 traps during four nights/week in four different habitats) and in 500-m-long lines consisting of 50 live-traps of iron wire (type Manufrance) placed every 10 m. Specimens were autopsied to determine their sexual activity (particularly the number of young in the litter of the females, which varies during the breeding period increasing at first and then decreasing, Table 1). The eye lenses were taken and dried for weighing to determine the age of the individuals collected, by comparison with a diagram established from rodents in captivity (Hubert and Adam, 1975). Thus the approximate dates of birth of each generation are known.

From August 1976, an area of 600 m by 1,000 m was trapped twice each month with 160 traps in rotation and two plots of 4 ha each were trapped every 1.5 months by mark-and-release method, with a 10 m by 10 m grid of 441 live traps of iron wire (type Manufrance). The first trapping allowed determination of the density by CMR method during 10 days. The subsequent trapping (five nights every 1.5 months) allowed the monitoring of the marked population, estimation of the densities, and the distinction between migrations and mortality. Thus a monthly death rate was estimated for different periods: it varied according to the density and to possible epizootic disease being present. The death rate is calculated by the difference between the "load of living animals on the area" at one trapping period and at the

following one, that is, the number of the formerly marked animals increased by the newly marked, which will be recaptured later and an average number of "residents" animals representative of the animals crossing the area during the trapping period. This loss could be interpreted as the death rate for a large enough area (where the number of entering rodents is equivalent to the departures) and when the calculation is made with the overall data for different environments taken together. A disease could have occurred from October to December 1976: in fact, a virus ("Bandia" virus, isolated from ticks and one *Mastomys* 10 years ago) was discovered again in January 1977 in four species present in Bandia, after a large population decrease. Its lethal effect has been demonstrated in the laboratory on *Mastomys erythroleucus* by the death of all the young in 10 days. Experiments are in progress for the other species.

A mathematical formula has been adjusted for modeling the population cycle of rodents in terms of the following data, that is, number of young in each litter, mean date of birth of each generation, and monthly death rate for each period. Terms for the formula are as follows: $P(t)$, the population at time t (in days); P_0 , the population at time $t = 0$; M , the monthly death rate ($0 \leq M \leq 1$); $\bar{n}_i$, the average number of young for the i^{th} litter; T_i , the date (in days) of the i^{th} litter. The sex ratio is supposed to be 1.0.

For *Mastomys erythroleucus*, a Hewlett Packard HP 65 com-

puter was employed, using the formula:

$$P(t) = P_0 10^{\frac{1}{30} \log(1-M)} + \frac{P_0 \bar{n}_1}{2} 10^{\frac{T_1}{30} \log(1-M)} \cdot 10^{\frac{1-T_1}{30} \log(1-M)} \\ + \frac{P_0 \bar{n}_2}{2} 10^{\frac{T_2}{30} \log(1-M)} \cdot 10^{\frac{1-T_2}{30} \log(1-M)} \\ + \frac{P_0 \bar{n}_3}{2} 10^{\frac{T_3}{30} \log(1-M)} \cdot 10^{\frac{1-T_3}{30} \log(1-M)} \\ + \frac{\bar{n}_4}{2} \left[P_0 10^{\frac{T_4}{30} \log(1-M)} + \frac{P_0 \bar{n}_1}{2} 10^{\frac{T_4-T_1}{30} \log(1-M)} \right] \cdot 10^{\frac{1-T_4}{30} \log(1-M)}$$

The formula is not simplified, as it was used for the programming of the HP 65. The evolution of the different generations is given by the same program, where $\bar{n}_2 = \bar{n}_3 = \bar{n}_4 = 0$, and so on.

For *Taterillus gracilis*, it is not possible to use the same program because too many generations occur in the same year (nine from August 1975 to August 1976). In this case we used the following formula (example from May 1975 to August 1976):

$$P(t) = P_0 F + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} F + \frac{\bar{n}_2}{2} (P_{0m} + P_{0a}) F + \frac{\bar{n}_3}{2} P_{0a} F \\ + \frac{\bar{n}_4}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \cdot F + \frac{\bar{n}_5}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \cdot F \\ + \frac{\bar{n}_6}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \cdot F + \frac{\bar{n}_7}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \cdot F \\ + \frac{\bar{n}_8}{2} \left[P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} + \frac{\bar{n}_2}{2} (P_{0m} + P_{0a}) \right] \cdot F \\ + \frac{\bar{n}_9}{2} \left[P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P + \frac{\bar{n}_2}{2} (P_{0m} + P_{0a}) + \frac{\bar{n}_3}{2} P_{0a} \right] \cdot F \\ + \frac{\bar{n}_{10}}{2} \left[P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} + \frac{\bar{n}_2}{2} (P_{0m} + P_{0a}) \right. \\ \left. + \frac{\bar{n}_3}{2} P_{0a} + \frac{\bar{n}_4}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) + \frac{\bar{n}_5}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \right. \\ \left. + \frac{\bar{n}_6}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) + \frac{\bar{n}_7}{2} \left(P_0 + \frac{\bar{n}_1}{2} P_{0m} \right) \right] \cdot F$$

$$\text{where: } F = 10^{\frac{1}{30} \log(1-M)}$$

Table 1.—The main reproductive data for *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis* in the Bandia area during the 1975–1976 and the 1976–1977 breeding periods.

Species	Approximate date of each generation	Average number of young per litter	Participation of young animals in breeding
<i>Mastomys erythroleucus</i>	1 November 1975	8	—
	1 December 1975	13	—
	12 January 1976	13	—
	28 February 1976	10	+
	1 October 1976	8	—
	1 November 1976	10	—
<i>Taterillus gracilis</i>	1 December 1976	13	—
	10 May 1975	3	—
	20 August 1975	3	—
	15 September 1975	4	—
	1 November 1975	4	—
	5 December 1975	5	—
	30 December 1975	5	—
	25 January 1976	5	—
	25 February 1976	3	—
	25 March 1976	3	—
	5 May 1976	1	—
	20 August 1976	3	—
	25 September 1976	4	—
	25 October 1976	5	—
	25 November 1976	5	—
	20 December 1976	5	—
	20 January 1977	5	—
	30 March 1977	3	+

P_{0m} is the number of animals older than 6 months in P_0 ; P_{0a} is the number of animals between 3 and 6 months old in P_0 . We know $P(464) = 6$; a sample of *Taterillus* caught at $t = 0$ gave the population structure (dry crystalline lens weight), so we know also $P_{0m} = f(P_0)$ and $P_{0a} = f(P_0)$ and now we can compute P_{0m} ; P_{0a} known, we can compute $P(t)$ from $t = 0$ to 464 days. The observed density (by CMR method) of August 1976 is used as the basis of all the calculation for the two species.

RESULTS

The two graphs (Figs. 1 and 2) present the following data: The total fluctuations in the number of animals present per hectare at time t ; the trapping population at time t , consisting of adults and recently weaned young; the appearance and growth of each litter until the disappearance of all its individuals; the ratio of each age group in the population at time t .

It is easy to see that if the actual densities of the two populations are now equivalent and close to the observed densities, they did not have the same previous development.

Mastomys erythroleucus accounted for a large portion of the population outbreak of 1975–1976, and its densities were very high during the last year. The possible occurrence of an epizootic disease (or

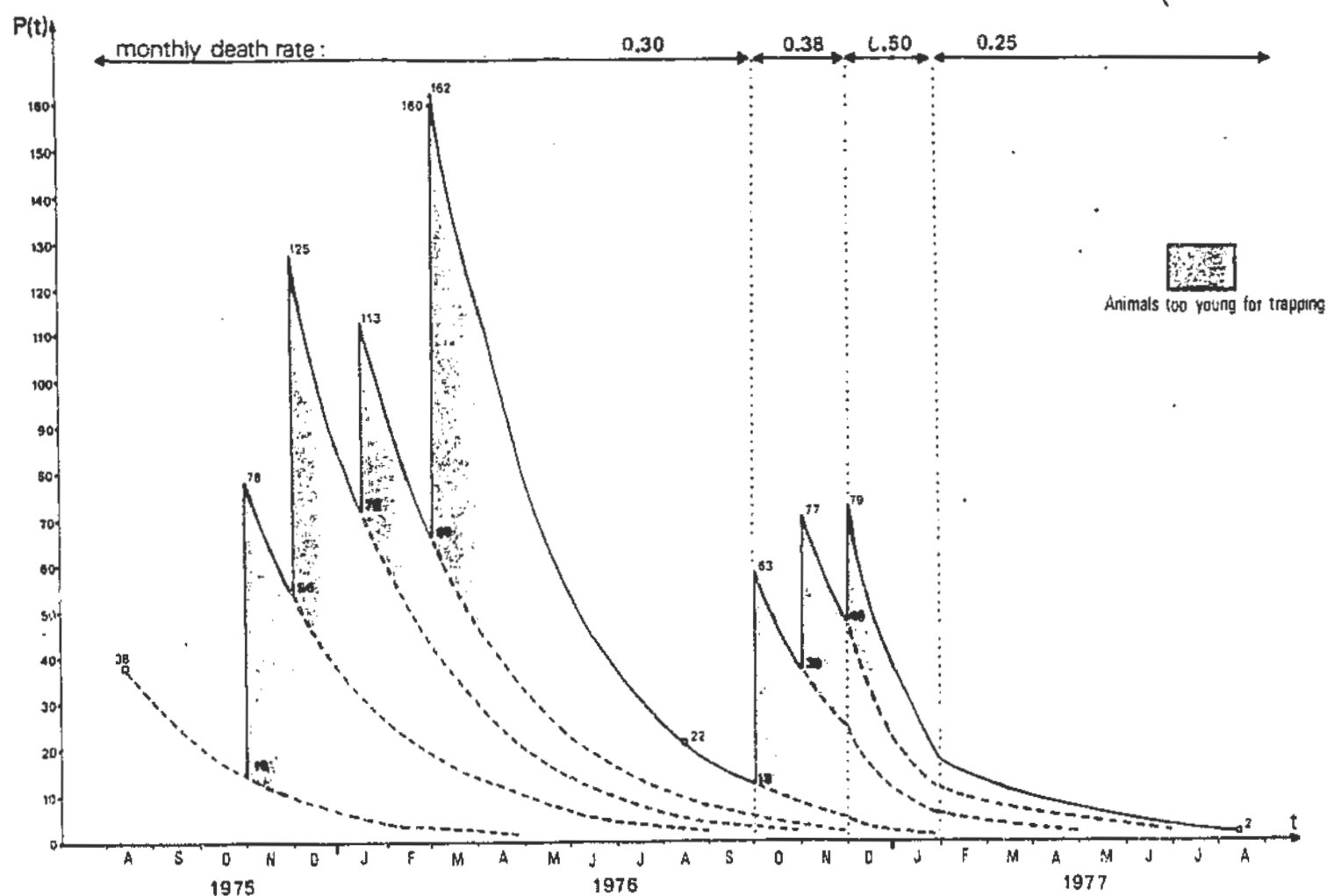


Fig. 1.—Fluctuations in the population level of *Mastomys erythroleucus* on 1 ha near Bandia, Senegal.

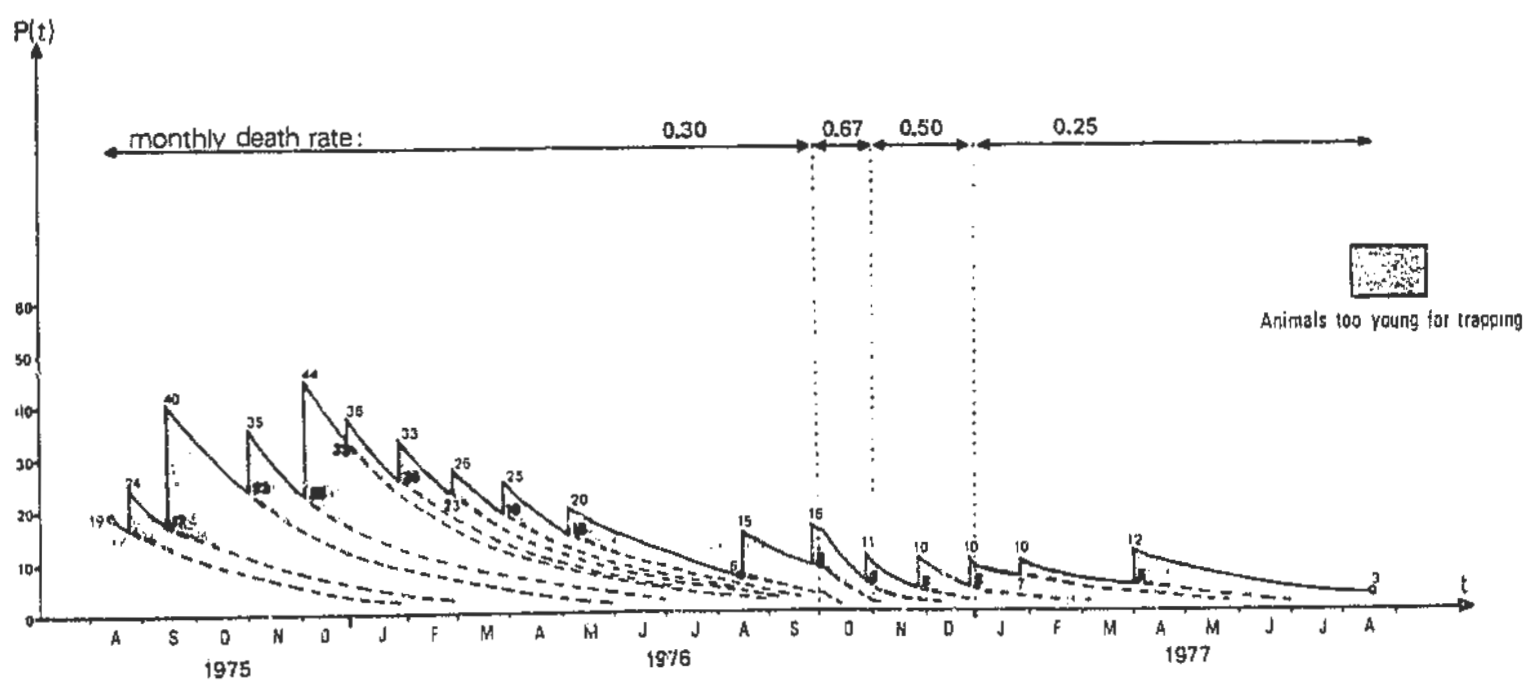


Fig. 2.—Fluctuations in the population level of *Taterillus gracilis* on 1 ha near Bandia, Senegal.

a different factor increasing the death rate) reduced the population considerably to the actual rate in spite of large reproduction. Mortality of the adults was high, and that of the young was such that the first litters, which had bred at the end of the breeding period in 1975–1976, could not do so in 1976–1977.

Although the densities of *Taterillus gracilis* were relatively high in 1975–1976, there was no popula-

tion outbreak of this species. Densities were almost unchanged and less subject to variations during that year because of a longer breeding period and a higher individual survival rate. However, the *Taterillus* population was also affected by the disease, as the monthly death rate increased considerably and the population remained in the fields only because of the continuation of the breeding period late in the year.

DISCUSSION

Once more the difference of adaptative strategy appeared between *Mastomys* and *Taterillus* populations as discussed below.

Mastomys erythroleucus.—This species has a short breeding period, but with large litters (eight to 13 young per litter), allowing the population to reach a very high level. This large production of young animals permits colonization of new environments, as described by Hubert (1977). They also possess resistance to various disasters (drought, diseases) and the ability to exploit the environment when the production of young is highest, as in the beginning of the dry season. These young animals supply the parental generation for the next year.

Taterillus gracilis.—The breeding period of this species continues for a longer time: it begins earlier in the wet season and continues later into the dry season, with the largest participation of the young animals. The fertility rate is lower than in *Mastomys*: three to five young are produced per litter according to the period of the breeding season. Populations are more regularly present in the fields than those of *Mastomys* and they resisted the disease by maintaining an almost standard breeding period in

1976–1977. The individuals of this species that live more than one year are more numerous than in *Mastomys*, thereby maintaining the population in large areas.

For this computation, the death rate was supposed to be constant throughout the life of the animals, and all the females older than 6 months, or 3 months if the young females do participate to the breeding period, are supposed to be littering at each generation. These two hypotheses do not contradict the observed data. Using observed densities in August 1976 as the basis of calculation, the expected densities obtained for August 1977 are very close to the observed ones for the same period (that is, about two individuals per ha for each species).

The resemblance between observed and computed data allows us to do the same calculations on the fluctuations of the densities. This model can also be used for the calculation of productivity by estimating the complete number of rodents produced, including the juveniles too young to be trapped.

This work has been carried on with a financial support of the C.N.R.S., contract no. 1 651-2294-ATP "Dynamique des populations."

LITERATURE CITED

- HUBERT, B. 1977. Ecologie des populations de Rongeurs de Bânda (Sénégal) en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31:33–100.
- HUBERT, B., AND F. ADAM. 1975. Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de Rongeurs Sénégalais. *Mammalia*, 39:57–73.

III - 2 ETUDE DEMOGRAPHIQUE DETAILLEE DE NOVEMBRE
1975 A MARS 1981.

HUBERT B., (1982), Dynamique des populations
de deux espèces de rongeurs du Sénégal, *Mastomys*
erythroleucus et *Taterillus gracilis* Rodentia,
Muridae et Gerbillidae) : I - Etude démographique.
" Mammalia, T. 46, n° 2, 137-166

**Dynamique des populations
de deux espèces de rongeurs du Sénégal,
Mastomys erythroleucus et *Taterillus gracilis*
(Rodentia, Muridae et Gerbillidae) : I. Etude démographique**

par Bernard HUBERT*

M.N.H.N., Zoologie (Mammifères), 55, rue Buffon, 75005 Paris

L'analyse démographique des résultats de cinq années de piégeages réguliers de rongeurs en région sahélo-soudanienne, au Sénégal, fournit des données sur la reproduction, la longévité et les taux de renouvellement pour les deux principales espèces capturées (plus de 2.000 individus pour chacune) : *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*.

Pendant la période d'étude (1975 à 1981), les densités mensuelles de rongeurs ont été très variables (de 0,1/ha à plus de 100/ha), et deux « pullulations » ont été observées concernant les deux espèces. Elles se différencient toutefois par le mécanisme de leur dynamique de population : *M. erythroleucus* produit beaucoup de jeunes (12 à 16 par portée) qui subissent une forte mortalité juvénile et dont l'ensemble ne survit pas plus d'une année sur le terrain ; *T. gracilis* a des portées plus réduites de quatre à cinq jeunes, dont plusieurs vivent plus de deux ans. La reproduction est très saisonnière pour la première espèce, alors qu'elle l'est beaucoup moins pour la seconde qui se reproduit presque toute l'année. Sur une période de quatre années, les taux nets de reproduction sont voisins de 1 pour les deux espèces, c'est-à-dire que les populations sont stables à terme.

L'étude de toute dynamique de population nécessite la connaissance de paramètres démographiques de base : natalité, mortalité, taux de reproduction, etc. Les recherches menées à Bandia, en région soudano-sahélienne du Sénégal, depuis 1970, ont permis l'acquisition de ces données à partir des piégeages réguliers conduits aussi bien dans « la forêt » de Bandia que dans les zones de culture avoisinantes. Les données présentées ici concernent les deux espèces de petits rongeurs les plus fréquentes et dont le rôle économique est le plus important : *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*.

LE MILIEU

L'emplacement choisi pour ce travail se situe en zone sahélo-soudanienne à 70 km au sud-est de Dakar, au Sénégal. Le milieu est constitué de champs cultivés de manière traditionnelle sous pluie (mil et arachide) et d'une « forêt classée », la forêt de Bandia, soumise à des coupes tous les dix-huit ans pour l'obtention de charbon de bois. La description détaillée du milieu physique a été donnée par Hubert (1977) et Hubert, Leprun et Poulet (1977) ; nous rappellerons ici brièvement que le climat est caractérisé par une longue saison sèche (de novembre

* Résultats d'une recherche menée par l'auteur en qualité de Chargé de Recherches de l'O.R.S.T.O.M., affecté au Sénégal, dans le cadre des accords entre l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles et l'O.R.S.T.O.M.

à juin) et par une brève et unique saison des pluies de juillet à septembre-octobre ; la région est traversée par l'isohyète de 550 mm, mais les précipitations sont variables d'une année sur l'autre, aussi bien pour les quantités que pour la répartition. Une étude plus détaillée du climat de Bandia est présentée par Adam (1982).

Le milieu végétal est constitué d'une strate arborée assez basse (3 à 4 m) composée pour l'essentiel de Mimosées (*Acacia seyal*, *Acacia ataxacantha*, *Acacia sieberiana*, *Dicrostachys glomerata*) et Combretacées (*Combretum glutinosum*, *Combretum micranthum*), ainsi qu'une strate herbacée dont la composition floristique et la densité sont très variables d'une année à l'autre ; certaines espèces sont toutefois toujours présentes : on peut citer ainsi des Graminées (*Dactyloctenium aegyptium*, *Echinochloa colona*, *Eragrostis tremula*, *Panicum laetum*, *Cenchrus biflorus*, etc.), des Légumineuses (*Cassia tora*, *Indigofera spp.*, *Desmodium tortuosum*, etc.), des Malvacées (*Sida alba*, *Abutilon ramosum*), des Convolvulacées (*Merremia aegyptiaca*, *Ipomea eriocarpa*, *I. pilosa*, etc.) et une Amaranthacée (*Achyranthes aspera*).

Les populations de rongeurs y font l'objet d'études depuis 1971 ; celles-ci s'intègrent, depuis 1978, dans un programme plus vaste de recherches sur les relations entre la production de graines de la strate herbacée et les populations des principaux granivores (fourmis, oiseaux, rongeurs) : c'est-à-dire que la production grainière est estimée chaque année, que la disponibilité en graines est suivie au cours des saisons, ainsi que la consommation par les populations de granivores dont les effectifs et l'activité sont mesurés. La végétation herbacée se reproduit exclusivement par graines ; celles-ci sont donc la seule forme vivante de ce niveau trophique pendant la longue saison sèche.

METHODES

1. PIÉGEAGES

Depuis novembre 1975, trois grandes catégories de piégeages systématiques et réguliers ont été menées dans plusieurs zones de la région de Bandia :

— Une surface de 4 ha (QC), située dans la forêt de Bandia et qui correspond grossièrement à la zone appelée « quadrat forêt » dans un travail antérieur (Hubert, 1977), a été piégée à l'aide d'une grille de pièges métalliques de type « Manufrance » placés tous les 10 m sur l'ensemble de la surface et utilisée en marquage-recapture. Le premier piégeage sur cette surface, en août 1976, a fonctionné en « calendrier de capture » (Andrzejewski et Wierzbowska, 1961) et les piégeages suivants ont duré cinq nuits de suite, une fois par mois si possible, sinon tous les deux mois (jusqu'en mars 1981).

— Des lignes composées de 50 pièges de type « tapette » ont été posés chaque semaine de novembre 1975 à mars 1981 dans différents milieux de Bandia ; les animaux ainsi capturés sont autopsiés, c'est-à-dire qu'ils sont pesés, leurs principales mensurations sont prises (longueur tête-corps, longueurs de la queue, de l'oreille et du pied) et que l'état de leurs organes génitaux est noté (pour les mâles, position, longueur et largeur du testicule, état des vésicules séminales ; pour les femelles : nombre d'embryons, de cicatrices placentaires et de corps jaunes, état des mamelles). En outre, les cristallins sont prélevés, desséchés et

pesés selon la méthode décrite par Martinet (1966) ; les poids ainsi obtenus permettant d'affecter les individus à des classes d'âge définies à partir de courbes établies en élevage (Hubert et Adam, 1975) : I (0-1 mois), II (1-2 mois), III (2-3 mois), IV (3-5 mois), V (5-9 mois) et VI (au-delà de 9 mois). Une discussion détaillée de cette technique est fournie par Poulet (1980) ; elle présente les raisons qui justifient l'utilisation de telles classes d'âge. Les contenus stomacaux des animaux ainsi capturés sont prélevés et étudiés (Hubert *et al.*, 1981 c).

— Des lignes de 50 pièges métalliques de type Manufrance espacés de 10 m ont fonctionné de juillet 1976 à décembre 1978 à raison de 4 lignes par mois dans différents milieux de Bandia (forêt, friches, jachères, zones cultivées) ; elles ont été remplacées de janvier 1979 à mars 1981 par des grilles de 100 pièges à 10 m les uns des autres, et déplacées chaque mois de la même façon. Les animaux ainsi capturés ont fait l'objet d'autopsies comme les précédents et leurs cristallins ont aussi été prélevés. De plus, sur ces animaux, ont été effectués des prélèvements de sang et d'organes (foie, rein, rate, cerveau) pour des recherches virologiques et des études génétiques (incluant l'identification des deux espèces du genre *Taterillus* selon la méthode décrite par Hubert et Baron, 1973).

2. ESTIMATION DES DENSITÉS

Les « densités » représentent en fait le nombre d'animaux vivants par hectare sur le QC au moment de chaque piégeage ; la méthode de calcul a déjà été décrite par Hubert *et al.* (1981 a) et Poulet *et al.* (1981), elle consiste à faire la somme des éléments suivants :

$$d = (n + r_1 + r_2 + p) / S$$

où n = nombre d'animaux capturés plus de deux fois au cours des cinq jours consécutifs de piégeage ; il s'agit des résidents « notoires ».

r_1 = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage, mais déjà marqués au cours d'un piégeage précédent ou recapturés ultérieurement ; il s'agit là des résidents « discrets ».

r_2 = nombre d'animaux non capturés au cours des cinq jours de piégeage, mais marqués antérieurement et recapturés ultérieurement : ce sont des résidents, non capturés au cours de ce piégeage.

p = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage et jamais recapturés, divisé par le nombre de nuits de piégeage (cinq en général) ; c'est une estimation des animaux de passage (« flux journalier »).

S = surface en ha.

Les densités de novembre 1975 à août 1976 ont été calculées avec la méthode mise au point par Hubert *et al.* (1978) à partir des données fournies par l'ensemble des captures de cette période.

3. PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

Les courbes de survie ont été calculées selon la méthode de Leslie *et al.* (1955) à partir des données d'autopsies et des densités ainsi exprimées en classes d'âges.

Les Taux Annuels Nets de Reproduction (TANR) et les Taux Nets de Reproduction (TNR), ainsi que les espérances de vie ont été calculées selon les méthodes proposées et utilisées par Spitz (1972).

RESULTATS

1. DENSITÉS INSTANTANÉES

La figure 1 et l'annexe I présentent les variations de densités instantanées mensuelles de novembre 1975 à mars 1981. On y observe, aussi bien chez *Mastomys erythroleucus* que chez *Taterillus gracilis*, et bien qu'exprimés avec des échelles différentes dans la figure 1, deux périodes de très haute densité : fin 1975-début

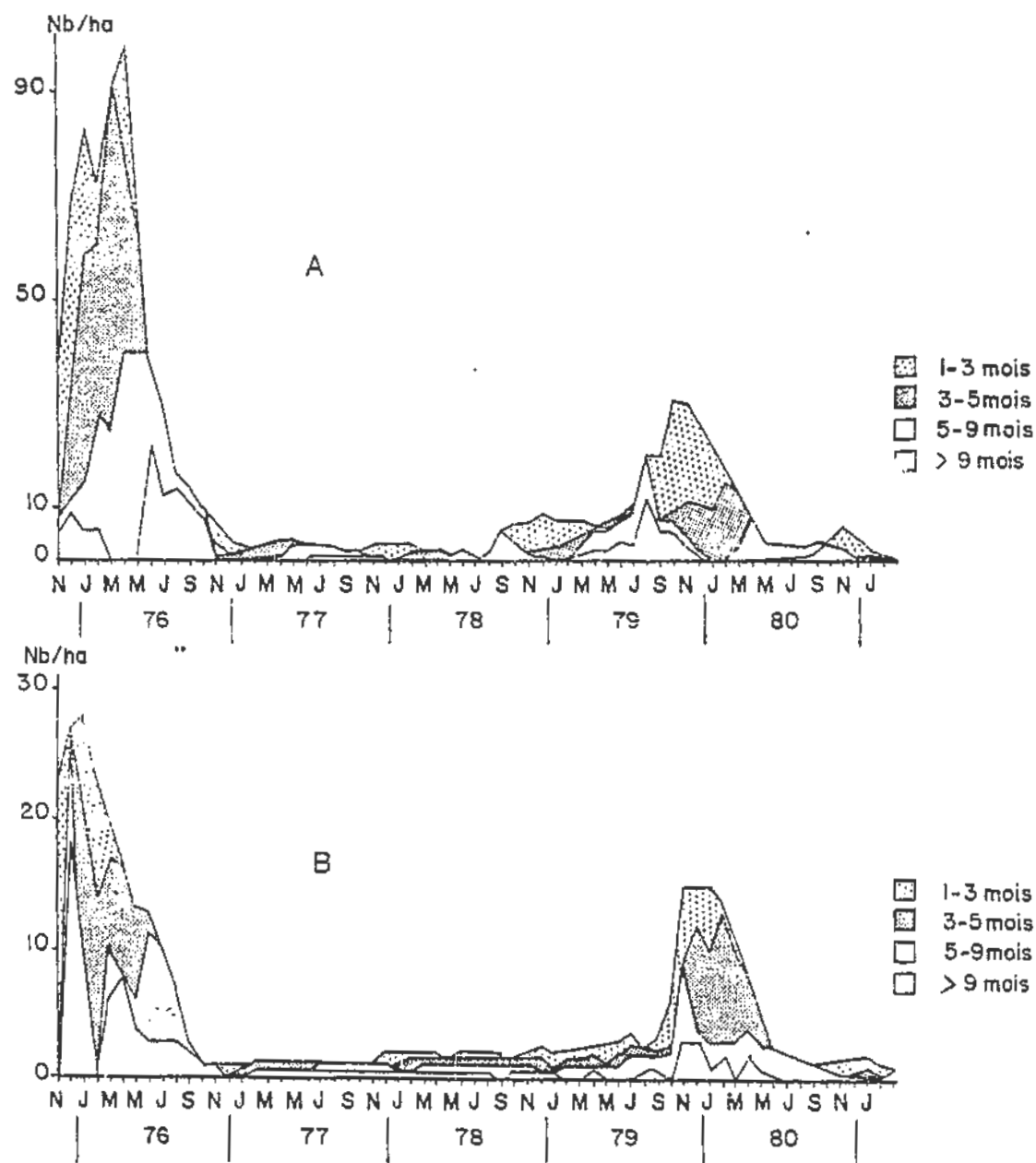


Fig. 1. — Evolution des densités instantanées mensuelles à Bandia chez *Mastomys erythroleucus* (A) et *Taterillus gracilis* (B).

RONGEURS DU SÉNÉGAL

141

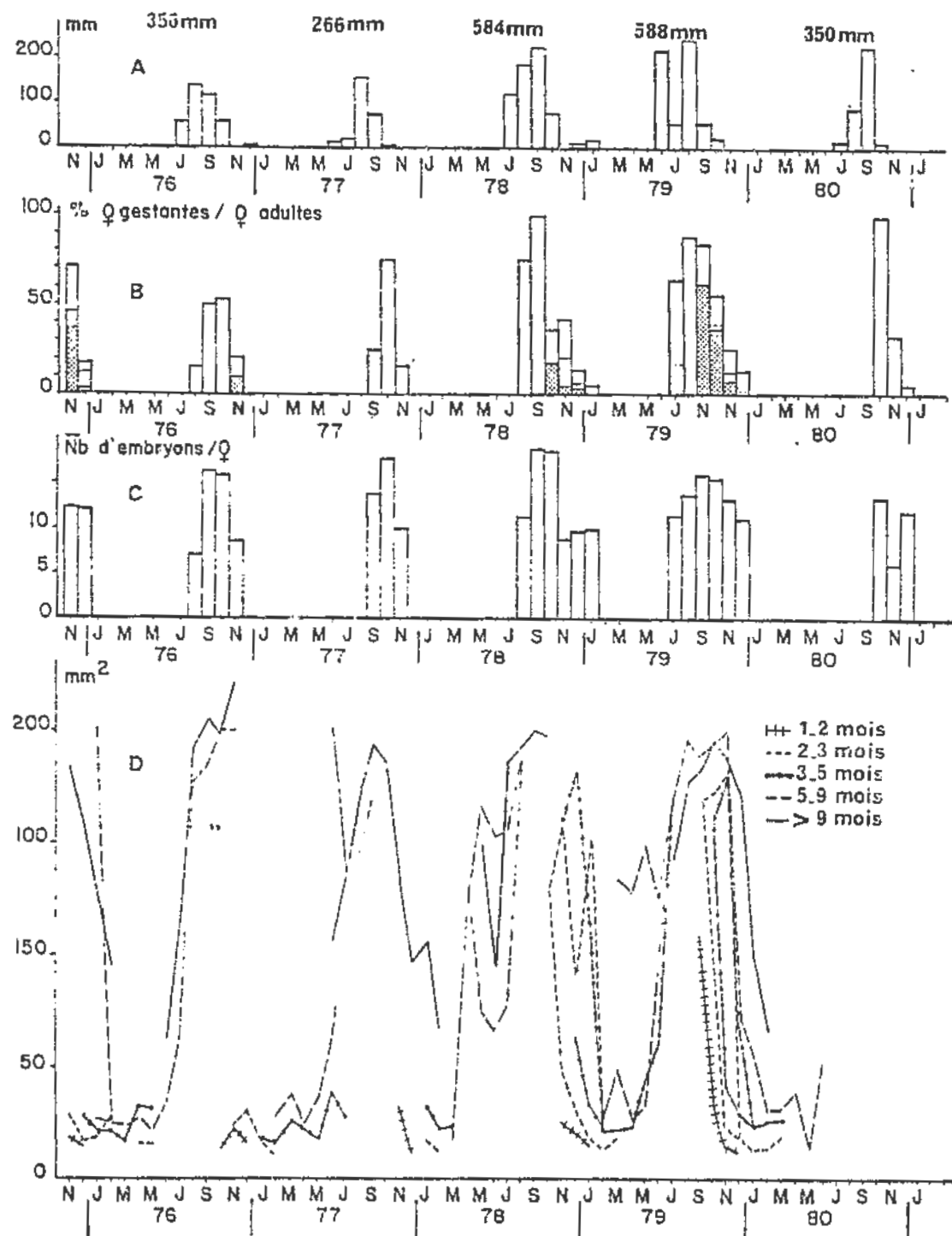


Fig. 2. — Données sur la reproduction de *Mastomys erythroleucus* à Bandia. A : Pluviométrie en mm. B : Pourcentage de femelles gestantes par rapport aux femelles adultes selon les différentes classes d'âge (mêmes legendes que figure 1). C : Nombres moyens mensuels d'embryons par portée. D : « Surface » moyenne mensuelle des testicules des mâles de chaque classe d'âge.

1976 et fin 1979-début 1980. La première correspond à la « pullulation de 1975-76 » bien connue des journalistes comme l'invasion du Sénégal par les rongeurs ; la seconde, plus discrète, est néanmoins bien marquée, puisque les populations de rongeurs ont été multipliées environ par 5 à 10 en quelques mois. Ces grandes variations de densités ont tendance à masquer chaque cycle annuel d'abondance, tel qu'il a été décrit précédemment (Hubert, 1977) qui est lié à la saisonnalité de la reproduction. C'est pourtant bien ce qui apparaît si on observe l'évolution de la participation de chaque classe d'âge à la constitution de la population (sur la figure 1, les classes I et II, dont la piègeabilité est irrégulière, ont été regroupées avec la classe III). On voit bien chez *M. erythroleucus* comment la population, jeune dans son ensemble de novembre à janvier, vieillit ensuite tout au long de la saison sèche, pour disparaître à la fin de la saison des pluies suivante, laissant la place aux nouveaux jeunes.

Ce n'est pas tout à fait le cas chez *T. gracilis* où le recouvrement des différentes classes d'âge est plus progressif et dure plus longtemps. Ces deux espèces se distinguent déjà par des différences de structure de leurs populations : l'une à renouvellement annuel strict (*M. erythroleucus*), l'autre à structure plus stratifiée (*T. gracilis*).

La suite de cette étude présente successivement les deux principaux paramètres déterminant ces variations annuelles du cycle d'abondance : la natalité et la mortalité.

2. LA NATALITÉ

Les figures 2 et 3 présentent la pluviométrie mensuelle et les données concernant la reproduction chez *M. erythroleucus* et *T. gracilis* (annexe II) :

— pourcentage annuel de femelles gestantes par rapport au nombre total de femelles adultes ;

— nombre moyen mensuel d'embryons par portée ;

— « surface » moyenne mensuelle de testicules des mâles par classes d'âges : c'est un indice de l'activité testiculaire. Une classe d'âge peut parfois être représentée par deux chiffres : certains individus d'une même classe ont en effet des testicules et des vésicules séminales développés, et d'autres pas.

Ces graphiques, qui montrent bien le caractère saisonnier de la reproduction, permettent d'estimer la durée et l'intensité de la période de reproduction.

a) Saisonnalité et durée de la reproduction.

La reproduction est liée à la saison des pluies ; les mâles et les femelles montrent une activité sexuelle à la fin de celle-ci et en début de saison sèche. Cette périodicité est très nette chez *M. erythroleucus* ; elle l'est moins chez *T. gracilis*, car on peut distinguer chez cette dernière espèce deux périodes de reproduction plus intense, séparées par un arrêt ou une baisse de la reproduction, visibles chez les mâles comme chez les femelles : une première période, qui dure d'août à janvier, correspond à la fin de la saison des pluies et au début de la saison sèche, comme chez *M. erythroleucus*, alors que la deuxième période, en pleine saison sèche, s'étend de février à mai ; à deux reprises, en 1976 et 1980, cette reproduction de saison sèche n'a pas été constatée.

La relation semble très étroite entre la durée de la saison des pluies, la quantité des précipitations et la durée et l'intensité de la saison de reproduction, surtout chez *M. erythroleucus*.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

143

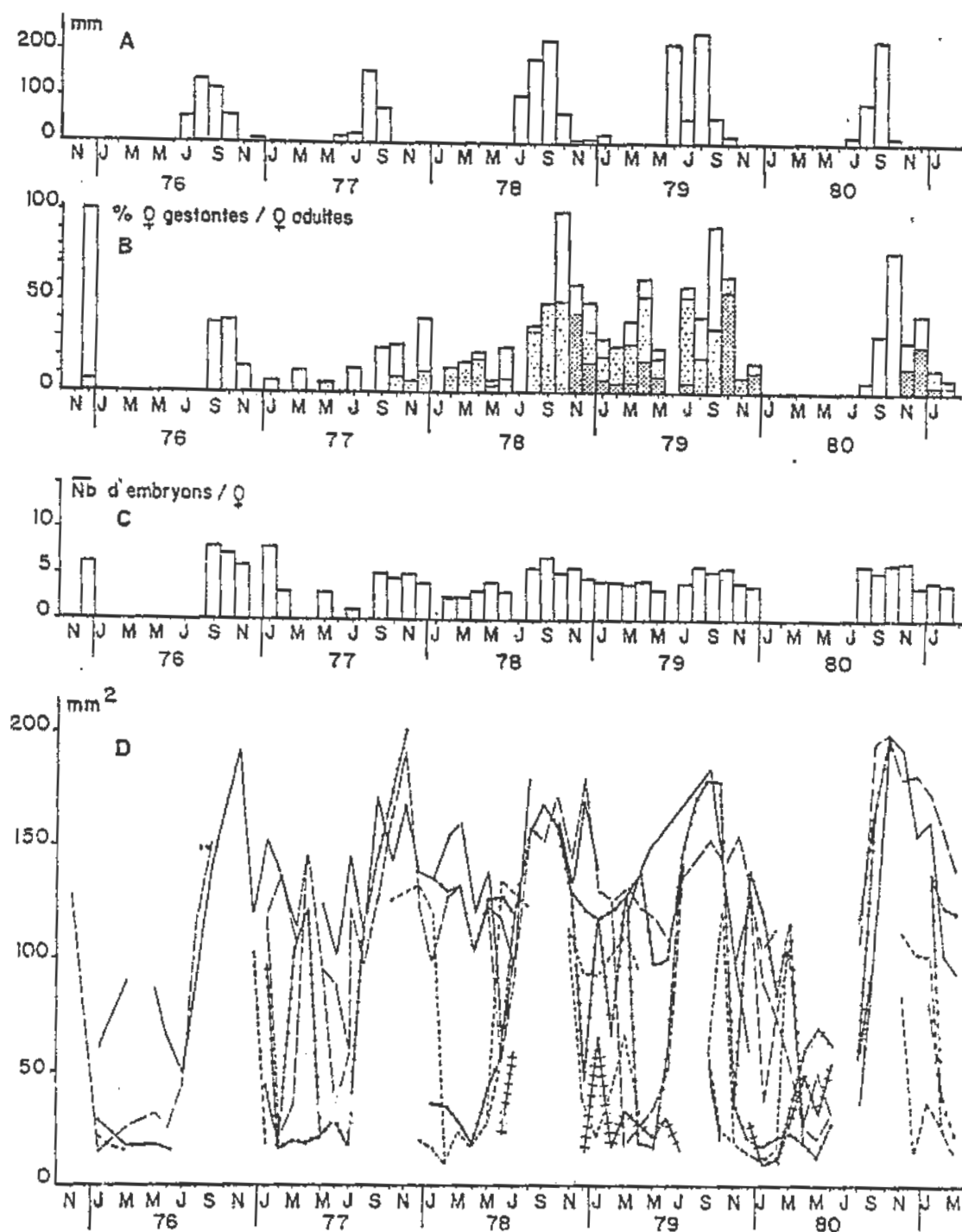


Fig. 3. — Données sur la reproduction de *Taterillus gracilis* à Bandia (mêmes légendes que figure 2).

b) Intensité de la reproduction.

Le nombre de femelles participant à la reproduction est variable au cours de la saison : il augmente d'abord rapidement, puis décroît régulièrement, jusqu'à l'arrêt de la reproduction chez *M. erythroleucus*, jusqu'à un nouveau démarrage

piégeage, le QC défini précédemment et le QA, surface de 2,5 ha piégée de la même façon et où un supplément alimentaire a été distribué (Hubert *et al.*, 1981 a). Il ne semble pas y avoir, sur ce point, de différences importantes entre les deux zones piégées, sauf en 1977, période de très faibles densités, donc de moins grande sécurité des chiffres fournis.

Le taux de disparition semble relativement faible en saison sèche, puis il augmente au cours de la saison des pluies, au moment de la saison de reproduction, pour diminuer à nouveau ensuite. Un « accident » par rapport à ce schéma peut être observé en mars-avril 1980, où des taux de disparition très élevés (> 50 %) ont été notés en pleine saison sèche.

b) Taux de mortalité (tableau I).

Des taux de mortalité ont été calculés à partir des résultats de l'ensemble des piégeages d'après l'évolution des densités et de la structure de population. Les grandes surfaces utilisées pour les piégeages et la sommation avec des résultats provenant d'autres zones permettent d'éliminer les variations liées à des

TABLEAU I. — Taux de mortalité mensuels observés à Bandia chez *M. erythroleucis* et *T. gracilis* pour chaque cohorte suivie (SP : nés en « saison de pluies », SS₁ : nés en « début de saison sèche », SS₂ : nés en « pleine saison sèche »).

<i>Mastomys erythroleucis</i>					<i>Taeniophorus gracilis</i>														
Âge en mois	SP 1976	SP 1977	SP 1978	SP 1979	SP 1976	SP 1977	SS ₁ 1977	SS ₁ 1978	SS ₁ 1979	SS ₂ 1978	SS ₂ 1979	SS ₂ 1980	SS ₂ 1981	SS ₂ 1982	SS ₂ 1983	SS ₂ 1984	SS ₂ 1985	SS ₂ 1986	SS ₂ 1987
1	73,8	48,2	44,9	50,0	58,3	43,3	30,3	12,5	31,3	43,8	21,3	21,1	18,8	20,2	18,8	12,2	30,1		
2	73,8	48,2	44,9	50,0	58,3	43,3	30,3	12,5	31,3	43,8	21,3	21,1	18,8	20,2	18,8	12,2	30,1		
3	9,4	17,2	17,1	74,9	39,7	43,3	30,3	28,3	31,3	43,8	21,3	21,1	18,8	20,2	18,8	12,2	30,1		
4	9,4	17,2	17,1	19,0	12,9	43,3	30,3	28,3	31,3	10,6	21,3	41,1	16,8	30,2	18,8	12,2	30,1		
5	9,4	17,2	2,2	27,4	12,9	32,3	2,2	28,3	10,2	10,6	27,8	21,1	16,8	9,9	25,7	29,2	30,2		
6	9,4	70,6	2,2	28,0	8,9	30,3	8,4	28,3	10,2	46,2	5,7	12,0	9,9	9,9	25,7	29,2	30,2		
7	9,4	70,6	2,2	51,3	8,9	30,3	34,6	20,6	10,4	46,2	52,0	12,0	9,9	9,9	25,7	29,2	30,2		
8	20,3	19,7	1,9	26,4	8,9	30,3	34,6	20,6	10,4	46,2	52,0	12,0	9,9	9,9	25,7	29,2	30,2		
9	19,8	19,7	1,9	26,4	3,1	30,3	34,6	29,3	10,4	23,0	52,0	12,0	9,9	27,0	25,7	13,5	36,1		
10	19,8	20,3	1,9	26,4	3,1	30,3	34,6	29,3	10,4	23,0	52,0	12,0	9,9	27,0	25,7	13,5	36,1		
11	16,4	20,3	1,9	26,4	3,1	34,6	32,1	20,6	10,6	15,8	16,8	27,0	27,0	13,5	13,5	36,1			
12	16,4	20,3	14,9	5,4	3,1	34,6	32,1	20,6	10,6	15,8	16,8	27,0	35,1	13,5	30,3	42,9			
13	16,4	20,3	64,5	5,4	8,4	34,6	32,1	20,6	10,6	15,8	11,8	32,1	35,1	13,5	36,4	53,0			
14	16,4	20,3	82,9	67,1	8,4	34,6	32,1	51,2	10,6	56,4	11,8	35,1	35,1	36,4	53,0				
15	48,0	33,3	82,9	78,6	34,6	17,3	32,1	51,2	10,6	56,4	11,8	35,1	35,1	36,4	53,0				
16	48,0	100,0	100,0	8,7	34,6	17,3	32,1	23,0	10,6	56,4	11,8	27,0	35,1	35,1	36,4	53,0			
17	48,0			8,7	34,6	32,1	32,1	10,6	56,4	100,0	27,0	27,0	35,1	35,1	42,9	5,6			
18	48,0			100,0	17,3	32,1	32,1	10,6	56,4		27,0	27,0	35,1	100,0	53,0	100,0			
19	48,0				17,3	32,1	100,0	10,6	56,4		27,0	35,1	100,0		5,6				
20	100,0				32,1	32,1		10,6	100,0		35,1	35,1		100,0					
21					32,1	32,1		56,4			35,1	35,1							
22					32,1	32,1		56,4			35,1	35,1							
23					32,1	32,1		56,4			35,1	35,1							
24					32,1	100,0		100,0			35,1	35,1							
25					32,1						35,1	100,0							
26					32,1						100,0								
27					100,0														

mouvements locaux de population et donnent assez de sécurité pour assimiler les chiffres ainsi obtenus à des taux de mortalité et non plus seulement de disparition. Au démarrage de la cohorte, les taux de mortalité sont calculés par rapport au nombre de jeunes espérés, à partir des densités de femelles adultes, du pourcentage de femelles gestantes et du nombre moyen d'embryons pour chaque mois.

Ensuite, les taux sont calculés à partir des différences de densités entre chaque classe d'âge.

La figure 5 montre l'évolution mensuelle du taux de mortalité de chaque cohorte de *M. erythroleucus*; le resserrement de la période de reproduction conduit à considérer une seule génération théorique annuelle de *M. erythroleucus* par saison de reproduction. Il y a en fait deux ou trois cohortes successives, à

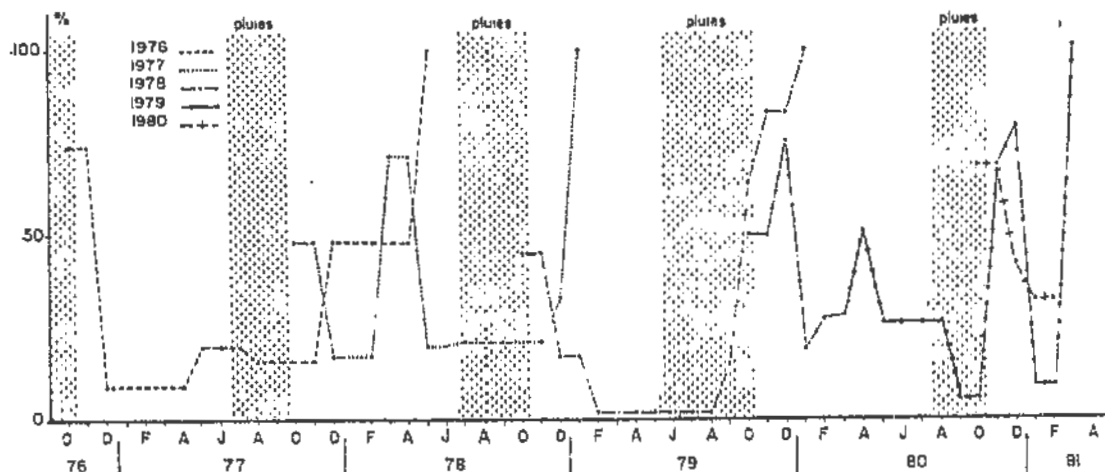


Fig. 5. — Taux mensuels de mortalité pour chaque cohorte annuelle de *M. erythroleucus* à Bandia.

un rythme très rapide, mais la précision de la méthode de détermination de l'âge par la pesée des cristallins ne permet pas de distinguer au-delà de l'âge de 3 mois des individus nés à un mois de différence; c'est pourquoi les cohortes de cette espèce ont été ainsi regroupées.

Par contre, pour *T. gracilis*, où la reproduction est beaucoup plus étalée, il a fallu distinguer des cohortes bimestrielles: la figure 6 représente l'évolution

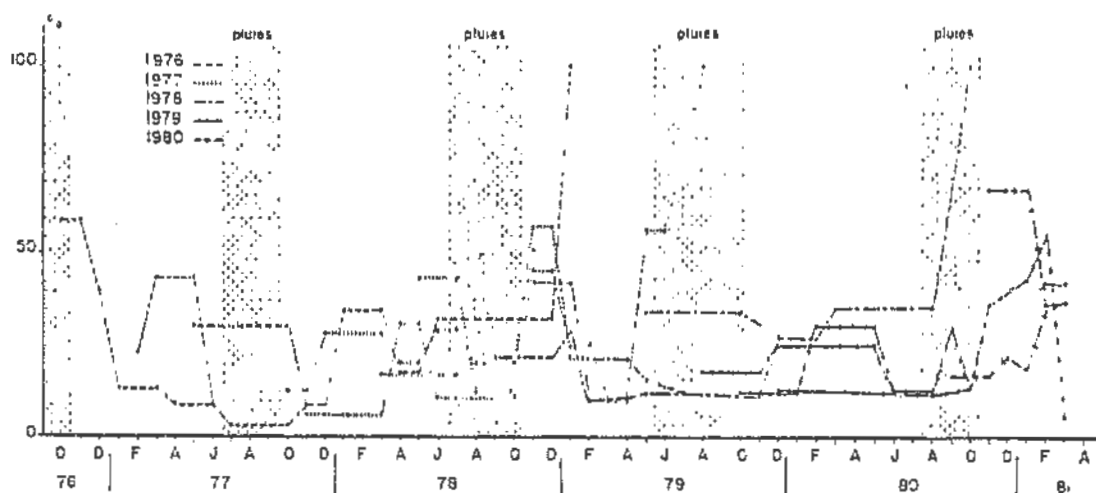


Fig. 6. — Taux mensuels de mortalité pour chaque cohorte bimestrielle de *T. gracilis* à Bandia.

du taux mensuel de mortalité de chacune de ces cohortes ; à partir de 5 mois, il n'est pratiquement plus possible de les distinguer, c'est pourquoi les courbes se rejoignent en fin de tracé.

Chez *Mastomys erythroleucus*, on observe des taux de mortalité élevés au début de la vie, puis des taux relativement faibles jusqu'à la saison de reproduction suivante, à partir de laquelle la mortalité augmente à nouveau jusqu'à élimination de tous les individus de la cohorte. Il est exceptionnel qu'un *M. erythroleucus* vive plus d'un an dans la nature, c'est-à-dire au-delà de la période de reproduction qui suit celle au cours de laquelle il est né. Ce schéma se retrouve ainsi chaque année, à quelques variations près :

- une survie assez longue pour la cohorte de 1976,
- une forte augmentation du taux de mortalité en mars-avril 1978,
- des taux de mortalité très faibles (< 5 % par mois) en saison sèche 1979,
- une brutale augmentation en avril-mai 1980.

La figure 7 A présente ces données, mais d'une manière différente puisqu'il s'agit là de l'espérance de vie de chaque cohorte annuelle de *M. erythroleucus* ;

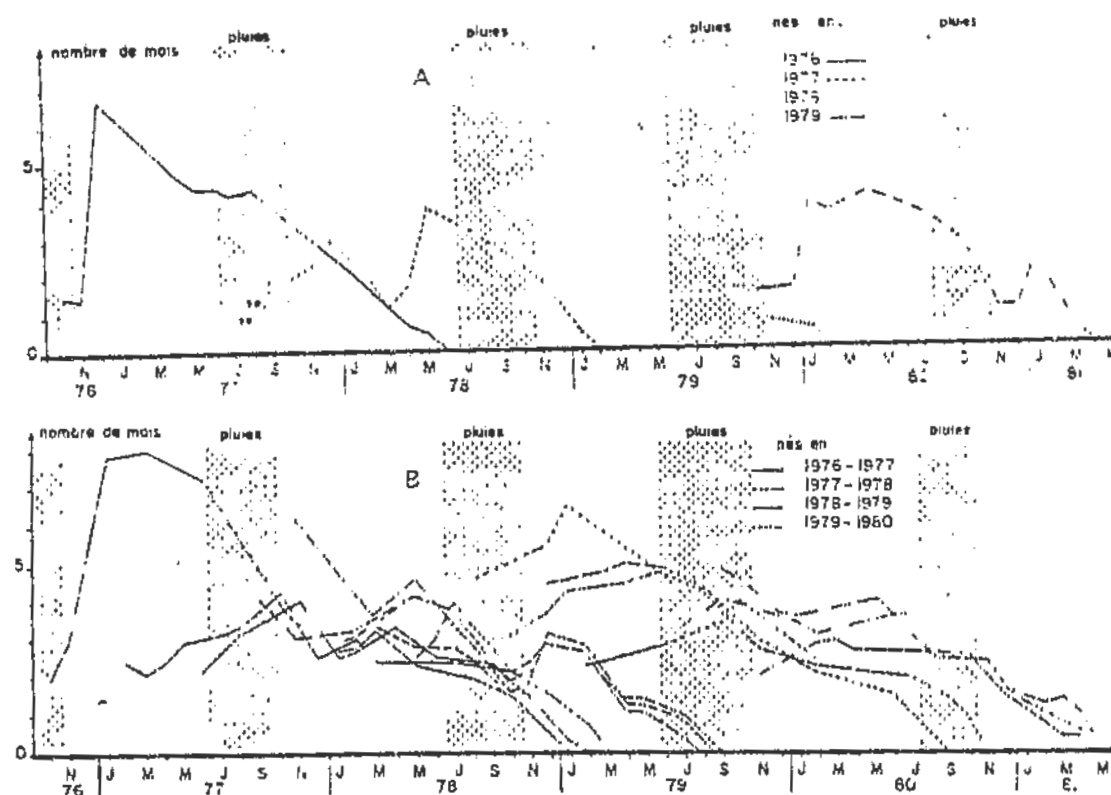


Fig. 7. — Espérances de vie mensuelles pour chaque cohorte de *M. erythroleucus* (A) et de *T. gracilis* (B).

on y observe donc une faible espérance de vie à la naissance qui augmente ensuite rapidement (passé un seuil critique ?) pour décroître régulièrement au cours de l'existence. On remarque particulièrement :

- une bonne espérance de vie pour les jeunes nés en 1976,
- une espérance de vie exceptionnelle pour ceux nés en 1978,
- des espérances de vie médiocres pour les cohortes 1977 et 1980.

Le schéma est globalement identique pour *Taterillus gracilis*, avec toutefois quelques nuances : les taux de mortalité sont relativement plus forts pour les cohortes nées en saison sèche que pour celles nées en saison des pluies, ce qui se traduit aussi au niveau des espérances de vie (fig. 7 B). A l'inverse de *M. erythroleucus*, il semble qu'il ne soit pas exceptionnel pour des *T. gracilis* de survivre deux ans, en particulier pour les animaux nés en 1976 et en 1978. Les mêmes brutales augmentations des taux de mortalité que chez *M. erythroleucus*, mais moins « violentes », s'observent en saison sèche 1978, en particulier sur les jeunes, et en 1980 sur toutes les classes d'âge.

c) Courbes de survie.

Les figures 8 A et B présentent les courbes de survie pour les cohortes annuelles de *M. erythroleucus* et bimestrielles de *T. gracilis*. La forte longévité des individus des deux espèces nées en 1978 apparaît là encore sous la forme de courbes de survie de type convexe qui, mise à part la mortalité des tout jeunes, s'apparentent au type I de Slobodkin (1972), alors que toutes les autres sont de type III pour *M. erythroleucus* et plutôt de type II chez *T. gracilis*. C'est-à-dire qu'on observe, chez la première espèce, une forte mortalité des tout jeunes individus (mortalité au nid ? à l'émancipation ?), puis une mortalité plus faible pour les individus d'âge moyen et enfin plus forte pour les animaux âgés ; par contre, chez *T. gracilis*, il semble que la mortalité soit plus régulière au cours de la vie.

Le mode de calcul des taux de mortalité au début de l'existence, calculé de manière théorique à partir des jeunes « espérés », surestime probablement la morti-natalité et représente en fait toutes les disparitions avant l'âge du premier piégeage, y compris les avortements, la résorption intra-utérine, etc.

d) Résultats de la mortalité : disparition des individus.

Des différences apparaissent nettement entre les deux espèces et, pour chaque espèce, entre les différentes années d'étude.

Les *M. erythroleucus* traversent apparemment deux périodes critiques dans leur existence : le jeune âge et la saison de reproduction qui suit celle de leur naissance. Un certain nombre d'individus survivent à la première crise, pratiquement aucun à la seconde ; c'est-à-dire qu'ils vivent rarement plus d'un an dans la nature, alors qu'en élevage ces animaux survivent couramment de 4 à 5 ans ; ils ne meurent donc pas des suites du vieillissement, mais plus probablement à cause du coût de la reproduction : déplacements accentués pour les mâles (augmentations des domaines vitaux, observées par Hubert *et al.*, 1981 a), agressivité probable entre individus, coût de la lactation pour des femelles allaitant souvent 12 à 16 jeunes.

Pour *T. gracilis*, le schéma semble plus régulier, mais ainsi que l'a observé Poulet (1981), les individus nés au début de la saison de reproduction ont une meilleure survie que ceux nés en fin de saison de reproduction (en saison sèche). A Bandia, les premiers nés ont ainsi de bonnes chances de survivre deux ans ; en élevage, ces animaux peuvent vivre deux fois plus longtemps.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

149

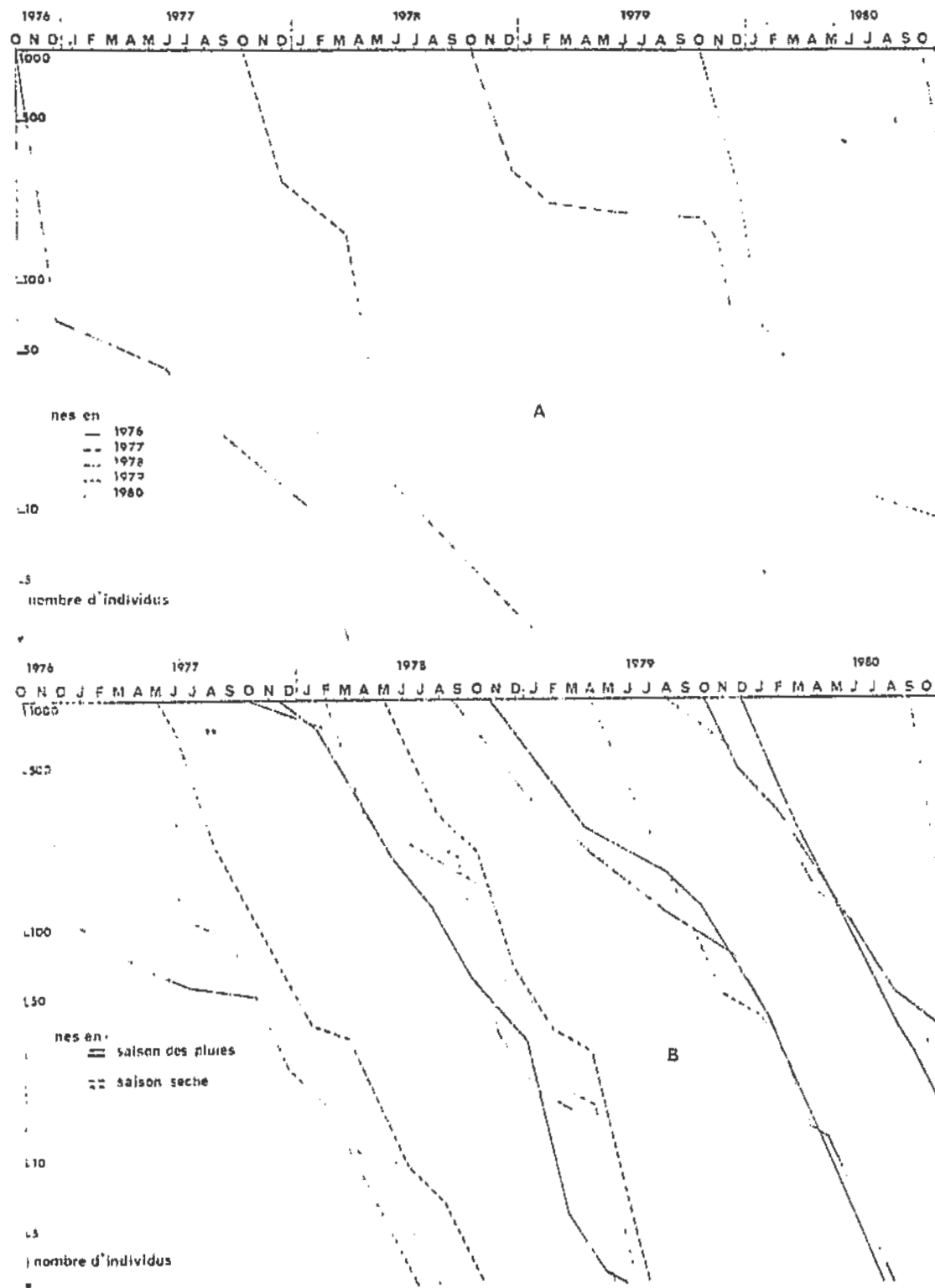


Fig. 8. — Courbes de survie pour chaque cohorte de *M. erythroleucus* (A) et de *T. gracilis* (B).

4. LE BILAN NATALITÉ-MORTALITÉ

Les tableaux II et III présentent les Taux Annuels de Variation des Minimums (TAVM) et les Taux Nets de Reproduction (TNR) pour les femelles de chaque cohorte annuelle de *M. erythroleucus*. Le TAVM est l'équivalent du TANR de Spitz, il exprime la comparaison entre deux minimums annuels successifs, c'est-à-dire l'état de la population adulte juste avant la saison de reproduction ; ce

TABLEAU II. — Taux Annuels de Variation des Minimums (T.A.V.M.) à Bandia chez *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis* (rapport entre les minimums de deux années successives).

Année	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Taterillus gracilis</i>
1976-77	0,11	1,00
1977-78	0,45	1,12
1978-79	9,33	2,66
1979-80	0,45	0,87

taux fournit un indice de stabilité de la population ; s'il est supérieur à 1, la population est en croissance ; s'il est inférieur à 1, elle est en déclin ; lorsqu'il est égal à 1, la population est stable. Les TNR expriment le nombre de femelles

TABLEAU III. — Taux Nets de Reproduction (T.N.R.) à Bandia chez *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*.

COHORTES	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Taterillus gracilis</i>
..		
.saison des pluies 1976	0,94	0,61
.début saison sèche 1977		1,69
.pleine saison sèche 1977		0,46
.saison des pluies 1977	0,06	0,62
.début saison sèche 1978		0,41
.pleine saison sèche 1978		0,25
.saison des pluies 1978	3,20	3,13
.début saison sèche 1979		1,14
.pleine saison sèche 1979		1,07
.début saison pluies 1979	(0,06	0,39
.fin saison des pluies 1979	(	0,56
moyenne	1,06	1,05

arrivant à l'âge adulte (c'est-à-dire en état de se reproduire) issues d'une femelle à chaque saison de reproduction ; c'est un indice du succès de la reproduction.

Les TNR varient considérablement d'une année à l'autre, de 0,06 en 1977 à 3,20 en 1978, c'est-à-dire qu'une femelle en état de se reproduire en 1977 a fourni 0,06 femelles atteignant l'âge adulte, alors qu'en 1978 c'est 3,20 femelles qui seront ainsi en état de se reproduire ; ce qui correspond à l'importante augmentation de population de 1979, confirmée par le TAVM qui est de 10 cette année-là. La moyenne des TNR pour *M. erythroleucus* sur les quatre années d'étude est de

1,06, c'est-à-dire qu'à terme la population est stable, malgré les pullulations et les creux de population.

Pour *T. gracilis*, les TNR sont calculés pour une femelle reproductrice à l'entrée de chacune des périodes de reproduction observées. Les variations sont moins importantes que pour *M. erythroleucus*, mais on note des différences, aussi bien entre les années qu'entre les périodes de reproduction à l'intérieur de la même année; en particulier, la reproduction en saison des pluies-début saison sèche semble plus fructueuse que celle de pleine saison sèche. Les taux sont plus élevés que chez *M. erythroleucus*, vraisemblablement parce que les femelles de *T. gracilis* se reproduisent plus jeunes que les premières. On observe une forte TNR (3,13) en 1978, comme chez *M. erythroleucus*, ce qui correspond aussi à une forte augmentation de population. Les deux années sans reproduction de saison sèche (1976 et 1980) se traduisent par des TNR plus faibles ces années-là, apparentant alors le cycle reproducteur des *T. gracilis* à celui de *M. erythroleucus*, mais les taux restent sensiblement plus élevés grâce à la plus forte longévité des animaux.

Les TAVM montrent une relative stabilité à court terme de cette espèce, dont la population fait un peu plus que doubler en 1979. La forte longévité compense la faible fécondité.

La moyenne des TNR sur 4 ans est de 1,05 pour cette espèce, c'est-à-dire que sur cette période la population est stable également. L'absence de données sur une plus grande période ne permet pas de conclure à un rythme quadriennal pour ces deux espèces comme cela est connu pour certains Microtinés (Spitz et Bourlière, 1975). Il semble même, comme on vient de le voir plus haut, que les populations de *T. gracilis* soient stables à court terme.

Les taux de croissance saisonniers expriment le rapport entre les minimums et les maximums de la même année (tableau IV), c'est-à-dire qu'ils montrent

TABLEAU IV. — Taux de croissance saisonnière à Bandia chez *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis* (rapport entre les minimums et maximums annuels de densité).

Année	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Taterillus gracilis</i>
1976	0,22	1,00
1977	1,30	1,75
1978	9,66	3,89
1979	3,82	6,12
1980	1,80	0,81

l'intensité de la période de reproduction et ne tiennent pas compte de l'effet de la mortalité après l'arrêt de la reproduction. Ces taux varient de 0,8 (en 1980) à 6,12 (en 1979) chez *T. gracilis* et de 0,22 (en 1976) à 9,66 (en 1978) chez *M. erythroleucus*. Il est remarquable que pour cette dernière année ce taux soit voisin du TNR (9,33), ce qui confirme l'extrême faiblesse de la mortalité à cette période.

5. EVOLUTION DES PRINCIPALES MENSURATIONS

Seuls le poids et la longueur tête-corps seront pris en considération; en effet, pour les autres mesures, les tailles adultes sont très rapidement atteintes par les jeunes individus; quant aux queues, elles sont rarement intactes dans la nature!

a) *Le poids vif* (annexe III).

Les figures 9 A et B montrent l'évolution des poids vifs par classe d'âge chez *Mastomys erythroleucus*, mâles et femelles ; les poids des individus restent stables dans les classes d'âge II, III et IV, c'est-à-dire qu'ils vieillissent sans qu'une importante augmentation pondérale puisse être observée ; sitôt que les animaux

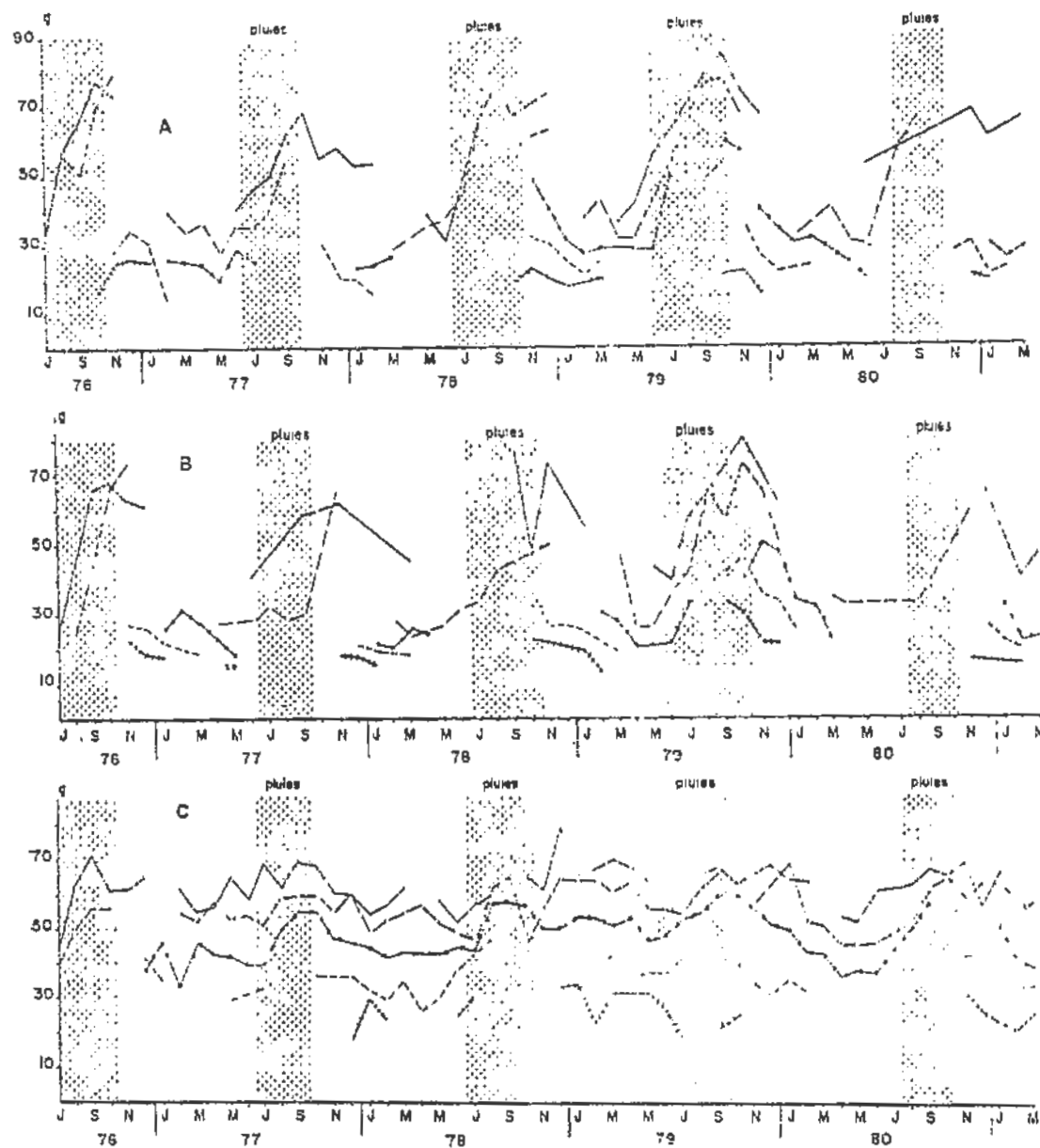


Fig. 9. — Evolution des poids moyens mensuels de chaque classe d'âge (mêmes légendes que figure 2). A : *Mastomys erythroleucus* mâles. B : *Mastomys erythroleucus* femelles. C : *Taterillus gracilis* mâles.

atteignent les classes d'âge V et VI, au moment de la saison des pluies, ils doublent leur poids. Ce phénomène, qui s'observe aussi bien chez les mâles

que chez les femelles, se retrouve chez *T. gracilis* (fig. 9 C), bien qu'il soit moins net, puisque les individus ont une plus grande survie, ce qui complique l'interprétation par classes d'âge ; on observe chez cette espèce une légère baisse de poids des animaux âgés (classe VI) en saison sèche, mais bien moins importante que celle observée par Pouiet (1981) sur *Taterillus pygargus*.

La figure 10 confirme cette évolution de la croissance pondérale au cours de la vie des individus ; elle représente les poids moyens mensuels des *M. erythroleucus* mâles : les animaux sont pratiquement à poids constant de janvier à mai-

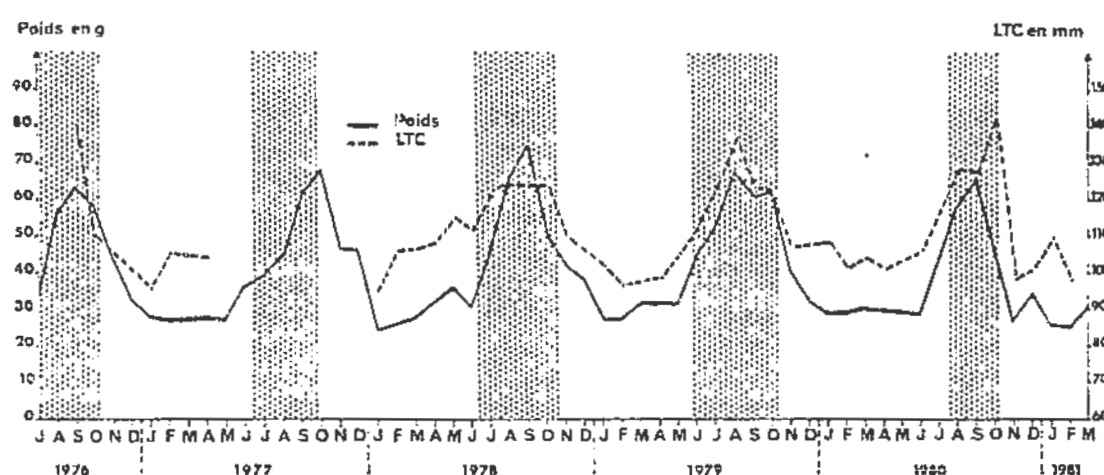


Fig. 10. — Evolution des poids moyens mensuels et longueurs tête-corps moyennes mensuelles pour l'ensemble des mâles de *M. erythroleucus* à Bandia.

juin (c'est-à-dire pendant 6 mois), puis doublent leur poids en 3 mois de juin à septembre ; l'apparition des jeunes dans la population fait alors à nouveau baisser le poids moyen.

b) La longueur tête-corps (annexe IV).

Cette mensuration paraît suivre la même évolution diphasique que la croissance pondérale (fig. 10) : les animaux grandissent peu au cours de la saison sèche, puis atteignent en quelques semaines leur taille adulte, en même temps qu'ils augmentent de poids.

DISCUSSION

1. CROISSANCE CORPORELLE

Les résultats observés ici, obtenus sur les animaux autopsiés, sont à rapprocher de ceux déjà notés sur des rongeurs vivants, marqués et recapturés (Hubert *et al.*, 1981 a) et sur les animaux dont on a étudié l'évolution des réserves lipidiques (Hubert et Demarne, 1981 b). Ce dernier travail conduit, pour expliquer cette croissance diphasique, à une hypothèse qu'a confirmée l'étude des régimes alimentaires (Hubert *et al.* 1981 c) : les jeunes animaux, nés en fin de saison des pluies, profitent du maximum de disponibilité du milieu en graines riches en énergie

(sous forme de glucides comme chez les Graminées, ou de lipides comme chez les Composées) pour constituer d'importantes réserves de graisse corporelle, qu'ils mobilisent ensuite au cours de la saison sèche; ils libèrent ainsi de l'eau et de l'énergie, utilisée pour la synthèse protéique (puisque'il n'y a, malgré tout, pas perte de poids); l'arrivée de nouvelles ressources alimentaires, avec la saison des pluies, favorise la reprise d'une croissance spectaculaire, préparant les animaux à la reproduction, qui commence alors.

2. REPRODUCTION

L'aspect saisonnier de la reproduction, lié aux précipitations, se retrouve dans toutes les études de rongeurs tropicaux africains (Neal, 1974; Taylor et Green, 1975; Delany et Happold, 1979; Christian, 1980; Poulet, 1973 et 1981) ou d'autres continents (Pinter et Negus, 1965; Beatley, 1969; French, 1973; Van de Graaf et Balda, 1973; Reichman et Van de Graaf, 1974; Fleming, 1979).

La différence de saisonnalité de la reproduction entre *M. erythroleucus* et *T. gracilis* correspond à deux stratégies reproductrices bien différentes; ainsi *M. erythroleucus*, avec une reproduction très limitée dans le temps mais très intense, s'oppose à *T. gracilis* dont la reproduction est plus étalée et moins intense, c'est-à-dire qu'il y a moins de femelles qui participent instantanément à la reproduction et moins de jeunes par portée. Cette opposition entre un Muridé (*M. erythroleucus*) et un Gerbillidé (*T. gracilis*) se retrouve dans le nord du Sénégal avec les différences observées par Poulet (1981) entre *Arvicanthis niloticus* et *Taterillus pygargus*: les Muridés semblent ainsi plus opportunistes, car ils peuvent accroître très rapidement leurs populations dès que les conditions deviennent favorables, tandis que ces Gerbillidés montrent moins de souplesse mais plus de régularité.

La limitation de la reproduction observée chez *T. gracilis* en 1976 et 1980, sous la forme d'une absence de reproduction de saison sèche, à la suite de périodes de hautes densités, a été aussi observée par Poulet (1981) dans le nord du Sénégal, sur *Taterillus pygargus*, dans des circonstances analogues. Cet auteur rapporte ce phénomène à un blocage comportemental et nutritionnel de la reproduction.

La relation entre des périodes de reproductions intenses et longues, comme en 1978 et 1979, et l'abondance des précipitations ces années-là, est certainement le résultat d'une abondance nutritionnelle particulière à ces deux années à « bonne » pluviométrie (des précipitations « médiocres » s'accompagnent de reproductions peu intenses, comme en 1976, 1977 et 1980). La période de reproduction correspond à une phase d'alimentation riche en énergie (Hubert et al. 1981 c). En 1978-1979, le régime des deux espèces est caractérisé par l'abondance, par rapport aux périodes précédentes, d'arthropodes, de graminées (*Panicum laetum* en particulier) et des composées (*Acanthospermum hispidum*), ainsi que le montrent les analyses de régimes alimentaires (Moro, sous presse), en particulier en période de reproduction.

3. LA SURVIE

Pour Poulet (1981), la mortalité des rongeurs sahéliens est essentiellement le fait de la prédation, considérée comme un mécanisme régulier de contrôle des populations de nombreuses espèces « proies » en Afrique (Delany et Happold, 1979).

Cette explication permet de comprendre les taux réguliers de mortalité observés au cours de longues périodes et qui correspondent aux prélèvements réguliers des prédateurs. Poulet précise même que les chouettes effraies (*Tyto alba*) chassent préférentiellement les jeunes animaux, en particulier les jeunes *T. pygargus*, d'où la forte mortalité observée chez les jeunes de cette espèce quand ils sont nés en saison sèche.

Mais les prédateurs ne peuvent pas expliquer les brusques élévations du taux de mortalité, ni les chutes brutales de population de 1976 et de 1980. A ces périodes, des recherches menées en collaboration avec les Instituts Pasteur de Dakar et de Paris ont révélé la présence d'un arbovirus du groupe Quidyub chez des rongeurs et sur des tiques terricoles, parasites de rongeurs. Ce virus, le « virus Bandia », avait été décrit en 1965, sur une souche isolée chez un *Mastomys erythroleucus* malade, capturé à Bandia au cours d'une période de très fortes densités (Brès *et al.*, 1969). Depuis 1976, plusieurs autres souches de ce virus ont pu être isolées (Hubert et Adam, 1982), en particulier à l'occasion de périodes de fortes mortalités comme l'« accident » de mars-avril 1980 cité ci-dessus.

Ces recherches ont été poursuivies en surveillant, en outre, le taux d'anticorps antiviral Bandia dans la population de rongeurs à Bandia.

Les différences de « stratégies reproductrices » observées entre *M. erythroleucus* et *T. gracilis* se retrouvent dans leurs « stratégies de survie » :

— *M. erythroleucus* présente une forte mortalité juvénile intervenant sur une très forte production de jeunes, puis une survie plus ou moins bonne selon les années, les animaux ne dépassant qu'exceptionnellement un an d'existence.

— *T. gracilis* a une mortalité plutôt moins importante dans le jeune âge, mais qui s'exerce plus régulièrement au cours de la vie, dont la durée peut dépasser deux ans.

Sans vouloir être trop schématique, il est possible de situer ces deux espèces dans un gradient r—K, tel que French *et al.* (1979) et Spitz (1975) le définissent. La figure 11 reprend le schéma proposé par French *et al.* (1979) et repris par Poulet (1981) pour situer *Taterillus pygargus* dans un gradient entre *Clethrionomys glareolus* et *Perognathus formosus*. Les deux espèces de Bandia confirment qu'il faut nuancer cette typologie ; une espèce semble, en effet, disposer de plusieurs « stratégies » en fonction de ses possibilités intrinsèques (nombre d'embryons par portée, comportement, etc.) et des conditions imposées par le milieu (durée de la période difficile, qualité de la nourriture). Ainsi :

— *Mastomys erythroleucus* se situe en permanence dans la zone considérée par French *et al.* comme « low survival rate » et caractérisée par *Cl. glareolus*. *M. erythroleucus* en 1977 et 1979 se place même bien au-dessous de ce dernier. En 1978, par contre, la courbe de survie de cette espèce se situe entre « moderate » et « high ». Cette espèce est donc, en général, de type r, mais elle peut présenter de temps en temps des tendances de type K, c'est dans ces conditions qu'on observe une explosion démographique l'année suivante.

— *Taterillus gracilis* semble beaucoup plus souple encore : pour leur première année de vie, les animaux de cette espèce présentent des courbes de survie « moderate » pour les jeunes nés en saison des pluies et « low » pour ceux nés en saison sèche ; pour leur deuxième année d'existence, les survivants rejoignent les *M. erythroleucus* en bas du graphique. Cette espèce serait donc plus à tendance K que la précédente, mais avec des nuances appréciables entre les cohortes

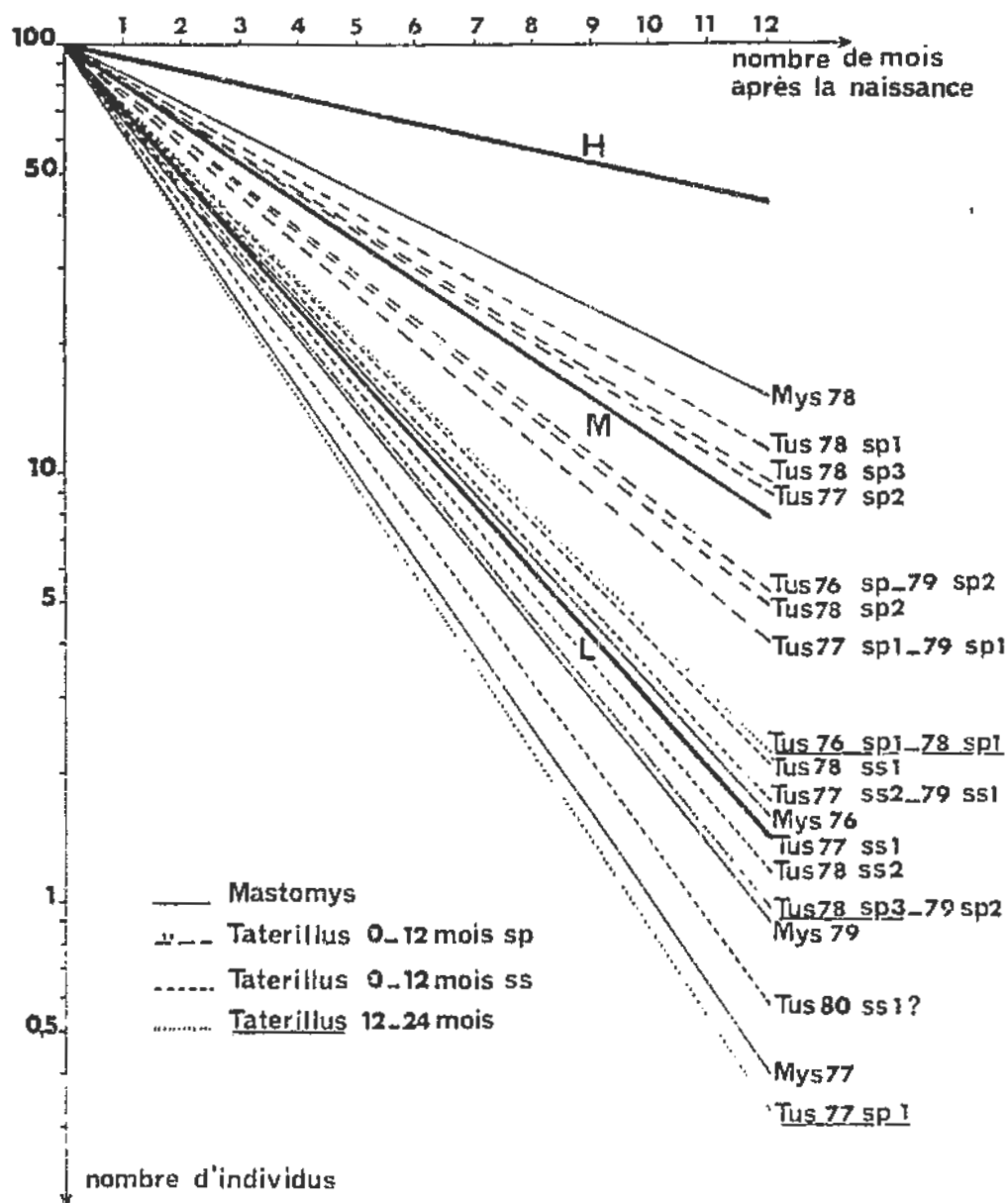


Fig. 11. — Courbes de survie schématisées selon French *et al.* (1977) pour chaque cohorte de *M. erythroleucus* et de *T. gracilis*.

et entre les années. 1978 est aussi pour cette espèce l'année à plus forte survie : on remarque que les animaux nés en fin de saison de pluies 1979 ont un faible taux de survie. Poulet (1981) observe des variations encore plus importantes pour *T. pygargus* dans le nord du Sénégal.

Cette souplesse démographique semble en fait bien caractériser des espèces de rongeurs bien adaptées aux fluctuations climatiques brutales des zones sahélienne et sahélo-soudanienne.

CONCLUSION

De novembre 1975 à mars 1981, *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis* présentent des densités extrêmement variables d'une année à l'autre, avec des périodes de très faibles densités moyennes annuelles (2,6/ha pour *M. erythroleucus* en 1977-78 et 1,2/ha pour *T. gracilis* en 1976-77) et des années de très fortes densités, voire même de pullulations (16,9/ha en 1979-80 et 47,6/ha en 1975-76 pour *M. erythroleucus*; 8,1/ha en 1975-76 et 15,4/ha en 1979-80 pour *T. gracilis*) (tableau V) : c'est-à-dire que les densités varient du double au décuple et même au-delà, selon les années.

TABLEAU V. — Densités moyennes annuelles par hectare à Bandia pour *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*.

Année	<i>Mastomys erythroleucus</i>	<i>Taterillus gracilis</i>
1975-76	47,6	15,4
1976-77	3,8	1,2
1977-78	2,6	1,8
1978-79	8,5	2,5
1979-80	16,9	8,1
1980-81	3,9	1,5
Moyenne de la période	13,9	5,1

Ce phénomène ne résulte pas tout à fait du même mécanisme pour les deux espèces :

— *M. erythroleucus* : c'est la très faible mortalité de 1978 qui est à la base de l'explosion de population de 1979 ; c'est ainsi qu'au cours de la reproduction 1978, la population a pu décupler ; elle n'a fait ensuite que quadrupler l'année suivante, mais à partir d'un « minimum » élevé. L'année 1979 est spectaculaire pour les densités, mais c'est en fait l'année précédente qui est exceptionnelle du point de vue démographique.

— *T. gracilis* : la plus grande longévité de cette espèce n'est pas le facteur déterminant pour la pullulation observée (ce qu'avait déjà noté Poulet, 1981, sur *T. pygargus* en 1975-76). C'est surtout la succession rapide des générations qui permet l'élévation des densités par addition des strates successives ; en effet, les hautes densités de 1979 (synchrones de celles observées chez *M. erythroleucus*) résultent d'un effet de « sédimentation » : la population double en 1978, puis double à nouveau en 1979. A l'inverse, c'est l'arrêt de cette reproduction qui est vraisemblablement en cause pour les chutes de population en 1976 et 1980.

Les conditions qui ont favorisé la survie des *M. erythroleucus* en 1978, et la reproduction précoce des jeunes femelles de *T. gracilis* à la même époque, sont en fait responsables de la pullulation.

Les conditions qui ont entraîné la mortalité des *M. erythroleucus* et des *T. gracilis* en 1976 et 1980, ainsi que l'arrêt de reproduction des *T. gracilis* à la même époque, sont responsables des chutes brutales de population.

Les composantes physiologiques, nutritionnelles, génétiques, comportementales et épidémiologiques de ces conditions font l'objet des autres travaux déjà cités.

Enfin, les structures très particulières des populations de ces deux espèces l'année qui a précédé la « pullulation » de 1979-80 devraient permettre, à terme, la mise au point d'un modèle prévisionnel d'avertissement de ces explosions démographiques à partir de piégeages effectués régulièrement et interprétés dans cette finalité.

REMERCIEMENTS

Ce programme a été réalisé dans le cadre du laboratoire de Zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à Dakar, avec une aide financière des contrats d'A.T.P. du C.N.R.S. n° 2294 (Dynamique des populations) et n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes). Ces remerciements s'adressent à tous les techniciens sénégalais de ce laboratoire, sans qui ce travail n'aurait pu se faire, en particulier MM. Khalilou Ba et Papa N'diaye.

SUMMARY

After five years of regular trapping in a sahelian-soudanian area in Senegal, demographic data are given on reproduction, longevity and recruitment by the two most important species (2000 individuals for each): *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis*.

During this period (1975 to 1981) monthly densities of rodents fluctuated widely (from 0.1/ha to more than 100/ha) and two outbreaks were observed by these two species. However, population dynamics of both species are very different; *M. erythroleucus* has very large litters (12 to 16), high mortality during the first weeks of life and none survive more than two years. Reproduction of the former species is closely related to the rainy season but that of the second species is less seasonal. On a four year period, the net rate of increase was about 1 for the two species, i.e. during this period the populations were stable.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, F., 1982. — Etude climatologique de la station de Bandia en région sahélo-soudanienne au Sénégal de 1977 à 1980. *Bull. I.F.A.N.* (sous presse).
- ANDRZEJEWSKI, R., et T. WIERZBOWSKA, 1961. — An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate on interchange between individuals. *Acta Theriol.*, 5: 153-172.
- BEATLEY, J., 1969. — Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. *Ecology*, 50: 721-724.
- BRES, P., M. CORNET et Y. ROBIN, 1967. — Le virus de la forêt de Bandia (I.P.D./A. 611), nouveau prototype d'arbovirus isolé au Sénégal. *Ann. Inst. Past.*, 113: 739-747.
- CHRISTIAN, D. P., 1979. — Comparative demography of three Namib desert rodents: responses to the provision of supplementary water. *J. Mamm.*, 60: 679-690.

- DELANY, M. J., et D.C.D. HAPPOLD, 1979. — *Ecology of African mammals*. Longman, London and New York, 434 pp.
- FLEMING, T. H., 1979. — Life history strategies. In : *Ecology of small mammals*, ch. 1 : 1-61. STODDART ed., Chapman & Hall, London, 386 pp.
- FLEMING, T. H., 1979. — The role of small mammals in tropical ecosystems. In : *Small mammals, their productivity and population dynamics*. Ed. GOLLEY, PETRUSEWICZ et RYSZKOWSKI, I.B.P. 5, Cambridge Univ. Press, 451 pp.
- FRENCH, N. R., B. G. MAZA, H. O. HILL, A. P. ASCHWANDEN et H. W. KAAZ, 1974. — A population study of irradiated desert rodents. *Ecol. Monog.*, 44 : 45-72.
- FRENCH, N. R., D. M. STODDART et B. BOBEK, 1975. — Patterns of demography in small mammal populations. In : *Small mammals, their productivity and population dynamics*. Ed. GOLLEY, PETRUSEWICZ et RYSZKOWSKI, I.B.P. 5, Cambridge Univ. Press, 451 pp.
- HUBERT, B., et J. C. BARON, 1973. — Détermination de *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidæ) from Senegal by serum-electrophoresis. *Anim. Blood Grps. Biochem. Genet.*, 4 : 51-54.
- HUBERT, B., et F. ADAM, 1975. — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., 1977. — Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-soudanienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 31 : 33-100.
- HUBERT, B., et F. ADAM, 1982. — The regulation of the population dynamics of two sahelian rodents in Senegal: an hypothesis. *Ann. Roy. Museum Af. Centr.* (sous presse).
- HUBERT, B., F. ADAM et A. POULET, 1978. — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Museum*, 6 : 88-91.
- HUBERT, B., G. COUTURIER, A. POULET et F. ADAM, 1981 a. — Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique de population de rongeurs au Sénégal. I. Le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 73-95.
- HUBERT, B., et Y. DEMARNE, 1981 b. — Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 55-72.
- HUBERT, B., D. GILLON et F. ADAM, 1981 c. — Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia ; Gerbillidæ et Muridæ) de Bandia (Sénégal). *Mammalia*, 45 : 1-20.
- HUBERT, B., J. C. LEPRUN et A. POULET, 1977. — Importance écologique des facteurs éda-phiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- LESLIE, P. H., J. S. TENER, M. VIZOSO et H. CHITTY, 1955. — The longevity and fertility of the Orkney vole, *Microtus orcadensis*, as observed in the laboratory. *J. Zool. (Lond.)*, 125 : 115-126.
- MARTINET, L., 1966. — Détermination de l'âge chez le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée des cristallins. *Mammalia*, 30, 425-430.
- NEAL, B. R. 1968. — Reproduction of the multimammate rat, *Praomys (Mastomys) natalensis* (Smith) in Uganda. *Z. Säugetierkunde*, 42 : 221-231.
- PINTER, A. J., et N. C. NEGUS, 1965. — Effects of nutrition and photoperiod on reproductive physiology of *Microtus montanus*. *Amer. J. Physiol.*, 208 : 633-638.
- POULET, A., 1972. — Recherches écologiques sur une savanne sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : les Mammifères. *Terre et Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A., 1980. — Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez cinq espèces de rongeurs Muridés et Gerbillidés de l'ouest de l'Afrique. *Mammalia*, 44 : 381-398.
- POULET, A., 1981. — Mécanismes et déterminisme 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 Doct. Etat, Paris.
- POULET, A., G. COUTURIER, B. HUBERT et F. ADAM, 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. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 195-215.

- REICHMAN, O. J., et K. M. VAN DE GRAAF, 1975. — Association between ingestion of green vegetation and desert rodent reproduction. *J. Mamm.*, 56 : 503-506.
- SLOBODKIN, L. B., 1962. — *Growth and regulation of animal populations*. New York, 184 pp.
- SPITZ, F., 1974. — Démographie du campagnol des champs *Microtus arvalis* en Vendée. *Ann. Zool.-Ecol. Anim.*, 6 : 259-312.
- SPITZ, F., et F. BOURLIÈRE, 1975. — La dynamique des populations de Mammifères. In : *Démographie des populations de vertébrés*, ch. 3 : 78-127. M. LAMOYTE et F. BOURLIÈRE, eds, Masson, Paris.
- TAYLOR, K. D., et M. G. GREEN, 1976. — The influence of rainfall on diet and reproduction in four african rodent species. *J. Zool., Lond.*, 180 : 367-389.
- VAN DE GRAAF, K. M., et R. P. BALDA, 1973. — Importance of green vegetation for reproduction in the kangaroo rat, *Dipodomys merriami merriami*. *J. Mamm.*, 54 : 509-512.

RONGEURS DU SÉNÉGAL

161

ANNEXE I. — Densités instantanées mensuelles à Bandia de *Mastomys erythroleucus* et de *Taterillus gracilis* par hectare. Indication des pourcentages mensuels de chaque classe d'âge par rapport à l'ensemble de la population piégée.

	<i>Mastomys erythroleucus</i>							<i>Taterillus gracilis</i>						
	densité /ha	classe I	classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI	densité /ha	classe I	classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI
175	78,0	2,7	32,7	39,1	2,7	7,2	15,4	35,0				87,6	12,5	
176	123,0	2,7	20,8	26,4	33,3	4,2	13,9	44,0					33,3	66,6
177	78,0			28,3	53,3	19,7	6,7	36,0		12,5	12,5	37,5	12,5	25,0
178	67,0			13,2	47,2	32,1	7,5	33,0			37,5	50,0	12,5	
179	161,0				72,7	27,3		26,0			10,0	40,0	20,0	30,0
180	115,0				60,0	40,0		25,0				50,0		50,0
181	80,0				39,1	60,9		20,0				58,8	11,8	29,4
182	55,0				10,0	40,0	50,0					16,7	61,1	22,2
183	38,0					36,8	63,2	12,0					75,6	23,4
184	17,7					7,7	92,3	6,2					45,5	54,5
185						14,8	85,2						35,3	64,7
186	10,0	2,7	18,9			10,8	67,6	0,8					21,2	78,9
187		8,1	32,4	29,7		8,1	21,6			18,2				81,8
188	0,9		22,7	59,1			18,2	0,8		35,8	21,4	21,4		21,4
189	2,9		7,7	38,5	53,8			0,7		7,7	38,5	53,8		
190				30,0	50,0	20,0					9,1	45,5	27,3	18,1
191	2,3			4,0	80,0	16,0		0,6		2,0	21,6	76,5	11,8	7,8
192					75,0	25,0				3,8	3,8	61,5	15,4	15,4
193	3,9				22,2	77,8		0,4		4,2	4,2	33,3	43,7	14,8
194	3,1				13,7	55,2	31,1	0,7			3,1	34,6	43,7	13,8
195					7,1	50,0	42,9				11,8	11,8	64,6	11,8
196	2,0					34,5	45,5	0,8				28,6	57,1	14,3
197						16,7	83,3					26,7	66,7	6,6
198	1,0	14,3				14,3	71,4	0,9				28,3	52,5	19,0
199			33,3	13,3		6,7	46,7					18,2	36,4	45,4
200	2,6		50,0	12,3			37,5	1,4		22,8	20,6		23,7	22,8
201			6,2	62,5	23,0		6,2			18,2	33,3	15,1	15,1	18,2
202				50,0	40,0	5,0	5,0			7,3	12,2	58,5	4,9	17,1
203	1,6				78,9	21,1		1,3			12,2	57,6	15,1	15,1
204						80,0	20,0				25,0	52,5	12,9	11,1
205	1,1					80,8	19,2	0,7		1,7	1,7	61,0	17,0	13,6
206						50,0	50,0		2,6	5,4	15,4	20,5	38,5	7,7
207	0,9					66,7	33,3	1,0	6,2	6,2		25,0	50,0	12,5
208						46,7	53,3				22,6	48,4	16,1	12,9
209							100,0					75,0	25,0	
210	7,6		10,9	47,8			41,3	0,9				50,0	41,7	8,3
211		1,2	23,2	32,4	17,1		6,1			5,5	38,9	22,2	27,8	5,5
212	8,7	1,7	26,8	38,2	30,1		3,2	1,8		11,1	25,9	51,8	7,4	3,7
213	79		14,3	44,8	38,1		2,8	1,2	2,8	15,7	27,1	55,7	7,1	5,7
214	7,7		10,0	26,0	58,0	6,0		1,9	1,0	15,0	33,0	44,0	8,0	
215			6,8	6,8	50,0	36,4				9,1	25,0	38,6	25,0	2,3
216	6,7			23,1	61,5	15,4		2,5			15,4	53,8	21,1	9,6
217				36,4	56,8	6,8			3,4	22,7	19,3	31,8	18,2	4,5
218	8,4				11,8	56,8	31,4	2,9		8,1	17,4	44,2	30,3	
219	12,2				29,9	51,9	18,2	3,5		3,8	15,1	47,2	32,1	1,9
220	20,7					40,9	59,1	2,4		1,2		42,0	36,5	20,0
221	19,2	1,9	15,4	44,2		5,8	34,7	2,6		26,7	3,3	23,3	13,3	33,3
222	32,1	1,1	16,3	43,6	8,7	7,6	20,6	5,7		29,4	38,2	14,7	14,7	2,9
223	30,5		19,2	46,1	22,3	4,6	7,7	14,6		7,7	34,6	26,9	23,1	7,7
224			17,8	30,1	36,9	5,5	9,7		1,9	20,7	22,6	30,2	11,3	13,2
225	80			40,3	52,2	4,5	3,0	14,7		4,8	31,7	44,4	15,9	3,2
226	17,8				23,4	65,9	10,6	14,3		9,4	21,9	53,1	10,9	4,7
227	12,8			30,0	55,0		15,0	10,7			13,0	65,2	19,8	2,3
228	9,2					100,0		7,6			2,4	66,7	21,4	9,5
229	4,5					77,7	14,3	3,4				30,2	34,7	15,1
230						92,8	7,2					28,2	51,8	20,0
231														
232	2,7					66,6	33,4	2,2					75,7	24,3
233	3,3					40,0	60,0	1,5					19,2	80,8
234	3,8						100,0	2,1					11,1	88,9
235	6,9		28,6	28,6			42,8	2,0		25,0	20,0		25,0	30,0
236	4,0		20,0	55,5			24,5	1,6	2,4	9,7	43,9		24,4	19,5
237	2,6		4,2	37,5	50,0		8,4	1,7	1,6	6,4	33,9	33,9	8,1	16,1
238	0,5		5,0	30,0	55,0		10,0	1,0		23,6	20,4	37,6	5,5	12,9
239	1,3				76,9	7,7	15,4	0,9		1,8	21,8	56,4	7,3	12,7

ANNEXE II: A. — Données caractérisant la reproduction chez *Mastomys erythroleucus* à Bandia: pourcentages mensuels de femelles gestantes des différentes classes d'âge par rapport au nombre total de femelles, nombre moyen mensuel d'embryons par portée, surface testiculaire des mâles des différentes classes d'âge (les écarts-types sont fournis si la taille des échantillons le permet).

	Mo de capt	Nb de gest./adultes			Nb moyen d'embryons par portée	"Surface" des testicules en mm ²				
		Total	classe III	classe IV		classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI
M 75	110	73,8	43,2	7,1	12,3 ± 3,2	18,1 ± 4,6	29,5 ± 9,0		163,5 ± 63,8	183,6 ± 55,0
D	72	17,5	2,6	12,8	12,0 ± 3,4	14,9 ± 2,7	17,7 ± 6,7	28,9 ± 8,3		162,5 ± 71,4
J 76	60						18,7 ± 4,2	20,7 ± 7,6	200,0	128,0 ± 132,9
F	53						29,0 ± 14,2	20,3 ± 5,1	27,0 ± 2,0	
M	11							16,0 ± 1,5	24,9 ± 7,0	96,0
A	5						15,0	32,5 ± 24,7	24,5 ± 4,9	
M	23						15,0	31,0 ± 13,5	21,7 ± 12,5	
J	20								34,0 ± 22,7	62,7 ± 29,3
J	19								53,2 ± 11,6	112,8 ± 26,6
A	52	15,0			7,0 ± 1,2				176,0 ± 33,9	191,7 ± 29,5
S	27	30,0			16,2 ± 2,8				184,3 ± 27,3	204,7 ± 26,3
O	37	51,3			15,9 ± 3,8	10,3 ± 5,7	23,2 ± 5,0	144,0	200,0	199,6 ± 31,8
N	37	20,0	10,0		8,5 ± 6,4	22,7 ± 5,6	16,0 ± 1,7	30,0 ± 6,4	200,0	222,4 ± 47,1
D	22									
J 77	22									
F	10							17,5 ± 6,1		
M	25						100,0 ± 0	16,0 ± 4,0	28,0	
A	16							25,0 ± 16,7	38,0 ± 13,1	
M	18							22,8 ± 12,5	24,5 ± 4,9	
J	29							18,0	35,7 ± 16,1	
J	12							38,0 ± 10,4	62,0 ± 3,5	106,0 ± 47,6
A	11								110,9 ± 15,7	135,4 ± 25,6
S	12	25,0			14,0				144,7 ± 22,3	171,8 ± 27,9
O	7	75,0			17,7 ± 2,3				170,0	194,6 ± 14,4
N	15	10,7			10,0	32,0	91,0			185,0 ± 7,1
D	6					10,0				134,3 ± 62,7
J 78	16									99,0 ± 24,6
F	20						16,8 ± 2,1	32,0		105,0
M	19						12,0	23,1 ± 17,3		65,0
A	5							24,7 ± 7,0	18,0 ± 0	
M	26								127,5 ± 31,8	
J	6								166,7 ± 41,9	147,5 ± 39,5
S	15								151,0	91,5 ± 4,9
A	12	75,0			11,3 ± 1,5				152,4 ± 38,1	186,7 ± 13,1
S	100,0				18,7 ± 3,5				188,2 ± 23,5	193,1 ± 14,2
C	46	57,5	18,7		19,5 ± 4,9					200,0
N	82	43,5	21,7	17,4	8,6 ± 3,0	124,3 ± 12,1	159,7 ± 33,7	161,7 ± 31,1	200,0	199,5 ± 19,8
D	123	10,4	6,2	4,2	9,6 ± 2,1	120,6 ± 13,7	91,0	191,7 ± 37,7		169,3 ± 37,2
J 79	105	46,1		5,1	10,0 ± 2,8	14,7 ± 2,2	30,5 ± 21,9	63,4 ± 19,4	180,0	
F	50						13,6 ± 2,7	20,8 ± 10,9	29,7 ± 17,7	
M	44					18,0		21,6 ± 8,2	49,3 ± 26,0	
A	26							24,0	26,7 ± 13,1	62,7 ± 15,1
M	46							44,0 ± 15,1	149,3 ± 44,1	66,0
J	51							61,2 ± 7,6	123,4 ± 26,1	142,9 ± 30,4
J	77	53,5		17,8	11,4 ± 2,8			165,0 ± 23,3	168,0 ± 30,0	177,8 ± 19,2
A	44	53,9			13,9 ± 2,2				158,0 ± 6,3	183,4 ± 25,0
S	52	64,6	61,5		16,0 ± 3,4	108,2 ± 12,2	168,9 ± 29,2		190,0 ± 14,1	196,8 ± 20,0
O	92	56,8	40,0	3,3	15,5 ± 3,4	134,0 ± 9,2	173,3 ± 29,6	160,2 ± 53,0	194,0 ± 13,4	188,1 ± 19,2
N	130	23,8	5,2	13,8	13,3 ± 4,4	14,7 ± 3,1	181,0 ± 28,3	180,0 ± 28,3	200,0 ± 0	171,7 ± 44,4
D	73	12,0		12,0	11,0 ± 2,6	13,3 ± 2,9	18,0 ± 9,7	29,0 ± 15,2	72,5 ± 24,7	105,0 ± 12,2
J 80	67						13,7 ± 4,1	24,4 ± 10,2	55,0	65,0
F	47						14,1 ± 3,9	35,3 ± 14,6	30,0	
M	20						18,0 ± 0	27,0 ± 15,6	30,5 ± 13,4	
A	11								39,0 ± 13,1	
M	7							18,0	14,2 ± 4,5	96,0
J	14							33,7 ± 9,8	50,3 ± 10,2	135,0
J	12									
A	5								200,0	185, ± 21,2
S	3	100,0			13,5 ± 2,1				200,0	200,0
O	7	33,3			6,0	136,0	39,0 ± 29,7			200,0
M	45	7,1			12,0	11,4 ± 2,4	21,7 ± 11,2			200,0 ± 0
J 81	24					15,0	13,3 ± 3,2	33,0 ± 12,7		164,0 ± 50,9
F	20						15,0 ± 0	26,4 ± 8,1		
M	13							15,0 ± 0	50,0	50,0

RONGEURS DU SÉNÉGAL

ANNEXE II : B. — Données caractérisant la reproduction chez *Taterillus gracilis* à Bandia :
mêmes indications que pour II A.

Nb de capt	Nb de Gest/4 adultes	Nb moyen d'embryons par portée	"Surface" des tasterules en mm ²				
			classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI
N 75	8		72,0			128,0	
D	3	1100					50,0 ± 0,0
J 76	8			21,0	28,0 ± 0,0	15,0	60,0
F	8			17,7 ± 2,5	23,5 ± 12,0	21,0	
M	10			15,0	18,0 ± 0,0	26,5 ± 7,8	90,0
A	2						
M	17				18,0	32,0	87,0 ± 12,7
J	18				16,5 ± 2,1	25,0 ± 14,3	66,0
J	47						18,0 ± 0,0
A	22					42,9 ± 16,3	48,0 ± 16,4
S	34	38,5				118,2 ± 53,9	93,2 ± 20,5
O	19	40,0				151,0 ± 32,7	141,9 ± 24,2
H	11	14,3			135,0	135,0	166,0 ± 5,7
D	14			103,3 ± 22,5			193,3 ± 11,6
J 77	26	7,1		17,2 ± 5,4			120,0
F	11				98,0 ± 12,1	119,0	153,0
M	51	13,3			45,1 ± 25,7		
A	26				16,0 ± 4,7	136,0	136,0 ± 11,3
H	48	5,0			104,6 ± 32,1	110,0 ± 36,8	116,0 ± 17,0
J	32				19,8 ± 4,5		
J	17	14,3			122,6 ± 16,7	145,5 ± 36,1	
A	14				21,1 ± 4,5	96,3 ± 33,6	124,7 ± 45,6
S	15	25,0			29,2 ± 8,2	89,3 ± 16,0	101,5 ± 4,9
O	21	27,3			18,0	122,7 ± 12,2	144,0
N	22	7,1			111,0 ± 30,4	99,7 ± 11,9	112,3 ± 7,5
D	35	44,4			144,3 ± 15,3	129,3 ± 14,7	170,0
J 78	33				170,0	162,0 ± 12,7	144,2 ± 17,2
F	61	13,3			200,0	192,3 ± 6,8	167,0 ± 27,2
M	33	18,2				123,6 ± 58,8	137,2 ± 71,0
A	36	20,8					
M	59	6,5					
J	39	25,0					
J	16						
A	31	37,5					
S	8	50,0					
O 78	12	100					
N	18	57,1					
D	27	50,0					
J 79	70	30,0					
P	101	26,7					
M	44	40,0					
A	52	63,0					
M	85	24,2					
J	86						
J	53	58,8					
A	85	42,5					
S	30	90,1					
O	34	63,6					
H	26	9,1					
D	53	15,8					
J 80	63						
F	64						
M	46						
A	42						
M	53						
J	85						
J							
A	37	5,5					
S	26	33,3					
O	45	76,2					
H	20	20,6					
D	41	42,1					
J 81	62	12,5					
F	93	8,8					
M	55						

MAMMALIA

ANNEXE III: A. — Poids moyens mensuels (avec les écarts-types) des différentes classes d'âge de chaque sexe chez *Mastomys erythroleucus* à Bandia.

	Poids des mâles en g					Poids des femelles en g				
	classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI	classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI
J 75					32,8 ± 8,7					24,5 ± 0,7
A				56,0 ± 5,7	56,8 ± 8,7				25,0	45,3 ± 5,3
S				50,0 ± 7,1	66,4 ± 9,2					65,7 ± 8,2
IO	15,9 ± 3,0			71,0	77,4 ± 13,9				67,5 ± 3,5	67,9 ± 15,3
IN	24,7 ± 1,2	28,6 ± 2,6		80,0	72,5 ± 8,9	23,2 ± 2,2	27,5 ± 2,4		74,5 ± 13,4	63,5 ± 3,5
IO	26,3 ± 2,3	34,2 ± 6,5				19,5 ± 2,8	26,0 ± 3,9			61,2 ± 14,9
J 77	25,0 ± 5,2	30,0 ± 4,1				18,0 ± 2,8	22,6 ± 4,7	25,5 ± 6,4		
IF	13,3 ± 2,1		26,0 ± 4,2	40,0 ± 7,1			20,0	31,0		
IN			25,1 ± 8,2	34,5 ± 0,7			19,0	27,0		
IA			24,2 ± 1,8	35,5 ± 13,4				22,4 ± 2,5	27,5 ± 3,5	
IS			20,0	27,8 ± 5,7				18,0	26,7 ± 2,1	
IO			28,7 ± 5,5	35,3 ± 4,5	40,1 ± 6,1				27,9 ± 4,0	40,0
IN			25,0	34,7 ± 0,6	46,4 ± 9,3				32,0 ± 5,6	
IA				39,0 ± 4,6	49,8 ± 9,8				27,7 ± 5,5	
IS				59,0	61,7 ± 13,6				30,0	58,3 ± 7,6
IO					68,0 ± 9,9				63,0	
IN		30,0			34,5 ± 7,8	18,5 ± 0,7			65,0	62,0 ± 9,9
IO		20,0			58,5 ± 7,5	18,0 ± 1,6	22,0			
J 78		19,7 ± 1,9	23,0		53,0		20,0 ± 1,9	22,0 ± 2,8		
IF		15,0	24,3 ± 3,3		53,0		19,2 ± 3,4	20,0	29,0	
IN			27,3 ± 2,8	28,5 ± 1,5			18,5 ± 1,5	25,0 ± 2,2	24,0	
IA								24,0		
IS				34,9 ± 6,0	39,0 ± 6,5				27,1 ± 5,0	45,0
IO				36,7 ± 9,4	31,0 ± 1,0				32,0	
IN				43,5 ± 9,1	46,6 ± 8,9			29,7 ± 3,8	34,0	
IA				66,5 ± 4,5	66,0 ± 8,7				43,5 ± 1,5	
IS					75,0					77,5 ± 7,5
IO	19,0	36,5 ± 10,3			57,2 ± 13,7	23,5 ± 2,1	36,0 ± 4,3			49,0 ± 13,1
IN	23,0 ± 4,2	31,8 ± 4,7	49,1 ± 8,6	61,0 ± 6,6	70,0	21,9 ± 3,2	26,8 ± 6,6	51,0	50,0	74,0 ± 2,9
IO	20,5 ± 3,6	30,0 ± 4,5		63,5 ± 9,2	73,3 ± 8,5	19,7 ± 3,6	27,5 ± 3,9	51,1 ± 5,5		
J 79	17,8 ± 3,2	25,4 ± 4,7	31,1 ± 6,6			19,0 ± 2,5	24,7 ± 3,0	41,6 ± 8,7		55,0
IF		21,4 ± 2,7	27,1 ± 5,4	35,7 ± 6,8		12,6 ± 1,3	21,5 ± 2,1	29,7 ± 8,3		
IN		25,0	29,4 ± 4,2	42,5 ± 8,0		20,0	19,0 ± 4,0	27,2 ± 7,6	47,7 ± 3,6	45,0
IA			29,0	31,2 ± 6,7	36,5 ± 2,5			20,0	26,0 ± 1,0	
IS			28,3 ± 4,5	31,3 ± 7,6	41,0				26,5 ± 6,7	43,5 ± 1,5
IO			26,5 ± 3,2	43,0 ± 6,8	55,8 ± 8,1			21,0	36,0 ± 9,0	40,3 ± 10,1
IN			51,1 ± 10,4	51,8 ± 6,6	61,8 ± 6,0			34,3 ± 4,9	42,1 ± 5,0	57,0
IA				66,5 ± 5,9	70,1 ± 10,7				66,2 ± 5,7	63,8 ± 4,3
IS	38,8 ± 3,8	44,6 ± 7,1		76,5 ± 1,5	77,9 ± 11,6	34,0	42,0 ± 6,0		47,0	
IO	21,5 ± 5,4	53,8 ± 11,0	59,7 ± 6,6	77,2 ± 2,3	84,0 ± 5,5	30,1 ± 4,2	47,5 ± 4,7	40,0	74,0	80,0 ± 5,9
IN	22,3 ± 4,8	37,2 ± 8,9	56,0 ± 4,0	66,5 ± 6,3	72,7 ± 5,3	22,3 ± 3,8	34,5 ± 9,7	49,7 ± 3,9	65,0	
IO	15,0	27,5 ± 5,0	39,9 ± 8,9		67,0	20,8 ± 1,7	33,7 ± 6,6	48,0 ± 7,6	50,0	62,0
J 80		22,8 ± 3,0	34,2 ± 6,1				25,4 ± 5,5	34,4 ± 9,2		
IF		24,5 ± 5,5	30,0 ± 7,5	32,0				31,2 ± 7,6		
IN			30,7 ± 6,0					21,7 ± 2,3	35,0	
IA				40,0					31,7 ± 4,2	
IS			25,0	30,4 ± 6,5						
IO			20,3 ± 0,9	29,0 ± 5,4	52,0					
IN				58,0					33,0 ± 4,5	
IA				66,0						
IS										
IO										
IN		27,5 ± 2,5				17,0			60,0	
IO	19,7 ± 3,2	30,0 ± 4,3			58,2 ± 10,3		27,0 ± 1,0			66,0
J 81	20,0	20,3 ± 3,3	27,0 ± 1,0		60,0		21,0	31,0 ± 2,3		
IF		22,0	23,4 ± 4,4			15,0	20,5 ± 4,5	21,5 ± 2,3		40,0 ± 1,0
IN			28,0 ± 7,2		66,0			23,0 ± 1,4		66,0

RONGEURS DU SÉNÉGAL

ANNEXE III : B. — Poids moyens mensuels (avec les écarts-types) des différentes classes d'âge de chaque sexe chez *Taterillus gracilis* à Bandia.

	Poids des mâles en g						Poids des femelles en g					
	classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI		classe II	classe III	classe IV	classe V	classe VI	
J 76				38,9 ± 1,4	44,5 ± 3,6					33,7 ± 2,4	41,0	
A				50,2 ± 6,2	62,8 ± 5,1					47,0 ± 4,2	48,0 ± 6,6	
S				56,6 ± 5,9	70,9 ± 8,0					50,5 ± 4,5	53,7 ± 7,8	
O				56,5 ± 0,5	61,5 ± 9,5							
N	40,0				60,7 ± 4,2	25,0					58,2 ± 12,0	
D		42,7 ± 3,3	38,0		65,0	20,8 ± 6,8			33,0 ± 1,0		42,0 ± 2,0	
J 77		35,0 ± 0	45,8 ± 4,4					27,5 ± 1,5	36,0		43,0	
F			33,7 ± 6,5	55,0 ± 10,0	62,5 ± 2,5			35,0		43,0		
N			46,4 ± 7,0	57,5 ± 2,5	55,0			34,0 ± 2,2	39,1 ± 7,5	51,5 ± 1,5	53,0 ± 1,0	
A			42,3 ± 8,3	57,0 ± 2,0	56,0			25,0	42,0 ± 2,0	47,5 ± 2,5	50,7 ± 4,9	
M	25,0	29,5 ± 0,5	41,7 ± 6,7	53,3 ± 6,7	65,0 ± 12,7				39,5 ± 6,5	44,3 ± 5,7	57,5 ± 2,5	
J			39,8 ± 3,6	54,2 ± 5,4	59,0 ± 5,0			27,0	38,0 ± 9,2	52,0 ± 14,9	54,5 ± 5,7	
J		33,0	40,0	51,3 ± 3,3	69,0			26,0	36,0	48,0 ± 2,7	46,0	
A			49,7 ± 3,4	59,0 ± 4,6	62,3 ± 2,0				35,0	52,5 ± 5,8		
G			55,3 ± 2,9	59,7 ± 5,5	69,0				39,0	48,0 ± 5,0		
O		37,0	55,0	59,5 ± 2,3	67,7 ± 4,6			45,0	47,0 ± 2,0	51,8 ± 4,2		
S			48,0	54,0	60,5 ± 5,3				45,5 ± 4,5	50,8 ± 1,7	60,0	
D	17,0	36,8 ± 3,9		59,7 ± 6,5	59,0 ± 5,6	27,5 ± 0,5		41,0		44,0	57,0 ± 3,5	
J 78	30,0	33,2 ± 2,5	44,7 ± 6,6	49,0 ± 4,3	54,3 ± 1,6	29,6 ± 3,1		30,3 ± 3,8	38,5 ± 0,5	48,0 ± 1,0		
F	23,0	30,0	42,2 ± 5,0	53,5 ± 5,5	56,7 ± 4,9	16,0		31,0 ± 3,6	37,1 ± 2,9		48,3 ± 4,5	
M		34,7 ± 2,0	43,1 ± 7,9	53,4 ± 0,5	62,0 ± 3,4			29,0	37,3 ± 6,4			
A		27,0 ± 1,6	42,4 ± 3,4	57,0				28,2 ± 1,8	38,4 ± 4,7	47,7 ± 2,0	55,0 ± 5,0	
M		30,0	43,5 ± 6,9	52,3 ± 7,3	56,8 ± 6,7	24,0			39,3 ± 3,8	41,0 ± 2,9	52,8 ± 2,6	
J	24,5 ± 0,5	39,2 ± 5,3	45,7 ± 2,9	48,6 ± 3,1	52,0	27,0 ± 2,2	35,0		42,3 ± 1,3	42,5 ± 5,0	48,0 ± 3,0	
J	30,0		44,5 ± 5,5	47,0 ± 3,0	57,5 ± 3,5				39,0	45,0		
A		47,0 ± 8,6	58,0 ± 3,2	62,0 ± 4,4	60,0			39,3 ± 0,5	43,7 ± 2,8		70,0 ± 4,1	
S			58,4 ± 9,6	65,0						50,0		
O			57,0 ± 3,0	47,0	65,0				48,0	58,0 ± 5,0		
N		54,0	50,5 ± 9,3	57,3 ± 10,6	61,0			53,1 ± 2,3	55,0			
D	34,0	39,8 ± 2,5	50,0 ± 9,8	65,0	79,0	28,5 ± 1,5			53,3 ± 4,0			
J 79	35,0	41,6 ± 8,0	53,9 ± 5,9	64,0	65,5 ± 0,5	20,9 ± 3,6		35,3 ± 6,4	51,8 ± 4,9	56,5 ± 13,3		
F	24,7 ± 4,7	39,9 ± 6,4	53,3 ± 5,9	63,7 ± 4,9		30,0		32,3 ± 3,2	46,2 ± 3,8			
M	32,0 ± 3,0	43,2 ± 1,9	51,0 ± 5,7	61,0 ± 6,3	70,0	24,0		31,7 ± 4,6	46,7 ± 4,0	54,7 ± 3,7		
A		36,0 ± 2,9	52,7 ± 3,8	62,7 ± 8,7	68,0 ± 2,2			37,0 ± 6,0	46,0 ± 4,0	56,6 ± 2,9	55,0	
M	32,0 ± 5,9	37,8 ± 3,1	46,7 ± 6,5	55,9 ± 4,6	63,5 ± 7,3	24,2 ± 4,5	35,7	44,5 ± 3,0	48,2 ± 4,6	51,0		
J	27,7 ± 8,4	38,5 ± 3,4	48,6 ± 5,3	55,8 ± 8,2		23,5 ± 3,5	33,5	43,8 ± 5,0	46,5 ± 3,3			
J	19,0 ± 2,0	41,5 ± 6,8	54,0 ± 6,9	55,2 ± 5,6			33,0	42,7 ± 3,4	50,4 ± 4,6	66,0		
A			55,0 ± 4,5	63,5 ± 6,6	66,1 ± 4,6				46,3 ± 6,3	54,8 ± 5,6	56,5 ± 2,4	
S	21,2 ± 5,0		59,7 ± 4,9	67,0	68,0 ± 3,9	16,7 ± 2,3			53,5 ± 3,5	62,7 ± 4,2	59,0 ± 2,9	
O	15,0	40,0	60,0 ± 3,7		64,2 ± 3,8			46,5 ± 7,4				
N		35,0		56,7 ± 8,2		30,0		37,0		42,0	49,0	
D		32,0	37,0 ± 6,4		69,2 ± 6,2	27,0		40,0 ± 4,0	49,8 ± 4,1			
J 80		36,5 ± 4,2	50,3 ± 6,1	70,0	65,0	25,0		34,0 ± 1,0	44,7 ± 5,5	57,0 ± 8,0		
F	30,5 ± 5,5	32,0	42,8 ± 5,8	53,0 ± 5,8	64,5 ± 7,5	25,0 ± 1,6		32,6 ± 4,6	42,1 ± 5,7	59,0	52,0	
M			44,5 ± 7,2	51,7 ± 3,1				28,0 ± 1,0	39,7 ± 4,1	49,0		
A			37,0 ± 2,0	45,6 ± 5,2	54,5 ± 5,5	27,0			38,8 ± 4,8	52,0 ± 5,0	47,5 ± 3,5	
M			38,8 ± 4,3	45,6 ± 5,7	52,7 ± 4,5				32,3 ± 4,9	42,0 ± 4,0	51,0 ± 1,0	
J			39,2 ± 5,0	46,5 ± 4,4	60,8 ± 6,9				35,6 ± 4,7	41,1 ± 5,1	46,7 ± 7,2	
J												
A			54,2 ± 7,9	53,5 ± 8,2	63,0				47,6 ± 6,1	42,0 ± 2,5	61,0	
S			60,5 ± 6,5	63,1 ± 6,8	68,0				52,0 ± 2,8	51,7 ± 6,1	75,0	
O				65,9 ± 3,2	65,0 ± 2,9				55,0	58,5 ± 8,6		
N	32,5 ± 4,5	43,0 ± 2,5		60,0 ± 3,0	70,0 ± 5,0	25,0		41,0		56,7 ± 2,3	70,0	
D	26,7 ± 6,6	43,0 ± 3,1		64,5 ± 5,5	58,3 ± 14,6	25,0		40,3 ± 3,8		51,0	62,3 ± 6,2	
J 81	24,3 ± 2,5	36,8 ± 5,9	52,4 ± 5,7	64,0 ± 5,0	68,0 ± 3,0	15,0		36,7 ± 3,9	37,7 ± 4,5	50,7 ± 2,3	53,3 ± 2,3	
F	21,3 ± 4,1	34,1 ± 3,5	41,9 ± 7,9	60,0	55,5 ± 10,3	20,5 ± 3,6		31,8 ± 3,1	35,5 ± 5,9		46,7 ± 3,1	
M	26,0	33,1 ± 3,6	40,1 ± 7,6	35,0 ± 4,3	58,7 ± 7,1			32,4 ± 3,2	40,4 ± 2,7	46,0	62,0	

MAMMALIA

ANNEXE IV. — Longueurs tête-corps (L.T.C.) moyennes mensuelles chez les mâles *Mastomys erythroleucus* (les chiffres peuvent manquer certains mois si cette mensuration n'a pas été prise).

Piégeage	L T C m m	Piégeage	L T C m m	Piégeage	L T C m m
Juillet 1976		février	105,7	septembre	122,4
août		mars	106,5	octobre	122,1
septembre	140,3	avril	108,0	novembre	107,4
octobre	109,9	mai	114,5	décembre	108,0
novembre		juin	111,3	janvier 1980	108,6
décembre		juillet	121,9	février	101,3
janvier 1977	96,0	août	124,7	mars	104,0
février	105,0	septembre		avril	101,5
mars		octobre	123,4	mai	
avril	104,3	novembre	110,1	juin	106,5
mai		décembre		juillet	
juin		janvier 1979	102,3	août	127,7
juillet		février	96,8	septembre	127,0
août "		mars		octobre	143,0
septembre		avril	99,3	novembre	98,0
octobre		mai	103,2	décembre	100,6
novembre		juin	113,6	janvier 1981	108,7
décembre		juillet	123,0	février	97,6
janvier 1978	95,2	août	136,5	mars	

IV - LES RAPPORTS TROPHIQUES : PRODUCTION PRIMAIRE/CONSOMMATEURS PRIMAIRES

IV - 1 REGIMES ALIMENTAIRES EN 1975-1977

HUBERT B., GILLON D., et ADAM F., (1981)

Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia ; Gerbillidae et Muridae) de BANDIA (Sénégal).
Mammalia, t. 45, n° 1, 1-20

Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia ; Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal)

par B. HUBERT, D. GILLON et F. ADAM

Laboratoire de Zoologie appliquée, O.R.S.T.O.M., B.P. 1386, Dakar (Sénégal)

(Adresses actuelles : B.H. : M.N.H.N., Laboratoire de Zoologie, Mammifères,

55, rue Buffon, 75005 Paris ;

D.G. : Laboratoire de Zoologie, E.N.S., 46, rue d'Ulm, 75005 Paris)

L'étude des régimes alimentaires à partir de l'observation des contenus stomacaux de deux espèces de Muridés (*Mastomys erythroleucus* et *Arvicanthis niloticus*) et d'une espèce de Gerbillidés (*Taterillus gracilis*), montre le caractère opportuniste omnivore-granivore de ces rongeurs, qui utilisent la plupart des espèces de graines produites par la strate herbacée. En plus des graines, ces rongeurs consomment des tiges et des feuilles (surtout *A. n.*) et des insectes, principalement des termites (surtout *T. g.* et *M. c.*).

La reproduction coïncide avec la période au cours de laquelle les graines riches en énergie sont disponibles ; la couverture des besoins en protéines semble assurée en permanence soit par certaines graines (de Cucurbitacées, de Composées, de Légumineuses), soit par les Arthropodes.

L'impact du prélèvement des rongeurs est estimé de 1975 à 1978 ; pour cette dernière année, il représente de 10 à 15 % de la production de graines de la strate herbacée. En période de pullulation, la consommation a atteint plus de 200 kg/ha.

La connaissance du régime alimentaire d'une espèce de rongeurs est indispensable aussi bien à l'étude du déterminisme de sa démographie qu'à celle des conséquences de la dynamique de ses populations sur le milieu, que celui-ci soit, ou non, cultivé.

Peu d'études ont été menées sur les régimes alimentaires des rongeurs africains : certaines l'ont été sur des espèces de forêt (Cole, 1975 ; Genest-Villard, 1980), d'autres sur les espèces des zones tropicales plus sèches (De Beer, 1972 ; Nandwa, 1973 ; Field, 1975 ; Taylor et Green, 1976 ; Pettifer et Nel, 1977). C'est à ce dernier groupe que se rattache le présent travail, puisqu'il concerne essentiellement deux espèces de Muridés (*Arvicanthis niloticus* et *Mastomys erythroleucus*) et une espèce de Gerbillidés (*Taterillus gracilis*), et qu'il a été mené en zone sahélo-soudanienne, dans la région de Bandia au Sénégal (14°35' N, 17°01' W).

Les rongeurs y ont une saison de reproduction unique et limitée à quelques mois chaque année, ainsi que cela a été décrit précédemment (Hubert, 1977) : les densités augmentent d'octobre à la fin de la reproduction (décembre-février) puis chutent ensuite plus ou moins régulièrement jusqu'à octobre suivant. Les populations de rongeurs peuvent être sujettes à d'importantes explosions suivies de très fortes chutes, comme cela a été le cas en 1975-76, en particulier pour *Arvicanthis niloticus*, dont les captures ont été si faibles à partir de mai 1976 que l'interprétation des résultats concernant cette espèce est très difficile.

MAMMALIA

LE MILIEU

L'emplacement choisi pour ce travail se situe en zone sahélo-soudanienne à 70 km au S.E. de Dakar, au Sénégal. Le milieu est constitué de champs cultivés de manière traditionnelle sous pluie (mil et arachide) et d'une « forêt classée », la forêt de Bandia, soumise à des coupes tous les 18 ans pour l'obtention de charbon de bois. La description détaillée du milieu physique a été donnée par Hubert (1977) et Hubert, Leprun et Poulet (1977) ; nous rappellerons ici brièvement que le climat est caractérisé par une longue saison sèche (de novembre à juin) et par une brève et unique saison des pluies de juillet à septembre-octobre ; la région est traversée par l'isohyète de 550 mm, mais les précipitations sont variables d'une année sur l'autre, aussi bien pour les quantités que pour la répartition.

Le milieu végétal est constitué d'une strate arborée assez basse (3 à 4 m) composée pour l'essentiel de Mimosées (*Acacia seyal*, *Acacia alaxacantha*, *Acacia sieberiana*, *Dicroslachys glomerata*) et Combrétacées (*Combretum glutinosum*, *Combretum micranthum*), ainsi que d'une strate herbacée dont la composition floristique et la densité sont très variables d'une année à l'autre ; certaines espèces sont toutefois toujours présentes : on peut citer ainsi des Graminées (*Dactyloctenium aegyptium*, *Echinochloa colona*, *Eragrostis tremula*, *Panicum laetum*, *Cenchrus biflorus*, etc.) des Légumineuses (*Cassia obtusifolia*, *Indigofera* spp., *Desmodium tortuosum*, etc.), des Malvacées (*Sida alba*, *Abutilon ramosum*), des Convolvulacées (*Merremia aegyptiaca*, *Ipomea eriocarpa*, *I. pilosa*, etc.) et une Amaranthacée (*Achyranthes aspera*).

Les populations de rongeurs y font l'objet d'études depuis 1971 ; celles-ci s'intègrent, depuis 1978, dans un programme plus vaste de recherches sur les relations entre la production de graines de la strate herbacée et les populations des principaux granivores (fourmis, oiseaux, rongeurs) : c'est-à-dire que la production grainière est estimée chaque année, que la disponibilité en graines est suivie au cours des saisons, ainsi que la consommation par les populations de granivores dont les effectifs et l'activité sont mesurés. La végétation herbacée se reproduit exclusivement par graines ; celles-ci sont donc la seule forme vivante de ce niveau trophique pendant la longue saison sèche.

MÉTHODES

1) ETUDE DES CONTENUS STOMACaux

Les rongeurs collectés pour l'étude des régimes alimentaires sont capturés avec des tapettes qui tuent instantanément l'animal piégé. Chaque semaine, de vingt à cinquante tapettes sont posées pendant quatre nuits consécutives et les rongeurs ainsi tués sont mis au matin dans le formol, abdomen ouvert.

Les contenus stomacaux sont ensuite prélevés, desséchés à l'étuve à 50° pendant quatre jours puis conservés dans des sachets plastiques soudés. Ils sont réhydratés par la suite pour être observés à la loupe binoculaire, puis déshydratés à nouveau pour les études chimiques ultérieures. L'expérience prouve que le contenu stomacal est beaucoup plus clairement observable s'il a été desséché et réhydraté que directement, sans préparation. Le dessèchement lent à faible température permet l'analyse chimique des contenus stomacaux.

Nous n'avons pas cherché à faire une étude quantitative des différents constituants de chaque contenu stomacal, aucune méthode ne nous ayant semblé réelle-

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

ment satisfaisante, vu la part importante de matériel inidentifiable. Cela nous aurait semblé d'autant plus vain que les animaux ont été tués à des moments très différents de leurs repas et qui peuvent correspondre à des périodes d'ingestion préférentielle de certaines sources de nourriture sans préjuger des consommations ultérieures.

2) IDENTIFICATION DES SOURCES ALIMENTAIRES

Dans chaque estomac, on cherche à identifier tout ce qui est reconnaissable : fragments d'Arthropodes, de graines, de fruits, de feuilles...

Parmi les Arthropodes, Fourmis et Termites sont facilement reconnaissables et très constants dans les estomacs. On peut identifier aussi en général les fragments d'Acridiens, de Coléoptères, d'Hétéroptères (Cydnides en particulier) et parfois de Chenilles ou d'Araignées. Souvent des fragments ne sont pas reconnaissables (bout de patte, de cuticule, d'aile...).

Les fragments d'Arthropodes retrouvés dans l'estomac des rongeurs correspondent à un repas effectué douze heures au plus avant l'observation, ce qui a été établi expérimentalement sur des animaux en élevage. Ces fragments sont donc à considérer comme faisant partie du repas instantané étudié et non pas comme des restes d'un repas ancien.

A chaque estomac est attribué un indice d'abondance d'Arthropodes :

- 0 : pas de restes visibles ;
- ÷ : quelques fragments ;
- ++ : beaucoup de fragments ;
- +++ : l'estomac ne contenant que des restes d'Arthropodes.

Pour la reconnaissance des restes de graines dans les estomacs, une collection de référence de graines de plus de 100 espèces connues a été réunie au laboratoire sous diverses formes : graines entières sèches, graines entières conservées en alcool et graines broyées au moulin à café conservées en alcool ; celles-ci ont l'aspect le plus proche de ce qui est trouvé dans les estomacs.

Le terme « graines » est ici employé par facilité et désigne toute forme de diaspore : graine véritable, fruit, etc.

D'après cette collection, il a été possible d'identifier les fragments de 27 espèces ou groupes d'espèces dans les contenus stomacaux. Elles représentent en général en fréquence et en quantité la plus grande partie des contenus stomacaux observés.

Les rongeurs sont collectés pour l'étude du régime alimentaire chaque semaine depuis novembre 1975. Ce dépouillement couvre une période de 16 mois, de novembre 1975 à février 1977, ce qui représente plus de 1 000 contenus stomacaux examinés.

3) VALEUR ALIMENTAIRE DU RÉGIME

Des analyses chimiques ont été faites sur certaines des sources alimentaires identifiées : teneur des principaux éléments minéraux, valeur calorique, proportion de protides, lipides et glucides, et, parmi les protides, taux de lysine, cystine, méthionine, indicateurs de la qualité des protéines.

Par ailleurs, on a mesuré mensuellement par la méthode de Kjeldahl, après extraction, la teneur en matières azotées d'un lot représentatif de contenus stomacaux de *Mastomys*.

MAMMALIA

RÉSULTATS

1) LE RÉGIME ALIMENTAIRE DE *Mastomys erythroleucus*

— Saison sèche 1975-76.

Pendant toute la saison sèche, le régime est essentiellement constitué de graines de Convolvulacées : *Merremia aegyptiaca* et *Ipomea* spp. et de graines de Graminées sauvages (tableau I). La consommation de graines d'*Ipomea* spp. et de Graminées

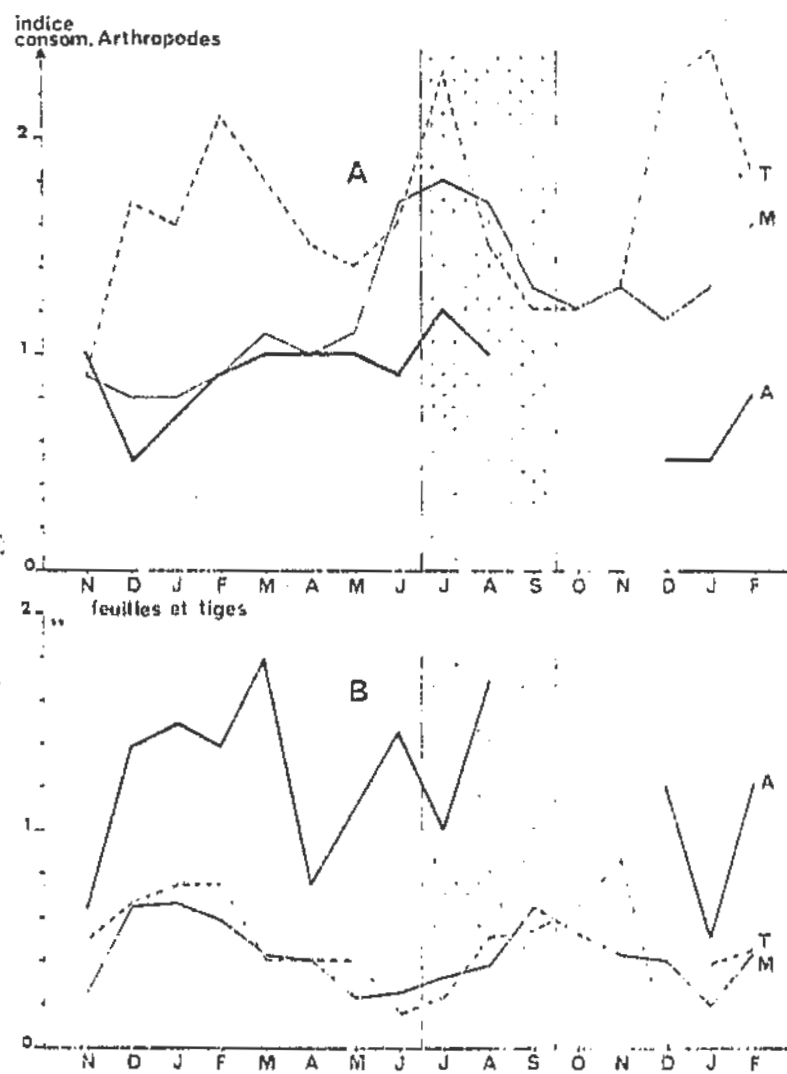


Fig. 1. — Indice mensuel de consommation d'Arthropodes (A) et de « fibres végétales » (B) chez *Mastomys* (—), *Taterillus* (---) et *Arvicanthis* (.....).

Chaque contenu stomacal étudié est noté :

- 0 = pas de fragments ;
- + = quelques fragments ;
- ++ = beaucoup de fragments ;
- +++ = représente la totalité du contenu stomacal.

Chaque mois, l'Indice est le rapport du nombre de croix au nombre total de contenus stomacaux étudiés. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

augmente de novembre à mars puis tend à diminuer ensuite. Par contre celle de *Merremia* augmente tout au long de la saison sèche : d'avril à juillet, 8 à 9 individus sur 10 en ont consommé. D'autres groupes de graines sont moins régulièrement mangés : *Achyranthes*, *Cucumis*, *Corchorus* en début de saison sèche, *Ziziphus*, *Peristrophe*, *Trianthema* en fin de saison sèche.

La consommation d'insectes est régulière (fig. 1 A). En moyenne nous avons trouvé des restes d'insectes dans tous les estomacs : essentiellement des termites et des fourmis (fig. 2), parfois des Hétéroptères et des Coléoptères (fig. 3). Leur fréquence dans les estomacs augmente tout le long de la saison sèche jusqu'en juillet.

Les feuilles et les tiges font également partie du régime mais avec une fréquence moindre que les insectes : un individu sur deux en moyenne en consomme et leur importance décroît au cours de la saison sèche (fig. 1 B).

— Saison des pluies 1976.

Au cours de la saison des pluies, les *Mastomys* consomment de moins en moins de graines de Convolvulacées et de plus en plus celles des Graminées sauvages, les premières à parvenir à maturité. Dès septembre, les nouvelles graines de *Cucumis* sont déjà régulièrement consommées.

Le régime devient moins régulièrement insectivore au cours de la saison des pluies malgré l'apparition dans le milieu et dans les contenus stomacaux de criquets et de chenilles. Par contre les animaux se remettent à manger feuilles et tiges plus souvent.

— Première partie de saison sèche 1976-77.

Le régime s'enrichit à nouveau des nouvelles graines de Convolvulacées *Merremia* et *Ipomea* comme à la saison sèche précédente. D'autres groupes de graines sont également régulièrement consommés : *Cucumis* surtout et *Blainvillea*, très abondantes cette année-là, graines de Graminées et *Corchorus* comme au début de la saison sèche précédente, avec en plus des graines de *Physalis*, *Abutilon*, *Commelina*.

La consommation d'insectes s'accroît à nouveau avec l'arrivée de la saison sèche et celle des feuilles et tiges diminue comme au cours de la saison sèche précédente.

2) LE RÉGIME ALIMENTAIRE DE *Taterillus gracilis*

— Saison sèche 1975-76.

Le régime de saison sèche est dominé, comme pour *Mastomys*, par les graines des Convolvulacées *Merremia aegyptiaca* et *Ipomea spp.*, et de Graminées sauvages. D'autres graines sont moins régulièrement consommées : *Corchorus*, *Desmodium* en début de saison sèche, *Peristrophe*, *Ipomea eriocarpa*, *Indigofera*, *Borreria* (tableau 1).

Le régime est constamment plus insectivore que celui de *Mastomys* (fig. 1 A) ; les proies sont essentiellement des termites, des fourmis moins régulièrement (fig. 2), parfois des Hétéroptères et Coléoptères (fig. 3).

Les tiges et les feuilles sont consommées au même taux que chez *Mastomys* et leur importance diminue au cours de la saison sèche (fig. 1 B).

MAMMALIA

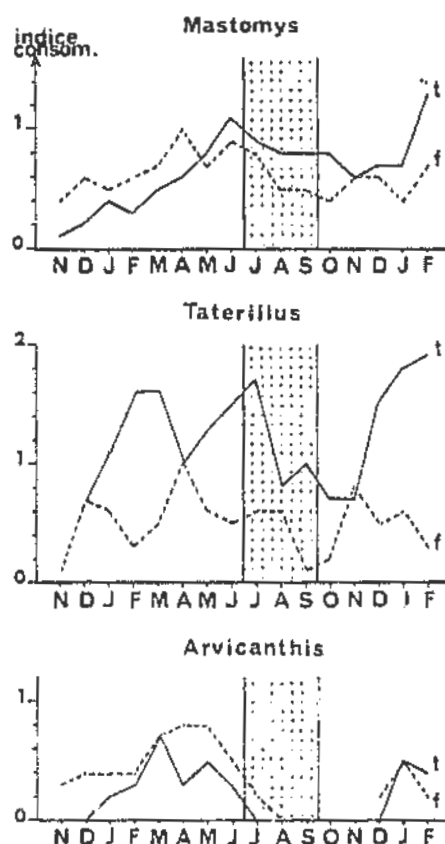


Fig. 2. — Indice mensuel de la consommation de fourmis (---) et de termites (—). (cf. Fig. 1).

— Saison des pluies 1976.

Le régime s'appauvrit, comme chez l'espèce précédente, en graines de Convolvulacées et s'enrichit en graines de Graminées sauvages et cultivées (mil). Le régime devient également nettement moins insectivore et s'enrichit en nouvelles pousses et feuilles.

— Première partie de saison sèche 1976-77.

Les graines de *Merremia* et d'*Ipomea* redeviennent essentielles avec, en plus, l'apparition de nouvelles graines importantes : *Cucumis*, *Sclerocarpus*, *Corchorus*, *Peristrophe*, *Blainvillea*, *Mitracarpus* et toujours le mil. Le régime redevient très insectivore et la consommation d'herbes, importante en début de saison sèche, commence à décroître.

3) LE RÉGIME ALIMENTAIRE D'*Arvicanthis niloticus*

— Saison sèche 1975-76.

Comme chez les 2 autres espèces, les Convolvulacées *Merremia* et *Ipomea* spp. constituent l'essentiel du régime à cette période, surtout pendant la seconde partie de la saison sèche. Les Graminées sauvages sont également une constante du régime en

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

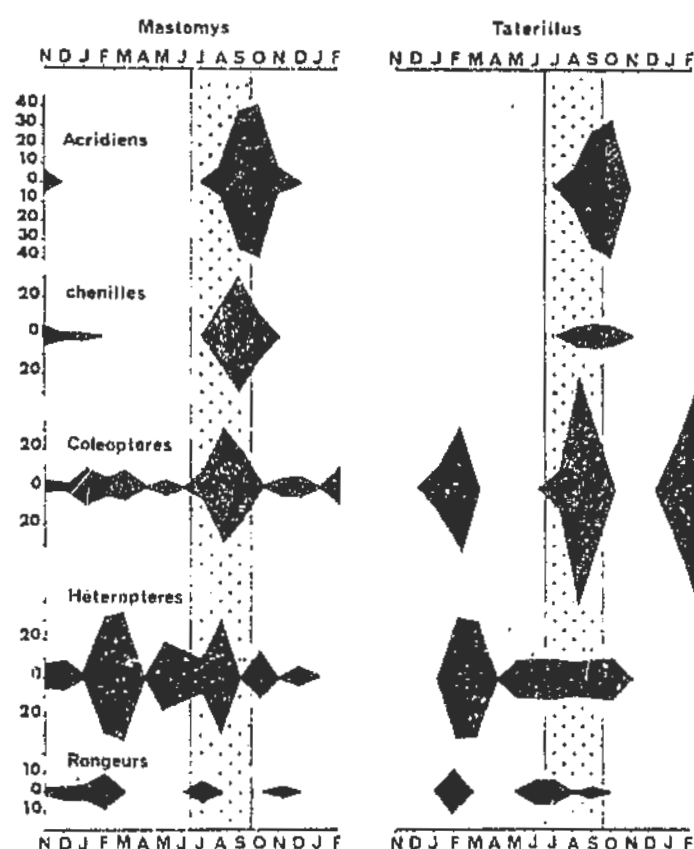


Fig. 3. — Taux mensuel de consommation d'Acridiens, de chenilles, de Coléoptères, d'Hétéroptères et de rongeurs (« cannibalisme »), exprimé en % de contenus stomacaux dans lesquels ces sources de nourriture ont été identifiées. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

saison sèche (tableau I). *Arvicanthis* recherche, plus que les 2 autres espèces, les graines de *Cucumis* qu'il consomme fréquemment en début de saison sèche et même tout au long de cette saison. Il consomme également des graines de *Physalis*, *Corchorus* spp. en début de saison sèche, de *Peristrophe* et *Trianthema* en fin de saison sèche.

Arvicanthis est nettement la moins insectivore et la plus « herbivore » des 3 espèces étudiées. Elle consomme plus régulièrement les fourmis que les termites à l'inverse encore des 2 autres espèces (fig. 1 A, 1 B, 2).

— Saison des pluies 1976 et début de saison sèche 1976-77.

La densité des *Arvicanthis* ayant fortement diminué à partir de juillet 1976, il a été difficile d'obtenir assez d'individus pour avoir une bonne idée du régime (en particulier de septembre à novembre 1976).

On peut cependant remarquer la consommation très importante (plus importante encore que l'année précédente) de graines de *Cucumis* en début de saison sèche, plus importante que celle de *Merremia* et d'*Ipomea* et celle de *Blainvillea*, *Physalis*, *Abutilon*.

MAMMALIA

DISCUSSION

Le caractère dominant de ces régimes est leur aspect cyclique que nous comparons chez les trois espèces, pour envisager ensuite le bilan nutritionnel et enfin les rapports avec le milieu.

1) COMPARAISON ENTRE LES ESPÈCES

L'existence d'un cycle très marqué se retrouve chez les trois espèces avec un fond de régime commun de type « omnivore-granivore » comme cela avait déjà été observé en Afrique de l'Est sur *Mastomys natalensis* par Field (1975), ainsi que sur cette espèce et *Arvicanthis niloticus* par Taylor et Green (1977). Les trois espèces consomment beaucoup de graines dès la moitié de la saison des pluies, Graminées d'abord, ensuite Cucurbitacées, Composées, etc., pour finir essentiellement, en saison sèche par des Convolvulacées (fig. 4) avec plus ou moins de feuilles et de tiges chez *Arvicanthis* ou

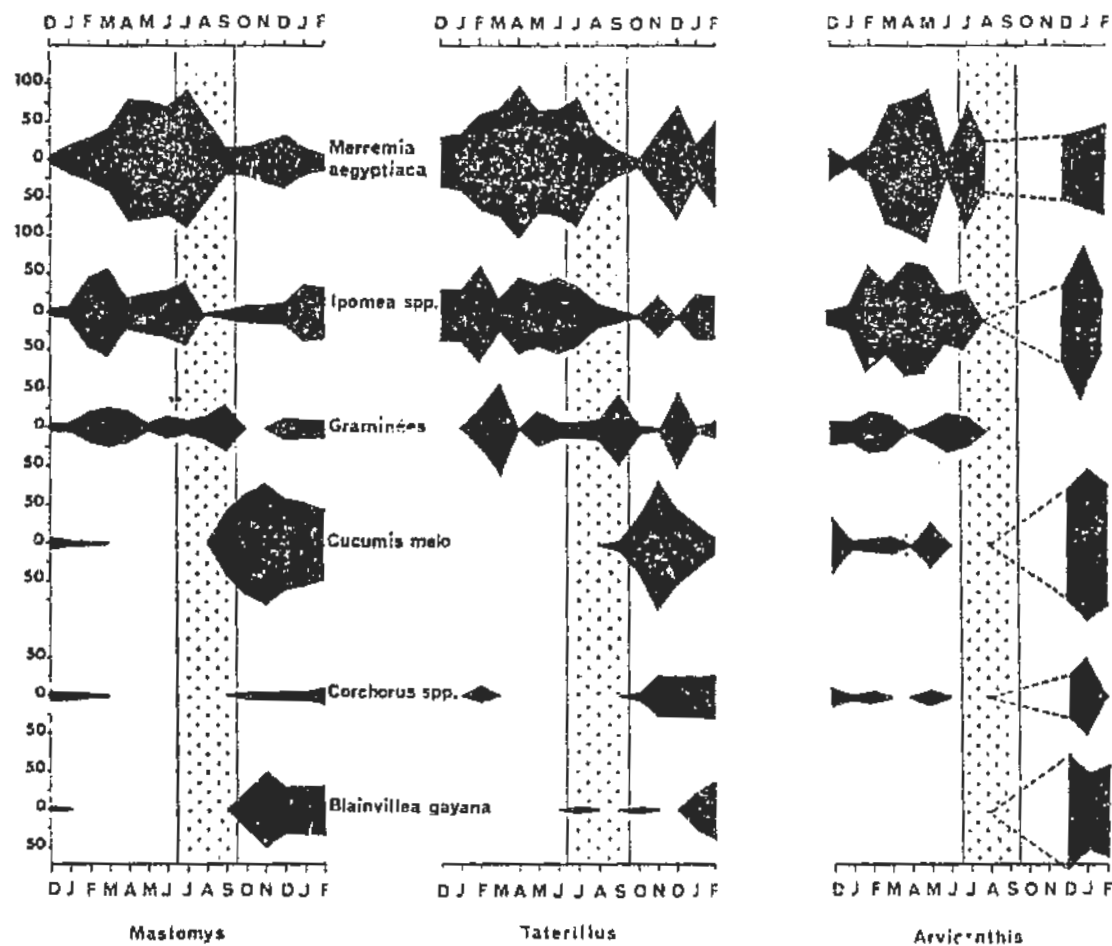


Fig. 4. — Taux mensuel de consommation des 6 espèces ou groupes d'espèces de graines les plus fréquemment observées, exprimé en % de contenus stomacaux dans lesquels ces sources de nourriture ont été identifiées. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

d'insectes chez *Mastomys* et *Taterillus*, une légère augmentation de la consommation d'insectes étant observée en fin de saison sèche (fig. 1). Ce cycle correspond au rythme de la phénologie végétale et donc des disponibilités alimentaires : les rongeurs consomment les graines de Graminées dès qu'elles sont produites et accessibles, puisqu'elles tombent assez rapidement au sol, ils consomment ensuite les autres espèces de graines au fur et à mesure de leur production et de leur disponibilité, finissant par les Convolvulacées qui mûrissent plus tard et tombent au sol durant une longue partie de l'année.

Parmi les insectes, les fourmis sont consommées plus ou moins régulièrement à toutes les saisons, les termites, aussi, avec une nette augmentation en fin de saison sèche (fig. 2) ; il s'agit généralement d'ouvriers, très rarement de soldats, ce qui pourrait signifier que les rongeurs ne s'attaqueraient pas aux termitières, mais aux galeries extérieures et aux plaques de terre sur les lieux de prise de nourriture des termites. Les autres insectes sont surtout consommés en saison des pluies, sauf les Héétéroptères et les Coléoptères qui le sont principalement en début de saison sèche (fig. 3) ; mais la consommation de ces divers insectes est mineure par rapport à celle des termites. Le taux d'Arthropodes ingérés ne semble pas varier en fonction du sexe, de l'âge ou de l'état physiologique (fig. 5). Les Arthropodes représentent donc un apport régulier de protéines tout au long de l'année et jouent un rôle de « soudure » de très bonne qualité aux périodes de disette.

Quelques cas de « cannibalisme » (consommation de Rongeurs de la même ou d'une autre espèce) ont été notés chez *Mastomys* et *Taterillus*, chez des individus des deux sexes sans corrélation nette avec le sexe ou les périodes de reproduction (fig. 3).

Les trois espèces divergent l'une de l'autre uniquement par les proportions relatives que prennent les graines, les insectes ou les herbes au cours du cycle annuel (fig. 1, 2, 3 et 4) et par le détail des espèces végétales consommées :

— *Arvicanthis* est le plus herbivore des trois et le moins insectivore. Il s'intéresse à moins d'espèces de graines différentes (tableau I) ; c'est un important consommateur de graines d'*Ipomea* et de *Cucumis*, et il semble rechercher, plus que les deux autres espèces, les graines de *Corchorus*, *Physalis* et *Abutilon*.

— *Taterillus* est le plus insectivore et consomme la plus grande variété de graines en fin de saison sèche, période où leur disponibilité et leurs densités sont les plus faibles ; il ne consomme pas d'*Achyranthes*, mais cette plante pousse en général sous couvert d'*Acacia seyal*, microhabitat très peu fréquenté par cette espèce (Hubert, Leprun et Poulet, 1977). *Taterillus* est un important consommateur de *Merremia*, mais c'est celui qui a consommé le moins souvent de graines de *Cucumis* ; il consomme aussi plus particulièrement les graines de mil, d'*Indigofera*, *Sclerocarpus*, *Jacquemontia*, *Borreria*, *Mitracarpus*, *Cassia*, *Hibiscus*, *Gisekia* ; c'est donc l'espèce qui a le régime alimentaire présentant le plus de particularités.

— *Mastomys* est à peu près aussi peu herbivore que *Taterillus*, mais relativement moins « insectivore » ; cette espèce consomme la plus grande diversité de graines au moment où elles sont abondantes et ses populations importantes. C'est le plus gros consommateur d'*Achyranthes*.

Dans la zone d'étude, ces graines sont dispersées au sol de manière plutôt régulière, et il n'a pas été mis en évidence de relation claire entre différents types de dispersion et des régimes alimentaires distincts comme cela a pu être fait sur les Héétéromyidés (Reichman et Oberstein, 1977 ; Price, 1978). Les choix alimentaires semblent dépendre aussi de caractéristiques morphologiques des graines. Expérimentalement, à partir de graines récoltées sur le terrain et présentées pendant quatre jours consé-

MAMMALIA

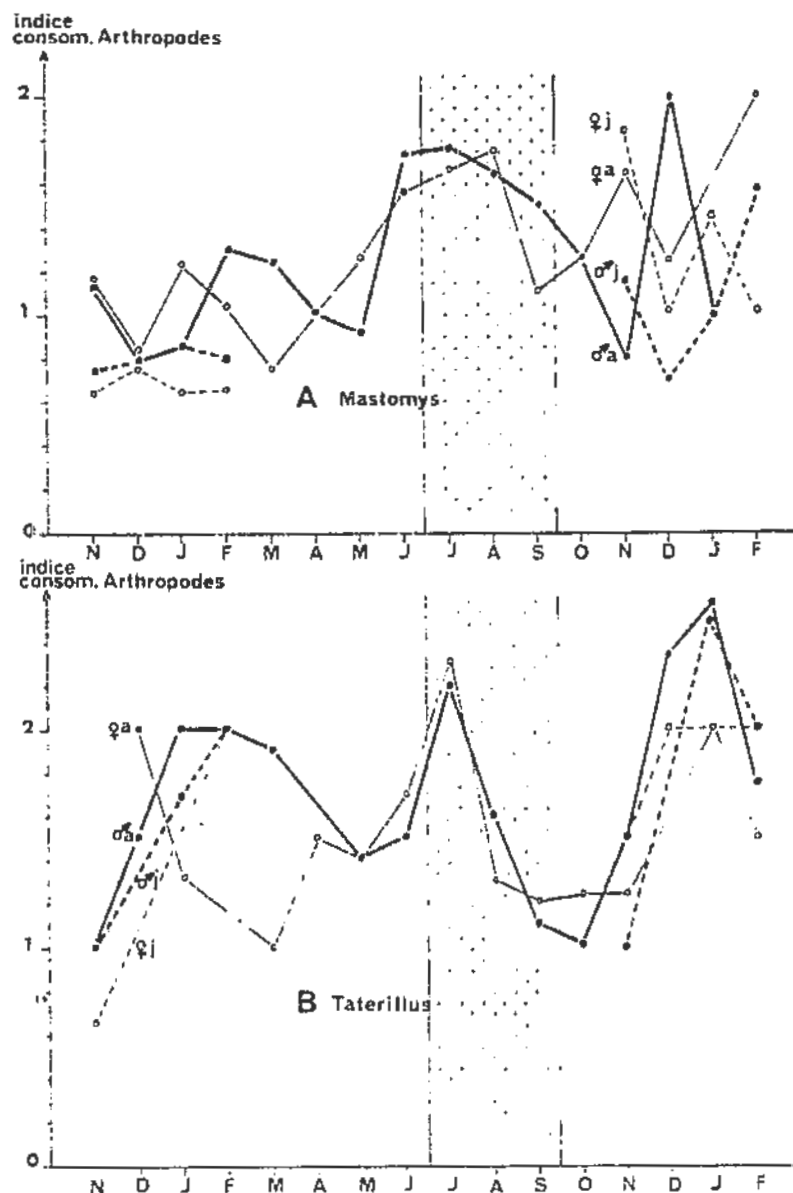


Fig. 5. — Indice mensuel de la consommation d'Arthropodes calculé comme à la figure 1 pour les mâles, adultes (—) et jeunes (---), et pour les femelles adultes (—) et jeunes (---) chez *Mastomys* (A) et *Taterillus* (B). La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

cutifs à des animaux isolés dans des boîtes d'élevage de 40 cm × 20 cm, les choix se sont principalement effectués, aussi bien chez *Mastomys* que chez *Taterillus*, en fonction de la taille : les petites graines ont été choisies préférentiellement (tableau II), ce qui rejoint les observations faites sur les Hétéromyidés par Mares et Williams (1977), en opposition aux résultats obtenus sur les Gerbillidés sud-africains (Pettifer et Nel, 1977) qui semblent préférer les grosses graines. Ces trois espèces, voisines par la taille et le poids, ne semblent donc pas avoir des régimes alimentaires très différents, toutefois *Arvicanthis niloticus* est plutôt d'activité crépusculaire et *Mastomys eryth-*

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

TABLEAU I. — Taux de consommation des 27 espèces ou groupes d'espèces de graines identifiées (pourcentage des contenus stomacaux étudiés dans lesquels ces espèces ou groupes d'espèces ont été reconnus).

« Graminées spp. » regroupe *Dactyloctenium aegyptium*, *Chloris* spp., *Eragrostis* spp., *Panicum laetum*, *Echinochloa colona*, *Setaria* spp. et *Cenchrus biflorus*.

« Cypéracées spp. » regroupe *Scirpus jacobii*, *Fimbristylis cioniane* et *Bulbostylis barbata*.

SS1 = Première partie de la saison sèche, de novembre 1975 à février 1976 et d'octobre 1976 à février 1977.

SS2 = Seconde partie de la saison sèche, de mars à juin 1976.

SP = Saison des pluies, de juillet à septembre 1976.

Nom de l'espèce étudiée	Mastomys				Arvicantis				Taterillus			
	SS1	SS2	SP	SS1	SS1	SS2	SP	SS1	SS1	SS2	SP	SS1
Nombre d'estomacs étudiés	310	60	42	94	172	52	9	22	27	50	77	57
Convolvulacées												
Merremia aegyptiaca	10	68	48	23	12	54	56	50	33	70	40	33
Ipomea criocarpa	-	-	-	-	-	4	-	-	-	24	1	2
Ipomea spp.	10	37	14	20	32	48	22	39	26	40	20	13
Jacquemontia unifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4
Graminées												
Pennisetum americanum (nil)	1	-	2	3	-	-	-	-	-	-	17	23
spp.	13	13	19	6	23	17	11	-	15	24	29	9
Cypéracées												
spp.	1	-	5	-	-	-	-	-	-	5	1	2
Composées												
Blainvillea gayana	1	-	-	34	-	-	-	68	-	-	1	11
Sclerocarpus africanus	2	-	-	2	3	2	-	-	4	2	3	23
Rubiaceae												
Borreria spp.	1	3	-	1	-	2	-	-	-	9	1	-
Mitracarpus scaber	1	2	-	4	1	2	-	-	-	2	-	11
Legumineuses												
Cassia occidentalis	-	2	2	-	-	-	11	-	-	4	1	-
Indigofera astragalina	2	2	2	1	2	2	-	-	4	28	7	7
Desmodium tortuosum	1	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-
Tiliaceae												
Corchorus spp.	7	-	-	5	11	2	-	13	7	-	-	19
Triumfetta pentandra	-	3	5	-	-	-	-	2	-	-	-	4
Cucurbitacées												
Cucumis melo	7	-	17	65	23	8	11	77	-	-	3	37
Malvaceae												
Hibiscus spp.	-	2	-	-	-	2	11	-	-	6	4	-
Abutilon ramosum	1	-	-	6	1	-	-	23	-	-	-	4
Solanées												
Physalis micrantha	4	2	-	10	6	2	-	41	4	2	-	7
Rhamnaceae												
Ziziphus mauritiana	2	0	-	3	1	4	-	9	-	2	-	2
Amaranthacées												
Achyranthes aspera	0	3	-	1	-	2	-	5	-	-	-	-
Acanthacées												
Peristrophe bicalyculata	1	12	-	1	2	10	11	9	-	30	3	14
Ficoidacées												
Triantema portulacastrum	-	7	2	3	-	6	-	10	-	-	1	-
Commelinacées												
Commelina nodiflora	-	-	7	3	-	2	11	5	-	-	1	4
Euphorbiacées												
Acalypha spp.	-	2	-	-	-	4	-	-	-	6	-	-
Malvaceae												
Gisekia pharmacoides	-	-	-	-	1	-	-	5	-	2	4	2

TABLEAU II. — Pourcentage consommé de chaque espèce de graine présentée à un individu en 24 heures et poids moyen de chaque espèce de graine en mg. La concordance des rangs de choix et de poids moyen est bonne ($W = 0,7886$ — $\chi^2 = 21,2909$ — $P = 0,9886$ pour le test de Kendall).

	Poids	Consommation en %	
		Mastomys	Taterillus
Merremia aegyptiaca	4054	5.7	24.8
Cassia obtusifolia	3029	1.1	1.5
Sesbania sesban	2187	18.0	16.0
Ipomea sp.	1810	5.0	19.5
Hibiscus diversifolius	1641	72.0	38.9
Cassia occidentalis	1570	48.4	5.9
Blainvillea gayana	365	80.0	51.7
Indigofera astragalina	380	40.9	59.5
Corchorus olitorius	155	74.3	59.6
Mitracarpus scaber	13	72.0	83.1

MAMMALIA

roleucus et *Taterillus gracilis*, qui sont nocturnes, ne se rencontrent pas exactement dans les mêmes zones (Hubert, Leprun et Poulet, 1977) ; ces espèces diffèrent donc plus par le microhabitat que par le régime, comme cela a été aussi observé sur des Hétéromyidés granivores d'Amérique du Nord par Brown (1973 et 1975), Mares et Williams (1977) et Meserve (1976).

2) BILAN NUTRITIONNEL

Le tableau III et la figure 6 présentent les valeurs alimentaires des principales espèces de graines consommées par les trois espèces de rongeurs étudiées. Il semble que la valeur énergétique compte beaucoup dans les préférences alimentaires, sans toutefois être l'unique facteur du choix, ce qui correspond aux observations de Lockard (1971) et de Reichman (1977) sur des Hétéromyidés d'Amérique du Nord ainsi que de Pettifer et Nel (1977) sur *Saccostomus* et les Gerbillidés sud-africains. *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*, qui ne font pas de greniers, accumulent des réserves lipidiques dont la qualité et la quantité sont variables en fonction des aliments ingérés (Hubert et Demarne, 1980). Sans disposer de telles données pour *Arvicanthis niloticus*, nous pensons qu'il en est de même. Ces rongeurs disposent ainsi de réserves d'énergie, constituées en début de saison sèche, et disponibles ensuite pour le métabolisme pendant la période où ils consomment des graines moins riches en amidon et en lipides, mais plus riches en protéides et en cellulose. Cette mobilisation des graisses libère en outre de l'eau directement utilisable par l'organisme.

Parmi les graines analysées, deux espèces sont remarquables par leur haute teneur en lipides et en protéides : *Sclerocarpus* et *Cucumis*, qui en font des aliments de haute qualité protéique et très énergétiques. *Cucumis*, on l'a vu, est très recherché par toutes les espèces de rongeurs. Les graines sont consommées en fin de saison des pluies et en début de saison sèche, donc juste au moment de la reproduction. Il en est de même pour *Sclerocarpus*, moins consommé, sauf par *Taterillus* qui le préfère à *Cucumis*.

Toutes les autres graines analysées sont de moindre valeur ; leur teneur en protéides et lipides est moins élevée, leurs acides aminés sont de moins bonne qualité (sauf les graines d'*Achyranthes*, elles aussi consommées en période de reproduction). En particulier les graines de Graminées sont spécialement pauvres en lipides et en protéides, et leur teneur en acides aminés essentiels est insuffisante, mais leur consommation correspond à une période d'apport d'Arthropodes.

Les besoins quantitatifs en protéines semblent largement couverts, puisqu'on estime qu'ils doivent être supérieurs à 15% de la ration pour que la gestation et la lactation se réalisent dans de bonnes conditions (Russel, 1948). Le graphique de la figure 7 représente l'évolution de la teneur en matière azotée dans le contenu stomacal, c'est-à-dire de la quantité relative de protéides par rapport à l'ensemble des constituants : cette teneur est au minimum en fin de saison des pluies et augmente fortement pendant la première partie de la saison sèche, période de reproduction. Cette époque est celle où les nouvelles graines de l'année sont disponibles en grand nombre, et en particulier celles de *Cucumis*, *Sclerocarpus*... riches en protéines ; elle se maintient élevée, tout au long de la saison sèche, période de consommation de Convolvulacées et d'insectes, pour s'effondrer au cours de la saison des pluies, au moment où apparaissent les nouvelles graines de Graminées, pauvres en protéines et très riches en amidon, et qui sont abondamment consommées. Ces résultats concordent avec

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

TABLEAU III. — Principaux éléments de la valeur nutritionnelle des sources alimentaires les plus importantes des rongeurs de Bandia. La valeur calorique est calculée à partir des teneurs en glucides, lipides et protides. Les teneurs en « amidon », en « cellulose » et celles des principaux acides aminés essentiels sont fournies à titre indicatif de la qualité des glucides et des protides de certaines graines.

	GLUCIDES		GLUCIDES TOTALS %	LIPIDES %	MATIÈRES ADJUTES %	ACIDES AMINÉS			CELLULOSE ou D-LIGNE	AMIDON %
	Totaux g/100 g poids frais	Prot. N g/100 g poids frais				Cystine %	Cystine %	Valérianine %		
"Chair" de rongeur	174...	19.2	1.8	27.8	64.7	3.19	0.04	1.48		
Fourmis "ouvriers"	418.2	25.2	22.2	7.0	65.1	1.73	0.41	0.85	25.2	
Termites "ouvriers"	359.6	7.7	35.1	3.6	67.1	3.23	0.46	0.54	16.9	
Merremia acroclada (Convolvulaceae)	459.0	16.3	66.2	8.5	18.4	1.31	0.19	0.25	17.8	11.4
Pyramis (un) americana (Gramineae)	374.1	11.2	75.2	5.1	15.8	0.53	0.02	0.78	1.3	68.5
Setaria verticillata (Gramineae)	295.5	12.5	42.5	5.5	20.2	0.25	0.12	0.13	11.2	41.3
Dactyloctenium aegyptium (Gramineae)	281.0	5.2	79.7	7.1	13.1	3.15	0.37	0.13	1.8	59.1
Scirpus jacobii (Cyperaceae)	301.6	4.7	87.7	7.1	5.7					29.3
Eleusine indica (Gramineae)	475.1	35.4	17.7	15.9	73.3	0.39	0.41	0.47	21.5	2.2
Eleusine indica (Gramineae)	240.5	13.1	17.9	11.2	24.9	1.72	0.78	0.71	8.9	0.7
Borreria stachydeia (Rubiaceae)	427.1	11.2	71.3	10.1	18.7	0.41	0.15	0.23	23.7	2.3
Borreria verticillata (Rubiaceae)	409.5	27.7	60.7	13.5	23.5	0.71	0.41	0.34	55.5	1.2
Mitracarpus scaber (Rubiaceae)	374.2	4.1	87.6	1.9	21.9	0.44	0.11	0.41	14.1	7.9
Cassia obtusifolia (Leguminosae)	436.5	18.3	61.1	6.8	25.3	1.18	0.13	0.15	9.3	3.3
Indigofera stracheyana (Leguminosae)	311.1	7.5	59.3	3.2	25.1	1.91	0.41	0.71	8.1	16.2
Desmodium intortum (Leguminosae)	409.6	14.9	49.9	4.6	22.1	2.28	0.30	0.17	9.1	7.6
Convolvulus althaeifolius (Convolvulaceae)	427.1	20.4	51.9	14.7	22	1.25	0.44	0.15	12.9	6.5
Fourmis melle (Hymenoptera)	316.7	18.8	6.8	45.2	43.1	1.23	0.39	0.39		
Setaria verticillata (Gramineae)	452.1	27.9	53.3	14.4	26.4	1.71	0.11	0.15	23.3	2.1
Physalis (Solanaceae)	415.5	20.7	17.7	15.1	27.1	0.41	0.11	0.13	7.4	
Eleusine indica (Gramineae)	405.1	27.1	17.1	12.9	27.1	1.27	0.67	0.45	1.9	43.9
Eleusine indica (Gramineae)	443.5	29.4	54.9	14.4	22.2	0.34	0.14	0.18	30.4	14.3

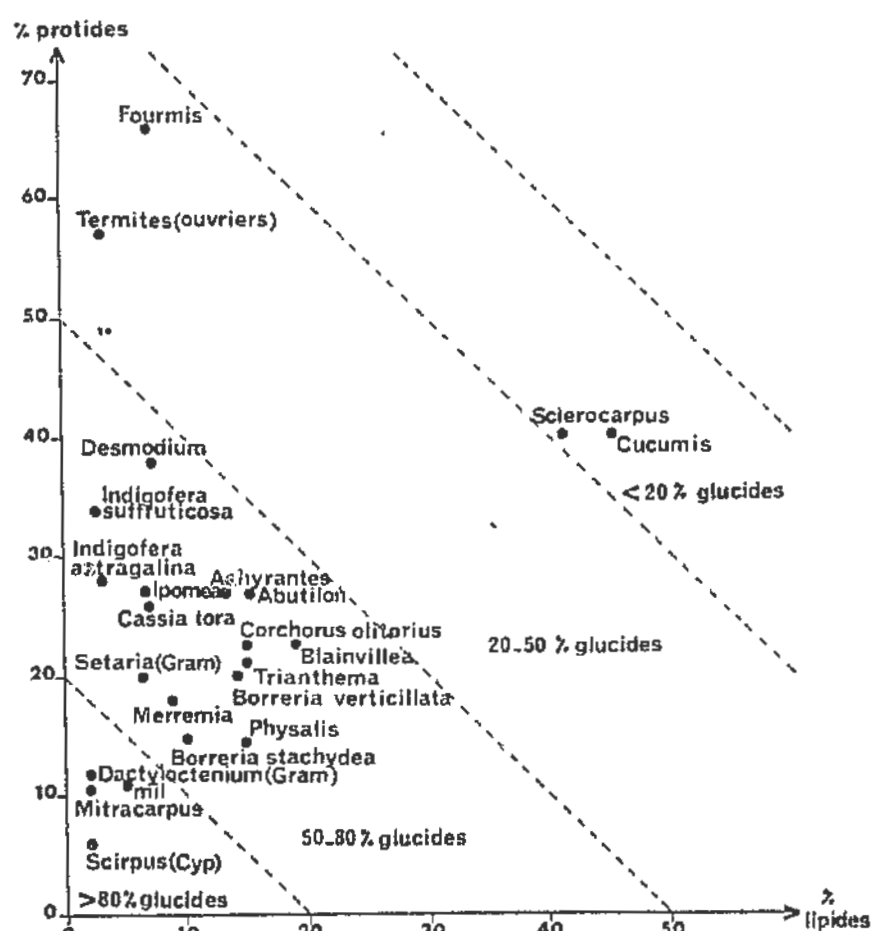


Fig. 6. — Classement des principales graines consommées en fonction de leur teneur en protides, lipides et glucides.

MAMMALIA

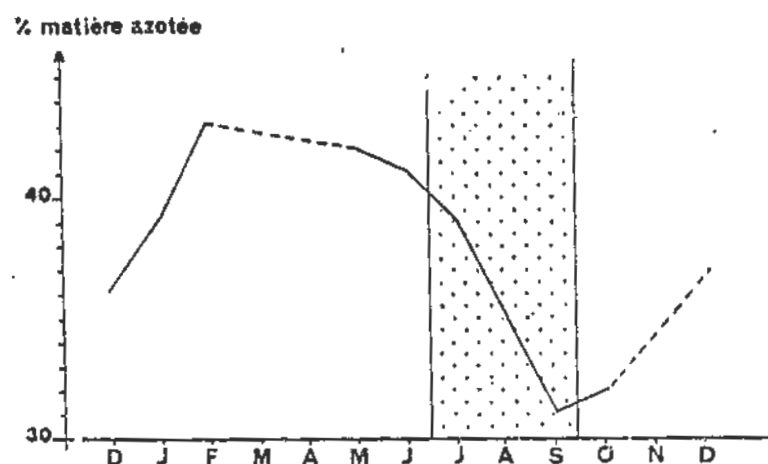


Fig. 7. — Taux mensuel de matière azotée dans les contenus stomacaux chez *Mastomys*. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

ceux de Sadleir *et al.* (1973) qui observent de la même manière des taux élevés de protéides dans les contenus stomacaux de *Peromyscus maniculatus*. La mesure du taux d'azote dans le contenu stomacal est à peu près significative du taux d'azote de l'aliment ingéré, comme l'a confirmé l'analyse du contenu stomacal d'animaux d'expérience sacrifiés trente minutes, une heure et deux heures après l'ingestion d'un aliment artificiel à teneur en azote connue.

Les protéines consommées sont en général d'assez bonne qualité, qu'il s'agisse de protéines d'origine animale, termite en particulier, ou de protéines végétales. La pauvreté des Graminées en certains acides aminés essentiels est compensée par la consommation concomitante d'insectes ou de graines riches en protéines de bonne qualité (Légumineuses, Cucurbitacées, Composées).

Les graines sont le plus souvent consommées décortiquées, mais un certain apport de cellulose est assuré par l'ingestion régulière de tiges et de feuilles de plantes herbacées, voire de folioles d'*Acacia*. Cette cellulose est nécessaire au transit intestinal, mais les rongeurs en digèrent une partie à la suite de fermentations dans le caecum ; ces dernières produisent des acides gras volatils qui sont ensuite absorbés et fournissent de 5 à 15% des besoins énergétiques (Johnson et McBee, 1967 ; Yang, Manoharan et Young, 1969 ; Yang, Manoharan et Michelsen, 1970).

Les besoins en eau n'ont pas pu être mesurés chez ces animaux qui ne boivent qu'exceptionnellement de l'eau libre. D'après les observations d'élevage, c'est *Arvicanthis niloticus* qui semble avoir les besoins les plus importants ; c'est aussi l'espèce la plus herbivore.

Le cycle de la reproduction est bien en relation avec le cycle des ressources alimentaires, de la même manière que sur les espèces voisines étudiées en Afrique de l'Est (Field, 1976 ; Taylor et Green, 1977) : les premiers adultes en état d'activité sexuelle apparaissent au milieu de la saison des pluies, période de consommation d'insectes, de jeunes plantes vertes et où sont produites les nouvelles graines ; mais il faut attendre un peu plus d'un mois pour observer les premières gestations, qui se maintiennent pendant la première partie de la saison sèche, tant que des graines riches et énergétiques sont disponibles et couvrent les besoins de gestation et surtout de lactation, généralement deux fois plus élevés que ceux d'entretien (Sadleir *et al.*, 1973). Cette période correspond aussi à celle de la première partie de la croissance

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

des jeunes animaux qui, on l'a vu (Hubert et Demarne, 1980), est diphasique, et s'arrêtera plus ou moins pendant la fin de la saison sèche, pour reprendre à la saison des pluies suivantes.

Le régime est donc d'assez bonne qualité et couvre les besoins de reproduction et de croissance en fin de saison des pluies et début de saison sèche. Ensuite, un léger déficit énergétique peut se faire sentir qui sera compensé par la mobilisation des lipides accumulés au cours de la période précédente.

3) LES RONGEURS ET LE MILIEU

On peut envisager un calcul estimatif de l'impact de ces animaux granivores sur le milieu où ils se nourrissent à partir des densités observées (Hubert *et al.*, 1980) ou calculées (Hubert, Adam et Foulet, 1978), et en considérant que la répartition entre les différentes espèces de graines consommées suit la fréquence des choix alimentaires exposés ci-dessus, ainsi que l'a admis Hansson (1971).

La consommation journalière est estimée à environ 10% du poids vif; c'est en fait un peu plus pour les jeunes animaux et un peu moins pour les adultes à l'entretien.

Ce chiffre a pu être vérifié en élevage sur *M. erythroleucus* et *T. gracilis*, avec un mélange de graines pour oiseaux données *ad libitum*; en quelques jours, la consommation s'est stabilisée autour d'une valeur qui correspond en gros à 10% du poids vif, permettant à ce dernier de se maintenir stable.

Pour chaque observation de densité, la population est séparée en deux classes d'âges (adultes et jeunes) ayant deux effectifs différents (N_a et N_j) et affectées chacune d'un poids moyen (P_a et P_j). La consommation quotidienne de la population est donc calculée de la façon suivante :

$$C_q = (N_a \times \frac{P_a}{10}) + (N_j \times \frac{P_j}{10}) = \frac{1}{10} (\text{biomasse des adultes} + \text{biomasse des jeunes})$$

Pour une période de temps donnée, l'impact sera égal à C_q multiplié par le nombre de jours de cette période. Les résultats sont fournis dans le tableau IV.

Ces quantités consommées sont très variables selon les années, c'est-à-dire selon les densités de rongeurs. Les chiffres de 1975-76 correspondent à la pleine période

TABLEAU IV. — Estimation de la consommation saisonnière et annuelle de graines en kg/ha par les 3 espèces principales de rongeurs, calculée à partir des densités et des biomasses par hectare de rongeurs en considérant que la consommation quotidienne est égale au 1/10^e de la biomasse.

SS1 = Première partie de la saison sèche (octobre à février).

SS2 = Seconde partie de la saison sèche (mars à juin).

SP = Saison des pluies (juillet à septembre).

	Mo. de l'année	DENSITÉ			BIOMASSE			CONSOMMATION			IMPACT			ANNUELLE kg/ha
		spéc. /ha	ad. /ha	jeu. /ha	spéc. /ha	ad. /ha	jeu. /ha	spéc. /ha	ad. /ha	jeu. /ha	spéc. /ha	ad. /ha	jeu. /ha	
1975-76	SS1	157	32,1	11,9	2260,8	800,8	47,9	6,2	10,3	150,7	674,9	14,0	14,2	215,7
	SS2	122	48,8		2940,0		26,5	6,2	10,8	319,4	519,2	10,2	4,4	
	SP	92	20,8		1312,5		12,1	9,1		531,1		0,8	2,3	
1976-77	SS1	111	2,0	3,6	150,2	94,2	2,7	1,1	0,5	65,7	17,3	1,2	0,3	15,7
	SS2	122		3,1		111,6	1,4	0,5	0,1	29,9	4,1	0,4		
	SP	92	8,0		129,6		1,2	0,8		13,2		0,4		
1977-78	SS1	151	0,8	1,2	45,1	21,4	1,2	1,1	0,25	65,7	12,5	0,7		4,5
	SS2	122		1,3		44,8	0,6	0,75	0,20	14,8	14,7	0,5		
	SP	92	0,9		54,5		0,5	0,70		39,6		0,5		
1978-79	SS1	151	5,6	2,2	412,1	17,6	2,1	1,40	0,7	93,6	34,3	1,3		26,8
	SS2	122		2,5		270,0	5,2	2,0		119,4		1,8		
	SP	92	12,9	3,5	872,9	91,7	6,9	7,8		154,2		1,8		

MAMMALIA

de pullulation : il est dommage que nous n'ayons pas de données concernant la production grainière pour cette époque. En effet la disparition de plus de 200 kg/ha du seul fait des rongeurs représente un prélèvement dont l'importance dépasse vraisemblablement la production d'une année mais correspond en outre à une consommation d'une partie du stock grainier au sol. Ces chiffres sont à comparer avec ceux obtenus par Poulet (1972 et 1978) dans le Ferlo : dans la période 1969-1971, les *Taterillus pygargus* consomment de 4 à 20% de la production grainière, soit 2,1 à 6,6 kg/ha ; par contre en 1975-76, ils font disparaître 80 kg de graines en un an, ce qui est bien supérieur à la production estimée. Ce dernier chiffre correspond à moins de la moitié de ce qui a été consommé par les rongeurs à la même époque à Bandia. Nous savons par contre qu'en 1978-79, la production était d'environ 470 kg/ha dans les zones de la « forêt » de Bandia où ont été calculées les densités de rongeurs. Il faut tenir compte dans ce chiffre global de l'importance, cette année-là, de la production de *Cassia obtusifolia*, espèce qui n'est absolument pas consommée par les rongeurs et qui représente 282 kg/ha. C'est donc aux 188 kg/ha restants qu'il faut ramener les 24 kg/ha consommés par les rongeurs. Il s'agit d'un impact non négligeable, qu'il sera intéressant de comparer avec celui qui sera calculé pour les fourmis et les oiseaux quand les études en cours seront achevées.

D'autre part, l'impact de cette consommation doit être pondéré par les choix alimentaires effectués par les animaux : l'importance de la consommation est variable selon chaque espèce végétale considérée. Le tableau V fournit les résultats pour la

TABLEAU V. — Estimation en kg/ha de la consommation annuelle en 1975-76 des graines ou groupes de graines reconnues dans les contenus stomacaux, calculée à partir de l'estimation de la consommation globale saisonnière (tableau IV) et du taux de consommation saisonnière des différentes espèces de graines pendant l'année 1975-76 (tableau I).

	ASTUTE	ANICANTHIS	TATERILLUS	TOTAL
<i>Pereskia aculeata</i>	23,0	20,5	0,5	52,3
<i>Ipomea trilobata</i>	-	1,1	0,9	2,3
<i>Ipomea</i> spp.	14,7	26,7	5,9	47,3
<i>Jacquinthea tamnifolia</i>	-	-	-	-
<i>Penstemon americanus</i>	0,5	-	0,6	1,6
<i>Gratiola</i> spp.	1,5	14,1	4,0	21,1
<i>Cyperus</i> spp.	-	-	0,2	1,4
<i>Sida</i> spp.	7,7	-	-	0,7
<i>Alternanthera versicolor</i>	1,1	1,0	0,2	4,0
<i>Suaeda</i> spp.	1,2	0,5	0,2	2,1
<i>Atriplex</i> spp.	1,0	1,0	0,1	2,1
<i>Cassia occidentalis</i>	0,5	0,2	0,2	0,9
<i>Tithonia diversifolia</i>	1,3	1,4	1,9	5,1
<i>Desmodium illinoense</i>	0,7	-	1,0	1,7
<i>Coreopsis</i> spp.	4,6	5,2	1,0	10,8
<i>Triplaris pentandra</i>	1,0	-	-	1,0
<i>Cucumis melo</i>	0,3	12,0	0,1	10,4
<i>Melastoma</i> spp.	0,3	0,3	0,3	1,4
<i>Azadirachta indica</i>	0,7	0,4	-	1,1
<i>Physalis alkekengi</i>	2,9	3,1	0,7	6,7
<i>Ziziphora maurandia</i>	2,7	1,5	0,1	4,3
<i>Achyrocline satureioides</i>	5,3	0,6	-	6,4
<i>Peristrophe bicalyculata</i>	2,6	3,7	1,5	8,0
<i>Triplaris portulacastrum</i>	1,4	1,6	-	3,0
<i>Commelina nodiflora</i>	0,7	0,8	-	1,5
<i>Acalypha</i> spp.	0,3	1,1	0,2	1,6
<i>Gisekia pharnacoides</i>	-	0,4	0,2	0,6
TOTAL ANNUEL	88,8	99,0	28,9	216,7

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

période d'octobre 1975 à septembre 1976, pour laquelle les régimes alimentaires viennent d'être exposés. L'impact est très variable selon les espèces de rongeurs et de plantes, et les prélèvements sont loin d'être négligeables sur *Merremia*, *Ipomea*, les Graminées en général et *Cucumis* ; nous ne savons pas dans quelle mesure il peut être à l'origine de la relative rareté de ces espèces les années suivantes.

Il serait intéressant de suivre à plus long terme quel peut être l'impact de ces choix alimentaires sur la pérennité de la végétation herbacée qui, dans cette zone climatique, se reproduit exclusivement par graines et est économiquement importante, puisqu'elle constitue les pâturages d'un élevage assez développé.

CONCLUSIONS

D'une manière générale, les trois espèces étudiées sont caractérisées par l'opportunisme de leurs régimes alimentaires de type omnivore-granivore : les ressources de bonne qualité sont consommées quand elles sont disponibles, les choix se dirigeant ensuite seulement vers d'autres sources alimentaires. Les régimes des trois espèces sont très proches les uns des autres, mais ils se distinguent d'une part dans le détail, chaque espèce consommant plus particulièrement les aliments disponibles dans son microhabitat, d'autre part par les tendances générales, plus herbivores, d'*Arvicanthis niloticus*, ou plus insectivores, de *Taterillus gracilis*.

Les insectes représentent en fait un aliment de « soudure » en fin de saison sèche, à la période où les graines sont rares ou commencent à germer ; paradoxalement, les rongeurs consomment plutôt moins d'insectes au moment où ces derniers sont les plus abondants (août-septembre).

Certaines espèces de graines particulièrement représentées sur le terrain ne sont absolument pas consommées par les rongeurs : c'est le cas de certaines Légumineuses, comme *Cassia obtusifolia* ; on peut envisager que ce phénomène est dû à la présence de substances chimiques répulsives ou toxiques contenues dans ces graines : les Légumineuses sont connues pour contenir des lectines, des antiprotéases, des phyto-hémagglutinines, etc. Des substances voisines de la xanthone et des dérivés anthracéniques ont été isolées des graines de *Cassia obtusifolia* (Kerharo, 1973).

L'articulation entre le cycle de reproduction et le cycle du régime alimentaire est très étroite : la reproduction et la croissance des jeunes ont lieu au moment où la nourriture la plus riche est disponible. Les besoins énergétiques et protéiques sont ainsi couverts en permanence et en particulier au moment de la gestation, de la lactation et de la croissance, grâce aux Graminées associées aux arthropodes ou bien aux Composées et aux Cucurbitacées, dont l'apport global est sensiblement le même. Les périodes d'excédents énergétiques provoquent une mise en réserve sous forme de lipides corporels. Les problèmes de survie pour de tels animaux omnivores-granivores ne viennent pas de la qualité de la nourriture en soi, mais bien plus de sa disponibilité, c'est-à-dire de la dépense énergétique nécessaire à la recherche de la nourriture. C'est peut-être entre autres pourquoi un enrichissement artificiel de la distribution des ressources alimentaires a été suivi d'accroissement de la durée de survie des animaux et de diminution de l'étendue du domaine vital, ayant pour conséquence des augmentations de densités (Hubert *et al.*, 1980).

Donc, la qualité et la quantité de nourriture disponible, c'est-à-dire ici, de la production grainière de la strate herbacée, conditionnent le développement des populations de rongeurs qui, elles-mêmes, auront par la consommation un impact sur le stock de graines disponibles et donc sur les potentialités de renouvellement de

MAMMALIA

la végétation herbacée. Une chute importante de la population des rongeurs, pour une raison non alimentaire, aurait pour effet une moindre consommation du stock de graines dans la mesure éventuelle où les consommations des autres groupes de granivores ne compenseraient pas immédiatement cette diminution du prélèvement par les rongeurs.

Dans l'éventualité de précipitations favorables et dans les limites de la compétition entre les différentes espèces de la végétation herbacée, cette dernière aurait alors des possibilités de développement très importantes, aboutissant, vraisemblablement, à une plus grande production grainière à l'issue de la saison de végétation, c'est-à-dire à une augmentation des ressources disponibles pour les granivores...

On peut ainsi imaginer un contrôle en retour du développement des populations de granivores par leur impact sur les ressources alimentaires. Ce schéma se complique par l'effet sélectif de l'impact : la non-consommation de certaines espèces végétales (toxiques ?) pourrait favoriser ces dernières sur le terrain, en particulier quand les densités de rongeurs sont élevées et que les autres espèces de graines sont l'objet d'une importante consommation. D'autre part, en période de très fortes densités de granivores, comme cela a été le cas pour les rongeurs en 1975-76, le prélèvement est si important (200 kg/ha/an dans ce cas précis), qu'on doit envisager l'hypothèse d'une consommation supérieure à la production grainière annuelle. Il faut donc supposer que cet impact touche alors le stock de graines au sol issu de la production des années précédentes.

C'est en suivant sur une plus grande période de temps la production végétale et les populations de rongeurs que nous espérons aboutir à la mise en évidence des relations qui existent réellement à l'intérieur de ce groupe « producteurs-consommateurs ».

SUMMARY

The study of the diet from the observation of stomach contents of two species of murids (*Mastomys erythroleucus* and *Arvicanthis niloticus*) and of a species of gerbillid (*Taterillus gracilis*) shows the opportunistic omnivorous-granivorous character of these rodents, which use most of the species of seeds produced by the herbaceous layer. As well as seeds, these rodents eat stems and leaves (especially *A. n.*) and insects, mainly termites (especially *T. g.* and *M. e.*).

Reproduction coincides with the period in the course of which seeds rich in energy are available; protein needs seem assured permanently either by certain seeds (of Cucurbitaceae, Compositae, Leguminosae) or by arthropods.

The impact of the previous consumption of rodents is estimated from 1975 to 1978; for this last year, it represents from 10-15% of the production of seeds from the herbaceous layer. In a period of outbreak, consumption reaches more than 200 kg/ha.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, J. H., 1973. — Species diversity of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 : 775-787.
- BROWN, J. H., 1975. — Geographical ecology of desert rodents. In: *The ecology and evolution of communities* (M. L. CODY and J. DIAMOND, eds). Belknap Press.
- BROWN, J. H. et G. A. LIEBERMAN, 1973. — Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 : 788-797.
- GHESS, T., et R. M. CHEW, 1971. — Weight maintenance of the desert woodrat (*Neotoma lepida*) on some natural foods. *J. Mamm.*, 52 : 193-195.
- COE, M. J., 1972. — The South Turkana Expedition. IX. Ecological studies of the small mammals of South Turkana. *Geog. J.*, 138 : 316-338.

RÉGIME ALIMENTAIRE DE RONGEURS DU SÉNÉGAL

- COLE, L. R., 1975. — Food and foraging places of rats (Rodentia; Muridae) in the lowland evergreen forest of Ghana. *J. Zool. Lond.*, 175 : 453-471.
- DE BEERS, J.-J., 1972. — *The feeding habits of two rodents, Tatera brantsi and Praomys (Mastomys) natalensis in the Transvaal, based on a quantitative analysis of their stomach contents.* Rapport multigraphié, University of Pretoria, Mammal Research Institute, 20 pp.
- DELANY, M. J., 1975. — *The rodents of Uganda.* British Museum (Nat. Hist.), London.
- DELANY, M. J., et D. C. D. HAPPOLD, 1979. — *Ecology of African mammals.* Ed. Longman, 434 pp.
- DELANY, M. J., et C. J. ROBERTS, 1979. — Seasonal population changes in rodents in the Kenya Rift Valley. *Bull. Carnegie Mus.*, 6 : 97-108.
- FIELD, A. C., 1975. — Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. *E. Afr. Wildl. J.*, 13 : 221-235.
- GENEST-VILLARD, H., 1980. — Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baïki, République Centrafricaine). *Mammalia*, 44 : 423-484.
- HANSSON, L., 1971. — Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos*, 22 : 184-198.
- HUBERT, B., 1977. — Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31 : 33-100.
- HUBERT, B., et F. ADAM, 1975. — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 597-613.
- HUBERT, B., F. ADAM et A. POULET, 1978. — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Museum*, 6 : 88-91.
- HUBERT, B., G. COUTURIER, A. POULET et F. ADAM, 1980. — Effets d'une supplémentation alimentaire sur deux populations naturelles de rongeurs au Sénégal. I : en zone sahélo-soudanienne, sur *Mastomys erythroleucus* (Rodentia, Muridae). *Terre et Vie*, 34 (sous presse).
- HUBERT, B., et Y. DEMARNE, 1980. — Le cycle des lipides de réserve de deux espèces de rongeurs du Sénégal (Rodentia, Gerbillidae et Muridae). *Terre et Vie*, 34 (sous presse).
- HUBERT, B., J. C. LEPRUN et A. POULET, 1977. — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- JOHNSON, J. L., et R. H. MCBEE, 1967. — The porcupine cecal fermentation. *J. Nutr.*, 91 : 540-546.
- KERHARO, J., 1973. — *La Pharmacopée sénégalaise traditionnelle : plantes médicinales et toxiques.* Vigot, éd., Paris.
- KRISHNAMURTI, C. R., W. D. KITTS et D. C. SMITH, 1974. — The digestion of carbohydrates in the chinchilla (*Chinchilla lanigera*). *Can. J. Zool.*, 52 : 1227-1233.
- LOCKARD, R. B., et J. S. LOCKARD, 1971. — Seed preference and buried seed retrieval of *Dipodomys deserti*. *J. Mamm.*, 52 : 219-221.
- MARES, M. A., et D. F. WILLIAMS, 1977. — Experimental support for food particle size resource allocation in heteromyid rodents. *Ecology*, 58 : 1186-1190.
- MESERVE, P. L., 1976. — Food relationships of a rodent fauna in a California coastal sage scrub community. *J. Mamm.*, 57 : 300-319.
- MILNER, J. S., et A. E. HARRIMAN, 1972. — Nutritional requirements of the Kangaroo Rat (*Dipodomys ordii*) as indicated by dietary self selection. *J. Mamm.*, 53 : 347-353.
- NANDWA, S. M., 1973. — Feeding ecology of rodents in Kenya. *E. Afr. Wildl. J.*, 11 : 407-408.
- NEAL, B. R., 1970. — The habitat distribution and activity of a rodent population in Western Uganda, with particular reference to the effects of burning. *Revue Zool. Bot. afr.*, 81 : 29-50.
- PETTIFER, H. L., et J. A. J. NEL, 1977. — Hoarding in four southern african rodent species. *Zool. Africana*, 12 : 409-418.
- POULET, A. R., 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahéenne du Ferlo septentrional, Sénégal : les Mammifères. *Terre et Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A. R., 1978. — Evolution of the rodent population of a dry bush savanna in the senegalese sahel from 1969 to 1977. *Bull. Carnegie Museum*, 6 : 113-117.

MAMMALIA

- PRICE, M. V., 1978. — Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. *J. Mamm.*, 59 : 624-626.
- REICHMAN, O. J., 1975. — Some ecological aspects of the diets of Sonoran desert rodents. *Diss. Abstr. Int. B. Sci. Eng.*, 36 : 77-78.
- REICHMAN, O. J., 1975. — Relation of desert rodent diets to available resources. *J. Mamm.*, 56 : 731-751.
- REICHMAN, O. J., 1977. — Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. *Ecology*, 58 : 454-457.
- REICHMAN, O. J., et D. OBERSTEIN, 1977. — Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology*, 58 : 636-643.
- REICHMAN, O. J., et K. M. VAN DE GRAAF, 1975. — Association between ingestion of green vegetation and desert rodent reproduction. *J. Mamm.*, 56 : 503-506.
- RICHARDSON, L. R., J. GODWIN, S. WILKES et M. CANNON, 1964. — Reproductive performance of rats receiving various level of dietary protein and fat. *J. Nutr.*, 82 : 257-263.
- RUSSEL, K. R., 1948. — Diet in relation to reproduction and viability of the young. Part 1. Rats and other laboratory animals. *Tech. Commun. Common. Bur. Anim. Nut.*, 16, 1.
- SADLEIR, R. M. F. S., K. D. CASPERSON et J. HARLING, 1973. — Intake and requirements of energy and protein for the breeding of wild deermice, *Peromyscus maniculatus*. *J. Repr. Fert.*, suppl. 1. 19 : 237-252.
- SHERBROOKE, W. C., 1976. — Differential acceptance of toxic jojoba seed (*Sinimondsia chinensis*) by four sonoran desert heteromyid rodents. *Ecology*, 57 : 596-602.
- TAYLOR, K. D., et M. G. GREEN, 1976. — The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J. Zool. Lond.*, 180 : 367-389.
- YANG, M. G., K. MANOHARAN et O. MICKELSEN, 1970. — Nutritional contribution of volatile fatty acids from the cecum of rats. *J. Nutr.*, 100 : 545-550.
- YANG, M. G., K. MANOHARAN et A. K. YOUNG, 1969. — Influence and degradation of dietary cellulose in cecum of rats. *J. Nutr.*, 97 : 260-264.

IV - 2 REGIMES ALIMENTAIRES EN 1978-1979 - IMPACT
SUR LE MILIEU

MORO D., HUBERT B., (1983), Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal - Les Rongeurs., Mammalia, ,° 47
.. (sous presse).

PRODUCTION ET CONSOMMATION DE GRAINES

EN MILIEU SAHELO-SOUDANAIEN AU SENEGAL - LES RONGEURS

D. MORO et B. HUBERT

M. N. H. N., Zoologie (Mammifères), 55 rue de Buffon, 75005 Paris.

La présente étude résulte de l'observation des contenus stomacaux de deux espèces de Muridés (Mastomys erythroleucus et Myomys daltoni) et de deux espèces de Gerbillidés (Taterillus gracilis et Tatera gambiana). Elle fait suite à celle de Hubert et al. (1981) qui concerne les mêmes espèces de rongeurs piégées dans la même zone, la forêt de Bandia, située à 60 Kms au S. E. de Dakar au Sénégal. Il s'agit d'une savane sahélo-soudanienne soumise à un climat caractérisé par une saison de pluies unique et dont la durée varie d'un peu plus de 2 mois à plus de 4 mois. Pendant les 2 années de cette étude, les chutes de pluies se sont réparties de la façon suivante : en 1978, 584 mm de Juillet à Octobre, et en 1979, 588 mm, de Juin à Octobre. Le milieu physique et végétal a été décrit plus en détail dans Hubert (1977) et Hubert et al. (1978).

Le présent travail s'intègre dans une étude plus vaste sur la production et la consommation de graines à Bandia : pendant deux années la production de graines, leur disponibilité au sol ainsi que leur consommation par les oiseaux, les fourmis et les rongeurs ont été mesurées. Ces données sont publiées dans d'autres articles sous le même titre général que celui-ci.

METHODES

Les rongeurs collectés pour l'étude des régimes alimentaires sont capturés avec des tapettes qui tuent instantanément l'animal piégé. Chaque semaine, de vingt à cinquante tapettes sont posées pendant quatre nuits consécutives et les rongeurs ainsi tués sont mis au matin dans le formol, abdomen ouvert.

Les contenus stomacaux sont ensuite prélevés, desséchés à l'étuve à 50° pendant quatre jours puis conservés dans des sachets plastiques soudés. Ils sont réhydratés par la suite pour être observés à la loupe binoculaire, puis déshydratés à nouveau pour les études chimiques ultérieures. L'expérience prouve que le contenu stomacal est beaucoup plus clairement observable s'il a été desséché et réhydraté que directement, sans préparation. Le dessèchement lent à faible température permet l'analyse chimique des contenus stomacaux.

Nous n'avons pas cherché à faire une étude quantitative des différents constituants de chaque contenu stomacal, aucune méthode ne nous ayant semblé réellement satisfaisante, vu la part importante de matériel inidentifiable. Cela nous aurait semblé d'autant plus vain que les animaux ont été tués à des moments très différents de leurs repas et qui peuvent correspondre à des périodes d'ingestion préférentielle de certaines sources de nourriture sans préjuger des consommations ultérieures.

Dans chaque estomac, on cherche à identifier tout ce qui est reconnaissable : fragments d'Arthropodes, de graines, de fruits, de feuilles ...

Parmi les Arthropodes, Fourmis et Termites sont facilement reconnaissables

et très constants dans les estomacs. On peut identifier aussi en général les fragments d'Acridiens, de Coléoptères, d'Hétéroptères (Cydnides en particulier) et parfois de Chenilles ou d'Araignées. Souvent des fragments ne sont pas reconnaissables (bout de patte, de cuticule, d'aile....).

Les fragments d'Arthropodes retrouvés dans l'estomac des rongeurs correspondent à un repas effectué douze heures au plus avant l'observation, ce qui a été établi expérimentalement sur des animaux en élevage. Ces fragments sont donc à considérer comme faisant partie du repas instantané étudié et non pas comme des restes d'un repas ancien.

A chaque estomac est attribué un indice d'abondance d'Arthropodes :

- 0 : pas de restes visibles ;
- + : quelques fragments ;
- ++ : beaucoup de fragments ;
- +++ : l'estomac ne contenant que des restes d'Arthropodes.

Pour la reconnaissance des restes de graines dans les estomacs, une collection de référence de graines de plus de 100 espèces connues a été réunie au laboratoire sous diverses formes : graines entières sèches, graines entières conservées en alcool et graines broyées au moulin à café conservées en alcool ; celles-ci ont l'aspect le plus proche de ce qui est trouvé dans les estomacs.

Le terme "graines" est ici employé par facilité et désigne toute forme de diaspore : graine véritable, fruit, etc..

D'après cette collection, il a été possible d'identifier les fragments : de 26 espèces ou groupes d'espèces dans les contenus stomacaux. Elles représentent en général, en fréquence et en quantité la plus grande partie des contenus stomacaux observés.

Les piégeages ont été effectués chaque semaine de juillet 1978 à octobre 1979, ce qui représente 1310 contenus stomacaux étudiés. Comme dans l'article précédent, nous avons pu distinguer plusieurs grands types de saison :

- SP 1 : saison des pluies de juillet à octobre 1978
- SS A : première partie de la saison sèche, de novembre 1978 à février 1979.
- SS B : deuxième partie de la saison sèche de mars à juin 1979.
- SP 2 : saison des pluies de juillet à octobre 1979.

LES REGIMES ALIMENTAIRES

1°) Le régime alimentaire de Mastomys erythroleucus

- Saison des pluies 1978 (SP 1)

L'essentiel du régime est constitué à cette saison par des graines de Graminées (présentes dans un estomac sur 3). Plusieurs autres espèces aussi précoces, dont les graines sont déjà disponibles à cette époque, sont aussi consommées comme Trianthema, Acalypha, Tribulus et Physalis, ainsi que quelques graines de Merremia de l'année précédente (tableau I : figures 4 et 5).

C'est la période où la consommation d'Arthropodes est la plus importante : tous les estomacs contiennent des fragments de chitine en grand nombre, et tout particulièrement de chenilles, de termites et d'araignées (figures 1A, 2 et 3).

Relativement peu de feuilles et de tiges sont consommées (figure 1B).

- Première partie de la saison sèche 1978-79 (SS A)

Cette période est caractérisée par la très grande variété de graines consommées sans qu'aucune d'entre elles soit vraiment prépondérante. La quantité d'Arthropodes consommés décroît considérablement à ce moment, cependant tous les estomacs contiennent toujours des fragments de chitine : essentiellement de fourmis, de Coléoptères et d'Hétéroptères.

Par contre la consommation de feuilles et de tiges augmente nettement sans toutefois qu'il ait été possible d'en reconnaître dans tous les estomacs.

- Deuxième partie de la saison sèche 1979 (SS B)

Le régime, en fin de saison sèche s'appauvrit à nouveau, puisqu'il est essentiellement constitué de graines de Convolvulacées (plusieurs espèces d'Ipomea et de Merremia). La part des autres graines est relativement faible, sauf Indigofera et certains fruits d'arbustes comme Boscia senegalensis. La proportion d'Arthropodes augmente à nouveau, en particulier celle des termites, qui culmine en fin de saison sèche, ainsi que celle des Hétéroptères. La consommation de feuilles et de tiges est très faible.

- Saison des pluies 1979 (SP 2)

Avec les pluies, c'est la consommation de Trianthema, d'Acanthospermum et de Tribulus qui devient à nouveau importante, les Graminées semblant moins abondamment mangées qu'au cours de la saison des pluies précédente. La variété des graines consommées semble plus grande cette année par rapport à la saison des pluies 1978.

La consommation d'Arthropodes baisse de manière très importante, contrairement à ce qui a été observé en 1978. Ceci est dû en grande partie à une diminution de la consommation de fourmis et de chenilles, celle de termites semble se maintenir, mais à un niveau plus faible que l'année précédente. Très peu de feuilles et de tiges sont consommées à cette période.

2°) Le régime alimentaire de Taterillus gracilis

— Saison des pluies 1978 (SP 1)

Le régime de la saison des pluies comprend plusieurs espèces de graines d'importance comparable : Acanthospermum, Trianthema, Tribulus, plusieurs espèces de Graminées dont le mil cultivé. Comme chez Mastomys, d'anciennes graines de Merremia aegyptiaca sont encore consommées à cette époque.

Si la consommation de feuilles et de tiges est très faible à cette période, celle d'Arthropodes est relativement élevée, puisque tous les estomacs contiennent des fragments de chitine : il s'agit surtout de termites, d'araignées et de chenilles.

— Première partie de la saison sèche 1978-1979 (SS A)

Si les graines d'Acanthospermum constituent toujours une part importante du régime, on voit apparaître de nouvelles espèces de graines comme celles d'Indigofera, de Corchorus et de Sida alba.

La consommation d'Arthropodes est à son minimum avec seulement quelques araignées et quelques Hétéroptères ; par contre c'est l'époque où les feuilles et les tiges se trouvent en plus grande quantité dans les contenus stomacaux.

- Deuxième partie de la saison sèche 1979 (SS B)

Si les graines d'Acanthospermum sont toujours la base du régime de Taterillus, d'autres graines deviennent importantes comme celles de Tribulus, d'Indigofera et d'Ipomea. La consommation de feuilles et de tiges diminue très fortement, par contre celle d'Arthropodes augmente (termites, fourmis, Coléoptères et Hétéroptères).

- Saison des pluies 1979 (SP 2)

On observe des graines d'Acanthospermum dans deux estomacs sur trois, ainsi qu'en abondance des graines de Trianthema, Tribulus, Cucumis et encore Merremia.

La quantité de feuilles et de tiges reconnues est très faible ; la quantité d'Arthropodes diminue aussi : on rencontre quelques Hétéroptères, beaucoup moins de chenilles que l'année précédente et des termites dans un estomac sur deux environ.

3°) Quelques données sur les choix alimentaires de Tatera gambiana et de Myomys daltoni

L'observation de 42 estomacs de T. gambiana et de 24 estomacs de M. daltoni nous permet de faire quelques remarques sur leur régime alimentaire :

- Tatera gambiana semble être très insectivore, en particulier en début de saison sèche, où des Coléoptères, des chenilles, des Hétéroptères, des fourmis et des termites sont abondamment consommés. Ces derniers se retrouvent d'ailleurs dans les contenus stomacaux à toutes saisons. Myomys

daltoni doit être bien moins attiré par ce type de nourriture ; nous n'avons identifié des restes de termites qu'en première partie de saison sèche dans quelques estomacs, et très rarement d'autres insectes (fourmis, Hétéroptères).

- Ces deux espèces de rongeurs consomment, en gros, les mêmes espèces de graines que Mastomys et Taterillus, le plus grand choix étant effectué en début de saison sèche ; les graines de Convolvulacées et d'Acanthospermum deviennent ensuite très importantes dans le régime de Tatera, alors que Myomys semble plutôt s'intéresser, en toutes saisons, aux graines de Trianthema.

4°) Comparaison avec les observations de 1975-77.

Le régime de Mastomys et de Taterillus, tel qu'il a été étudié ; en 1978-79 ne semble pas très différent de celui observé de novembre 1975 à février 1977 (Hubert et al., 1981) :

- Cassia tora* n'est toujours pas consommé
- Merremia aegyptiaca, Ipomea spp., les Graminées, Cucumis melo, Corchorus spp, Physalis micrantha, Acalypha spp., et Trianthema portulacastrum sont toujours très appréciées, tout particulièrement les Graminées en 1978.
- Blainvillea gayana, Sclerocarpus africanus et Achyranthes aspera ont disparu du régime : les deux premières espèces sont devenues rares dans le milieu végétal, mais ce n'est pas le cas de la troisième...
- Acanthospermum hispidum et Tribulus terrestris que nous n'avions pas remarqué dans les contenus stomacaux de 1975-77 sont devenus très importants en 1978-79.

* dans l'étude précédente, cette espèce avait été nommée *Cassia obtusifolia*

Les fruits d'arbustes semblent très peu consommés à l'exception de Ziziphus mauritiana et de Boscia senegalensis que nous n'avions pas identifié la première fois.

Aucun cas de cannibalisme n'a été observé sur les 1310 estomacs étudiés.

Par contre, si aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les sexes et les classes d'âges pour la consommation d'Arthropodes, pas plus en 1975-77 qu'en 1978-79 (figure 6), la consommation globale de ces derniers a été beaucoup plus importante chez Mastomys au cours de la saison des pluies 1978 et de la saison sèche suivante ; tous les estomacs observés contiennent beaucoup plus de fragments de chitine qu'à la même saison en 1976, particulièrement d'importantes quantités de chenilles et de termites.

En 1975-77, Taterillus semblait bien plus "insectivore" que Mastomys ce n'est plus le cas en 1978-79 et la tendance pourrait même s'être inversée.

L'allure générale de régimes "opportunistes" de type omnivore-granivore est bien confirmée par la suite de cette étude : les rongeurs consomment les graines quand elles sont disponibles, ^{c'est à dire dès qu'elles tombent au sol,} en orientant prioritairement leurs choix vers les graines riches en énergie, d'origine glucidique (Graminées, Trianthema, etc..) ou lipidique (Composées, Cucurbitacées), les Arthropodes fournissent un apport régulier de protéines et jouent le rôle de "soudure" en période de disette. Nous ne reviendrons pas sur l'adéquation entre le cycle du régime alimentaire et les cycles physiologiques (reproduction, réserves corporelles, etc...), cet aspect ayant déjà été développé par Hubert et al. (1981c) et Hubert et Demarne (1981b).

LES RONGEURS ET LE MILIEU

1°) Les choix alimentaires par rapport aux graines disponibles

Le tableau II et la figure 7 présentent les choix alimentaires effectués par Mastomys et Taterillus en comparant le pourcentage, en biomasse, des différentes espèces de graines trouvées au sol avec le pourcentage reconnu dans les estomacs.

Les choix effectués par les deux espèces ne sont pas fondamentalement différents l'un de l'autre à quelques nuances près : une nette préférence de Taterillus pour Acanthospermum, Indigofera et Tribulus par rapport à Mastomys qui semble bien plus attiré par Ipomea, Acalypha, Trianthema et les Graminées. Les deux, en tout cas, délaissent totalement Cassia tora qui représente pourtant près de la moitié des graines disponibles au sol ! Nous avons déjà observé le même phénomène en 1975-77, et nous l'avons attribué à la présence probable dans les graines de Cassia tora de lectines, d'anti-protéases et de phytohémagglutinines. Achyranthes aspera qui représente 4 % des graines au sol, n'est absolument pas consommé en 1978-79 alors que ces graines étaient parfois recherchées par Mastomys en saison sèche 1975-76.

L'abondance de ces espèces végétales n'est probablement pas sans rapport avec l'absence d'intérêt qu'elles présentent pour les granivores ; nous savons en effet qu'elles ne sont pas du tout consommées par les Oiseaux, et que si elles le sont un peu pour les fourmis, l'impact de ces dernières est ^{faible} négligeable (Gillon et al., 198).

D'une manière générale, et à ces deux exceptions près, on peut dire que les rongeurs consomment les graines les plus fréquemment rencontrées :

Graminées et Acanthospermum, dès leur fructification en milieu de saison des pluies, Merremia et Ipomea dès qu'elles sont disponibles au sol, c'est à-dire en saison sèche.

Ils élargissent en outre leurs choix alimentaires à des espèces moins également réparties dans le milieu et dont la disponibilité est réduite dans le temps à leur période de fructification. Ces espèces sont "sous estimées" par les relevés de graines au sol qui sont effectués au hasard, ce qui n'est probablement pas la méthode utilisée par les rongeurs. Ce sont : Trianthema, Tribulus, Physalis, Corchorus, Commelina, Cucumis, Acalypha, Indigofera, etc...

D. Gillon et al. (1983) comparant les régimes des rongeurs avec ceux des oiseaux et des fourmis granivores vivant dans le même milieu à Bandia, montre que ce sont les fourmis qui ont le régime le moins sélectif, ensuite viennent les rongeurs, avec les nuances exprimées ci-dessus, puis les oiseaux qui effectuent le choix le plus déterminant vers des graines "rares" ; ils disposent en effet d'une mobilité qui leur donne les moyens de ce choix.

2°) L'impact du prélèvement des Rongeurs .

Le tableau III présente une estimation de la quantité de graines consommée annuellement par les rongeurs selon la méthode décrite par Hubert et al. (1981) : on constate l'extrême variabilité de cet impact d'une année à l'autre. En effet, les effectifs des populations de rongeurs sont très variables, ils évoluent entre des périodes de faibles densités (comme 1977-78 et 1980-81) et des périodes de fortes densités (comme 1979-80) voire

même de pullulations comme en 1975-76. L'impact qu'elles ont sur le milieu est bien entendu directement lié à leur densité. ←

Pour les trois années, dont Kahlem (1983) a étudié la production de graines des espèces herbacées à Bandia, on peut estimer la part des rongeurs dans la consommation des graines produites. Aux variations des effectifs de rongeurs s'ajoutent alors les variations de la production annuelle de graines. On constate que l'impact des seuls rongeurs est extrêmement variable et toujours très faible, comparé à l'ensemble de la production, mais il peut devenir plus significatif si on le compare à la production de graines consommables, c'est-à-dire en excluant Cassia tora : - au cours d'une année de faible production et de moyenne densité de rongeurs, 15 % des graines consommables sont prélevés (1978-79)*;

- au cours d'une année de faible production et de forte densité de rongeurs, jusqu'à 26 % sont consommés par les seuls rongeurs (1979-80)

- une année de très forte production et de très faibles densités de rongeurs, leur impact est négligeable : 1,5 % (1980-81).

DISCUSSION

1°) Relations avec la dynamique de population

Comme cela a été montré ailleurs (Hubert, 1982), l'année 1978-79 est très importante pour le peuplement de rongeurs de Bandia : la saison de reproduction a été très bonne aussi bien pour Mastomys que pour Taterillus,

* Les chiffres de production de graines pourvus ici résultent de mesures effectuées par G. KAHLEM, ils diffèrent sensiblement de ceux précédemment publiés : il s'agit alors d'une estimation à partir des graines au sol, sous-estimant la production de Cassia tora dont une partie des graines ne tombe pas au sol et sont en outre largement parasitées par des insectes endophytophages.

c'est-à-dire qu'elle a duré longtemps, que les jeunes femelles nées au cours de cette saison ont pu participer à la reproduction dès qu'elles ont atteint $2^{1/2}$ -3 mois et que le nombre d'embryons par portée était relativement élevé ; la suite a été tout aussi remarquable, caractérisée par des taux de mortalité en saison sèche exceptionnellement bas (inférieurs ou voisins de 10 % chez les deux espèces). Ce processus a conduit la population de Mastomys à être multipliée environ par 10 cette année là et celle de Taterillus par presque 3. L'année suivante (1979-80), partant d'un niveau de densité assez élevé et caractérisée aussi par une bonne reproduction, a connu une explosion de population chez les deux espèces, avec des densités maximums de 32 individus/ha chez Mastomys et 15 individus/ha chez Taterillus en octobre-novembre 1979. Ces densités n'ont rien à voir, certes, avec la pullulation de 1975-76, mais elles n'en sont pas moins remarquables, comparées aux densités respectivement de 0,9 et 1 individu par hectare en juillet 1978, c'est-à-dire 15 mois plus tôt !

Il est tentant de mettre en relation ces phénomènes démographiques avec des précipitations particulièrement favorables en 1978 et 1979, aussi bien en quantité qu'en répartition ; rappelons les chiffres cités dans l'introduction, 584 mm en 4 mois en 1978, prolongées par des précipitations faibles mais exceptionnellement tardives en décembre-janvier et 588 mm en 5 mois en 1979, comparés à 356 mm en 4 mois en 1976, 266 mm en $2^{1/2}$ mois en 1977 et 350 mm $2^{1/2}$ mois en 1980. La saison sèche reste bien sûr la période de plus grande contrainte pour les animaux vivant dans cette région sahélo-soudanienne, surtout pour nos rongeurs qui ne connaissent ni diapause, ni léthargie, ni migrations ... Cependant ils constituent des réserves de lipides corporels dès leur jeune âge en tout début de saison sèche, quand

des graines riches en énergie sont disponibles, et qu'ils mobilisent ces réserves tout au long de la saison sèche (Hubert et Demarne, 1981). La quantité et la qualité des graines disponibles au tout début de la saison sèche est probablement un des facteurs déterminant pour la reproduction et la survie de ces animaux tout au long de la saison sèche.

Nous avons vu plus haut, que l'année 1978-79 est caractérisée du point de vue alimentaire par une consommation remarquable de graminées, de chenilles et de termites et la saison des pluies 1979, par celle d'Acanthospermum et de Trianthema. Ce sont là des aliments très riches en énergie d'origine glucidique et lipidique, qui pourraient bien avoir eu leur importance dans la bonne reproduction et l'exceptionnelle survie des rongeurs à Bandia cette année là. Bien sûr d'autres facteurs doivent aussi être pris en considération : baisse de la prédation, modifications dans la composition génétique de la population, etc.. ainsi que cela a été développé par Hubert et Adam (1982).

La brutale chute de population constatée au cours de la saison sèche 1980, peut-elle être reliée à la faible quantité de graines produites en 1979 (tableau III) et à la forte proportion de graines consommées : les rongeurs ont prélevé 28 % des graines consommables, les oiseaux 37 % et les fourmis 3 % ? La part restante était-elle trop difficile à trouver en pleine saison sèche comparé au coût énergétique de cette recherche et aux risques de prédation ? Une étude ^{en cours} de l'état de leurs réserves corporelles devrait permettre de préciser si les rongeurs ont souffert d'une disette à cette époque.

On doit cependant remarquer que la production de graines consommables en 1980, c'est-à-dire l'année suivante, est très importante : l'impact des granivores, et donc des rongeurs, n'a pas affecté profondément la réserve de graines au sol, puisqu'un grand nombre d'entre elles a germé à la saison des pluies suivante.

Sans reprendre, sur ce sujet, la discussion déjà publiée dans l'article précédent (HUBERT et al., 1981) et qui comparait les observations faites à BANDIA aux résultats publiés par d'autres ^{autres} ~~antennes~~ en Afrique ou dans les zones désertiques de l'Amérique du Nord, il peut être bon de resituer ici les conclusions de l'important travail effectué par FRENCH et al. (1974), dans un désert de l'Arizona : comme à BANDIA, les fluctuations des populations de Rongeurs (Hétéromyidés) suivant de très près l'évolution des précipitations et de la production végétale ; cette dernière varie aussi bien en quantité qu'en qualité, c'est à dire que ce ne sont pas les mêmes espèces qui sont importantes chaque année, et corrélairement les choix alimentaires des Rongeurs se portent sur des espèces différentes, ~~et que~~ ce sont les critères de choix qui importent alors : il semble bien que la richesse en énergie des graines soit un facteur primordial ; c'est en fait le niveau de l'énergie disponible qui conditionne la qualité de la reproduction et les conditions de survie de ces animaux. En période de moins grande abondance, les Rongeurs de BANDIA n'ont pas la possibilité, comme les Hétéromyidés de tomber en torpeur, ils doivent alors orienter leurs recherches sur d'autres espèces de graines, à priori moins attractives.

Les différences observées dans la dynamique de population de *Mastomys* et de *Taterillus* (HUBERT, 1982) permettent de classer ces deux espèces, ainsi que le proposent LUDWIG et WHITFORD (1981) ; *Taterillus* est plus proche du modèle Hétéromyidé, c'est à dire relativement "water-independant" alors que *Mastomys* est du type "non water-independant", ~~cette espèce~~ occupant les marges des ^{régions} ~~zones~~ sèches et sachant exploiter très rapidement les conditions favorables.

2°) Le type de régime alimentaire.

Le régime de ces deux espèces est du type omnivore opportuniste, c'est à dire que les animaux consomment en fonction des disponibilités et selon leurs besoins, des graines, des arthropodes, des feuilles et des fruits. C'est là le régime bien typique des rongeurs peuplant les régions sèches de la planète (FRENCH et al., 1974, REICHMAN, PRAKASH et ROIG, 1981), et dont les populations sont l'objet d'importantes variations en biomasse, ainsi que les caractérisent FRENCH et al. (1976).

3°) Les critères du choix alimentaire.

Nous n'avons pas de données, à BANDIA, sur le type de répartition des graines au sol ; aussi nous est-il difficile de rapporter les choix observés à un mode de dispersion des graines comme l'ont fait REICHMANN et OBERSTEIN (1977) et PRICE (1978), toutefois on peut dire que *Taterillus* qui effectue de plus grands déplacements que *Mastomys* (HUBERT, 1977) consomme des graines relativement plus grandes et contenues dans des gousses, comme celles d'*Indigofera* ou dans des enveloppes rugueuses et épineuses comme celles d'*Acanthospermum* et de *Tribulus* ; ces derniers caractères pouvant favoriser la constitution d'agré-gats. D'après PULLIAM et BRAND (1975), ce type de graines était relativement peu recherché par les Rongeurs, mais leur travail est basé sur l'étude du contenu des poches jugales, et on peut imaginer que de telles graines ne sont pas transportées de cette façon ! REICHMANN (1977) signale d'ailleurs des différences entre le contenu des poches jugales et les graines réellement consommées.

La relation avec la présence d'un couvert végétal relativement dense, qui favorise la consommation de graines de *Datura* par *Peromyscus* dans les déserts de Californie (O'DOWD et HAY, 1980), ne se retrouve pas nettement à BANDIA, en effet, le couvert est moyen et relativement régulièrement réparti, sauf sur les emplacements dégagés des anciennes "meules" créées pour la fabrication du charbon de bois et qui sont le lieu privilégié de *Trianthema portulacastrum* dont les graines sont hautement appréciées aussi bien par *Taterillus* que par *Mastomys*, dès qu'elles sont disponibles, au cours de la saison des pluies.

Il est difficile de voir une relation entre la taille des graines consommées et celle des Rongeurs, d'autant plus que les deux espèces sont de taille voisine, ainsi que le suggèrent BROWN, REICHMANN et DAVIDSON (1979), toutefois, ainsi que nous l'avons déjà montré dans l'article précédent, en élevage les petites graines sont consommées préférentiellement, ainsi que l'avaient déjà observé MARES et WILLIAMS (1977). Aussi bien à BANDIA (HUBERT et al., 1981) qu'ailleurs (REICHMANN et COLTON, 1976), la valeur énergétique des graines n'est pas liée à leur taille, et il semble que cette richesse en énergie soit un des premiers facteurs de choix, ce que nous avons déjà observé en 1975-77, de même que FRENCH et al. (1976), REICHMANN (1977), CHEW et CHEW (1970) cités par WAGNER et GRAETZ (1981).

L'argumentation développée dans la première partie de cette discussion conforte ces conclusions sur la recherche, en premier lieu, d'une alimentation riche en énergie par les Rongeurs de BANDIA. Le choix s'effectuant ensuite sur

d'autres critères : teneur en eau, présence de nutriments rares. La présence régulière d'arthropodes, et en particulier de Termites, dans le régime garantit l'apport protéique (cf. HUBERT et al., 1981).

4°) Les Rongeurs granivores à BANDIA

Les relations entre la production primaire et les principaux groupes de granivores de BANDIA, y compris les Rongeurs, fait l'objet d'une étude particulière publiée par GILLON et al. (1983), nous ne développerons donc ici que la situation des Rongeurs. Cet aspect a fait l'objet de nombreuses études et réflexions, incluant ~~souvent~~ les rapports entre les rongeurs et les Fourmis dans les déserts d'Amérique du Nord : BROWN et DAVIDSON (1977) ; BROWN, DAVIDSON et REICHMAN (1979) ; PULLIAM et BRAND (1975) ; WAGNER et GRAETZ (1981). Pour tous ces auteurs la compétition est élevée entre les Rongeurs et les Fourmis, globalement les rongeurs consomment des graines plus grosses et plus lisses que celles ramassées par les Fourmis, ils ont donc un impact plus important en biomasse ; ils diminuent la compétition entre certaines espèces végétales par la consommation de leurs graines (INOUE et al., 1980), et favorisent d'autres espèces en les soustrayant aux Fourmis (pour les espèces de Rongeurs faisant des réserves enterrées) (MARES et ROSENZWEIG, 1978) ; ces dernières le leur rendent bien en dispersant les graines loin des plantes mères, ce qui complique la tâche de recherche (HEITHAUS, 1981) ; l'ensemble de ces communautés reflète bien les subtiles interrelations entre Fourmis, Rongeurs, Oiseaux et la végétation annuelle. L'exclusion des uns ou des autres bouleverse le fonctionnement de l'écosystème qui évolue différemment. Nous n'avons malheureusement pas à BANDIA de données aussi précises, il semble simplement que les Rongeurs effectuent un choix plus marqué que les Fourmis par rapport aux graines disponibles et qu'ils aient un impact effectivement plus marqué en biomasse, mais surtout plus variable car dépendant étroitement de leurs variations de densité.

D'une manière quantitative BROWN et DAVIDSON (1977) fournissent des chiffres sur l'impact des granivores : dans un enclos, excluant les Rongeurs et les Fourmis, la production de graine a été multipliée par 5,5, ce qui est très loin de ce que laissent supposer les résultats de BANDIA (où la seule part consommée par les Rongeurs varie selon les années de 1 à 15% de la production de graines herbacées, celle des Fourmis étant encore plus faible). FRENCH et al. (1976) présentent des chiffres montrant que si certaines années la production de graine couvre largement les besoins des Rongeurs, ce n'est pas le cas au cours d'une

année défavorable où les animaux ont recours à d'autres ressources végétales.

Pour ces auteurs la nourriture peut donc être un important facteur limitant pour les Rongeurs, en fonction de la compétition des autres granivores et des limites de la production végétale. A BANDIA, où les chiffres de production de graine sont plus élevés que dans les déserts nord-américains, mais où la consommation semble l'être aussi (en 1975-76, la part des Rongeurs est sept fois plus grande que la plus importante observée par FRENCH...), la disponibilité en graine reste un important facteur limitant pour les Rongeurs granivores, ainsi que le confirme une expérience de supplémentation alimentaire dans la nature, entraînant une augmentation du niveau de population (HUBERT et al., 1981a)

CONCLUSION

La comparaison du régime alimentaire de *Mastomys erythroleucus* et de *Taterillus gracilis* en 1975-76 et 1978-79 confirme le caractère opportuniste de type omnivore-granivore pour ces deux espèces. Les Rongeurs effectuent un choix parmi l'ensemble des graines disponibles au sol, ce choix peut varier relativement en fonction des espèces végétales présentes, mais il semble déterminé surtout par la recherche des graines riches en énergie, d'origine glucidique ou lipidique. L'impact sur la constitution de la flore est difficile à préciser, car interviennent aussi les autres groupes de granivores, Fourmis, Oiseaux, Insectes endophytrophages, la compétition entre les espèces végétales et les contraintes climatiques. La relation étroite entre ces dernières, la production végétale et la dynamique de population de Rongeurs confirme le rôle de facteur limitant qu'ont pour ces derniers les disponibilités alimentaires, bien que, quantitativement, l'impact de leur consommation soit relativement modéré, puisqu'il varie de 1 à 15% de la production des graines herbacées, selon les années.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre des activités du Laboratoire de Zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à DAKAR, avec une aide financière du contrat d'A.T.P. du C.N.R.S. n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes). Ces remerciements s'adressent à tous les techniciens sénégalais de ce Laboratoire, sans qui ce travail n'aurait pu se faire, en particulier MM. Papa N'DIAYE et Diethie THIAW. Ils vont aussi à M. Francis PETTER qui a mis à notre disposition les moyens du Laboratoire Mammifères et Oiseaux du M.N.H.N. à PARIS, où ont été réalisés pratiquement ces dépouillements.

R E S U M E

Ce travail prolonge celui déjà publié par HUBERT et al. (1981) et décrit le régime alimentaire de *Mastomys erythroleucus* et de *Taterillus gracilis* à BANDIA (Sénégal) de juillet 1978 à octobre 1979. Le régime de ces deux espèces n'est pas fondamentalement différent de celui précédemment décrit : essentiellement granivore, avec une nette préférence pour les graines riches en énergie, laissant toutefois une large part aux Arthropodes, en particulier aux Termites qui sont consommées toute l'année. Toutefois, les graines de *Cassia tora*, l'espèce la plus abondante de la strate herbacée ne sont absolument pas consommées par les Rongeurs.

Une période d'alimentation particulièrement riche en graines de Graminées et de Composées, ainsi qu'en Termites et en chenilles, est suivie d'une forte augmentation du niveau d'abondance de ces espèces en 1980. Une estimation de l'impact sur le milieu de ces deux granivores fournit des chiffres très variables selon les années, c'est à dire selon les densités de population : la part consommée sur la quantité de graines d'espèces herbacées produite variant de 1 à 15% au cours de trois années d'étude.

S U M M A R Y

This work is an extension of a previous one by HUBERT et al. (1981), describing the diet of *Mastomys erythroleucus* and of *Taterillus gracilis* in BANDIA (Senegal), from July 1978 to October 1979. The diet remains the same as previously described : above all seeds, particularly energy-rich seeds, also arthropods, such as Termites which are consumed throughout the year. However, although, *Cassia tora* is the most frequent forb in BANDIA, its seeds are never foraged by the rodents.

In 1980, an increase in densities is observed after some months characterized by a diet of grass-seeds , composite-seeds, termites and caterpillars. The trophic impact of these two granivorous species was assessed as varying greatly from year to year depending on population density variations : from 1 to 15% of the herbaceous seed production is consumed by rodents.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, J.H., 1973 - Species diversity of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 : 775-787.
- BROWN, J.H., D.W. DAVIDSON and O.J. REICHMAN, 1979 - An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants - *Amer. Zool.*, 19 : 1129-1143
- BROWN, J.H. et G.A. LIEBERMAN, 1973 - Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats, *Ecology*, 54 : 788-797
- BROWN, J.H., O.J. REICHMAN and D.W. DAVIDSON, 1979 - Granivory in desert ecosystems - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 201-227
- FRENCH, N.R., B.G. MAZA, H.O. HILL, A.P. ASCHWANDEN and H.W. KAAZ, 1974 - A population study of irradiated desert rodents. - *Ecol. Monog.*, 44 : 45-72.
- FRENCH, N.R., W.E. GRANT, W. GRODZINSKI and D.M. SWIFT, 1976 - Small mammal energetics in Grassland ecosystems. *Ecol. Monog.*, 46 : 201-220
- GILLON, D., HUBERT, B. et ADAM F., 1983 - Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. Bilan général. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, sous presse.
- HEITHAUS E.R., 1981 - Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. - *Ecology*, 62(1); 136-145
- HUBERT, B., 1977 : Ecologie des populations de rongeurs de *Bandia* (Sénégal) en zone sahélo-soudanienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 31 : 33-100
- HUBERT, B., 1982 : Dynamique de population de deux espèces de rongeurs sahélo-soudaniens à *Bandia* (Sénégal) : I - Données démographiques. *Mammalia*, 46, 2.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET A., 1977 - Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques Rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 35-59
- HUBERT, B., COUTURIER G., POULET, A., et ADAM, F., 1981 - Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique de population de rongeurs au Sénégal. I - Le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 73-95
- HUBERT, B. & Y. DEMARNE, 1981 - Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 35 : 55-72.
- HUBERT, B., D. GILLON & F. ADAM, 1981 - Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia, Gerbillidae et Muridae) de *Bandia* (Sénégal). *Mammalia*, 45 : 1-20.
- HUBERT, B. and F. ADAM, 1982 - Rodent outbreaks in the sahelo-sudanian zone in Senegal. Some data on *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis*. *Ann. Zool. Fenn.* (in press).

- INOUE, R.S., G.S. BYERS and J.H. BROWN, 1980 - Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*, 61(6) ; 1344-1351
- KAHLEM, G., 1983 - Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. La production de graines. *Bull. IFAN* (sous presse).
- LUDWIG, J.A. and W.G. WHITFORD, 1981 - Short term water and energy flow in arid ecosystems - in *Arid land ecosystems*, vol 2, IBP n° 17, Ed. Goodall and Perry : 271-299
- MARES, M.A. and M.L. ROSENZWEIG, 1978 - Granivory in North and South american deserts : rodents, birds and ants. *Ecology*, 59(2) ; 235-241
- MARES, M.A. and D.F. WILLIAMS, 1977 - Experimental support for food particle size resource allocation in heteromyid rodents. *Ecology*, 58 ; 1186-1190
- O'DOWD, D.J. and M.E. HAY, 1980 - Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral : seed escape from rodents. *Ecology*, 61 : 531-540
- PRICE, M.V., 1978 - Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. *J. Mamm.*, 59 : 624-626
- PULLIAM, H.R. and M.R. BRAND, 1975 - The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology*, 56 : 1158-1166.
- REICHMAN, O.J., 1975 - Relation of desert rodent diets to available resources. *J. Mamm.*, 56 : 731-751.
- REICHMAN, O.J., 1977 - Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. *Ecology*, 58 : 454-457.
- REICHMAN, O.J. et D. OBERSTEIN, 1977 - Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. *Ecology*, 58 : 636-643.
- REICHMAN, O.J., I. PRAKASH and V. ROIG, 1979 - Food selection and consumption. in *Arid land ecosystems*, vol. 1, IBP n° 16. Ed. Goodall and Perry : 681-7
- WAGNER, F.H. and R.D. GRAETZ, 1981 - Animal-animal interactions. in *Arid land ecosystems* vol. 2, IBP n° 17, Ed. Goodall and Perry : 51-83

LEGENDE DES FIGURES

Fig. 1. - Indice mensuel de consommation d'Arthropodes (A) et de "fibres végétales" (B) chez Mastomys (—), Taterillus (---).

Chaque contenu stomacal étudié est noté :

0 = pas de fragments ;

+ = quelques fragments ;

++ = beaucoup de fragments ;

+++ = représente la totalité du contenu stomacal.

Chaque mois, l'indice est le rapport du nombre de croix au nombre total de contenus stomacaux étudiés. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

Fig. 2. - Indice mensuel de la consommation de fourmis (---) et de termites (—). (cf. Fig. 1).

Fig. 3. - Taux mensuel de consommation d'Araignées, de Chenilles, de Coléoptères, d'Hétéroptères, exprimé en % de contenus stomacaux dans lesquels ces sources de nourriture ont été identifiées. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

Fig. 4. - Taux mensuel de consommation des 10 espèces ou groupes d'espèces de graines les plus fréquemment observées exprimés en % des contenus stomacaux dans lesquels ces sources de nourriture ont été identifiées. La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

Fig. 5. - Schéma présentant une reconstitution des régimes alimentaires de Mastomys erythroleucus et de Taterillus gracilis en fonction des saisons de juillet 1978 à octobre 1979.

Fig. 6. - Indice mensuel de la consommation d'Arthropodes pour les mâles jeunes (---) et adultes (—); et pour les femelles jeunes (---) et adultes (—) chez Mastomys (A) et chez Taterillus (B). La saison des pluies est figurée par la zone grisée.

Fig. 7. - Les choix alimentaires de M. erythroleucus et T. gracilis : comparaison entre les pourcentages en biomasse des différentes espèces de graines trouvées au sol avec le pourcentage des différentes espèces de graines reconnues dans les estomacs

Tableau I : Taux de consommation des 26 espèces ou groupes d'espèces de graines identifiées (pourcentage des contenus stomacaux étudiés dans lesquels ces espèces ou groupes d'espèces ont été reconnus).

SP₁ = Saison des pluies de juillet à octobre 1978

SS_A = Première partie de la saison sèche, de novembre 1978 à février 1979

SS_B = Deuxième partie de la saison sèche, de mars à juin 1979

SP₂ = Saison des pluies de juillet à octobre 1979

"Graminées spp." regroupe Dactyloctenium aegyptium, Chloris spp., Eragrostis spp., Panicum laetum, Echinocloa colona, Setaria spp. et Cenchrus biflorus.

TABLEAU II - Choix alimentaires de M. erythroleucus et de T. gracilis exprimés en pourcentage de chaque espèce ou groupe d'espèces végétale, comparés à la répartition en pourcentage des ^{bionaires des} graines disponibles au sol de juillet 1978 à juin 1979. (Ne sont citées que les graines qui représentent soit 1 % du régime de l'une ou l'autre espèce, soit 1 % du disponible au sol).

TABLEAU III. Estimation de la consommation annuelle de graines en kg/ha par les deux principales espèces de rongeurs, calculée à partir des densités et des biomasses par hectare de rongeurs, en considérant que la consommation quotidienne est égale au $1/10^{\circ}$ de la biomasse. Comparaison avec la production de graines estimée d'après KAHLEM (1983), à partir de 1978. Les pourcentages sont calculés à partir de la consommation des graines d'espèces herbacées, qui est estimée à 95 % de la consommation totale selon les données de 1978-79 (les 5 % restants correspondant aux graines d'arbres et d'arbustes).

	Mastomys				Taterillus			
	SP1	SSA	SSB	SP2	SP1	SSA	SSB	SP2
Nombre d'estomacs étudiés	45	298	117	194	63	164	201	159
Acanthacées								
Peristrophe bicalyculata	-	2	-	-	2	-	-	-
Capparidacées								
Boscia senegalensis	2	6	8	1	5	4	1	1
Commelinacées								
Commelina spp.	-	6	2	5	-	6	2	3
Composées								
Acanthospermum hispidum	4	12	8	36	40	53	34	72
Blainvillea gayana	-	1	-	3	-	1	-	1
Sclerocarpus africanus	-	-	-	-	2	-	-	-
Convolvulacées								
Ipomea spp.	-	15	29	7	5	5	21	6
Jacquemontia tamnifolia	-	1	2	-	-	-	3	1
Merremia aegyptiaca	11	5	38	23	14	2	12	19
Merremia dissecta	-	-	3	7	2	-	5	6
Cucurbitacées								
Cucumis melo	-	7	-	23	3	1	-	20
Euphorbiacées								
Acalypha spp.	7	5	3	12	2	4	-	9
Phyllanthus niruri	2	-	-	-	2	-	1	-
Ficoïdées								
Trianthema portulacastrum	13	26	15	53	36	12	11	42
Graminées								
Pennisetum americanum (mil)	13	4	1	-	10	9	1	-
spp.	36	11	3	-	17	18	1	2
Legumineuses								
Indigofera spp.	-	2	6	1	-	9	23	5
Malvacées								
Abutilon ramosum	-	2	3	2	-	7	4	1
Sida alba	-	4	-	3	-	7	3	-
Nyctaginacées								
Boerchavia	2	3	-	-	2	4	-	-
Rhamnacées								
Ziziphus mauritiana	2	5	3	1	-	5	1	-
Rubiacees								
Borreria spp.	-	-	3	1	-	-	2	2
Solanacées								
Physalis micrantha	2	6	-	10	-	-	1	-
Tiliacées								
Corchorus spp.	-	9	1	-	2	11	6	-
Triumphetta pentandra	-	1	-	-	2	-	-	-
Zygophyllacées								
Tribulus terrestris	2	3	3	25	11	25	18	44

Espèces végétales	Graines disponibles au sol en %	Choix alimentaires des rongeurs en %	
		<i>Mastomys</i>	<i>Taterillus</i>
<i>Cassia tora</i>	48,9	-	-
<i>Merremia aegyptiaca</i>	15,0	11,3	7,4
Graminées spp. (Mil compris)	12,3	18,3	10,5
<i>Ipomea</i> spp.	5,6	11,9	9,1
<i>Achyranthes aspera</i>	3,8	-	-
<i>Acanthospermum hispidum</i>	2,6	7,9	23,2
<i>Grewia bicolor</i>	2,2	-	-
<i>Acacia ataxacantha</i>	2,1	-	-
<i>Commelina</i> spp.	0,7	2,6	1,6
<i>Ziziphus mauritiana</i>	0,7	2,6	0,3
<i>Acalypha</i> spp.	0,4	4,2	0,4
<i>Cucumis melo</i>	0,2	2,7	0,7
<i>Triumfetta pentandra</i>	0,2	0,1	1,0
<i>Abutilon ramosum</i>	0,1	1,2	1,9
<i>Corchorus</i> spp.	0,1	3,7	4,2
<i>Indigofera</i> spp.	0,1	2,4	9,3
<i>Physalis micrantha</i>	0,1	3,0	0,3
<i>Sida alba</i>	0,1	1,3	2,4
<i>Trianthema portulacastrum</i>	0,1	14,5	9,9
<i>Boerhavia</i> sp.	< 0,05	2,1	0,9
<i>Boscia senegalensis</i>	< 0,05	3,9	1,1
<i>Jacquemontia tamnifolia</i>	< 0,05	0,5	1,1
<i>Merremia dissecta</i>	< 0,05	0,6	2,1
<i>Tribulus terrestris</i>	< 0,05	2,5	9,9

Années	Quantité totale consommée en kg/ha	Production de graines en kg/ha		Part consommée par les rongeurs en %	
		avec <i>Cassia tora</i>	sans <i>Cassia tora</i>	avec <i>Cassia tora</i>	sans <i>Cassia tora</i>
1975 - 1976	216,2	-	-	-	-
1976 - 1977	15,7	-	-	-	-
1977 - 1978	4,5	-	-	-	-
1978 - 1979	23,1	1 061	149	2,1	14,7
1979 - 1980	44,9	286	164	14,9	26,0
1980 - 1981	5,8	803	363	0,7	1,5

Figure 1

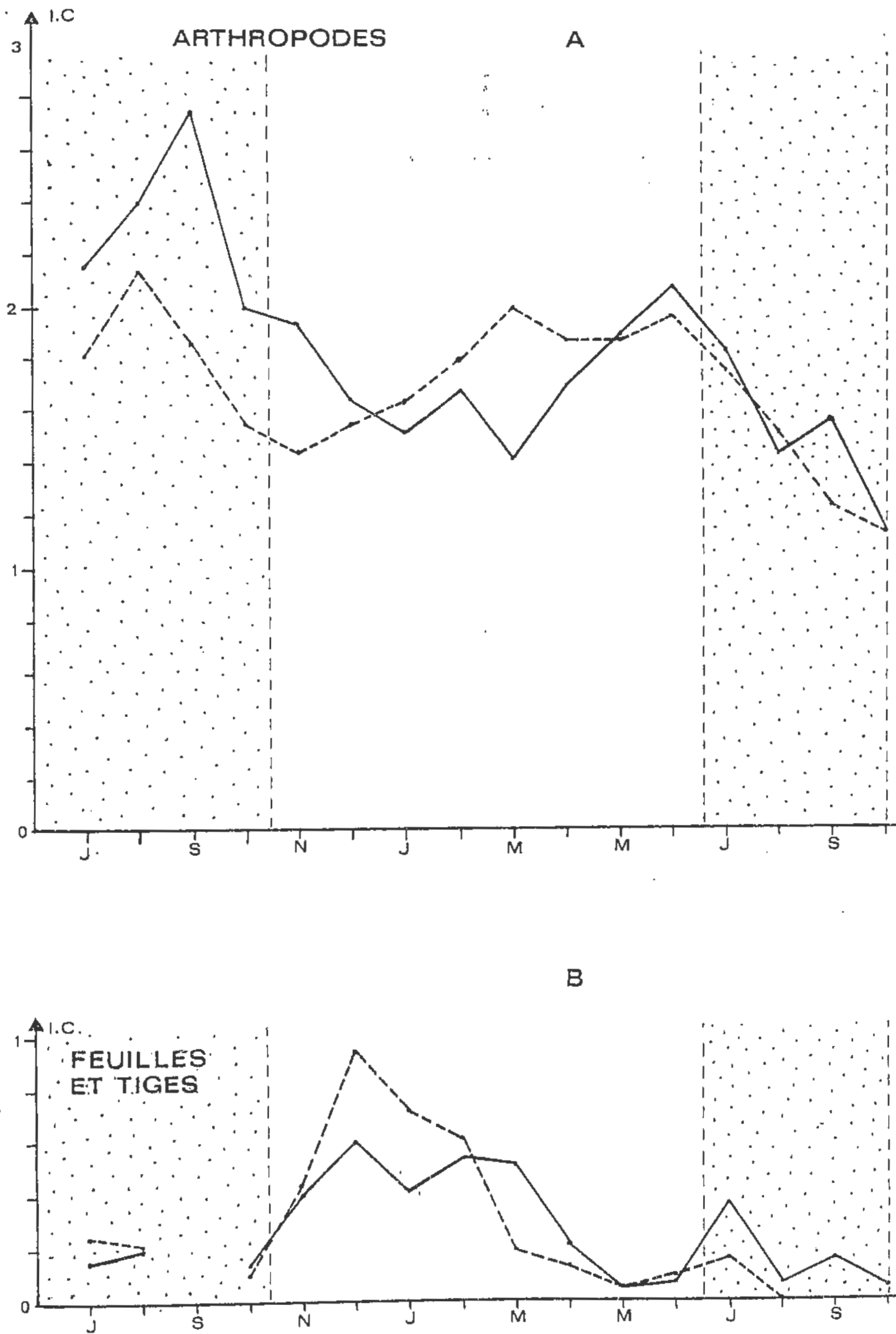


Figure 2

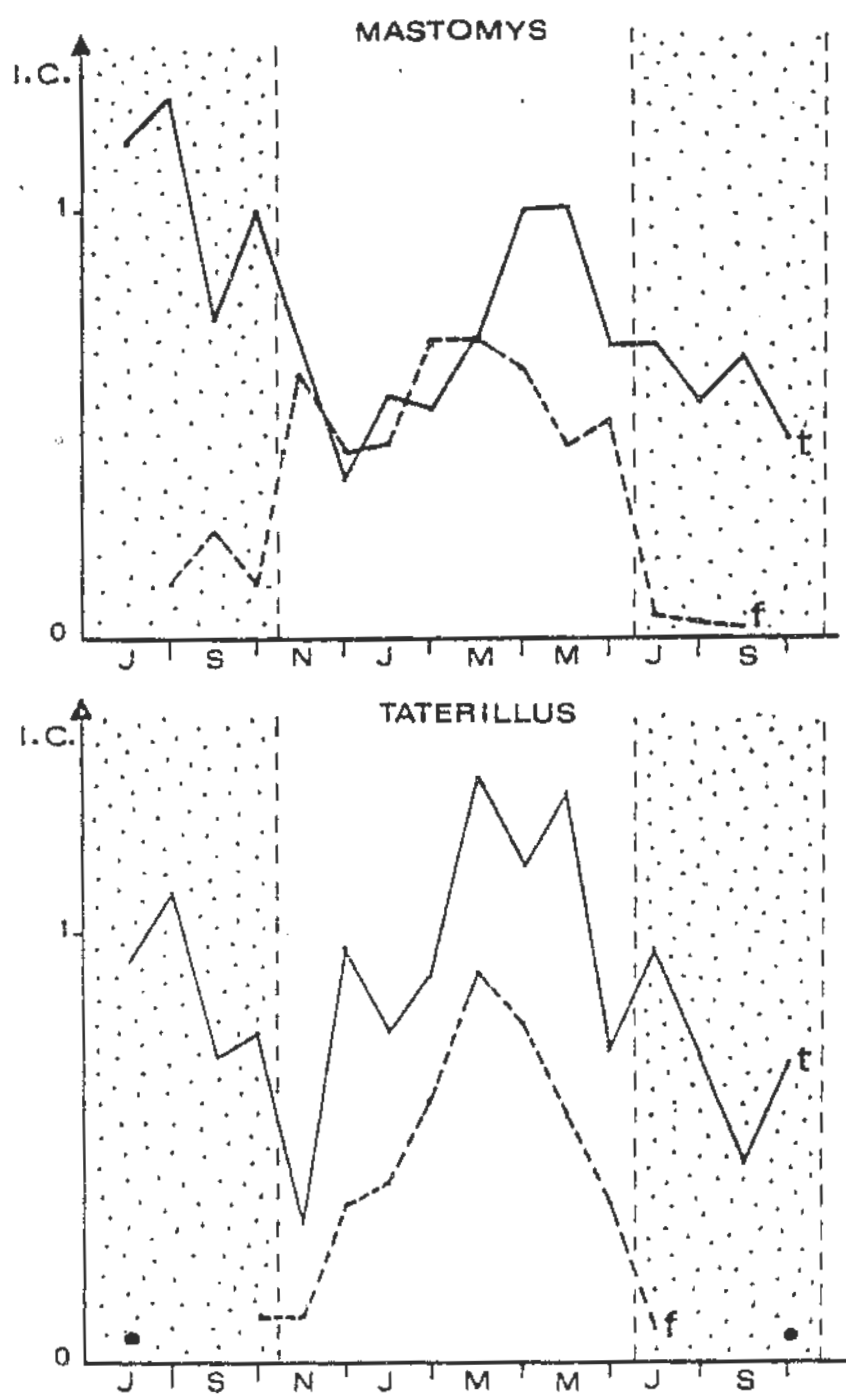


Figure 3

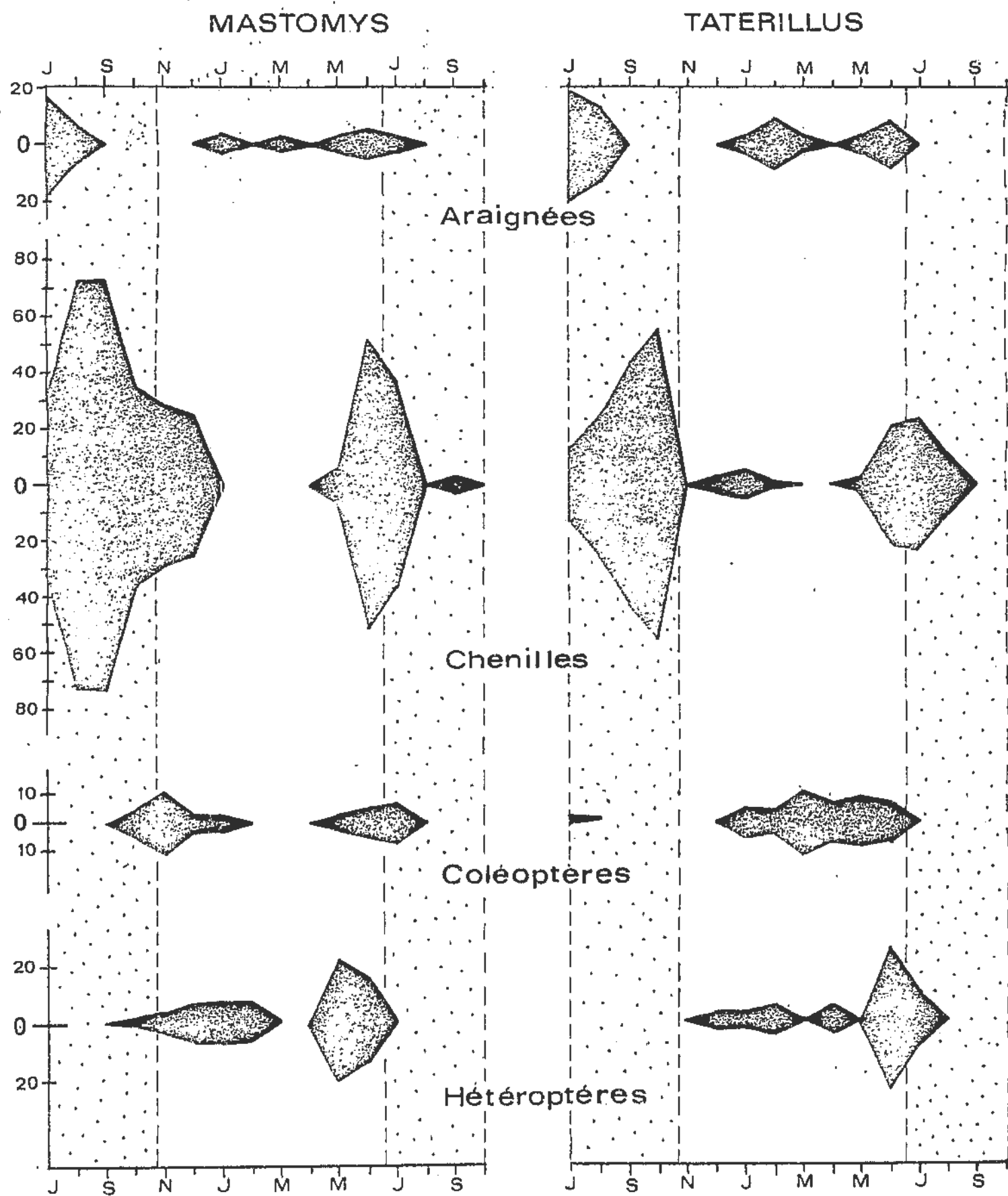
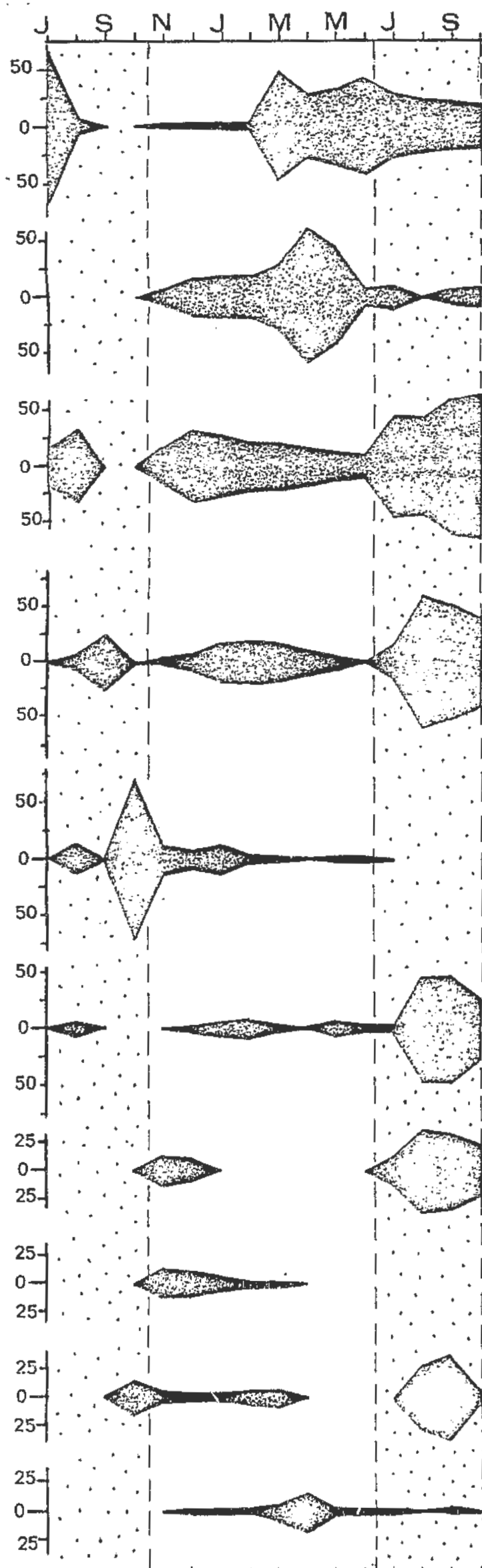


Fig. 3

Figure 4



Merremia
aegyptiaca

Ipomea
spp

Trianthema
portulacastrum

Acantho-
-spermum
hispidum

Graminées

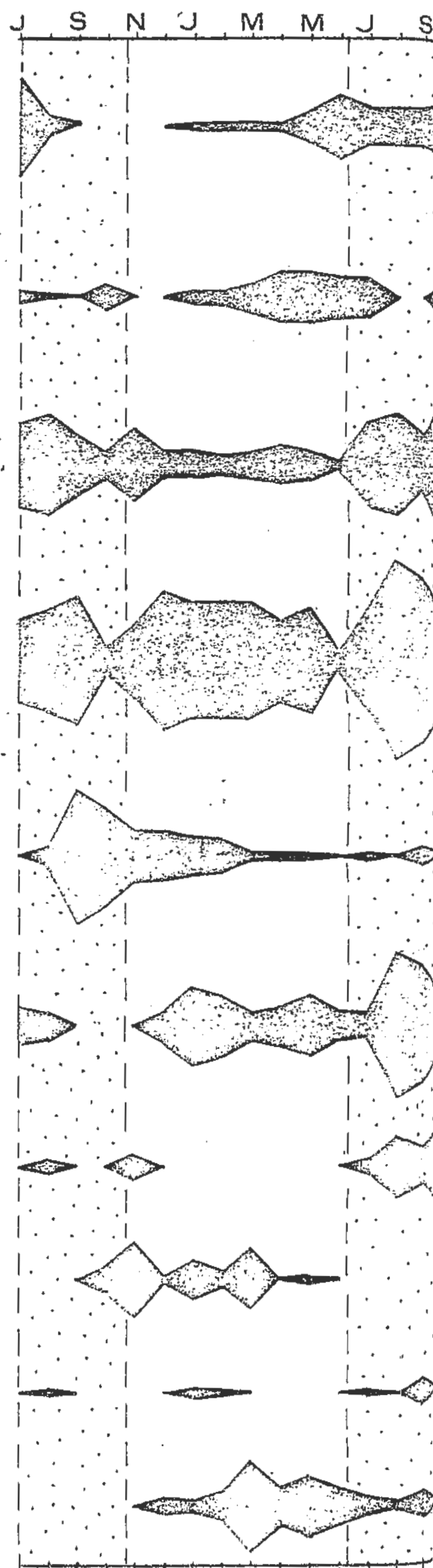
Tribulus
terrestris

Cucumis
melo

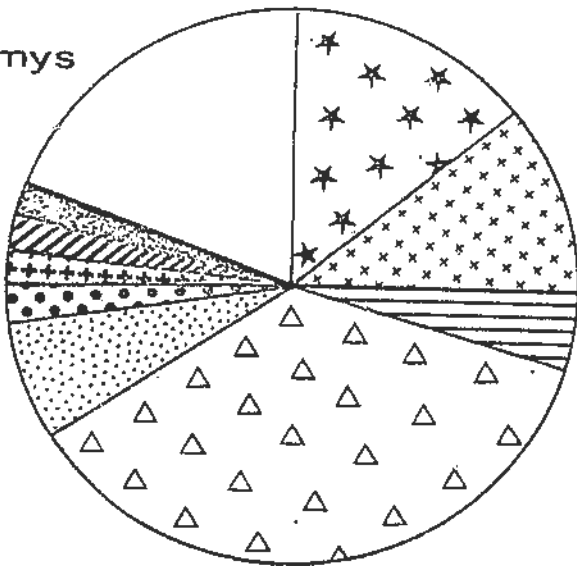
Corchorus
spp

Acalypha
spp

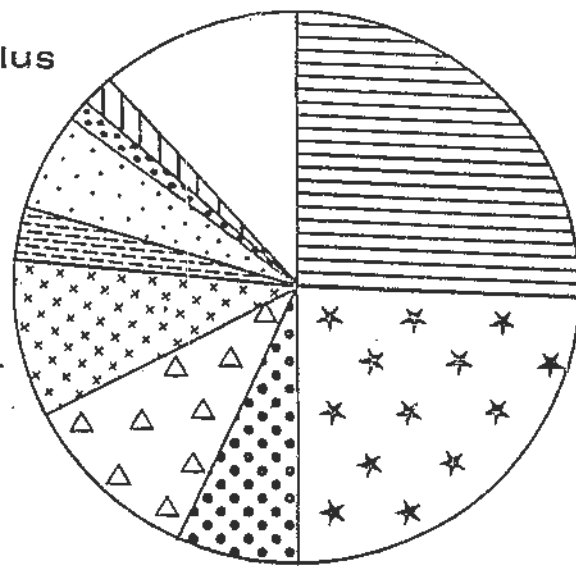
Indigofera
spp



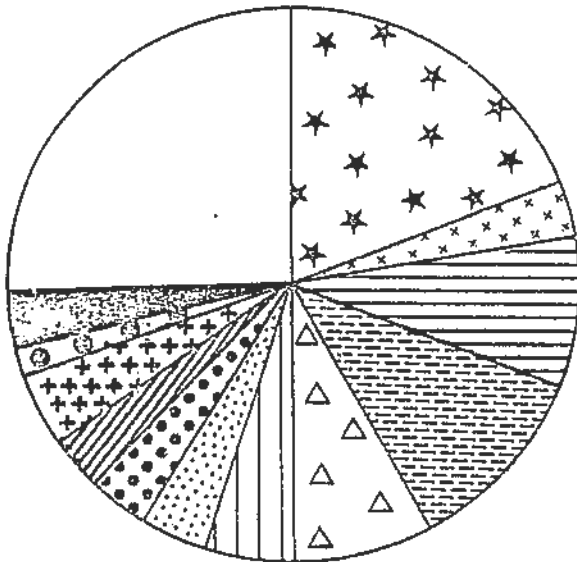
Mastomys



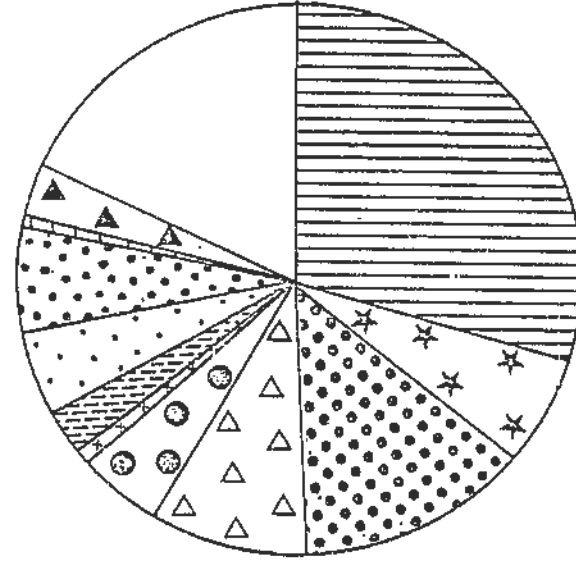
Taterillus



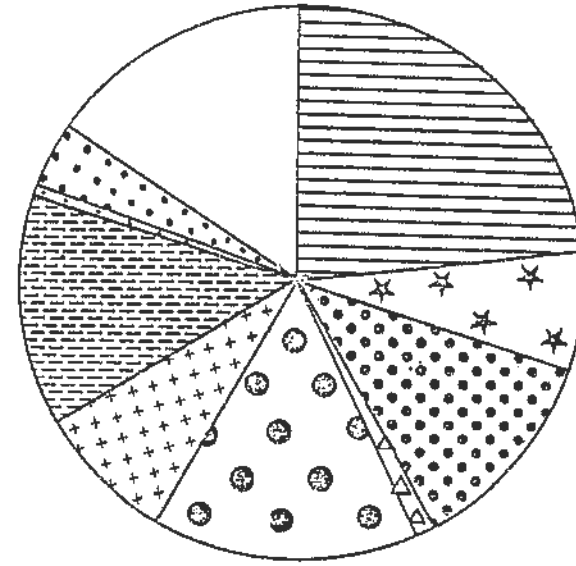
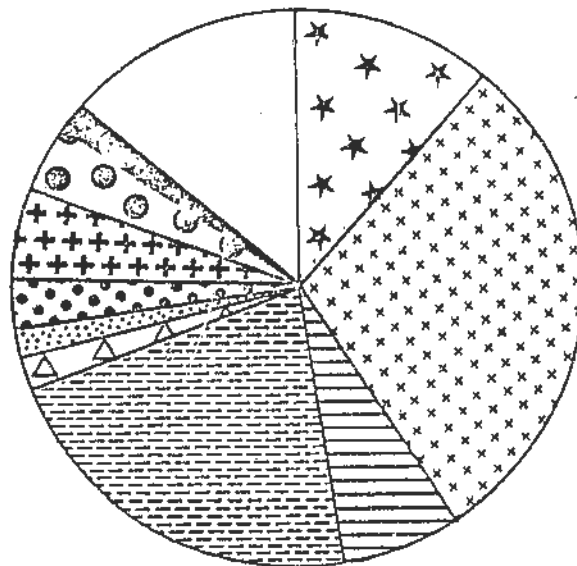
SP₁



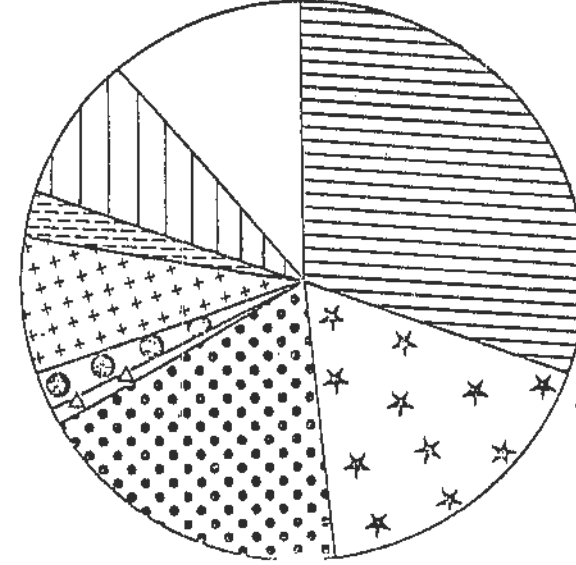
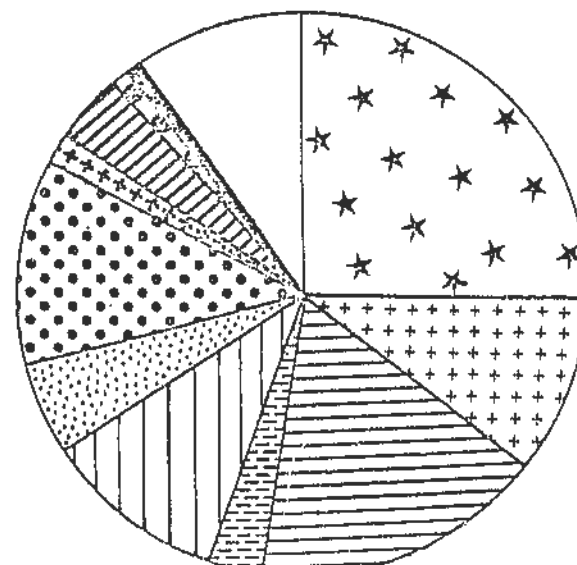
SS_A

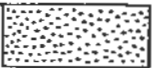
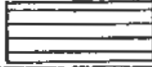
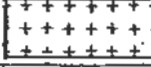
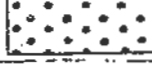
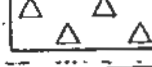
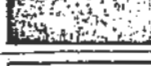
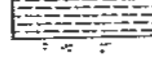


SS_B



SP₂



	Acalypha spp.		Mil
	Acanthospermum hispidum		Merremia aegyptiaca
	Boscia senegalensis		Physalis micrantha
	Corchorus spp.		Sida alba
	Cucumis melo		Trianthema portulacastrum
	Graminées		Tribulus terrestris
	Indigofera spp.		Ziziphus mauritiana
	Ipomea spp.		Autres graines

Légende de la Figure 5

Figure 6

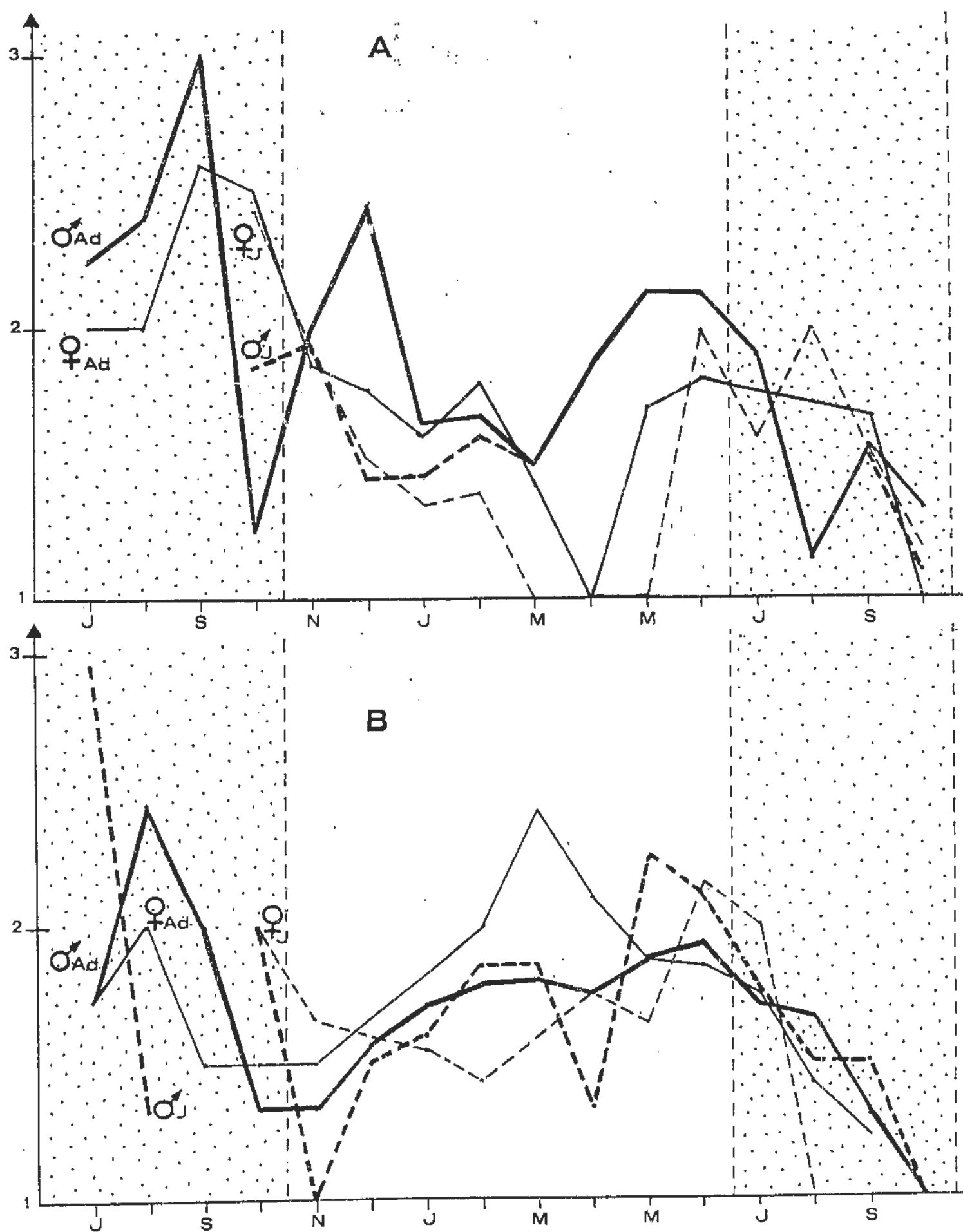
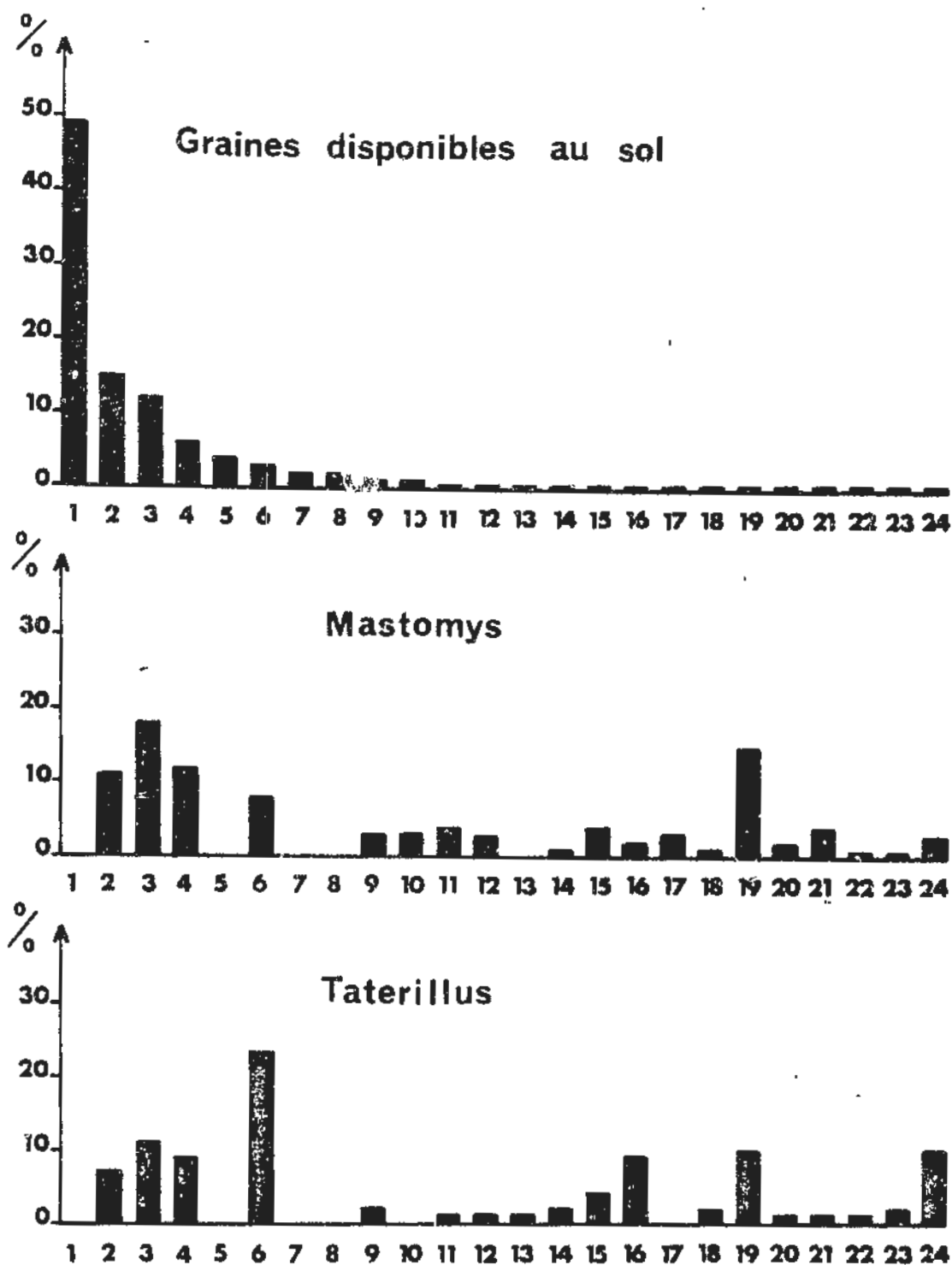


Figure 7



Légende de la figure 7

- 1 *Cassia tora*
- 2 *Merremia aegyptiaca*
- 3 Graminées spp.
- 4 *Ipomea* spp.
- 5 *Achyranthes aspera*
- 6 *Acanthospermum hispidum*
- 7 *Grewia bicolor*
- 8 *Acacia ataxacantha*
- 9 *Commelina* spp.
- 10 *Ziziphus mauritiana*
- 11 *Acalypha* spp.
- 12 *Cucumis melo*
- 13 *Triumphetta pentendra*
- 14 *Abutilon ramosum*
- 15 *Corchorus* spp.
- 16 *Indigofera* spp.
- 17 *Physalis micrantha*
- 18 *Sida alba*
- 19 *Trianthema portulacastrum*
- 20 *Boerhavia* sp.
- 21 *Boscia senegalensis*
- 22 *Jacquemontia thammifolia*
- 23 *Merremia dissecta*
- 24 *Tribulus terrestris*

IV - 3 LES DISPONIBILITES ALIMENTAIRES SONT UN DES
FACTEURS LIMITANTS DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION.

HUBERT B., COUTURIER G., POULET A., et ADAM F.,
(1981), Les conséquences d'un supplément alimen-
taire sur la dynamique des populations de Rongeurs
au Sénégal. I - Le cas de *Mastomys erythroleucus*
en Zone Sahélo-soudanienne. Revue d'Ecologie (Terre
et Vie), vol 35, 73-95

LES CONSEQUENCES D'UN SUPPLEMENT ALIMENTAIRE SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE RONGEURS AU SENEGAL

I. LE CAS DE *MASTOMYS ERYTHROLEUCUS* EN ZONE SAHELO-SOUDANIENNE

B. HUBERT *, G. COUTURIER, A. POULET et F. ADAM

*Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre O.R.S.T.O.M.,
B.P. 1386, Dakar, Sénégal*

Les mécanismes de régulation des populations animales ont fait l'objet de théories parfois contradictoires (Hairston, Smith et Slobodkin, 1960 ; Odum, Connell et Davenport, 1962 ; Ehrlich et Birch, 1967 ; Slobodkin, Smith et Hairston, 1967). Parmi les hypothèses avancées certaines considèrent les populations de granivores comme étant limitées par leurs ressources alimentaires et plus sensibles que les autres consommateurs primaires aux variations du milieu.

Les populations de rongeurs au Sahel sont sujettes à de très fortes variations, pouvant aller jusqu'à de véritables explosions démographiques prenant la forme de pullulations et causant d'importants dommages à l'agriculture ; il nous a paru intéressant de tester ces hypothèses concernant la régulation naturelle sur ces populations de rongeurs, dans le but d'établir un modèle prévisionnel de leurs variations démographiques.

Nous avons procédé à une expérimentation de « supplémentation » alimentaire dans la nature afin de voir de quelle manière le contrôle du facteur « ressources alimentaire disponibles » est susceptible d'entraîner des modifications de la dynamique de populations : densités, recrutement de jeunes, taux de survie, dimension des domaines vitaux, etc.

Plusieurs auteurs ont déjà effectué ce genre d'expérience en zone tempérée sur des granivores (Bendell, 1959 ; Fordham, 1971 ; Smith, 1971 ; Flowerdew, 1972 et 1973 ; Andrzejewski et Mazur-

* Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue de Buffon, F 75005 Paris.

kiewicz, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978 et 1979) et sur des herbivores (Krebs et Delong, 1965 ; Chitty, Pimentel et Krebs, 1962) avec des résultats variables. A notre connaissance, seuls Taylor et Green (1976) ont réalisé une expérimentation semblable en zone tropicale, au Kenya, en fournissant du blé à un peuplement de *Mastomys natalensis* et d'*Arvicanthis niloticus*.

La présente expérimentation a été réalisée dans deux zones climatiques distinctes : l'une en région sahélo-soudanienne, à Bandia, porte sur un peuplement de plusieurs espèces de rongeurs omnivores, en fait surtout granivores (Hubert, Gillon et Adam, 1981). C'est cette expérience qui fait l'objet du présent article, les résultats présentés concernant essentiellement un Muridé *Mastomys erythroleucus*, les autres espèces présentes dans le milieu étant, à l'époque de ce travail et à la suite des très fortes baisses d'effectifs en 1976-77, beaucoup trop rares pour pouvoir faire l'objet d'une étude. Une seconde expérimentation a été réalisée en région sahélienne, à Fété-Olé, sur une population de *Taterillus pygargus* ; elle fait l'objet d'une autre publication (Poulet *et al.*, 1981).

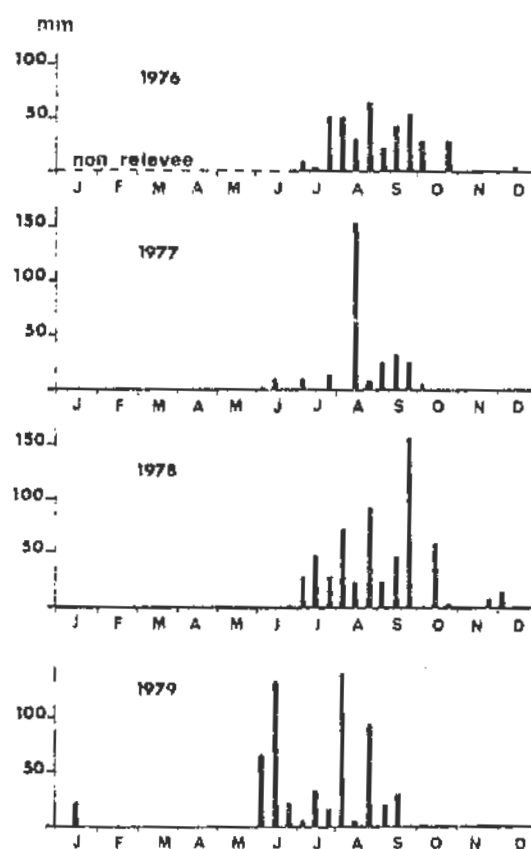


Fig. 1. — Précipitations décadales en millimètres.

LE MILIEU

L'emplacement choisi pour ce travail se situe en zone sahélo-soudanienne à 70 km au S.-E. de Dakar, au Sénégal. Le milieu est constitué de champs cultivés de manière traditionnelle pendant les pluies (mil et arachide) et d'une « forêt classée », la forêt de Bandia, soumise à des coupes tous les dix-huit ans pour la fabrication de charbon de bois. C'est dans cette région boisée que se situent les deux surfaces qui font l'objet de cette étude comparée. La description détaillée du milieu physique a été donnée dans Hubert (1977) et Hubert, Leprun et Poulet (1977) ; nous rappellerons ici brièvement que le climat est caractérisé par une longue saison sèche (de novembre à juin) et par une brève et unique saison des pluies de juillet à octobre ; les précipitations sont variables d'une année sur l'autre, aussi bien pour les quantités que pour la répartition (fig. 1), bien que la région soit traversée par l'isohyète de 550 mm.

Le milieu végétal est constitué d'une strate arborée assez basse (3 à 4 m), composée pour l'essentiel de Mimosées (*Acacia seyal*, *Acacia ataxacantha*, *Acacia sieberiana*, *Dichrostachys glomerata*) et Combrétacées (*Combretum glutinosum*, *Combretum micranthum*), ainsi que d'une strate herbacée, dont la composition floristique et la densité sont très variables d'une année à l'autre ; certaines espèces sont toutefois toujours présentes, on peut ainsi citer des Graminées (*Dactyloctenium aegyptium*, *Echinochloa colona*, *Eragrostis tremula*, *Panicum laetum*, *Cenchrus biflorus*, etc.), des Légumineuses (*Cassia tora*, *Indigofera hirsuta*, *I. suffruticosa*, *Desmodium tortuosum*, etc.), des Malvacées (*Sida alba*, *Abutilon ramosum*), des Convolvulacées (*Merremia aegyptiaca*, *Ipomea-eriocarpa*, *I. pilosa*, etc.) et une Amaranthacée (*Achyranthes aspera*).

Les populations de rongeurs y font l'objet d'études depuis 1971 ; celle-ci s'intègrent depuis 1978, dans un programme plus vaste de recherches sur les relations entre la production de graines de la strate herbacée et les populations des principaux granivores (fourmis, oiseaux, rongeurs) : c'est-à-dire que la production grainière est estimée chaque année, que la disponibilité en graines est suivie au cours des saisons, ainsi que la consommation par les populations de granivores dont les effectifs et l'activité sont mesurés. La végétation herbacée se reproduit exclusivement par graines, et celles-ci représentent les seuls éléments végétaux vivants à ce niveau trophique pendant la longue saison sèche.

METHODES

Depuis août 1976, deux zones voisines ont été soumises à un piégeage régulier, tous les mois ou tous les deux mois, par marquage-recapture, à l'aide d'une grille de pièges métalliques, du

type « Manufrance », placés tous les 10 m sur l'ensemble de la surface : il s'agit du quadrat « Alimentation » (QA) d'une surface de 2,5 ha et du quadrat témoin ou « Contrôle » (QC) de 4 ha ; ces deux zones sont situées dans le secteur de la forêt qui a fait l'objet d'une coupe en 1973 : le QC correspond grossièrement à la zone appelée « quadrat forêt » dans un travail antérieur (Hubert, 1977).

Le quadrat « Alimentation » est équipé en permanence de 361 boîtes métalliques, qui sont garnies depuis septembre 1976 deux fois par semaine de 10 g environ de granulés d'aliments complets du commerce à base de céréales et destinés aux rongeurs ; ces boîtes sont disposées, elles aussi, tous les 10 m, mais elles recouvrent une surface plus grande, dépassant de 20 m dans toutes les directions la surface piégée. Le premier piégeage a fonctionné en calendrier de capture et les piégeages suivants ont duré cinq nuits de suite, une fois par mois si possible, sinon tous les deux mois. Le supplément alimentaire a donc été de 120 kg par hectare et par an.

Les « densités » représentent en fait le nombre d'animaux vivants par hectare sur chaque quadrat au moment de chaque piégeage ; elles sont calculées de la même manière que par Poulet *et al.* (1981) en faisant la somme des éléments suivants :

$$d = (n + r_1 + r_2 + p) / S$$

ou n = nombre d'animaux capturés plus de deux fois au cours des cinq jours consécutifs de piégeage ; il s'agit des résidents « notoires ».

r_1 = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage, mais déjà marqués au cours d'un piégeage précédent ou recapturés ultérieurement ; il s'agit là des résidents « discrets ».

r_2 = nombre d'animaux non capturés au cours de cinq jours de piégeage, mais marqués antérieurement et recapturés ultérieurement : ce sont des résidents, non capturés au cours de ce piégeage.

p = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage et jamais recapturés, divisé par le nombre de nuits de piégeage (cinq en général) ; c'est une estimation des animaux de passage (« flux journalier »).

S = surface en ha.

Les courbes de survie, calculées selon la méthode de Leslie *et al.* (1955) sont données pour deux catégories d'animaux :

— les animaux immigrants apparus sur le quadrat à l'âge adulte pour la première fois ; ce n'est donc pas un taux de survie, mais uniquement un taux de résidence ;

— les jeunes animaux capturés pour la première fois, pesant moins de 25 g pour les femelles et moins de 30 g pour les mâles ;

ces animaux sont considérés comme nés sur la surface étudiée ; le calcul de leur taux de résidence s'apparente plus à un taux de survie, bien qu'il confonde mortalité et émigration.

En fait, aussi bien dans un cas que dans l'autre, la comparaison des taux de résidence entre deux surfaces, l'une supplémentée et l'autre non, est intéressante en soi, même si ce n'est pas un taux de survie proprement dit.

RESULTATS

1°) LE NOMBRE D'ANIMAUX VIVANTS PAR HECTARE.

Les « densités » ainsi établies sont présentées au tableau I et à la figure 2 : sur le QA, elles sont toujours plus élevées que sur le QC. La chute de population observée pendant les derniers mois de 1976 a suivi une période de pullulation constatée sur l'ensemble des régions septentrionales du Sénégal, y compris à Bandia. Les densités sont très faibles en 1976 et 1977, et elles commencent seulement à remonter à partir de la saison des pluies 1978, de façon beaucoup plus marquée sur le QA que sur le QC. En 1979, cette augmentation est très nette sur les deux quadrats, les densités étant toujours plus élevées sur le QA. Les maximums atteints sur ce quadrat en 1976, 1978 et 1979 sont du même ordre de grandeur (35-40 animaux/ha).

Par hectare, les nombres d'individus capturés une fois seulement (animaux dits de « passage ») ne sont jamais très différents ; il semble donc qu'il y ait autant d'animaux de passage sur les deux zones et que, par conséquent, les différences de densité observées soient bien dues à des différences du nombre d'individus résidents. Une légère différence se note en fin de saison des pluies 1976 et 1978 ; elle est due à un plus grand nombre de jeunes animaux sur le QA (fig. 2 B).

2°) LE RECRUTEMENT DES JEUNES.

La figure 2 A représente le nombre, par hectare, de jeunes animaux nouvellement marqués à chaque piégeage. Ces jeunes sont supposés être nés sur chacune des deux surfaces : ils sont plus nombreux et apparaissent plus tôt sur le QA (tableaux I et II).

3°) TAUX DE SURVIE OU DE RÉSIDENCE.

a) Des jeunes animaux nés sur le quadrat.

Les figures 3 A, B et C montrent les différences entre les « courbes de survie » en 1976-1977, 1977-1978 et 1978-1979 : la survie est toujours meilleure sur le QA que sur le QC, ainsi que le confirme l'espérance de vie pour la première classe d'âge, c.à. (tableau II). La différence est surtout sensible sur la survie des animaux entre deux et trois mois ; par contre, à partir du huitième mois, les cour-

TABEAU I
Nombre de résidents, d'animaux de passage et de nouveaux jeunes par hectare.
Calcul des densités en tenant compte du flux journalier.

		Quadrat "Contrôle"				Quadrat "Alimentation"			
		Résidents /ha.	Passagers /ha.	d/ha.	Nouveaux jeunes	Résidents /ha.	Passagers /ha.	d/ha.	Nouveaux jeunes
août	1976	17.5	2.3	17.7		37.8	8.0	39.4	
septembre						20.9	1.8	21.3	
octobre		9.8	1.4	10.0		11.1	4.4	12.0	4.9
novembre						8.4	2.2	8.9	3.6
décembre		3.6	1.6	3.9	2.7				
janvier	1977	2.5	2.0	2.9	2.7	7.6	2.7	8.1	4.4
février						6.7		6.7	0.4
mars		2.0	1.6	2.3	1.8	8.0	0.9	8.1	0.9
avril						8.9	2.2	9.4	
mai		3.6	1.4	3.9					
juin		3.2		3.2		7.1	0.4	7.2	0.4
juillet						5.3		5.3	
août		1.8	1.1	2.0		3.1		3.1	
septembre						4.9	0.9	5.1	
octobre		0.9	0.2	1.0	0.2				
novembre						4.9	1.3	5.2	3.6
décembre		2.3	1.8	2.6	3.4				
janvier	1978					4.4	2.2	4.9	2.7
février									
mars		1.6	0.2	1.7	0.5	4.4	0.9	4.6	1.8
avril									
mai		1.1	0.2	1.2		5.8	1.3	6.0	0.9
juin									
juillet		0.9	0.2	0.9					
août						5.8	0.9	5.7	
septembre									
octobre		6.8	3.8	7.6	1.8	18.7	8.9	20.4	8.9
novembre									
décembre		7.5	6.1	8.7	6.3	32.9	10.7	35.0	13.3
janvier	1979	6.6	1.1	6.8	1.1	28.4	0.9	28.6	5.3
février		7.5	0.9	7.7	2.3	28.4	2.2	28.9	3.1
mars						21.8	0.4	21.9	0.9
avril		6.6	0.2	6.7		20.0		20.0	0.9
mai						16.4	0.9	16.6	
juin		8.2	1.4	8.4		24.9	2.2	25.3	
juillet		11.8	1.8	12.2		24.4	3.5	25.1	1.3
août		19.6	6.1	20.7	7.0				
septembre		14.1	14.1	19.2	7.0	35.6		35.6	10.7
octobre		22.9		22.9	15.7				

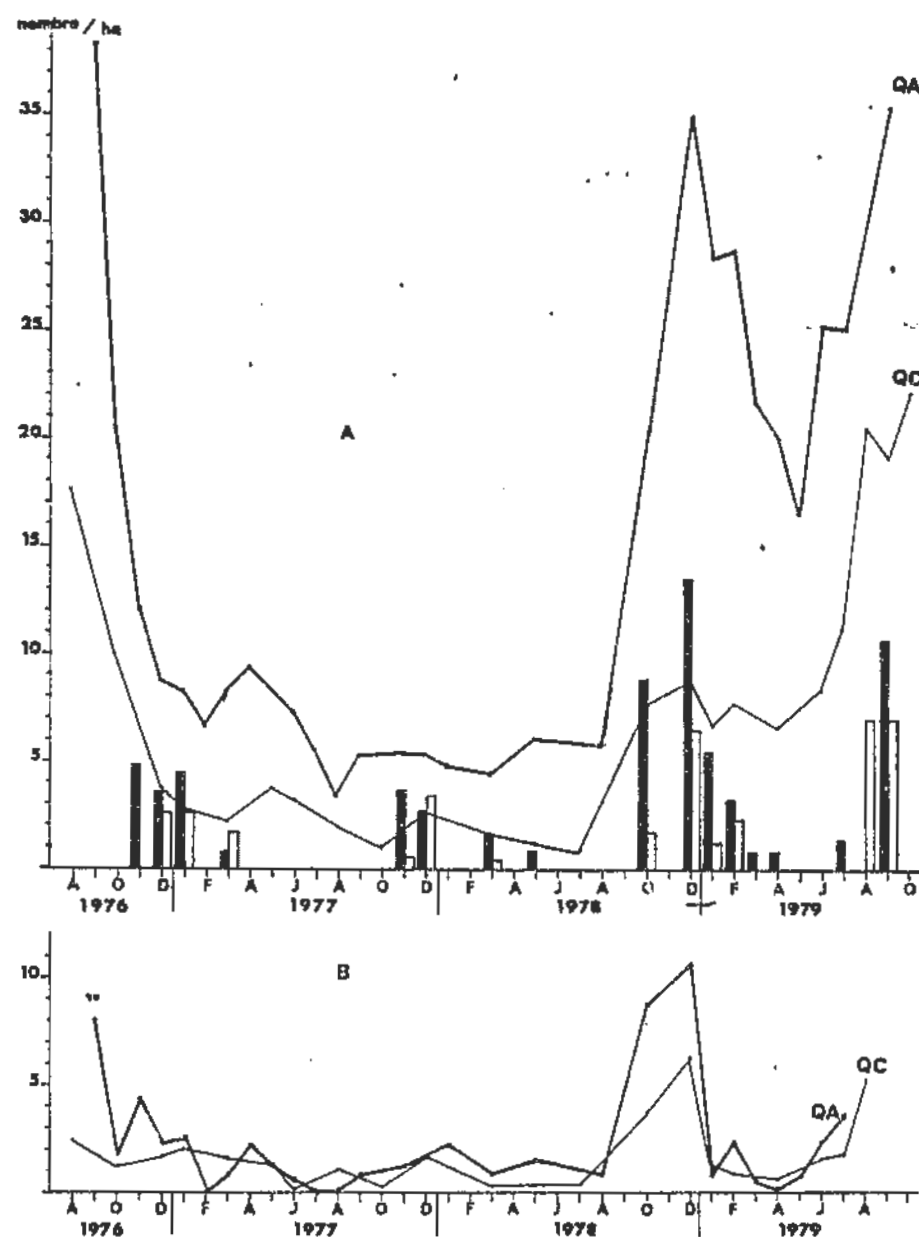
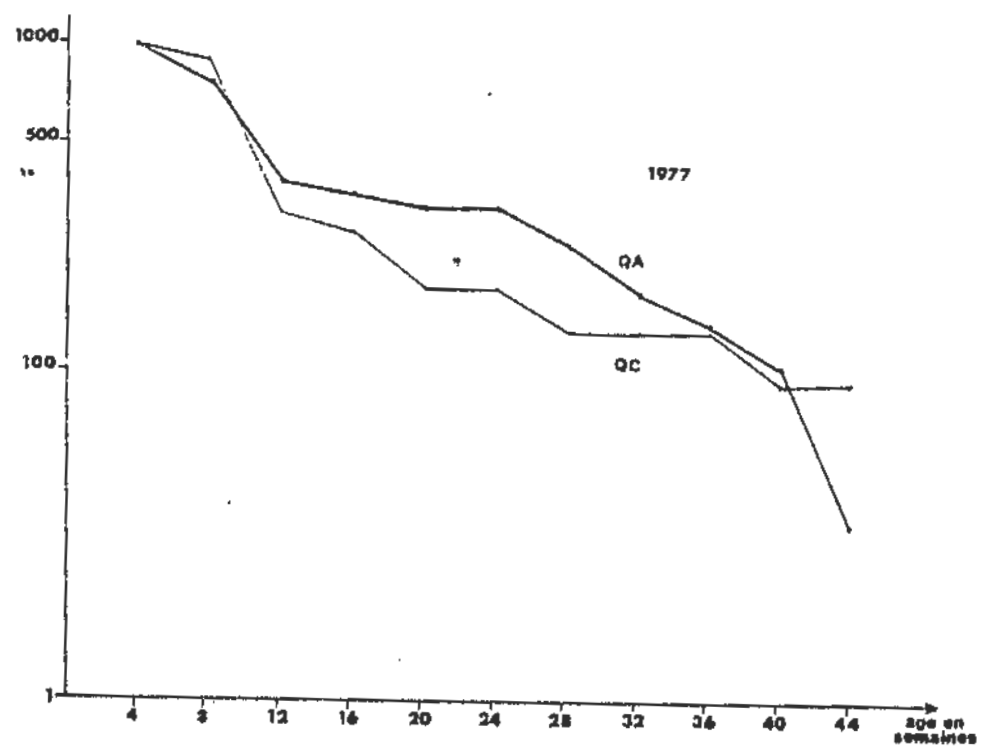
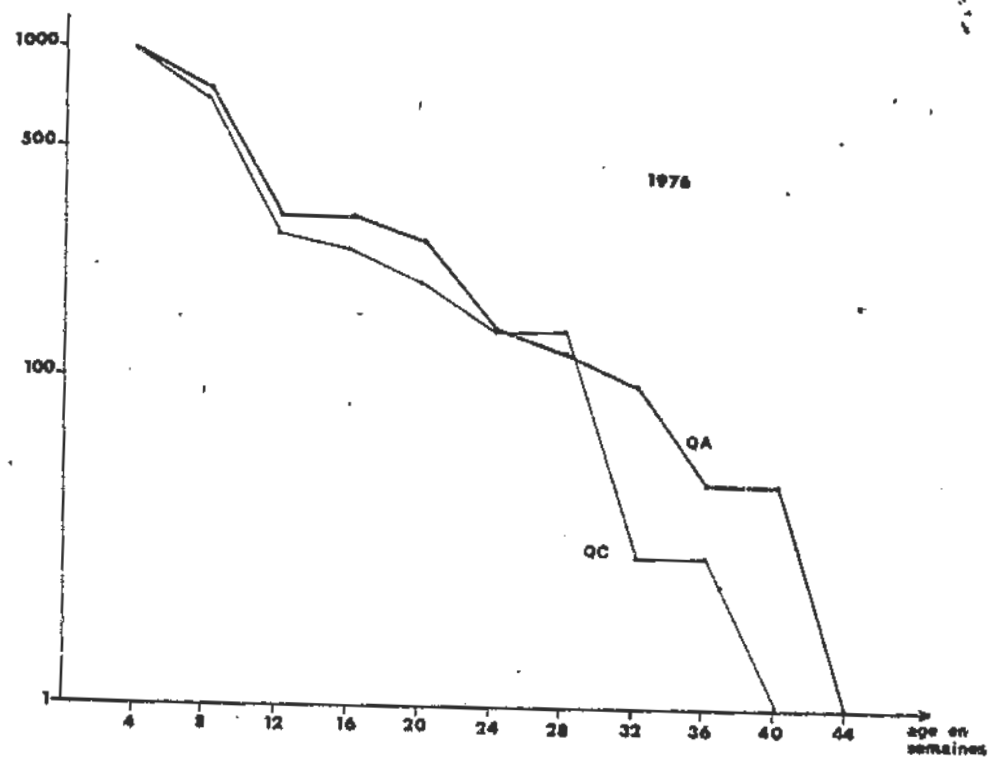


Fig. 2. — A. Evolution mensuelle des densités absolues, en nombre d'individus par hectare, sur les deux quadrats ; les histogrammes représentent le nombre de jeunes animaux nouveaux par hectare au cours de chaque piégeage sur chacun des deux quadrats : en noir, le quadrat avec supplément alimentaire ; en blanc, le quadrat témoin.
B. Evolution mensuelle du nombre d'animaux de « passage » par hectare sur chacun des deux quadrats.



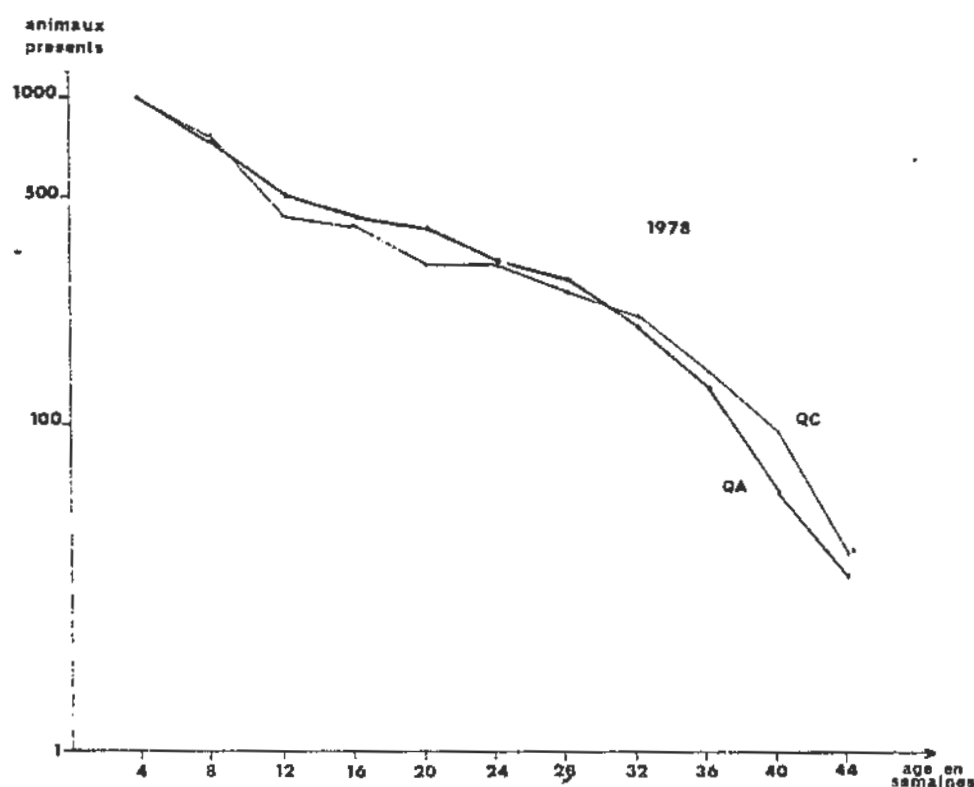


Fig. 3. — Courbes de survie (ou de résidence) des jeunes animaux nés sur les deux quadrats en 1976, 1977, 1978. Les nombres de survivants sont ramenés à 1 000 à l'âge de quatre semaines.

bes sont très voisines, sauf en 1976, où la disparition a été très forte sur les deux zones, mais là encore, plus forte sur le QC.

b) Des animaux adultes « immigrants ».

Les figures 4 A et B confirment les différences entre les « taux de résidence » sur les deux quadrats, comme l'exprime la durée moyenne de résidence espérée pour les animaux à leur première capture (e').

Le nombre « d'immigrants » par hectare est à peine plus élevé sur le QA que sur le QC en 1976-1977 et 1978-1979 respectivement 9,8 et 38,2 par hectare sur le QA et 7,7 et 30,0 par hectare sur le QC ; il peut être considéré comme négligeable pour les deux en 1977-1978 (tableau II).

4°) LE POIDS VIF DES MALES.

Seuls les poids des individus mâles ont été pris en considération, celui des femelles étant sujet à trop de variations incontrôlables en période de reproduction (tableau VI). Pour chaque piégeage, les animaux sont répartis en trois classes d'âge (juvéniles,

subadultes et adultes) ; bien entendu certaines de ces classes peuvent ne pas être représentées au cours d'un piégeage.

Quelle que soit la classe d'âge à laquelle ils appartiennent, le poids des animaux est, à quelques exceptions près, toujours plus élevé sur le QA que sur le QC (fig. 5).

5°) L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE.

Comme le montre le tableau V, le nombre de femelles gestantes est un peu plus élevé sur le QA que sur le QC ; mais surtout, en 1978-1979, la saison de reproduction s'est maintenue plus longtemps sur le QA que sur le QC, puisqu'il y a encore des femelles gestantes en janvier et février (d'où la présence de jeunes animaux nouveaux jusqu'en avril 1979, fig. 2). D'autre part, la saison des pluies précoce en 1979 (dès juin) s'accompagne de l'avancée de l'entrée en reproduction.

TABLEAU II

Tables de survie (ou de résidence) des jeunes animaux nés sur chacun des deux quadrats en 1976-1977, 1977-1978 et 1978-1979.

Âge en semaines	Quadrat "Contrôle"			Quadrat "Alimentation"		
	1976-77	1977-78	1978-79	1976-77	1977-78	1978-79
2-4	15	22	74	41	28	113
5-8	25	20	57	32	21	82
9-12	10	7	34	13	11	58
13-16	9	6	30	13	10	51
17-20	7	4	23	11	9	46
21-24	5	4	23	6	9	37
25-28	5	3	19	5	7	32
29-32	1	3	16	4	5	23
33-36	1	3	11	2	4	15
37-40	0	2	7	2	3	7
41-44	0	2	3	0	1	4
45-48	0	2	0	0	1	1
e_0	9.15	11.99	13.97	10.49	13.49	18.07

e_0 indique l'espérance de vie (ou de résidence) en semaines pour les animaux apparus entre deux et quatre semaines.

6°) LES DOMAINES VITAUX.

a) *Domaine vital instantané.*

Les moyennes des « Distances Maximales de Recaptures » (DMR) et les moyennes des « Distances de Recaptures Successi-

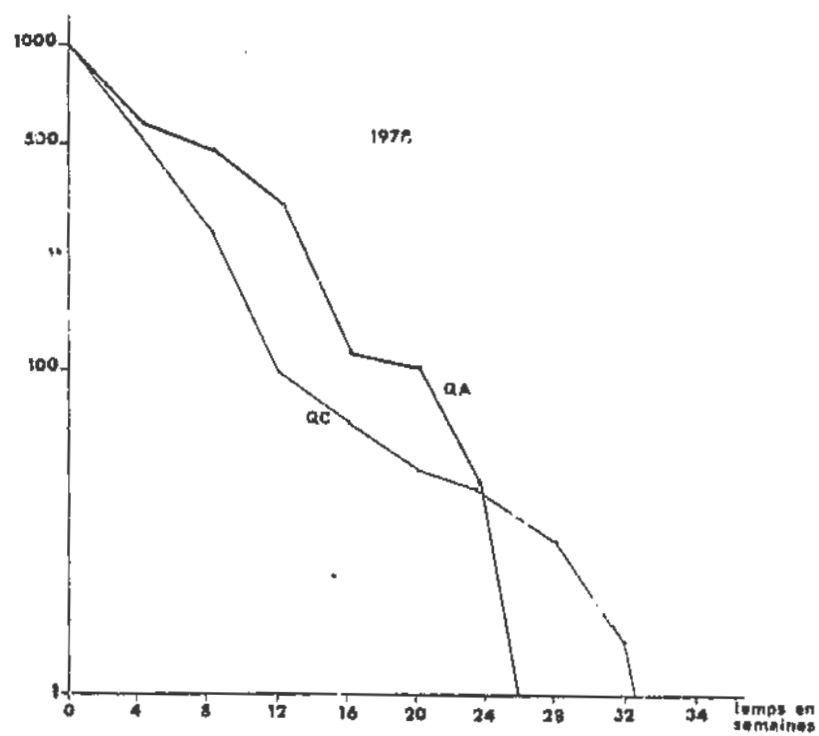
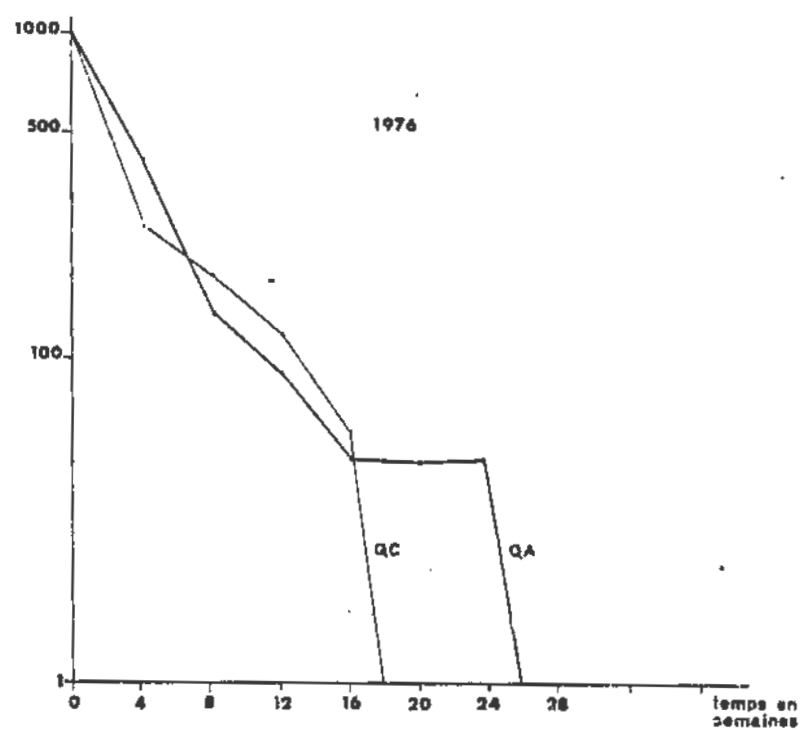


Fig. 4. — Courbe de résidence des animaux s'étant installés à l'âge adulte sur chacun des deux quadrats ; les nombres ont été rapportés à 1 000 à l'origine.

TABLEAU III
*Tables de résidence des adultes migrants sur chacun
 des deux quadrats en 1976-1977 et 1978-1979.*

Temps de résidence en semaines	Quadrat "Contrôle"		Quadrat "Alimentation"	
	1976-1977	1978-79	1976-77	1978-79
0- 4	34	132	22	86
5- 8	9	70	9	50
9-12	6	35	3	42
13-16	4	13	2	29
17-10	2	9	1	10
21-24	0	7	1	9
25-28	0	6	1	4
29-32	0	4	0	0
33-36	0	2	0	0
e'	4.36	6.41	5.06	8.6

e', indique l'espérance de résidence en semaines pour les animaux à leur arrivée.

ves » ($\overline{DRS}$) sont comparées pour chaque piégeage sur les deux quadrats (tableau VI, figures 6 et 7). La $\overline{DMR}$ et la $\overline{DRS}$ des mâles varient au cours de l'année, c'est-à-dire que leur domaine vital, de dimension voisine de celui des femelles en saison sèche, augmente pendant la période de reproduction pour doubler ou tripler, avec d'assez fortes variations individuelles ; ceci correspond, en fait, à une augmentation du domaine au cours de la vie des animaux, comme cela a été remarqué chez *Clethrionomys glareolus* par Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976). Le domaine vital des femelles semble par contre très stable tout au long de l'année, et il est plus grand sur le QC que sur le QA ; il est stable, malgré les variations de densité qui, on l'a vu, évolue au cours de l'année, ainsi que d'une année sur l'autre. Les moyennes générales des $\overline{DMR}$ et des $\overline{DRS}$ des femelles sont significativement toujours plus grandes sur le QC que sur le QA (au risque de 0.05), confirmant ainsi les observations de Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976).

b) Déplacement du domaine vital.

Le tableau VII présente la moyenne générale pour chaque sexe des déplacements des centres de gravité des domaines vitaux d'un mois sur l'autre pour tous les animaux marqués et recapturés entre octobre 1976 et octobre 1979. La différence entre les moyennes des

TABLEAU IV

*Poids vifs en grammes des adultes mâles et femelles
sur les deux quadrats, avec leur erreur standard si le nombre
de données le permet.*

		Quadrat "Contrôle"		Quadrat "Alimentation"	
		Poids vif en g.		Poids vif en g.	
		mâles	femelles	mâles	femelles
août	1976	47.4 ± 0.9	34.7 ± 0.7		
septembre				60.1 ± 1.2	49.0 ± 1.0
octobre		65.6 ± 2.1	56.5 ± 1.5	59.7 ± 1.6	64.6 ± 3.0
novembre				56.7 ± 1.3	57.6 ± 3.7
décembre		55.8 ± 3.1	52.2 ± 2.4	54.0 ± 1.1	55.0
janvier	1977	56.0			60.5
février					
mars				40.0	53.0 ± 3.1
avril				46.5	61.5
mai		35.3 ± 1.2	31.6 ± 0.7		
juin		35.6 ± 2.2	27.4 ± 0.8	41.0 ± 5.0	34.4 ± 6.0
juillet				49.3 ± 5.9	30.4 ± 2.0
août		60.6 ± 4.5	44.8 ± 4.6	58.0	36.3 ± 6.0
septembre				82.7 ± 8.7	75.6 ± 6.3
octobre			73.0		
novembre				65.0	57.0
décembre		63.0	62.0		
janvier	1978			40.0	
février					
mars					
avril	"			50.0	
mai		34.7 ± 0.5	27.0	34.6 ± 3.7	30.0 ± 2.1
juin					
juillet		52.0 ± 4.9	34.0		
août				69.9 ± 2.1	59.8 ± 3.8
septembre					
octobre		57.8 ± 4.8	67.5 ± 9.3	74.0	72.2 ± 2.2
novembre					
décembre		57.6 ± 2.5	53.0 ± 4.2	58.3 ± 5.7	60.0 ± 3.3
janvier	1979	53.2 ± 6.0	52.0	44.5	45.1 ± 1.7
février		46.0 ± 3.4	36.0	49.3 ± 3.9	50.0 ± 3.3
mars				48.7 ± 2.4	47.5 ± 3.7
avril		35.2 ± 2.2	26.0 ± 0.9	37.5 ± 2.4	35.6 ± 2.8
mai				44.7 ± 1.7	23.3 ± 2.5
juin		43.9 ± 1.8	34.2 ± 1.4	62.0 ± 2.4	49.2 ± 2.3
juillet		55.1 ± 1.7	45.5 ± 1.5	70.8 ± 2.1	65.2 ± 2.4
août		73.6 ± 1.8	60.9 ± 2.0		
septembre		73.5 ± 1.6	70.1 ± 2.5	75.2 ± 1.7	64.7 ± 2.9
octobre		69.9 ± 1.7	62.7 ± 2.2		

déplacements du domaine vital des femelles sur les deux quadrats est significativement différente, celle des mâles ne l'est pas : c'est-à-dire que le domaine vital des femelles du QC se déplace de manière plus importante que celui des femelles du QA. D'une manière absolue, ces déplacements sont faibles, si on se souvient que les pièges sont écartés de 10 m.

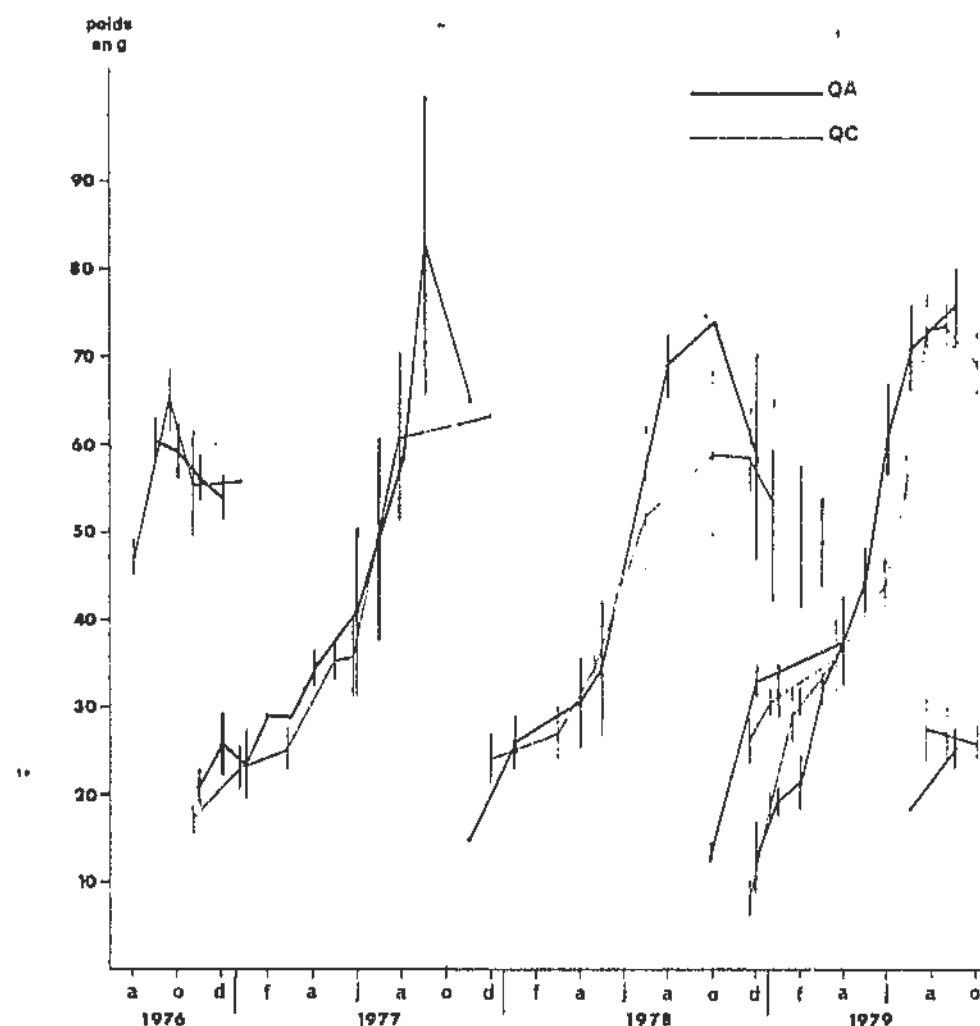


Fig. 5. — Poids vifs en grammes des mâles ; chaque classe d'âge est représentée par son intervalle de variation égal à quatre fois l'erreur standard. Des courbes de croissance sont évoquées en reliant les classes d'âge entre elles pour chaque année.

DISCUSSION

Il semble donc y avoir un effet très net de la supplémentation de nourriture sur les populations de rongeurs : les densités sont plus élevées, le nombre de jeunes produits par la population est

plus important et leur survie s'améliore ; le nombre d'animaux immigrants, est lui, à peine différent, mais ils résident plus longtemps. Enfin le domaine vital des femelles est plus restreint.

1°) Les densités plus élevées résultent des modifications qui concernent le nombre et la survie des jeunes et des adultes immigrants, de même que la restriction du domaine vital.

C'est, d'une manière générale, l'effet qui a été le plus fréquemment obtenu par les auteurs qui ont fait le même type d'expé-

TABLEAU V

Activité reproductrice, indiquée par le nombre de femelles gestantes comparé au nombre total de femelles adultes.

		Quadrat "Contrôle"			Quadrat "Alimentation"		
		femelles gestantes	femelles adultes	%	femelles gestantes	femelles adultes	%
août	1976		30	0.0			
septembre					47		0.0
octobre		11	28	39.3	17	46	65.4
novembre					3	10	30.0
décembre		3	5	60.0	1	2	(50.0)
janvier	1977		4	0.0	2	4	(50.0)
février						1	0.0
mars						4	0.0
avril						9	
mai			14	0.0			
juin			8	0.0		6	0.0
juillet						7	0.0
août			5	0.0		3	0.0
septembre					8	8	100.0
octobre		2	2	(100.0)			
novembre					2	2	(100.0)
décembre		1	1	(100.0)			
janvier	1978					2	0.0
février							
mars							
avril							
mai			1	0.0		3	0.0
juin							
juillet			1	0.0			
août						9	
septembre							
octobre		5	6	83.3	14	30	70.0
novembre							
décembre		4	9	44.4	13	23	56.5
janvier	1979		4	0.0	1	9	11.1
février			5	0.0	6	13	46.2
mars						7	0.0
avril			4	0.0		7	0.0
mai						10	0.0
juin		3	9	33.3	20	21	95.2
juillet		17	18	94.4	19	28	67.8
août		26	28	92.8			
septembre		25	51	49.0	16	32	50.0
octobre		22	50	44.0			

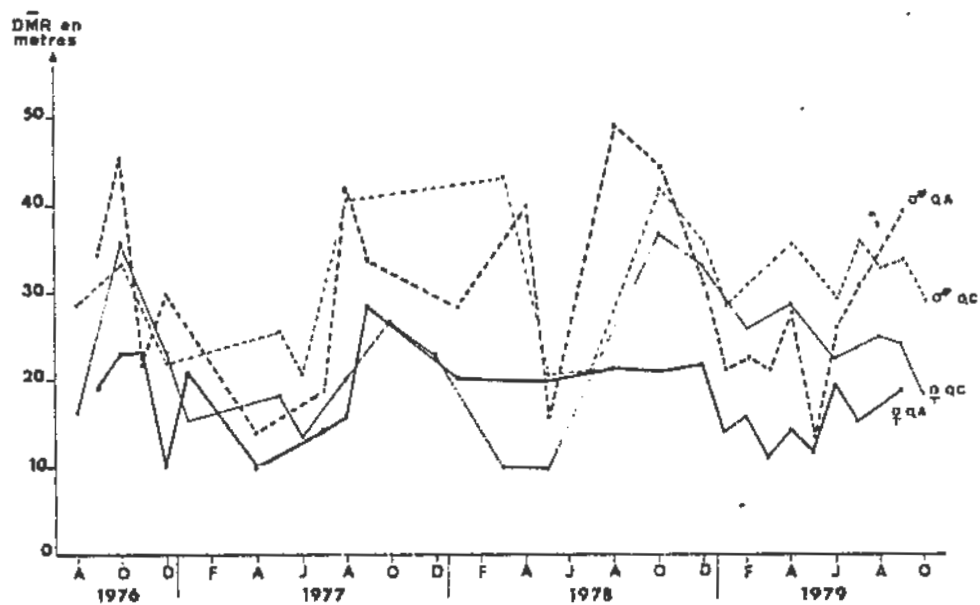


Fig. 6. — Evolution mensuelle des $\overline{DMR}$ pour les animaux des deux sexes sur chacun des deux quadrats.

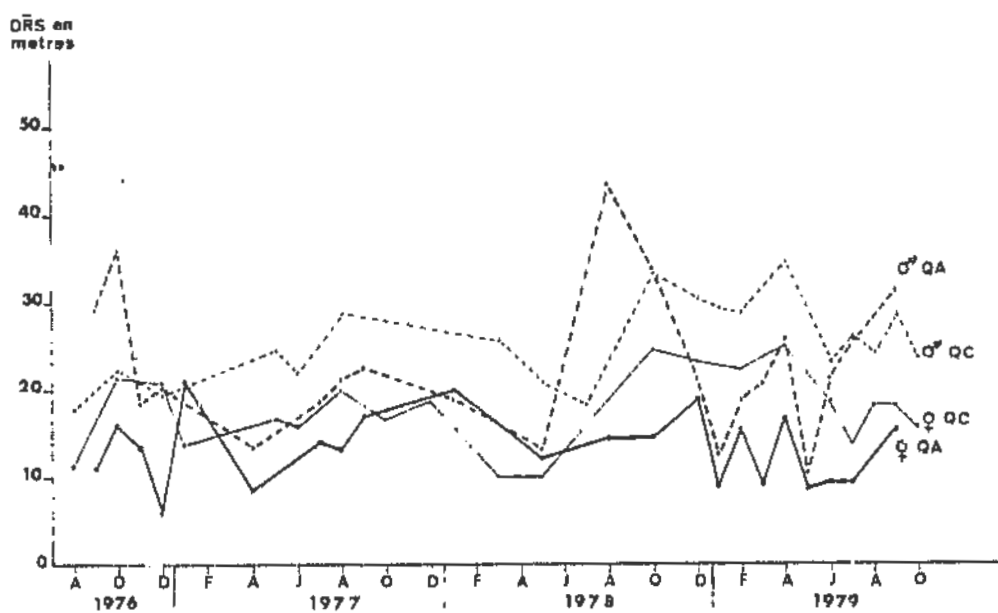


Fig. 7. — Evolution mensuelle des $\overline{DRS}$ pour les animaux des deux sexes sur chacun des deux quadrats.

TABEAU VI
*Moyennes des distances maximum de recapture et des distances de recapture successives
des mâles et femelles sur les deux quadrats.*

		Quadrat "Contrôle"				Quadrat "Alimentation"			
		DIR		DRS		DIR		DRS	
		mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
août	1976	29.3 ± 4.0	16.4 ± 1.7	17.6 ± 1.9	11.7 ± 1.2				
septembre						34.8 ± 2.5	19.9 ± 2.4	20.9 ± 1.6	11.0 ± 1.3
octobre		33.4 ± 5.5	35.1 ± 6.2	22.4 ± 3.2	22.1 ± 4.7	45.4 ± 8.5	22.9 ± 3.3	36.0 ± 7.4	16.7 ± 2.0
novembre						22.0	22.7	18.0	13.2
décembre		22.2	22.7	19.7 ± 4.5	20.5	30.0	10.0	20.0	6.6
janvier	1977		15.3		13.3		21.0		21.0
février									
mars									
avril						14.5	10.0	13.6 ± 2.0	8.7
mai		26.5	18.0	24.7 ± 5.8	17.1 ± 5.8				
juin		21.0	17.2	22.0	15.5				
juillet						10.0	14.0	18.0	14.0
août		40.5	20.0	28.5	20.0	42.0	16.0	21.0	13.0
septembre						34.0	23.0 ± 7.8	22.5	17.2 ± 5.5
octobre			27.0		16.6				
novembre									
décembre			23.0		18.3				
janvier	1978					28.0	20.0	19.0	20.0
février									
mars		43.0	10.0	25.2 ± 3.9	10.0				
avril						40.0			
mai		21.0	10.0	21.0	10.0	16.0	20.0	13.0	12.5
juin									
juillet		28.0		18.0					
août						48.8 ± 9.6	21.3	43.2 ± 11.4	14.7 ± 0.4
septembre									
octobre		41.9 ± 6.6	37.0 ± 6.5	32.9 ± 4.7	24.6 ± 3.5	44.3 ± 7.9	20.4 ± 2.6	32.9 ± 4.5	14.6 ± 1.6
novembre									
décembre		35.8 ± 6.6	32.7 ± 7.6	30.1 ± 5.4	22.8 ± 4.9	30.5 ± 4.8	22.1 ± 2.5	21.2 ± 2.7	19.3 ± 2.5
janvier	1979	28.5 ± 5.4		29.2 ± 5.4		21.7 ± 7.4	14.0	12.5 ± 1.8	9.1 ± 2.7
février		30.5	26.2 ± 6.4	28.2 ± 7.6	22.4 ± 7.6	22.5	16.0	18.5 ± 4.6	15.4 ± 2.0
mars						21.6 ± 2.6	11.0	20.4 ± 3.3	9.7 ± 2.1
avril		35.3	28.0	34.5 ± 8.6	25.3	27.7	14.0	25.7	17.0
mai						13.4 ± 1.7	12.0	10.5 ± 0.9	9.0
juin		29.8 ± 6.7	22.5	22.8 ± 4.7	18.7 ± 2.5	26.8 ± 4.3	19.5 ± 3.0	21.7 ± 3.7	9.7 ± 3.1
juillet		36.8 ± 4.9	23.4	26.3 ± 3.2	13.9 ± 4.6	30.5 ± 5.2	15.1 ± 3.4	25.9 ± 4.5	9.7 ± 1.5
août		32.6 ± 3.4	24.9 ± 2.8	24.1 ± 2.2	17.9 ± 2.7				
septembre		34.1 ± 3.8	23.6 ± 2.1	27.8 ± 2.8	17.8 ± 1.7	39.9 ± 4.0	18.6 ± 2.2	31.8 ± 3.7	15.4 ± 2.1
octobre		28.5 ± 3.7	17.9 ± 1.9	23.8 ± 3.0	15.5 ± 1.9				
Moyenne générale			23.5 ± 1.6		18.7 ± 1.1		17.7 ± 4.0		14.0 ± 0.9

TABLEAU VII

Moyennes et erreurs standards des déplacements (en mètres) des centres de gravité des domaines vitaux des individus mâles et femelles des deux quadrats.

	Quadrat "Contrôle"	Quadrat "Alimentation"
mâles	29.2 $\pm$ 2.6	25.2 $\pm$ 2.2
femelles	26.1 $\pm$ 2.7	19.2 $\pm$ 2.0

rience sur les rongeurs omnivores-granivores tempérés (Bendell, 1959 ; Smith, 1971 ; Flowerdew, 1972, 1973 ; Taylor et Green, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978), contrairement à ceux qui ont fait la même type d'expérience sur des rongeurs herbivores stricts (Krebs et Delong, 1965 ; Chitty, Pimentel et Krebs, 1968). Cependant Hansen et Batzli (1979) obtiennent ultérieurement des résultats contradictoires avec ceux de leurs premières expériences (Hansen et Batzli, 1978), qu'ils expliquent par le fait qu'un supplément alimentaire a toutes chances d'être inefficace si les ressources naturelles disponibles sont très importantes, comme c'est le cas pour la production de glands dans leur deuxième expérience.

Nos résultats confirment donc que la disponibilité alimentaire est un facteur du contrôle des densités des populations de rongeurs granivores, ainsi que l'ont écrit Slobodkin, Smith et Hairston (1967).

2°) La plus grande précocité des naissances, leur nombre plus élevé, ainsi que le meilleur taux de survie que nous avons observé, confirment aussi les résultats d'autres auteurs (Bendell, 1959 ; Fordham, 1971 ; Flowerdew, 1972 ; Hansen et Batzli, 1978) ; une meilleure alimentation des mères gestantes, puis allaitantes, de même que des jeunes eux-mêmes peut en être la raison. Hubert et Demarne (1981) ont montré que les jeunes *Mastomys* acquièrent rapidement des réserves de graisse aux dépens de la protéinogénèse que l'on supposerait prioritaire chez un animal en croissance. L'augmentation de poids dans la nature se fait d'ailleurs en deux temps, comme cela apparaît sur la figure 6, si on suit l'évolution de chaque classe d'âge. Pendant la saison sèche (de janvier à juin) le poids des animaux augmente de 15 à 20 g environ en six mois ; ensuite, dès le début de la saison des pluies, le poids augmente très vite, et double en trois mois (25 à 40 g ou plus, de juillet à septembre). Cette croissance diphasique est très différente de la croissance régulière observée en élevage (Hubert et Adam, 1975).

Il est vraisemblable que la réserve de graisse constituée en début de saison sèche, période de nourriture abondante, permet la

production d'eau métabolique et de l'énergie nécessaires à la survie et à la lente protéinogénèse de la saison sèche ; les animaux sont ainsi préparés à la forte croissance pondérale de la saison des pluies suivantes, période où des insectes et de nouvelles graines apparaissent dans le régime alimentaire (Hubert, Gillon et Adam, 1981). La constitution d'importantes réserves de graisse a été aussi constatée chez *Arvicanthis niloticus* et *Mastomys natalensis* par Taylor et Green (1976), qui observent, en outre, une très nette augmentation de la durée de la période de reproduction de la première espèce. *Mastomys natalensis* semble moins sensible à cet effet sur la reproduction ; ces auteurs l'interprètent comme une insuffisance qualitative des graines de blé, la consommation de blé germé étant, elle, suivie d'effet chez cette espèce.

La supplémentation par un aliment composé sec, sans bouleverser cette stratégie adaptée à la disponibilité alimentaire du milieu, favorise sa réalisation dans de bonnes conditions.

3°) Il y a à peu près autant d'animaux adultes immigrants sur les deux surfaces, ce qui semble logique, étant donné le flux moyen d'animaux sur l'ensemble d'une zone supposée homogène ; mais ceux qui se fixent sur le QA y résident plus longtemps, ce qui avait déjà été observé par Flowerdew (1972) chez le Mulet.

4°) L'augmentation du poids des animaux vivant sur le quadrat supplémenté en nourriture est une constante de ce type d'expériences (Fordham, 1971 ; Flowerdew, 1972 et 1973 ; Taylor et Green, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978). Malheureusement, nous ne disposons pas de données sur la composition corporelle des animaux et nous ne pouvons pas savoir quels sont les éléments qui ont varié et provoqué cet engraissement (lipides, protéides ou eau ?) Nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses sur les relations entre cette augmentation du poids et celle du taux de survie, en attendant des expériences plus précises dans le cadre d'une étude sur l'adaptation de la physiologie nutritionnelle aux variations saisonnières (disponibilité alimentaire, eau, reproduction, etc.).

5°) La diminution de la taille du domaine vital a aussi été constatée par Smith (1971) chez *Peromyscus polionotus* et Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976) chez *Clethrionomys glareolus*. Le domaine vital des mâles évolue au cours des saisons et augmente avec l'âge des individus ; en période de reproduction, il peut être le double, ou le triple de celui des femelles. Par contre, celui de ces dernières semble être pratiquement constant quels que soient l'activité physiologique, les densités ou le climat ; il devient plus petit si la disponibilité alimentaire augmente. Cela confirme l'hypothèse que la taille du domaine vital des mâles est fortement influencée par des facteurs comportementaux (compétition, aggrégativité, dominance, reproduction, etc.). A l'opposé, celui des femelles serait plus sensible à la richesse du milieu et aux difficultés que rencontre l'animal pour s'y nourrir : il serait donc plus stable

par rapport aux variations de la population et varierait surtout en fonction de la disponibilité alimentaire, jusqu'à un minimum établi pour l'espèce à partir de facteurs plus complexes (comportement, etc.). Les chiffres fournis dans le tableau VI concordent avec ceux trouvés en 1972 (Hubert, 1977) dans le quadrat « forêt » et sont différents de ceux du quadrat « champ » situé dans un autre milieu.

Selon Stickel (1946) on peut assimiler la surface du domaine vital à celle d'un cercle de diamètre égal à la moyenne des DMR, ce qui donne ici 276 m², soit 0,07 acre, pour les femelles du QA. Ce chiffre (le plus petit pour les deux sexes, sur les deux surfaces) place nettement *Mastomys erythroleucus* parmi les « hunters » du tableau publié par Mac Nab (1963) pour les animaux de cette taille (0,05 kg pour un adulte), confirmant ainsi sa classification à partir du régime alimentaire, le genre *Mastomys* étant granivore-omnivore (Field, 1975 ; Hubert, Gillon et Adam, 1981).

La différence ainsi constatée entre les dimensions du domaine vital des femelles des deux quadrats tend à confirmer l'opinion de Odum, Connell et Davenport (1972), selon laquelle les granivores sont plus sensibles que les herbivores aux variations de la « richesse » du milieu, et susceptibles d'y adapter leurs déplacements. D'autre part, d'après Mac Nab (1963), les animaux de faible poids, ayant un comportement alimentaire du type « chasseur omnivore », et un domaine vital assez réduit, seraient dans l'impossibilité de maintenir des densités de population élevées : l'absence de comportement social complexe, corollaire de ces trois données, ne leur permettant pas d'assumer la très forte compétition qui se produirait alors pour exploiter les ressources finies du milieu.

6*) Les récentes études sur la production de graines dans les deux habitats ont montré des différences entre les deux zones (Kahlem, comm. pers.) : le QC est composé de deux types de milieux, l'un est assez boisé, avec une moyenne pour janvier à avril 1979 de 8 350 graines/m² (soit 305 kg/ha) et l'autre plus « découvert » avec 2 860 graines/m² (soit 370 kg/ha, car il s'agit d'espèces différentes) ; le QA est globalement plus homogène et plus riche : 9 240 graines/m² (soit 441 kg/ha). Ces précisions ne modifient pas les conclusions de l'expérience de supplémentation alimentaire ; elles renforcent au contraire la différence de disponibilité des ressources entre les deux zones comparées.

CONCLUSION

L'augmentation artificielle des disponibilités alimentaires a élevé les densités d'une population de *Mastomys erythroleucus* en augmentant le nombre de jeunes et leur survie, en favorisant l'ins-

tallation des animaux migrants et en diminuant les dimensions du domaine vital. Les ressources alimentaires du milieu paraissent donc bien être l'un des facteurs limitants, peut-être le principal.

Cette population est d'autre part sujette à des explosions démographiques relativement brutales, dont le mécanisme s'est développé au Sénégal sur deux années (Poulet, Hubert et Adam, 1979). Une hypothèse de travail concerne la relation entre les variations de la production végétale (grainière en particulier) et l'évolution de ces populations animales. Seule une surveillance à long terme de ces variations réciproques pourrait permettre de comprendre comment les variations de la production végétale, plus ou moins dépendantes de variations climatiques, permettent l'augmentation des densités par l'élévation de la « limite » des disponibilités alimentaires, sans toutefois être la cause unique de ces pullulations. En retour, la population se déstabilise-t-elle en fonction de l'utilisation de ces mêmes ressources, ainsi que cela est envisagé par Mac Nab (1963), ou au contraire indépendamment des disponibilités alimentaires, comme le suggère la chute démographique observée dans notre cas et qui fut aussi forte que la population reçoive ou non un supplément alimentaire.

SUMMARY

The *Mastomys erythroleucus* population of a sahelo-sudanian woodland has been studied from August 1976 to October 1979 on two quadrats : a control quadrat (QC) 2.5 ha in size, and a provisioned quadrat (QA) 4 ha in size, where food pellets were regularly provided twice a week since September 1976 (yearly food supplement : 120 kg/ha/yr).

The following changes were observed on the provisioned quadrat : (1) an increased population density, (2) an increased production of young, and (3) an improvement of their survival rate. Two further changes were also noticed : (4) while the number of immigrants was not significantly different on the two quadrats during the experiment, the duration of their stay was greater on the provisioned area than on the control area, and (5) the size of the resident females home ranges was decreased.

Whereas the experimental increase in food availability and predictability triggered in this case an increase in *Mastomys erythroleucus* population density through a better recruitment, it was not influential in preventing the population decline which took place at a similar rate on both quadrats in 1977.

REMERCIEMENTS

Ce programme a été réalisé dans le cadre du laboratoire de zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à Dakar, avec une aide financière des contrats d'A.T.P. du C.N.R.S. n° 2294 (Dynamique des populations) et n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKI, R. and MAZURKIEWICZ, M. (1976). — Abundance of food supply and size of the Bank Vole's home range. *Acta Theriol.*, 21 : 237-254.
- BENDELL, J.F. (1959). — Food as a control of a population of white-footed mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fischer). *Canadian J. Zool.*, 37 : 173-209.
- CHITTY, D., PIMENTEL, D. and KREBS, C.J. (1968). — Food supply of overwintered voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.
- EHRLICH, P.R. and BIRCH, L.L. (1967). — The "balance of nature" and "population control". *Amer. Natur.*, 101 : 97-107.
- FIELD, A.C. (1975). — Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. *E. Afr. Wildl. J.*, 13 : 221-235.
- FLOWERDEW, J.R. (1972). — The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Anim. Ecol.*, 42 : 553-566.
- FLOWERDEW, J.R. (1973). — The effect of natural and artificial changes in food supply on breeding in woodland mice and voles. *J. Reprod. Fert. (Suppl.)*, 19 : 259-269.
- FORDHAM, R.A. (1971). — Field populations of deermice with supplemental food. *Ecology*, 52 : 138-146.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. and SLOBODKIN, L.B. (1960). — Community structure, population control, and competition. *Amer. Natur.*, 94 : 421-425.
- HANSEN, L.P. and BATZLI, G.O. (1978). — The influence of food availability on the White Footed Mouse : populations in isolated woodlots. *Canadian J. Zool.*, 56 : 2527-2541.
- HANSEN, L.P. and BATZLI, G.O. (1979). — Influence of supplemental food on local populations of *Peromyscus leucopus*. *J. Mamm.*, 60 : 335-342.
- HUBERT, B. (1977). — Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31 : 33-100.
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1975). — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET, A. (1977). — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- HUBERT, B., ADAM, F. and POULET, A. (1978). — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Mus.*, 6 : 88-91.
- HUBERT, B. et DEMARNE, Y. (1981). — Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal (*Rodentia*, *Muridae* et *Gerbillidae*). *Terre et Vie*, 35 : 55-72.
- HUBERT, B., GILLON, D. et ADAM, F. (1981). — Cycle annuel du régime alimentaire de quatre espèces de rongeurs d'une savane sahélo-soudanienne à Bandia (Sénégal). *Mammalia*, 45 (sous presse).
- KREBS, C.J. and DELONG, K.T. (1965). — A *Microtus* population with supplemental food. *J. Mammal.*, 46 : 566-573.

- LESLIE, P.H., TENER, J.S., VIZOSO, M. and CHITTY, H. (1955). — The longevity and fertility of the Orkney Vole, *Microtus orcadensis*, as observed in the laboratory. *J. Zool. (Lond)*, 125 : 115-126.
- MAC NAB, B.K. (1963). — Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Natur.*, 97 : 133-140.
- ODUM, E.P., CONNELL, C.E. and DAVENPORT, L.B. (1962). — Population energy flow of three primary consumers components of old-field ecosystems. *Ecology*, 43 : 88-96.
- POULET, A., HUBERT, B. et ADAM, F. (1979). — Dynamique des populations de rongeurs et développement de l'agriculture dans la zone sahélienne. *Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical. 1., Cultures tropicales*. Marseille, 13-16 mars 1979 : 773-799.
- SLOBODKIN, L.B., SMITH, F.E. and HAIRSTON, N.G. (1967). — Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. *Amer. Natur.*, 101 : 109-124.
- SMITH, M.H. (1971). — Food as a limiting factor in the population ecology of *Peromyscus polionotus* (Wagner). *Ann. Zool. Fennici*, 8 : 109-112.
- TAYLOR, K.D. et GREEN, M.G. (1976). — The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J. Zool. (Lond.)*, 180 : 367-389.

IV - 4 CONSTITUTION DE RESERVES CORPORELLES

HUBERT B., et DEMARNE Y., (1981), Le cycle
saisonnier des lipides de réserve chez deux
espèces de Rongeurs du Sénégal. Revue d'Ecologie
(Terre et Vie), vol. 35, 55-72

LE CYCLE SAISONNIER DES LIPIDES DE RESERVE CHEZ DEUX ESPECES DE RONGEURS DU SENEGAL

Bernard HUBERT * et Yves DEMARNE **

La survie des petits mammifères dans les zones à grandes variations climatiques est possible grâce à des solutions différentes en fonction de la région et selon les espèces : certaines résistent en entrant en léthargie, d'autres constituent d'importantes réserves de nourriture, d'autres, enfin, accumulent des dépôts lipidiques.

Pour ce qui concerne les rongeurs de la zone sahélo-soudanienne du Sénégal, nous n'avons observé ni léthargie, sauf chez *Steatomys*, ni constitution de « greniers », sauf dans les circonstances très particulières de la pullulation 1975-76. Nous avons donc entrepris d'étudier l'évolution de réserves lipidiques chez des animaux appartenant aux deux principales espèces qui peuplent la « forêt classée » de Bandia : *Mastomys erythroleucus* (Muridae) et *Taterillus gracilis* (Gerbillidae). La zone de travail est située à 60 km au S.-E. de Dakar ; elle est constituée d'une forêt sèche d'épineux dominée par *Acacia seyal* et *Acacia ataxacantha* (Mimosées), avec une importante strate herbacée composée de plantes annuelles appartenant à des familles très variées (Césalpiniacées, Légumineuses, Graminées, Composacées, Amaranthacées, etc.) ; cette zone « naturelle » est entourée de champs cultivés de manière traditionnelle pendant la saison des pluies (mil, arachide). Une description plus détaillée du milieu d'étude est donnée dans Hubert (1977) et Hubert, Leprun et Poulet (1977). Climatiquement, la zone d'étude se situe dans la région sahélo-soudanienne, caractérisée par une longue saison sèche (de novembre à juin) et par une unique saison des pluies (de juillet à octobre). C'est pendant la saison des pluies qu'a lieu la croissance et la reproduction des principales plantes herbacées annuelles, qui subsistent pendant la saison sèche sous forme de graines.

* Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar, B.P. 1386, Sénégal. Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue de Buffon, F 75005 Paris.

** Station de Recherches de Nutrition, I.N.R.A., C.N.R.Z., F 78350 Jouy-en-Josas.

Le travaux concernant les rongeurs ont été envisagés dans le cadre d'une étude globale de la reproduction grainière de la strate herbacée et de sa consommation par les principaux groupes de granivores (fourmis, oiseaux, rongeurs).

MATERIEL ET METHODES

Les résultats présentés ici ont été obtenus à partir de 500 individus de deux espèces de rongeurs : *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*. En effet, bien que la population de *Taterillus* soit composée à Bandia de deux espèces cryptiques *T. pygargus* et *T. gracilis* (Petter *et al.*, 1973), c'est à cette dernière que se rapportent les animaux ici étudiés.

Entre novembre 1975 et décembre 1977, c'est-à-dire à l'époque de la pullulation de rongeurs observée dans le Sahel sénégalais, une cinquantaine de pièges du type « tapette » ont été tendus à Bandia quatre jours par semaine. Tous les individus ainsi capturés ont fait l'objet d'une autopsie rapide en vue de noter l'état des organes génitaux. Leurs cristallins ont été prélevés et pesés selon une méthode déjà décrite (Hubert et Adam, 1975), dans le but de classer les animaux en fonction de leur âge. Six classes d'âge ont ainsi été définies : I, 0-1 mois ; II, 1-2 mois ; III, 2-3 mois ; IV, 3-5 mois ; V, 5-9 mois et VI pour les animaux âgés de plus de 9 mois. Le régime basé sur l'étude des contenus stomacaux, systématiquement prélevés et étudiés, fera l'objet d'une publication séparée (Hubert, Gillon et Adam, 1981). Les animaux ont été pesés sur le terrain à partir d'août 1976 seulement. Parmi l'ensemble des spécimens ainsi obtenus, un échantillon mensuel de 10 individus, composé si possible de cinq mâles et de cinq femelles, a été conservé dans une solution de formol à 10 %, dans le but d'étudier les variations de la teneur en lipides des « carcasses », c'est-à-dire des cadavres entiers, auxquels on a retiré les estomacs et les cristallins.

L'extraction proprement dite des lipides a été faite à la station de Recherches de Nutrition de l'I.N.R.A. à Jouy-en-Josas : les « carcasses » préalablement pesées ont été congelées dans l'azote liquide, puis broyées séparément dans un hachoir à viande de type Sharfen, les broyats étant ensuite lyophilisés.

Les lipides totaux corporels furent extraits à partir d'une fraction aliquote de broyat sec (5 g environ) par le mélange chloroforme-méthanol (2 : 1 ; v/v) en suivant la méthode proposée par Folch *et al.* (1957). Le poids des lipides extraits est exprimé en pourcentage de la matière sèche. Les acides gras furent séparés des autres constituants lipidiques par saponification à froid, en utilisant une solution de potasse alcoolique à 10 % en excès. Après purification, les acides gras furent méthylés à chaud par le mélange méthanol-acide chlorhydrique (97 : 3 ; v/v). Les esters méthyliques d'acides gras furent séparés par chromatographie en phase gazeuse sur colonne capillaire de verre, en utilisant un chromatographe Girde l FD₂. Les conditions analytiques furent les suivantes : température du four à 190°C, colonne capillaire en verre (50 m de long X diamètre interne de 0,5 mm) la phase stationnaire est du Carbowax 20 M, acide téraphthalique. Le système

chromatographique est couplé avec un intégrateur électronique LTT 4212 assurant l'enregistrement des temps de rétention et le calcul des surfaces correspondant à chaque pic d'acide gras. La détermination des différentes molécules d'acides gras ainsi séparées fut réalisée par calcul des longueurs équivalentes de chaîne (E.C.L.) telles qu'elles sont définies par Christie (1968) et par comparaison avec une liste d'E.C.L. établie dans les mêmes conditions analytiques à partir d'une gamme d'échantillons de référence. Les concentrations de chaque acide gras ont été exprimées en pourcentage du poids de l'ensemble des acides gras dosés.

RESULTATS

MASTOMYS ERYTHROLEUCUS

1°) EVOLUTION DU POIDS DES INDIVIDUS

Le tableau I et les fig. 1 A et B présentent les poids vifs moyens pour chaque échantillon mensuel, constitué autant que possible d'animaux appartenant à la même classe d'âge. Les courbes de variation de poids peuvent être assimilées à des « courbes de croissance », puisqu'à partir de janvier les lots sont constitués de jeunes individus âgés de moins de 3 mois, et que les prélèvements suivants concernent en gros les animaux nés à la même époque. La courbe ainsi obtenue est très différente de celle, régulière, qui a été observée en élevage (Hubert et Adam, 1975). La croissance pondérale semble être ici diphasique : dans un premier temps, de janvier à juillet, les poids moyens des jeunes adultes augmentent de 10 g environ seulement en sept mois, ensuite les poids doublent d'août à octobre, c'est-à-dire augmentent de 30 à 40 g en trois mois. Ces résultats sont du même ordre que ceux observés dans la nature sur des animaux marqués et relâchés (Hubert *et al.*, 1980).

2°) VARIATION DES QUANTITÉS DE LIPIDES TOTAUX CORPORELS

Un cycle composé de quatre phases successives se dessine au cours de l'année (tableau I, fig. 1 C) :

— les animaux capturés entre novembre et mars présentent une teneur moyenne de lipides élevée (25 à 30 % de la matière sèche corporelle), ce qui caractérise des animaux gras ;

— de mars à juillet, c'est-à-dire pendant la fin de la saison sèche, la teneur en lipides diminue jusqu'à 7 % du poids sec, ce qui est très faible et voisin du taux des lipides de constitution de l'organisme (Demarne *et al.*, 1977 a) ;

— au moment de la saison des pluies (août à octobre), on observe une augmentation de la teneur en lipides totaux, sans toutefois que les taux observés au début de la saison sèche soient atteints ;

— en octobre-novembre, on remarque une baisse légère du taux de lipides précédant une phase régulière d'accroissement des réserves lipidiques corporelles qui atteignent à nouveau leur maximum entre janvier et mars.

TABLEAU

Valeurs moyennes et erreurs standards du poids vif, du poids sec
Mastomys erythroleucus. La classe d'âge

MALES				
	Poids vif en g	Poids sec en g	Lipides en %	Classe d'âge
Novembre 1975		16.9 ± 2.8	24.7 ± 6.0	IV, V, VI
Décembre		21.6 ± 2.1	19.8 ± 3.0	VI
Janvier 1976			36.8 ± 6.6	IV
Février		13.7 ± 0.6	25.7 ± 2.3	III, IV
Mars		11.6 ± 0.6	26.3 ± 3.6	IV
Avril		10.5 ± 2.4	20.3 ± 3.2	IV
Mai		9.7 ± 0.4	19.5 ± 2.2	V
Juin		8.7 ± 0.7	12.4 ± 1.4	V
Juillet		11.2 ± 0.5	10.0 ± 2.2	V
Août	54.4 ± 4.0	15.4 ± 1.6	16.4 ± 1.8	VI
Septembre	62.5 ± 3.2	17.3 ± 1.4	14.4 ± 3.8	VI
Octobre	84.2 ± 3.2	24.2 ± 3.7	10.6 ± 1.2	VI
Novembre	71.3 ± 5.0	21.4 ± 1.5	13.4 ± 3.1	VI
Décembre	36.4 ± 2.3	12.8 ± 1.3	38.4	III
Janvier 1977	30.4 ± 1.1	9.3 ± 0.4	19.7 ± 2.6	IV
Février	33.8 ± 2.7	8.6 ± 0.9	22.1 ± 4.8	IV
Mars	31.3 ± 1.8	10.2 ± 0.8	27.2 ± 3.7	IV
Avril	26.4 ± 1.1	8.6 ± 0.5	27.2 ± 2.9	V
Mai	30.4 ± 2.2	8.2 ± 0.5	13.3 ± 1.5	V
Juin	31.4 ± 1.9	10.3 ± 0.5		V
Juillet	37.6 ± 2.2	10.7 ± 5.5	11.6 ± 0.8	V
Août	39.3 ± 3.3	14.9 ± 2.4	14.6 ± 1.5	V
Septembre	59.2 ± 2.6	15.0 ± 0.8	20.2 ± 1.5	V, VI
Octobre	68.0	19.0	23.4	VI
Novembre	54.5	17.4	10.8	VI
Décembre	53.5	18.5	30.0	VI

3°) VARIATION DE COMPOSITION EN ACIDES GRAS DES LIPIDES TOTAUX CORPORELS

Les résultats sont indiqués dans le tableau II. On observe des variations importantes des compositions en acides gras en fonction de la date de capture des animaux.

— *L'acide oléique* est présent à des concentrations très élevées en janvier (1976) et mars (1977). Inversement, on observe des

I

et du pourcentage de lipides pour chaque échantillon mensuel de
de l'échantillon est indiquée en chiffres romains.

FEMELLES			
Poids vif en g	Poids sec en g	Lipides en %	Classe d'âge
	17.8 ± 1.4	15.9 ± 2.3	III, IV
	18.7 ± 3.9	17.9 ± 6.5	IV, V
		31.2 ± 6.2	IV
	15.3 ± 1.2	25.7 ± 1.9	III, IV
	12.1 ± 2.5	26.7 ± 6.0	IV
	8.3	12.4	IV
	9.1 ± 0.6	19.8 ± 1.0	V
	7.7 ± 1.2	14.7 ± 4.2	V
	6.9	10.0	V
51.5	13.9	11.6	V
77.2 ± 5.3	19.6 ± 1.1	17.0 ± 2.4	VI
85.0 ± 9.1	25.1 ± 6.9	17.3 ± 3.7	VI
65.5	18.1	12.1	VI
66.2 ± 3.6	17.1 ± 1.5	19.8 ± 6.9	VI
25.0 ± 0.0	6.8 ± 1.1	20.1 ± 4.3	IV
21.4 ± 1.5	7.2 ± 0.6	18.7 ± 3.2	V
32.7 ± 2.3	8.1 ± 1.0		V
34.0 ± 1.7	9.1 ± 0.7	15.9 ± 2.7	V
29.5	7.5	14.2	V
58.3 ± 5.4	16.0 ± 1.6	16.6 ± 2.1	VI
80.7 ± 6.3	25.4 ± 3.1	21.3 ± 4.0	VI
63.0 ± 5.1	18.9 ± 2.4	12.8 ± 1.8	VI

concentrations environ deux fois plus faibles au cours des mois de juillet (1976) et septembre (1976).

— *L'acide palmitique* atteint les concentrations les plus élevées au cours des mois de juillet (1976) et de septembre (1976). Des diminutions très sensibles sont enregistrées en janvier (1976) et mars (1977).

— Pour ce qui concerne *l'acide stéarique*, on met en évidence un cycle similaire à celui qui est observé dans le cas de l'autre

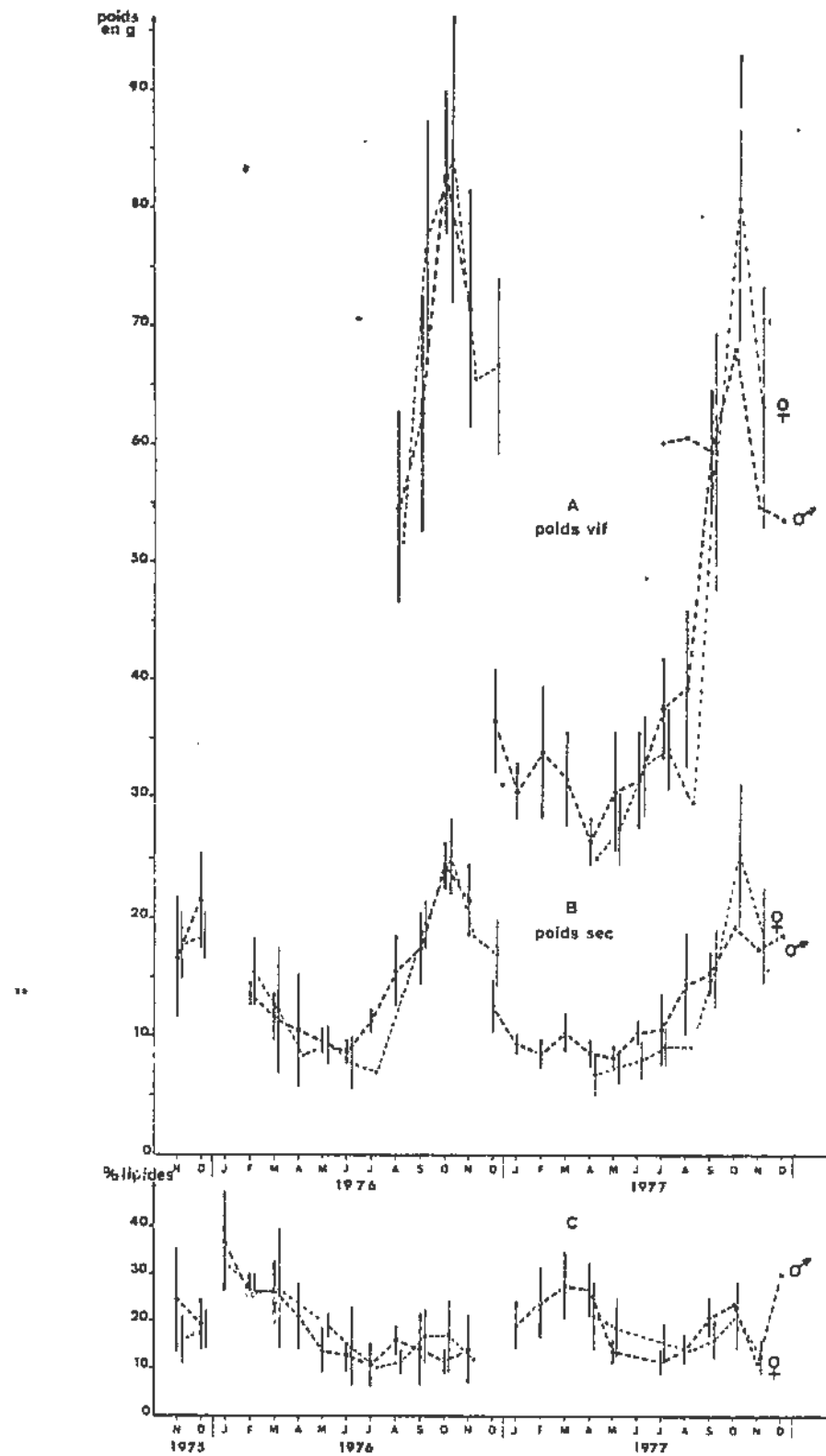


Figure 1. — *Mastomys erythroleucus* :

- A. — Evolution des poids vifs moyens (en g) de chaque échantillon mensuel pour chacun des deux sexes.
- B. — Evolution des poids secs moyens (en g) de chaque échantillon mensuel pour chacun des deux sexes.
- C. — Evolution des teneurs moyennes en lipides totaux (en pourcentage) pour chaque échantillon mensuel de chacun des deux sexes.

TABLEAU II

*Composition en acides gras des lipides totaux corporels chez
Mastomys erythroleucus : valeurs moyennes et écarts types de la
moyenne exprimés en pourcentage de l'ensemble
des acides gras dosés.*

MOIS	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{16:1}	C _{18:0}	C _{18:1}	C _{19:2}	≥ C ₂₀	Impairs et Ramifiés
<i>Janvier 1976</i> (n = 4)	1.0 ± 0.1	21.5 ± 2.9	2.4 ± 0.3	7.9 ± 1.0	45.6 ± 7.2	11.5 ± 3.9	8.9 ± 1.2	1.2 ± 0.2
<i>Juillet 1976</i> (n = 4)	1.7 ± 0.2	29.3 ± 0.7	2.7 ± 0.9	20.0 ± 1.8	26.6 ± 1.9	7.2 ± 0.8	9.8 ± 0.9	2.7 ± 0.5
<i>Septembre 1976</i> (n = 4)	2.2 ± 0.2	28.1 ± 1.1	4.0 ± 0.9	13.7 ± 0.7	26.9 ± 1.9	12.7 ± 1.7	10.7 ± 1.2	1.7 ± 0.4
<i>Mars 1977</i> (n = 4)	0.8 ± 0.1	15.7 ± 1.5	1.5 ± 0.1	8.6 ± 1.7	53.1 ± 5.0	12.9 ± 1.5	6.3 ± 1.5	1.0 ± 0.2

acide gras saturé majeur : l'acide palmitique. La variation relative est cependant plus importante pour l'acide stéarique.

— L'acide linoélique apparaît à des concentrations stables en janvier (1978), mars (1977) et septembre (1976). Il n'y a que pendant le mois de juillet (1976) que sa concentration baisse significativement.

— Les acides gras à chaîne longue (plus de 20 atomes de carbone) sont surtout représentés par des acides gras polyinsaturés en C_{20} (surtout acide arachidonique) et par des acides gras en C_{22} (< 1 p 100 de l'ensemble des acides gras). Ces molécules proviennent des lipides de structure (Demarne *et al.*, 1977 a). Leurs concentrations les plus basses sont enregistrées en mars (1977). Pendant les autres mois, leurs concentrations se maintiennent aux environs de 10 %.

TATERILLUS GRACILIS

Le tableau III et les fig. 2 A, B et C montrent que pour cette espèce les résultats sont sensiblement différents de ceux notés pour *Mastomys erythroleucus*. En effet, le caractère nettement diphasique de la croissance pondérale chez ce dernier semble moins marqué ; par contre des baisses aussi bien de poids vif que de poids sec sont observées en fin de saison sèche, sur des animaux appartenant aux mêmes classes d'âges. Il est vrai que l'échantillonnage avait été effectué différemment pour cette espèce où des adultes relativement âgés sont présents tout au long de l'année, ces derniers ayant été choisis *a priori* pour la constitution des lots. Sur l'échantillon de décembre, les animaux appartenant à la classe III ont été séparés de ceux de la classe VI ; il y a donc deux sous-échantillons pour ce mois (fig. 2).

Un cycle atténué, quoique sensible, est noté en ce qui concerne la teneur en lipides totaux (fig. 2 C) ; les maximums apparaissent aux mêmes époques que pour *Mastomys* (janvier et août 1976, mars et septembre 1977) ; il en est de même pour les minimums (juillet 1976 et 1977).

Les résultats qui sont présentés dans le tableau IV montrent que pour *Taterillus*, on n'observe pas de variations significatives de la composition en acides gras des lipides corporels entre les mois de janvier (1976) et d'août (1976). Ces compositions sont de plus tout à fait comparables à celles qui sont observées en janvier (1976) pour *Mastomys*.

DISCUSSION

MASTOMYS ERYTHROLEUCUS

Les jeunes capturés en janvier 1976 ou en mars 1977 sont ceux qui présentent les matières sèches corporelles les plus riches en lipides (25 à 35 %). Ces derniers sont caractérisés par une très forte

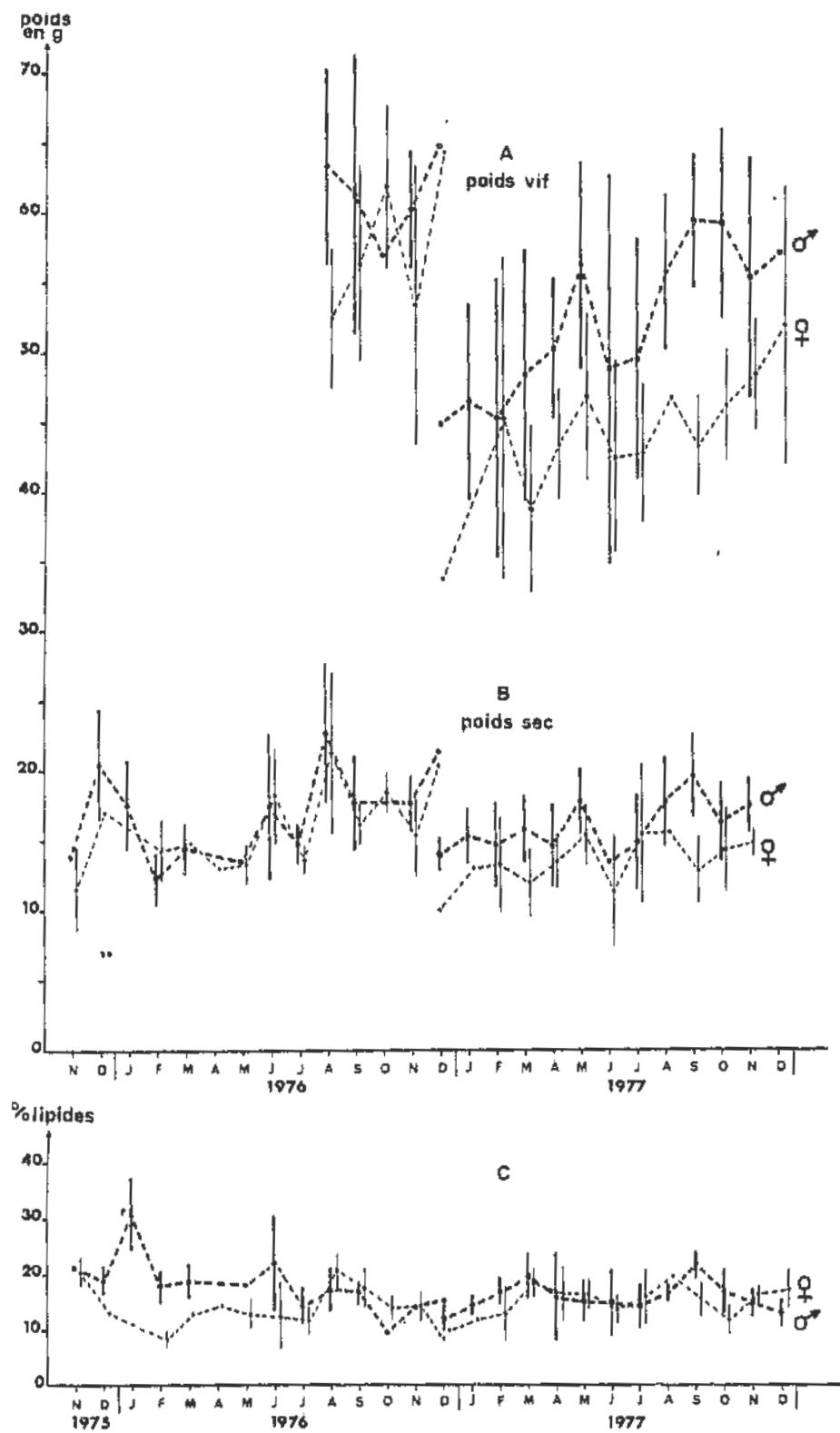


Figure 2. — *Taterillus gracilis* :

- A. — Evolution des poids vifs moyens (en g) de chaque échantillon mensuel pour chacun des deux sexes.
- B. — Evolution des poids secs moyens (en g) de chaque échantillon mensuel pour chacun des deux sexes.
- C. — Evolution des teneurs moyennes en lipides totaux (en pourcentage) pour chaque échantillon mensuel de chacun des deux sexes.

TABLEAU

*Valeurs moyennes et erreurs standards du poids vif, du poids sec
Taterillus gracilis. La classe d'âge de*

MALES				
	Poids vif en g	Poids sec en g	Lipides en %	Classe d'âge
Novembre 1975		13.9	22.2	
Décembre		20.2 ± 2.0	18.6 ± 1.3	VI
Janvier 1976		17.4 ± 1.7	30.3 ± 3.4	III, IV
Février		12.0 ± 1.0	17.5 ± 1.4	II, IV
Mars		14.4 ± 0.9	18.3 ± 1.6	IV, V
Avril				
Mai		12.6	17.6	IV
Juin		17.4 ± 2.6	21.8 ± 4.7	V, VI
Juillet		14.9 ± 0.7	13.8 ± 1.4	V, VI
Août	63.2 ± 3.6	22.3 ± 2.4	17.0 ± 2.1	V, VI
Septembre	61.7 ± 5.4	17.9 ± 1.7	16.3 ± 0.7	V, VI
Octobre	57.0		9.4	IV
Novembre	58.5	19.0	13.6	VI
Décembre	45.0 ± 1.0	14.1 ± 2.0	10.5 ± 0.9	III
Janvier 1977	46.2 ± 3.7	15.0 ± 1.1	14.2 ± 1.1	III
Février	45.7 ± 6.0	14.8 ± 1.6	16.7 ± 1.7	III, IV
Mars	48.5 ± 4.8	16.0 ± 1.2	19.2 ± 1.9	IV
Avril	51.4 ± 2.5	14.7 ± 1.5	16.7 ± 3.1	IV
Mai	56.4 ± 3.8	17.8 ± 1.2	14.9 ± 1.8	V
Juin	49.0 ± 7.4	13.3	14.8 ± 3.2	V
Juillet	49.8 ± 4.3	14.8 ± 1.7	14.1 ± 1.9	V
Août	56.0 ± 2.8	17.8 ± 1.6	15.7 ± 1.9	V
Septembre	59.8 ± 2.4	18.8 ± 1.6	21.5 ± 1.4	V, VI
Octobre	59.6 ± 3.5	16.1 ± 1.4	14.1 ± 3.5	VI
Novembre	55.7 ± 4.3	17.3 ± 1.0	14.0 ± 1.3	V, VI
Décembre	52.8 ± 5.4		12.3 ± 1.8	V, VI

teneur en acide oléique. A cette période de l'année les animaux ingèrent des quantités importantes de graines de graminées, qui assurent sans doute un apport excédentaire de glucide. Les animaux synthétiseraient, alors, des lipides de réserve à partir de ce précurseur chimique. On sait que chez le Rat blanc (*Rattus norvegicus*), l'ingestion d'un régime riche en glucides et pauvre en lipides conduit à l'élaboration de triglycérides de réserve très riches en acide oléique (Demarne *et al.*, 1977 b).

III

et du pourcentage de lipides pour chaque échantillon mensuel de l'échantillon est indiquée en chiffres romains.

FEMELLES			
Poids vif en g	Poids sec en g	Lipides en %	Classe d'âge
	11.5 $\pm$ 3.1	20.2 $\pm$ 1.3	III
	17.0	12.8	V
	14.1 $\pm$ 1.1	8.2 $\pm$ 1.0	IV, V
	14.8	12.6	VI
	13.0	14.5	VI
	12.5 $\pm$ 0.8	12.3 $\pm$ 1.4	IV
	18.2 $\pm$ 1.6	12.1 $\pm$ 3.0	V, VI
	13.6 $\pm$ 0.6	11.3 $\pm$ 1.1	V, VI
52.5 $\pm$ 2.1	21.1 $\pm$ 2.8	20.1 $\pm$ 1.6	V, VI
56.3 $\pm$ 3.5	16.0 $\pm$ 0.7	17.3 $\pm$ 1.8	V, VI
62.0 $\pm$ 2.6	18.3 $\pm$ 0.7	13.6 $\pm$ 0.9	VI
53.2 $\pm$ 5.4	15.1 $\pm$ 1.6	13.9 $\pm$ 1.4	VI
30.0	10.5	11.1	II
53.0	13.1	11.4	V
45.7 $\pm$ 0.1	13.1 $\pm$ 1.7	12.5 $\pm$ 2.7	IV, V
39.0 $\pm$ 2.9	12.0 $\pm$ 1.2	17.7 $\pm$ 1.3	III, IV
43.8 $\pm$ 2.1	13.3 $\pm$ 1.0	15.3 $\pm$ 2.3	IV
47.0 $\pm$ 3.0	15.1 $\pm$ 1.1	15.6 $\pm$ 1.4	V
42.9 $\pm$ 3.4	11.2 $\pm$ 1.9	13.7 $\pm$ 1.3	V
43.2 $\pm$ 2.6	" 13.4 $\pm$ 1.5	15.6 $\pm$ 2.5	V
47.0	15.6	18.8	V
43.5 $\pm$ 1.8	12.9 $\pm$ 1.3	14.9 $\pm$ 1.5	V
46.6 $\pm$ 2.1	14.1 $\pm$ 1.5	11.2 $\pm$ 0.9	V
48.8 $\pm$ 1.9	14.8 $\pm$ 0.6	15.4 $\pm$ 0.8	V
52.2 $\pm$ 4.4		17.3 $\pm$ 2.0	V, VI

Entre janvier et avril (première partie de la saison sèche), les poids vifs et les poids secs semblent se maintenir, avec toutefois une légère baisse des poids vifs qui pourrait être due à une perte d'eau (la teneur en eau passe de 72 à 65 %) ; le poids de lipides se maintient globalement pendant cette période.

D'avril à juillet, fin de la saison sèche, le poids vif et le poids sec augmentent (40 % et 20 %), ainsi que la teneur en eau qui revient à 72 % ; le poids des lipides diminue en valeur absolue

TABLEAU IV
*Composition en acides gras des lipides totaux corporels chez
 Talerillus gracilis : valeurs moyennes et écarts types de la moyenne
 exprimés en pourcentage de l'ensemble des acides gras dosés.*

MOIS	C _{14:0}	C _{16:0}	C _{16:1}	C _{18:0}	C _{18:1}	C _{18:2}	≥ C ₂₀	Impairs et Ramifiés
Janvier 1976 (n = 4)	1.0 ± 0.2	21.4 ± 6.3	2.5 ± 0.6	9.5 ± 2.7	45.3 ± 7.3	11.5 ± 2.7	8.0 ± 1.7	0.8 ± 0.1
Août 1976 (n = 4)	0.7 ± 0.1	20.1 ± 1.0	1.1 ± 0.3	9.1 ± 1.2	49.3 ± 3.6	11.0 ± 0.8	7.7 ± 0.9	1.0 ± 0.2

de moitié, ainsi qu'en pourcentage : il passe de 25 % des matières sèches (soit 8,1 % du poids vif) à 7 % (soit 2,7 % du poids vif), ce qui est très faible. Il est vraisemblable que cela correspond à une mobilisation des lipides, avec production d'énergie et d'eau métabolique, pour aider une synthèse protéique qui se poursuit, puisque le poids augmente. Ces observations confirmeraient les théories de Schmidt-Nielsen (1964) sur le métabolisme de l'eau, étayées par les données de Schmidt-Nielsen (1975), Ghosh (1975) et Strohl (1929) : les rongeurs désertiques et subdésertiques, qui n'ont pas d'accès régulier à de l'eau libre, stockent des lipides à partir des glucides des graines dont ils se nourrissent, et libèrent à la demande l'eau « métabolique » par oxydation de ces graisses. De fait, pendant cette période de la fin de saison sèche, les disponibilités en eau sont très faibles à Bandia, même sous forme de rosée, et les rongeurs ne consomment pas d'arthropodes en quantité appréciable avant juin (Hubert, Gillon et Adam, 1981).

Entre janvier 1976 et juillet 1976, on note une sensible modification de la composition en acides gras des lipides totaux. Celle-ci se caractérise principalement par un accroissement des teneurs en acide stéarique et une baisse des teneurs en acide oléique et linoélique. Les dosages effectués sur les animaux collectés en mars 1977 montrent une composition identique à celle de janvier 1976 et tendent à montrer que ces modifications n'interviendraient qu'après le mois de mars. Ces variations peuvent être mises en corrélation avec l'amaigrissement important que subissent les animaux pendant cette période de l'année. Les teneurs en lipides enregistrées en juillet (7,1 % de la matière sèche) correspondent approximativement aux teneurs en lipides de constitution observées au laboratoire chez le Rat blanc après un amaigrissement prolongé (Demarne *et al.*, 1977). Dans ces conditions, les compositions enregistrées à cette époque pourraient correspondre à une part importante des lipides de structure (phospholipides en particulier) qui, à d'autres périodes de l'année, se trouvent masqués par des quantités très importantes de lipides de réserve (triglycérides surtout).

Entre juillet et octobre, au cours de la saison humide, on assiste à une augmentation très importante du poids vif et du poids sec (80 % environ pour chacun d'eux). La teneur en eau se maintient, et celle en lipides s'élève de 140 % à la suite d'une augmentation du poids des lipides de 340 % ; c'est une période de forte croissance, avec synthèse protéique et élaboration de réserves lipidiques. Au cours de cette saison des pluies, le régime alimentaire est sensiblement modifié par la consommation d'arthropodes et des nouvelles graines de graminées et de Cucurbitacées (Hubert, Gillon et Adam, 1981) ; c'est le début de la saison de reproduction.

Entre juillet et septembre 1976, les compositions en acides gras des lipides se modifient à nouveau alors que les animaux se développent (augmentation du poids vif) et que les masses lipi-

diques corporelles s'accroissent. Les variations de composition en acides gras des lipides corporels peuvent donc être interprétées en fonction des disponibilités alimentaires. Chez le Rat blanc, on sait que les lipides de réserve présentent des compositions en acides gras très variables en fonction des caractéristiques des régimes alimentaires auxquels ils sont soumis : absence ou présence de lipides, types de lipides (Demarne *et al.*, 1977b). Les concentrations en acide linoléique augmentent, ce qui témoigne d'un apport exogène de lipides, puisque cet acide gras n'est pas synthétisable chez l'ensemble des Mammifères jusqu'ici étudiés. L'accroissement de sa concentration dans les lipides de réserve pourrait provenir de l'ingestion d'une quantité importante de graines de *Cucumis melo*, espèce végétale dont les graines sont très riches en lipides contenant en général plus de 50 % d'acide linoléique (Hilditch et Williams, 1964) ; or, ces graines sont rencontrées à cette époque dans 20 % des contenus stomacaux de *Mastomys* (Hubert, Gillon et Adam, 1981).

Les résultats que nous rapportons sont sensiblement différents de ceux obtenus au Kenya par Taylor et Green (1976) qui observent, chez *Mastomys natalensis*, la constitution de réserves de lipides en fin de saison de reproduction, leur maintien pendant la saison sèche (période sans reproduction) et leur diminution à la nouvelle entrée en reproduction. Ces auteurs observent le même phénomène plus accentué chez *Arvicanthis niloticus* ; ils ne précisent, ni dans un cas ni dans l'autre, les classes d'âges auxquelles appartiennent les individus qui constituent les échantillons ; il est donc difficile de comparer ces résultats à ceux obtenus à Bandia. Dans cette dernière localité, ce sont les jeunes animaux apparaissant en fin de saison de reproduction qui sont gras, alors que les subadultes ne le sont pas, au cœur de la saison sèche, et que les adultes entrant en reproduction sont de nouveau gras à la fin de la saison des pluies. Dans les deux études, il apparaît que les animaux s'engraissent avant de franchir la saison sèche, alors même qu'elle est très brève au Kenya (3 à 4 mois).

En Ouganda, Field (1975) observe une augmentation très nette de la teneur en lipides du foie et des carcasses, au moment de la saison la plus humide, augmentation plus forte chez les femelles que chez les mâles pour *Lemniscomys striatus* et *Mastomys natalensis*. Chez *Lemniscomys*, les réserves lipidiques augmentent avec l'âge, ce qui n'est pas aussi net sur les espèces étudiées à Bandia. D'autre part, cet auteur remarque, chez *Mastomys natalensis*, une très nette augmentation des lipides totaux de la carcasse à l'époque où ces animaux consomment de fortes quantités de graines. De son étude, il conclut que les lipides sont un moyen, pour ces animaux, de stocker de l'énergie, quand elle se présente en excès dans l'alimentation, et de la libérer au moment de la reproduction ; il n'y a pas de saison sèche caractérisée dans la zone étudiée.

Taterillus gracilis

Il semble que, dans cette espèce, les variations saisonnières soient beaucoup plus discrètes que chez *Mastomys*, comme le montrent d'autres données : la croissance relative est plus faible (Hubert et Adam, 1975), le régime alimentaire est plus varié (Hubert, Gillon et Adam, 1981) la reproduction est plus étalée dans le temps (Hubert, 1977 ; Hubert *et al.*, 1978), la répartition spatiale est plus lâche (Hubert, 1977). La teneur en lipides totaux semble toutefois suivre assez précisément le même cycle que celui qui a été observé chez *Mastomys*, avec cependant une amplitude atténuée, mais les échantillons sont constitués d'animaux en général plus âgés.

La diminution de poids vif et de poids sec qui se produit en fin de saison sèche semble correspondre à une perte d'eau et à celle d'une partie des lipides de réserve. En effet, la baisse de poids sec correspond très exactement à la perte de lipides (1,6 g). Il s'agit d'un phénomène analogue à celui noté chez *Mastomys*, qui consiste en une mobilisation des lipides stockés quand les conditions sont les plus difficiles.

CONCLUSION

La croissance pondérale observée dans la nature chez *Mastomys erythroleucus* est nettement diphasique et liée aux régimes alimentaires. Au début de la saison sèche, les jeunes animaux, âgés de 2 à 3 mois, consomment un maximum de graines riches en glucides, à l'époque de l'année où elles sont largement disponibles ; ils en stockent l'excédent sous forme de lipides de réserve riches en acides gras mono-insaturés ; toutes proportions gardées, ces individus sont très gras pour des animaux sauvages.

Ensuite, la saison sèche s'avancant, l'eau se fait plus rare, ainsi que les ressources alimentaires ; ces dernières changeant qualitativement, les animaux mobilisent alors leurs lipides, dont ils obtiennent de l'eau et l'énergie nécessaire pour assurer néanmoins une certaine synthèse protéique : en effet, si leur poids n'augmente que très faiblement, les proportions des différentes composantes de leur organisme ont changé et les animaux sont devenus maigres. Enfin, la saison des pluies entraîne d'importantes modifications dans le régime alimentaire, la croissance pondérale des animaux s'accéléralant considérablement, ils reconstituent des réserves de graisse, mais cette fois-ci plus riches en acides gras insaturés et abordent ainsi la période de reproduction dans de bonnes conditions physiologiques.

Ce cycle est sensiblement différent du modèle de croissance pondérale obtenu en élevage dans des conditions constantes ; il confirme tout le danger qui consiste à considérer le poids vif

d'animaux capturés dans la nature comme critère d'âge, même approximatif ; il est le résultat de l'adaptation des potentialités de l'espèce aux conditions du milieu, c'est-à-dire aux modifications climatiques et aux variations en quantité comme en qualité des disponibilités alimentaires. Les jeunes animaux profitent de l'abondance d'une nourriture de bonne qualité au moment où elle est excédentaire et la mettent en réserve pour les périodes plus difficiles ; ayant une meilleure alimentation ils ont de meilleures chances de survie (Hubert *et al.*, 1981 ; Poulet *et al.*, 1981), on peut donc penser que plus longtemps les jeunes auront eu l'occasion de bénéficier de cette période d'alimentation favorable, plus grande sera leur espérance de vie.

Un phénomène identique s'observe chez *Taterillus gracilis*, mais il est moins marqué ; les animaux accumulent de la même façon des graisses, qu'ils mobilisent en fin de saison sèche comme les *Mastomys*.

Les observations présentées ici ont été faites en pleine période de pullulation de rongeurs, telle qu'elle a été observée dans tout le nord du Sénégal. Il est remarquable que les animaux capturés en janvier 1976, c'est-à-dire au moment des plus hautes densités, aient eu un état nutritionnel satisfaisant, avec de très importantes réserves de lipides. D'autre part, les importantes diminutions de densité de population observées à partir d'août-septembre 1976 et durant toute l'année 1977 ont affecté des animaux dont l'état était très loin de la cachexie. Il faut donc écarter l'hypothèse d'une famine pour expliquer cette importante mortalité, ce que confirment les conclusions des expériences de supplémentation alimentaire dans la nature (Hubert *et al.*, 1981 ; Poulet *et al.*, 1981) ; les diminutions de population ont, en effet, été du même ordre de grandeur sur les zones témoins et sur celles où les disponibilités alimentaires avaient été artificiellement accrues, provoquant des effets incontestables sur la reproduction, les densités, les domaines vitaux, etc.

L'existence, à Bandia, d'un cycle de mise en réserve de lipides par des rongeurs semble donc représenter une adaptation à l'évolution cyclique des disponibilités alimentaires, mais ce phénomène reste relativement indépendant des modifications de la densité des populations.

SUMMARY

The seasonal cycle of lipid deposition has been studied for two consecutive years in populations of *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis* from a sahelo-sudanian woodland in Senegal.

At the beginning of the dry season young *Mastomys*, 2 to 3 months old, feed mostly upon the temporarily superabundant

seeds and store fat. These fat deposits, largely made of oleic acid, are used during the long dry season, when food is scarce. During the rains, *Mastomys* diet changes, as does the nature of their lipid stores which then contain a larger percentage of linoleic acid. This last fatty acid is quite likely provided to the animals by *Cucumis melo* seeds, which are frequently consumed by *Mastomys* at this time of the year, when breeding takes place.

The seasonal cycle of fat deposition in *Taterillus gracilis* is similar to that of *Mastomys erythroleucus*, but less marked. The diet of this gerbilid is also more varied, and its breeding season spread over a longer time interval.

The above observations were made at the end of the 1975-1977 rodent outbreak in Northern Senegal. However, fat deposits remained very substantial in January 1976, at the time when population densities reached their peak values. Similarly, the rodents still maintained sizable fat deposits during the "crash" period, from August 1976 to the end of 1977. In the present situation, at least, population fluctuations were clearly not dependent upon the nutritional status of the rodents studied.

REMERCIEMENTS

Ce programme a été réalisé dans le cadre du laboratoire de zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à Dakar, avec une aide financière du contrat d'A.T.P. du C.N.R.S. n° 2294, Dynamique des populations

BIBLIOGRAPHIE

- CHRISTIE, W.W.¹ (1968). — Chromatography of the isomeric methylene interrupted methyl cis, cis-octadecadienoates. *J. Chromatog.* 37 : 27.
- DEMARNE, Y., TOURE, M., FLANZY, J. et LECOURTIER, M.J. (1977 a). — Relationships between fatty acid composition of body lipids and lipid mobilization in the Rat. I. A study of carcass lipids. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 17 : 279-288.
- DEMARNE, Y., PERAZA-CASTRO, C., HENRY, Y. et FLANZY, J. (1977 b). — Effets des lipides alimentaires sur les aspects qualitatifs de la lipogénèse chez le Rat et chez le Porc en croissance. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 17 : 875-886.
- FIELD, A.C. (1975). — Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. *E. Afr. Wildl. J.*, 13 : 221-235.
- FOLCH, J., LEES, M. et SLOANE-STANLEY, G.H. (1975). — A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.*, 226 : 497-509.
- GHOSH, D.K. (1975). — Thermoregulation and water economy in Indian desert rodents, in *Rodents in Desert Environments*, Edited by I. Prakash and P.K. Ghosh, Junk, The Hague, pp. 397-412.
- HILDITCH, T.P. et WILLIAMS, P.N. (1964). — *The chemical constitution of natural fats*. Chapman and Hall, London.

- HUBERT, B. (1977). — Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31 : 33-100.
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1975). — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET, A. (1977). — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- HUBERT, B., ADAM, F. et POULET, A. (1978). — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Mus.*, 6 : 88-91.
- HUBERT, B., GILLON, D. et ADAM, F. (1981). — Cycle annuel du régime alimentaire de quatre espèces de rongeurs d'une savane sahélo-soudanienne à Bandia (Sénégal). *Mammalia*, 44 (sous presse).
- HUBERT, B., COUTURIER, G., POULET, A. et ADAM, F. (1981). — Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique des populations de rongeurs au Sénégal. I. Le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 73-95.
- MELER, A. et BURNS, J.T. (1976). — Circadian hormone rythms in lipid regulation. *Amer. Zool.*, 16 : 649-659.
- PETTER, F., POULET, A., HUBERT, B. et ADAM, F. (1972). — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal. *T. pygargus* (F. Cuvier, 1832) et *T. gracilis* Thomas 1892 (Rongeurs. Gerbillidés). *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A., 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. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 (sous presse).
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964). — *Desert animals. Physiological problems of heat and water*. Oxford University Press.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1975). — Desert rodents : physiological problems of desert life, in *Rodents in Desert Environments*, Edited by I. Prakash and P.K. Ghosh, Junk, The Hague, pp. 379-388.
- TAYLOR, K.D. et GREEN, M.G. (1976). — The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J. Zool. Lond.* (1976), 180 : 367-389.

V - LES RAPPORTS DE PARASITISME

V - 1 ISOLEMENT DE SOUCHES DE *Leishmania major*.

DEDET J.P., and DEROUIN F., HUBERT, B., SCHNUR L.F.,
and CHANCE M.L., (1979), Isolation of *Leishmania*
major from *Mastomys erythroleucus* and *Tatera*
gambiana in Senegal (West Africa), Annals of
Tropical Medicine and Parasitology, Vol 73, n°5,
"433-437.

Reprinted from *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, Vol. 73, No. 5 (1979)

Isolation of *Leishmania major* from *Mastomys erythroleucus* and *Tatera gambiana* in Senegal (West Africa)

By J.-P. DEDET AND F. DEROUIN

Institut Pasteur, PO Box 220, Dakar, Senegal

B. HUBERT

ORSTOM, PO Box 1386, Dakar, Senegal

L. F. SCHNUR AND M. L. CHANCE

*Department of Parasitology, Liverpool School of Tropical Medicine,
Pembroke Place, Liverpool L3 5QA, England*

Received 15 August 1978

Cutaneous leishmaniasis was first described in Senegal by Riou and Advier in 1933, and its prevalence is known from the work of Larivière (1966). A recent increase in the disease has been reported by the dermatologists of the Dakar hospitals (Marchand, 1976, personal communication).

Following the discovery of infected *Arvicanthus niloticus* (Larivière *et al.*, 1965), Ranque *et al.* (1974) assumed that *Arvicanthus niloticus* is the main reservoir of cutaneous leishmaniasis in Senegal.

Since 1976 we have carried out an epidemiological survey of the disease in the Thies region of Senegal. In this region rodent burrows are a favoured resting site of *Phlebotomus duboscqi*, and two female *P. duboscqi* were found naturally infected with promastigotes (Dedet *et al.*, 1978). This paper presents the results of a search for the animal reservoir.

MATERIALS AND METHODS

Region Studied

The region consisted of a large, enclosed, cultivated area belonging to the Monastery of Keur Moussa, near the city of Thies, in the Cap-verdienne region, where cutaneous leishmaniasis is endemic. This region was chosen because of the numerous cases of cutaneous leishmaniasis in the monastery and the neighbouring villages, and because of the presence of numerous rodent burrows. Twenty human strains were isolated between December 1976 and October 1977.

Rodents

Rodents were caught live in steel wire traps, killed with ether, examined for superficial lesions and then necropsied. The species, sex and age (determined by the weight of the dried eye-lens, as described by Hubert and Adam, 1975) of each animal were recorded. Spleen, liver, blood and bone-marrow samples were inoculated into NNN cultures, which were examined four times at weekly intervals, before being discarded as negative.

ISOLATION OF *LEISHMANIA MAJOR* IN SENEGAL

Fig. 1. Tail lesions of white mice inoculated with a human strain (DK 4), a strain from *Mastomys* (DK 66) and a strain from *Tatera* (DK 67).

DEDET *ET AL.*

Strains

The pathogenicity of one strain from *Mastomys* and another from *Tatera* was examined by injecting 0.2 ml of a culture intradermally into the tails of white mice. Impression smears and histological sections were prepared from the lesions produced. The impression smears were used for morphometric determinations. The strains were characterized by the following biochemical and serological techniques. The electrophoretic variants of malate dehydrogenase (MDH), glucose phosphate isomerase (GPI), glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH) and 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGDH) and the buoyant density of nuclear and kinetoplast DNA were determined by the methods of Chance *et al.* (1978). The serotype of excreted factors (EF) was determined by the method of Schnur *et al.* (1972) and Schnur and Zuckerman (1977).

RESULTS

A total of 102 rodents were trapped between April 1977 and April 1978: five *Heliosciurus gambianus*; 36 *Tatera gambiana*; 11 *Taterillus pygargus*; four *Cricetomys gambianus*; one *Rattus rattus*; three *Arvicanthis niloticus*; one *Myomys daltoni*; 41 *Mastomys erythroleucus*.

Five (three *M. erythroleucus* and two *T. gambiana*) were found naturally infected with leishmanial parasites (Table). No cutaneous lesions were seen in these rodents.

The experimental inoculation of promastigotes into white mice resulted in the development of lesions containing amastigotes. These were similar to the lesions which followed the inoculation of promastigotes of strains isolated from man and *P. duboscqi* (Fig. 1). The longest diameters of amastigotes in smears from these lesions were similar to those in smears from human lesions (means 4.15–5.21 μ m) (Fig. 2). All the lesions showed the same histopathology, i.e. that of a typical granuloma containing numerous amastigotes in mononuclear histiocytes.

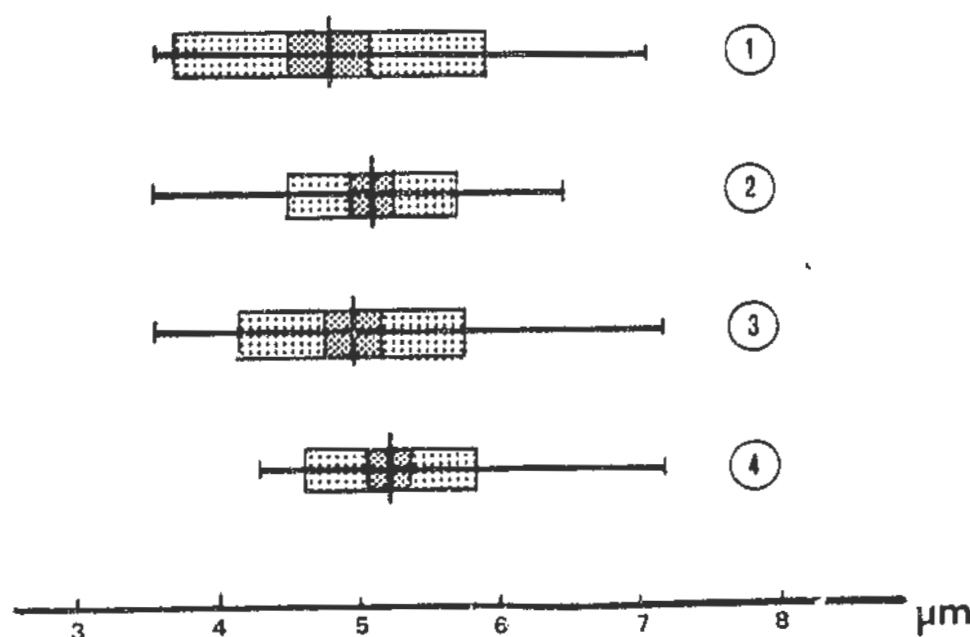


Fig. 2. Dice-Leraas diagram of the longest diameter of amastigotes of various Senegalese strains: the human strain DK 102 (1), the human strain DK 104 (2), the strain from *Mastomys* DK 66 (3), and the strain from *Tatera* DK 67 (4).

ISOLATION OF *LEISHMANIA MAJOR* IN SENEGAL

TABLE

Details of rodents naturally infected with L. major including tissues shown by N.N.V culture to contain parasites

No.	Species	Sex M/F	Estimated date of birth	Date of Capture	Leishmania in			
					Spleen	Liver	Bone- marrow	Blond
34	<i>Mastomys erythroleucus</i>	F	Dec. 1976/Jan. 1977	6 July, 1977	+	—	—	—
51	<i>Mastomys erythroleucus</i>	M	Jan.-Feb., 1977	8 July, 1977	+	+	—	—
52	<i>Tatera gambiana</i>	F	Feb.-March, 1977	1 September, 1977	—	—	+	—
61	<i>Mastomys erythroleucus</i>	M	Feb.-March, 1977	2 September, 1977	+	+	—	—
95	<i>Tatera gambiana</i>	F	October, 1977	9 March, 1978	—	—	+	—

All four rodent strains, (three from *Mastomys* and one from *Tatera*), showed the same enzyme variant types: MDH, type XIII; GPI, type III; G6PDH, type IV; and 6PGDH, type IV. Two excreted factor sub-serotypes were distinguished: B₂ (one *Mastomys* strain) and A₁B₂ (two *Mastomys* and *Tatera* strains). The nuclear and kinetoplast buoyant densities of DNA of one of the strains from *Mastomys* were 1.719 g/ml and 1.703 g/ml respectively.

DISCUSSION

Ranque (1973) found five infected *Arvicanthis niloticus* among 331 trapped in the Thies region; 148 *Mastomys* and 48 *Tatera* trapped during the same period in the same area were not infected.

Our results from another area of the same region show that *Arvicanthis niloticus* is not the only reservoir of cutaneous leishmaniasis in Senegal. Only three *Arvicanthis* were trapped during the present work. The *Arvicanthis* populations were low in the whole of Senegal in 1976 and 1977 due presumably to a periodic sudden fall in the population. *Tatera gambiana* and *M. erythroleucus* are also infected and show high rates of infection: two out of 36 *Tatera* and three out of 41 *Mastomys*.

Infections of *Mastomys* and *Tatera* appear identical to those of *Arvicanthis*: apparently healthy animals without cutaneous lesions but with parasites in internal organs.

The time of infection from the approximate date of birth and the dates of capture of animals (Table) was between February and July in two cases, March and August in another two cases and October and March in the last rodent. Thus, transmission is independent of the seasons and it is known that adult *Phlebotomus duboscqi* were found in the entrances of burrows throughout the year. The rodent strains were identical to those isolated from human cases and *P. duboscqi* in the same area on the basis of enzyme variant types, DNA buoyant density and amastigote size. These strains are established as *L. major* since they possess the same enzyme variants and DNA buoyant densities as isolates of *L. major* from the USSR and Israel. The measurement of the longest diameter of these strains conform fairly closely to those obtained for *L. major* (= *L. tropica major*) by Yakimoff (1915), i.e. a maximum of 5.49 µm and Kellina (1962) i.e. an average of 4.48 µm.

Two excreted factor subserotypes were associated with these strains. One human strain, a strain from *P. duboscqi*, a strain from *Tatera* and two strains from *Mastomys* were subserotype A₁B₂, which is also associated with strains from Libya (Ashford *et al.*, 1976; Ashford *et al.*, 1977) and Israel (Schnur and Zuckerman, 1976). Three human strains and one from

DEDET ET AL.

Mastomys were subserotype B₂, a subserotype associated with a large number of African isolates of differing origins (Chance *et al.*, 1978). The four human strains were isolated from cases from the same village.

ACKNOWLEDGEMENTS. We are grateful to Dr. R. S. Bray for his help and advice and to Dr. J. Renaudet for the histopathological examinations. We are also indebted to the monks of the Keur Moussa Monastery for allowing us to work in their grounds. Thanks are also expressed to Mrs. Ann-Marie Simon, Mr. Kader Mariko and Mamadou Tall for their technical assistance.

REFERENCES

- ASHFORD, R. W., CHANCE, M. L., EBERT, F., SCHNUR, L. F., BUSHWERER, A. K. & DREBI, S. M. (1976). Cutaneous leishmaniasis in the Libyan Arab Republic: distribution of the disease and identity of the parasite. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **70**, 401-410.
- ASHFORD, R. W., SCHNUR, L. F., CHANCE, M. L., SAMAN, S. A. & AHMED, H. N. (1977). Cutaneous leishmaniasis in the Libyan Arab Republic: preliminary ecological findings. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **71**, 265-271.
- CHANCE, M. L., PETERS, W. & SHCHORY, L. (1974). Biochemical taxonomy of *Leishmania*. I. Observations on DNA. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **68**, 307-316.
- CHANCE, M. L., SCHNUR, L. F., THOMAS, S. C. & PETERS, W. (1978). The biochemical and serological characterisation of leishmanial strains from the Aethiopian zoogeographical region. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **72**, 533-542.
- DEDET, J.-P., DEROUIN, F. & CORNET, M. (1978). Infestation spontanée de *Phlebotomus duboscqi* par des promastigotes de *Leishmania* au Sénégal. *Compte rendu de l'Académie des sciences, Paris, Séries D*, **286**, 301-302.
- GARDENER, P. J., CHANCE, M. L. & PETERS, W. (1974). Biochemical taxonomy of *Leishmania*. II. Electrophoretic variation of malate dehydrogenase. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **68**, 317-325.
- HUBERT, B. & ADAM, F. (1975). Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, **39**, 57-73.
- KELLINA, O. I. (1962). On the dimensions of *Leishmania tropica major* and *Leishmania tropica minor*. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases* (in Russian), **31**, 716-718.
- LARIVIÈRE, M. (1966). Aspects cliniques et épidémiologiques de la leishmaniose cutanée au Sénégal. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **59**, 83-98.
- LARIVIÈRE, M., CAMERLYNCK, P., RANQUE, P. & VILLOD, M. T. (1965). *Arvicanthus* sp. réservoir de virus naturel possible de *Leishmania tropica* au Sénégal. *Compte rendu de l'Académie des sciences, Paris, Séries D*, **260**, 4869-4870.
- RANQUE, P. (1973). *Études morphologique et biologique de quelques Trypanosomides récoltés au Sénégal*, Thèse Sciences Marseille, 378 pp.
- RANQUE, P., QUILLICI, M. & CAMERLYNCK, P. (1974). *Arvicanthus niloticus* (Rongeur, Muride) réservoir de virus de base de la leishmaniose au Sénégal. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **67**, 167-175.
- RIOU, M. & ADVIER, M. (1933). Leishmaniose cutanée contractée au Sénégal. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **26**, 254-256.
- SCHNUR, L. F. & ZUCKERMAN, A. (1976). Excreted factor (EF) serotypes of Israeli leishmanial strains. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **70**, 15.
- SCHNUR, L. F. & ZUCKERMAN, A. (1977). Leishmanial excreted factor (EF) serotypes in Sudan, Kenya and Ethiopia. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **71**, 273-294.
- SCHNUR, L. F., ZUCKERMAN, A. & GREENBLATT, C. L. (1972). Leishmanial serotypes as distinguished by the gel diffusion of factors excreted *in vitro* and *in vivo*. *Israel Journal of Medical Sciences*, **8**, 932-942.
- YAKIMOFF, W. L. (1915). Contribution à l'étude des leishmanioses de l'homme et du chien dans le Turkestan russe. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **8**, 474-503.

V - 2 ROLE DES RONGEURS DANS L'EPIDEMIOLOGIE DE LA
 LEISHMANIOSE CUTANEE CHEZ L'HOMME.

DEDET J.P., HUBERT B., DESJEUX P., et DEROUIN F.,
(1981), Ecologie d'un foyer de Leishmaniose cutanée
dans la région de THIES (Sénégal, Afrique de l'Ouest)
5 - Infestation spontanée et rôle de réservoir de
"diverses espèces de rongeurs sauvages. Bulletin de
la Société de Pathologie Exotique, T. 74, n°1, 71-77

Imprimé avec le périodique *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*.
Extrait du tome 74, n° 1, Janvier-Février 1981 (pages 71 à 77).

ÉCOLOGIE D'UN FOYER DE LEISHMANIOSE CUTANÉE DANS LA RÉGION DE THIÈS (SÉNÉGAL, AFRIQUE DE L'OUEST)

5. Infestation spontanée et rôle de réservoir de diverses espèces de rongeurs sauvages.

Par J. P. DEDET (*), B. HUBERT (**), P. DESJEUX (***) & F. DEROUIN (****) (*****)

L'enquête épidémiologique sur le foyer de leishmaniose cutanée de Keur-Moussa, a fait l'objet de plusieurs notes précédentes concernant tant la maladie humaine (2, 3) que le vecteur incriminé (4).

Durant la même période, l'étude du réservoir animal de l'affection a été menée conjointement et a intéressé principalement la détection des espèces de rongeurs spontanément infestées et leur rôle dans le fonctionnement du foyer.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Captures de rongeurs.

Entre avril 1977 et novembre 1978, douze séances de piégeage échelonnées tous les mois et demi ont été réalisées à Keur-Moussa. Chaque séance comprenant 2 nuits consécutives de piégeage, se déroulait selon les modalités suivantes : pose, le soir, de 60 pièges métalliques amorcés à la pâte d'arachide, dans les zones à orifices de terriers abondants (fossés, talus), dans les zones de cultures et en bordure des haies ; récolte, au matin, des pièges positifs ; étiquetage et expédition des animaux au laboratoire.

(*) Institut Pasteur, B. P. 220, Dakar, Sénégal. Adresse actuelle : Unité de Parasitologie expérimentale, Institut Pasteur, 28, rue du Docteur Roux, 75015 Paris.

(**) ORSTOM, B. P. 1386, Dakar, Sénégal. Adresse actuelle : Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.

(***) Institut Pasteur, B. P. 220, Dakar, Sénégal.

(****) Institut Pasteur, B. P. 220, Dakar, Sénégal. Adresse actuelle : Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, 15, rue École de Médecine, 75006 Paris.

(*****) Séance du 11 juin 1980.

2. *Traitement des récoltes.*

Les rongeurs capturés étaient identifiés, puis sacrifiés. Un examen soigneux des téguments était pratiqué à la recherche de lésions superficielles, tout spécialement au niveau des oreilles, du museau et de la queue.

Au cours de l'autopsie, du sang cardiaque, des fragments de rate et de foie et la moelle d'un os long étaient prélevés et ensemencés sur milieu NNN.

Les cultures étaient repiquées chaque semaine pendant un mois, avant d'être déclarées négatives.

Les cultures positives étaient conservées par repiquage bi-mensuel, et congelées. Leurs caractères morphologiques et pathologiques ont été étudiés à Dakar. Elles ont en outre été transmises aux divers centres de référence et de typage (Liverpool School of tropical Medicine; Department of medical Protozoology, Hadassah medical School de Jérusalem; Gamaleya Institute of Microbiology, Moscou).

L'âge des rongeurs était déterminé par la pesée du cristallin, selon la méthode décrite par HUBERT et ADAM (7)

3. *Données rétrospectives concernant la dynamique des populations de rongeurs, dans la région de Thiès.*

L'importance de la dynamique des populations de rongeurs dans le fonctionnement du foyer de leishmaniose cutanée nous a incités à rechercher toutes les informations disponibles sur les captures dans la région étudiée.

Les seules données pouvant être prises en compte car suffisamment détaillées et portant sur une période de temps importante concernent les captures effectuées depuis 1966 à Bandia (localité proche de Keur-Moussa) et dans lesquelles nous pouvons distinguer :

— les captures réalisées par CHATEAU dans le cadre des programmes d'entomologie médicale ORSTOM à Dakar entre 1966 et 1971, utilisant une cinquantaine de pièges métalliques de type « Chauvancy » selon une méthode voisine de celle que nous avons utilisée à Keur-Moussa.

— les captures de l'un d'entre nous (B. H.) étalées entre 1971 et 1980, et utilisant les marquages-recaptures sur des quadrats de plusieurs hectares, avec des grilles de piège de type Manufrance et selon une méthode précédemment décrite (5, 8, 9). La période sans données (1974-1975) a fait l'objet d'un essai d'intrapolation en fonction des observations effectuées dans d'autres régions du Sénégal.

RÉSULTATS

1. *Captures.*

132 rongeurs ont été capturés et examinés entre avril 1977 et novembre 1978.

Les captures, bien que variables d'un piégeage à l'autre, sont demeurées à un niveau équivalent tout au long de la période d'observation, sans qu'une fluctuation saisonnière puisse être mise en évidence.

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ DE PATHOLOGIE EXOTIQUE

Le détail par espèce est le suivant :

- 55 *Mastomys erythroleucus*
- 34 *Tatera gambiana*
- 18 *Arvicanthis niloticus*
- 12 *Taterillus* sp.
- 7 *Cricetomys gambianus*
- 5 *Heliosciurus gambianus*
- 1 *Rattus rattus*.

Plus de la moitié des captures ont été faites dans les talus et les haies bordant les zones de cultures situées en périphérie du domaine. Le reste des captures provient de diverses parties du domaine et notamment des limites des champs et des zones d'élevage (particulièrement à proximité des réserves de nourriture).

Peu de rongeurs ont été piégés près des habitations dont les alentours sont régulièrement entretenus.

Dans les zones de capture, les terriers étaient abondants et toutes les espèces représentées, sans que nous ayons noté de biotope préférentiel pour chacune d'entre elles.

2. Infestation spontanée de rongeurs.

Aucune lésion superficielle n'a été observée sur les 132 animaux capturés. En revanche, 6 souches de *Leishmania* ont été isolées par cultures d'organes : à partir de 4 *Mastomys* et de 2 *Tatera*. Le détail des animaux positifs figure sur le tableau I.

Quatre de ces 6 souches ont fait l'objet d'une étude biochimique. Elles étaient toutes identiques entre elles et aux souches isolées de cas humains et de *P. duboscqi*.

TABLEAU I

Détails et caractères des 6 exemplaires de rongeurs trouvés spontanément infectés par *Leishmania*. La date approximative de la naissance a été déterminée par la pesée du cristallin, selon HUBERT et ADAM (7).

N°	Espèces	S	Date de capture	Date approximative de naissance	Leishmanies dans :			
					rate	foie	moelle osseuse	sang
34	<i>Mastomys erythroleucus</i>	♀	06 juil. 1977	déc. 1976-janv. 1977	+	—	—	—
51	<i>Mastomys erythroleucus</i>	♂	08 juil. 1977	janv.-févr. 1977	—	—	—	—
52	<i>Tatera gambiana</i>	♀	01 sept. 1977	févr.-mars 1977	—	—	+	—
61	<i>Mastomys erythroleucus</i>	♂	02 sept. 1977	févr.-mars 1977	—	+	—	—
95	<i>Tatera gambiana</i>	♀	09 mars 1978	oct. 1977	—	—	+	—
108	<i>Mastomys erythroleucus</i>	♂	25 juil. 1978	?	+	—	—	—

L'étude détaillée de toutes les souches isolées dans le foyer fera l'objet de la note suivante.

3. Dynamique des populations.

Les résultats des captures effectuées à Bandia depuis 1966 ne sont exploitables que pour le genre *Mastomys*, les effectifs d'*Arvicanthis* et de *Tatera* étant insuffisants pour permettre toute interprétation.

La figure 1 représente un « indice » de densités de *Mastomys erythroleucus* établi par trimestre, en fonction des deux types d'informations recueillis à Bandia : nombre d'individus capturés entre 1966 et 1971 et densités à l'hectare pour la période 1971-1980. Malgré les précautions qui s'imposent à l'interprétation de ces chiffres, il apparaît nettement que deux pullulations de rongeurs ont eu lieu vers les années 1967-1968 d'une part et en 1975-1976 d'autre part.

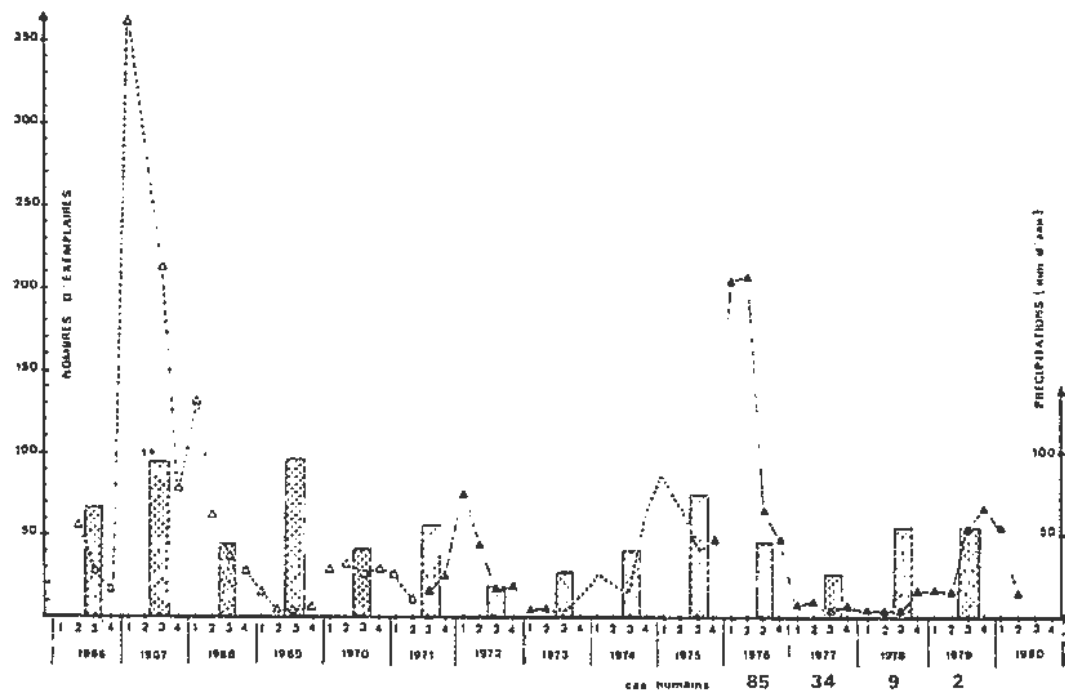


Figure 1. — Fluctuation des populations de *Mastomys erythroleucus* à Bandia, entre 1966 et 1980, et hauteurs annuelles des précipitations enregistrées à la station ORSTOM de M'Bour (20 km au sud-est de Bandia) pendant la même période.

La courbe de fluctuation est établie à partir des : Δ nombres d'individus capturés par trimestre et $\bullet$ densités à l'hectare par trimestre. Entre le 3^e trimestre 1973 et le 4^e trimestre 1975, la courbe est interpolée d'après d'autres régions du Sénégal.

Au-dessous des années, figurent les nombres annuels de cas relevés au dispensaire de Keur-Moussa depuis 1976.

COMMENTAIRE

La présente enquête a été l'occasion de découvrir deux nouveaux rongeurs spontanément infectés par *Leishmania major*, dans le foyer actif de leishmaniose cutanée de Keur-Moussa.

Il s'agit de *Mastomys erythroleucus* et *Tatera gambiana*, qui s'ajoutent à

Arvicanthus niloticus, dont l'infestation avait été précédemment décrite par LARIVIÈRE et coll. (11) et RANQUE et coll. (13 et 14).

Le rôle de ces diverses espèces comme réservoirs naturels de l'affection se pose dès lors.

La fréquence élevée de l'infestation rencontrée chez *Mastomys* ($4/55 = 7,3 \%$) et chez *Tatera* ($2/34 = 5,8 \%$), la répartition assez régulière des captures positives sur la période d'observation et le jeune âge des animaux atteints, prouvant une infection survenue dans l'année, nous incitent à voir dans ces deux espèces d'authentiques réservoirs de la leishmaniose cutanée dans le foyer considéré. D'autant que leur infestation étroite à des terriers que nous avons trouvés colonisés par *P. duboscqi* (4) témoigne d'une excellente coaptation avec le vecteur.

Notons également que tous les exemplaires que nous avons trouvés spontanément infestés l'avaient été, dès les premiers mois de leur vie, ce qui peut être interprété comme une preuve de l'activité élevée de la zoonose, au moment de la recherche.

En ce qui concerne *Arvicanthus*, son mode de vie nous semble faire de cette espèce qui gîte dans des nids préférentiellement aux terriers et de ce fait entretient un contact moins étroit avec le vecteur, un réservoir moins constant pour l'affection. Cet argument théorique semble, d'ailleurs, conforté par les résultats globaux présentés par RANQUE (12), qui mentionnait en 1973 5 souches de *Leishmania* isolées de 180 *Arvicanthus* (2,7 %) entre 1964 et 1966, cependant qu'aucune souche n'était ensuite isolée de 151 *Arvicanthus* entre 1966 et 1969.

Quoi qu'il en soit, cette pluralité d'espèces réceptives assure le maintien de la zoonose dans un foyer naturel.

Le cycle biologique annuel des rongeurs est, dans la région étudiée, rythmé par l'alternance des saisons : la reproduction a lieu, en effet, à la fin de la saison des pluies : les femelles sont gestantes en septembre-octobre et les jeunes apparaissent en novembre-décembre. Si les pluies sont abondantes et bien réparties, il peut y avoir plusieurs générations, certains juvéniles se reproduisant au cours de la saison au début de laquelle ils sont nés (5).

D'autre part, à ce cycle annuel se superposent des fluctuations à long terme des populations de rongeurs faites de pullulations qui durent quelques mois et sont suivies de brutales chutes de populations. Ces périodes d'augmentation de populations entraînent une intense dispersion des jeunes animaux qui colonisent alors des milieux jusque-là non fréquentés par ces espèces de rongeurs et qui seront à nouveau abandonnés lorsque les densités diminueront. Dans le cas d'*Arvicanthus*, le changement de mode de vie est particulièrement marqué et chargé de conséquences. Cette espèce, en effet, occupe volontiers, en période d'abondance, des terriers disponibles, éventuellement creusés par d'autres espèces, qu'elle abandonne ensuite dès que les densités baissent pour un mode de vie moins terricole, dans des milieux plus favorables et plus restreints. *Arvicanthus* peut donc alors devenir un réservoir aussi efficace que *Mastomys* ou *Tatera*.

Si les causes réelles tant des pullulations que des chutes brutales n'ont toujours pas été élucidées (disponibilité alimentaire, virose) (6, 9, 10), il n'en demeure pas moins que ces phénomènes cycliques peuvent avoir, à la fois par la multiplication du nombre et la large dispersion des rongeurs sensibles, une influence détermi-

nante sur l'épidémiologie de la leishmaniose cutanée, tant au niveau du nombre de cas humains que pour l'extension géographique de l'affection.

La pullulation 1975-1976, en effet a été suivie d'un grand nombre de cas diagnostiqués dans les dispensaires de la région et à celui de Keur-Moussa en particulier (3) dans les deux années qui ont suivi. En revanche les années 1978-1979 ont vu un nombre de cas humains très limité.

Toutefois, n'ayant pas, à l'appui de cette hypothèse, de données sur la leishmaniose cutanée humaine dans les années qui ont suivi la pullulation de 1966-1967, nous n'avons d'autre possibilité que d'envisager une surveillance à long terme du foyer de Keur-Moussa, en attente de la prochaine pullulation de rongeurs.

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent l'infestation spontanée de deux espèces de rongeurs (*Mastomys erythroleucus* et *Tatera gambiana*) par des *Leishmania* que le typage a montrés identiques à *L. major*. Ils discutent le rôle de réservoir de ces deux espèces et d'*Arvicanthis niloticus* précédemment trouvé infecté et tentent de relier les fluctuations des populations de rongeurs à l'incidence de la maladie humaine.

Mots-clés : LEISHMANIOSE CUTANÉE, RONGEURS, « *MASTOMYS ERYTHROLEUCUS* », « *TATERA GAMBIANA* », ÉPIDÉMIOLOGIE, ZOONOSES, SÉNÉGAL, AFRIQUE DE L'OUEST.

SUMMARY

Ecology of a cutaneous leishmaniasis focus of the Thiès area (Senegal, West Africa).

5. Spontaneous infection and role as reservoir of various species of wild rodents.

The authors describe spontaneous infection of *Mastomys erythroleucus* and *Tatera gambiana* by *Leishmania* strains typed as *L. major*.

They argue the reservoir role of these two species and the one of *Arvicanthis niloticus* previously found infected. The possible relations between the fluctuations of rodent populations and the incidence of the human disease are then discussed.

Key-words : CUTANEOUS LEISHMANIASIS, RODENTS, « *MASTOMYS ERYTHROLEUCUS* », « *TATERA GAMBIANA* », EPIDEMIOLOGY, ZOONOSIS, SENEGAL, WEST AFRICA.

Nous remercions Mme A. M. SIMON et Mrs. M. TALL et K. MARIKO pour leur collaboration technique, et M. R. CHATEAU qui nous a autorisés à faire état de ses captures à Bandia entre 1966 et 1971. Nous sommes également reconnaissants aux moines du monastère de Keur-Moussa pour leur accueil et les facilités qu'ils nous ont accordées dans notre travail.

BIBLIOGRAPHIE

1. DEDET (J. P.), DEROUIN (F.) & HUBERT (B.). — Écologie d'un foyer de leishmaniose cutanée dans la région de Thiès (Sénégal, Afrique de l'Ouest). 1. Rappel sur la situation de la leishmaniose cutanée au Sénégal et présentation de la zone étudiée. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1979, 72, 124-131.
2. DEDET (J. P.), MARCHAND (J. P.), STROBEL (M.), DEROUIN (F.) & PRADEAU (F.). — Écologie d'un foyer de leishmaniose cutanée dans la région de Thiès (Sénégal, Afrique de l'Ouest). 2. Particularités épidémiologiques et cliniques de la maladie humaine. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1979, 72, 245-253.
3. DEDET (J. P.), PRADEAU (F.), DE LAUTURE (H.), PHILIPPE (G.) & SANKALÉ (M.). — Écologie d'un foyer de leishmaniose cutanée dans la région de Thiès (Sénégal, Afrique de l'Ouest). 3. Évaluation de l'endémicité dans la population humaine. *Bull. soc. Path. exot.*, 1979, 72, 451-461.
4. DEDET (J. P.), DESJEUX (P.) & DEROUIN (F.). — Écologie d'un foyer de leishmaniose cutanée dans la région de Thiès (Sénégal, Afrique de l'Ouest). 4. Infestation spontanée et biologie de *Phlebotomus duboscqi* Neveu-Lemaire, 1906. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1980, 73, 266-276.
5. HUBERT (B.). — Écologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-soudanaïenne. *Terre et Vie*, 1977, 31, 33-100.
6. HUBERT (B.). — Dynamique des populations de rongeurs en zone sahélo-soudanaïenne au Sénégal : une hypothèse sur les mécanismes de régulation. In : *Colloque « Structure et dynamique des peuplements »*, Gif-sur-Yvette, 27-31 octobre 1980 (sous presse).
7. HUBERT (B.) & ADAM (F.). — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 1975, 39, 57-73.
8. HUBERT (B.), ADAM (F.) & POULET (A.). — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Museum*, 1978, 6, 88-91.
9. HUBERT (B.), GOUTURIER (G.), POULET (A.) & ADAM (F.). — Effets d'une supplémentation alimentaire sur deux populations naturelles de rongeurs au Sénégal. I. En zone sahélo-soudanaïenne sur *Mastomys erythroleucus* (Rodentia, Muridae). *Terre et Vie*, 1980, 34 (sous presse).
10. HUBERT (B.) & DEMARNE (Y.). — Le cycle des lipides de réserve de deux espèces de rongeurs du Sénégal (Rodentia, Gerbillidae et Muridae). *Terre et Vie*, 1980, 34 (sous presse).
11. LARIVIÈRE (M.), CAMERLYNCK (P.), RANQUE (P.) & VILLOD (M. T.). — *Arvicanthus* sp. réservoir de virus naturel possible de *Leishmania tropica* au Sénégal. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, 1965, 260, 4869-4870.
12. RANQUE (P.). — Études morphologique et biologique de quelques Trypanosomidés récoltés au Sénégal. Thèse Sciences, Marseille, 1973, 378 p. (ronéo).
13. RANQUE (P.) & CAMERLYNCK (P.). — Démonstration du pouvoir pathogène pour l'homme de la souche de *Leishmania* isolée chez un *Arvicanthus niloticus* à Piroundary (Sénégal). Inoculation volontaire, auto-observation. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série D*, 1966, 262, 664-665.
14. RANQUE (P.), QUILLICI (M.) & CAMERLYNCK (P.). — *Arvicanthus niloticus* rongeur, Muridé, réservoir de virus de base de leishmaniose au Sénégal. *Bull. Soc. Path. exot.*, 1974, 67, 163-167.

V - 3 ROLE DU VIRUS BANDIA DANS LA DYNAMIQUE DE POPULATION DE *Mastomys* .

HUBERT B., et ADAM F., (1982), The regulation of the population dynamics of two sahelian rodents in Senegal : an hypothesis., Annals of the Royal Museum of Central Africa. (in press)

by B. HUBERT & F. ADAM

This study presents the main demographic data on the two commonest species of rodents in the Bandia area of Senegal (14°35' N, 17°01' W): Mastomys erythrolencus and Taterillus gracilis, collected between november 1975 and may 1981. This period includes the end of a population outbreak in 1975-76, followed by a large population decrease until 1979 at which time another population peak was observed, again followed by a sudden fall.

Many hypothesis have been published on the regulation of population dynamics in rodents: relation to the available resources (Pitelka and Schultz, 1964; Hansson, 1971; French et al., 1974; Taylor and Green, 1976), genotype selection (Chitty, 1958 and 1960; Gaines and Krebs, 1970; Krebs, 1971, Tamarin and Krebs, 1969), shock disease (Christian, 1963; Christian and Davis, 1964), parasitism (Bernard, 1960 and 1969; Hörnfeldt, 1978; Anderson and May, 1980), predation (Pearson, 1966 and 1971; Hörnfeldt, 1978), secondary compounds (Freeland, 1974; Haukioja and Hakola, 1975), antagonistic behaviour (Findley, 1951; Clarke, 1956; Conley, 1976), combination of some of these factors related to densities (Tanner, 1966). The discussions often include the differences between herbivorous and granivorous (=omnivorous) rodents. The two species studied here are granivorous.

THE STUDY AREA

The study was carried out in a dry deciduous woodland, 60 km S.E. of Dakar, part of which failed in 1973 for charcoal production. A detailed description of the physical and vegetal features of the environment has been published by Hubert (1977) and Hubert, Leprun and Poulet (1977); the climate is characterised by a long dry season extending from november to june, opposed to one brief rainy season from july to september-october. The isohyete 560 mm crosses this area, but the rainfall varies greatly from year to year, the quantities as well as the distribution, as shown by figure 1.

Except for tall trees such as Adansonia senegalensis and Khaya senegalensis most are relatively low (3-4 m): Mimosaceae (Acacia seyal, A. ataxacantha, A. sieberiana, Dicrostachys glomerata), Combretaceae (Combretum glutinosum, C. micranthum) and Tiliaceae (Grewia bicolor, G. flavescens). The quantities and the distribution of grass and weeds vary markedly each year, only some species are always present: Gramineae (Dactyloctenium aegyptium, Echinochloa colona, Eragrostis tremula, Panicum laetum, Cenchrus biflorus etc...) Leguminosae (Cassia tora, Indigofera spp., Desmodium tortuosum, etc...), Malvaceae (Sida alba, Hibiscus spp., Abutilon ramosum), Convolvulaceae (Merremia aegyptiaca, M. dissecta, Ipomea spp., etc...) and Amaranthaceae (Achyranthes aspera).

The rodent population has been studied there since 1971 using the following trapping methods.

METHODS

A large number of animals (more than 3,000 individuals) were caught in snap traps (60 traps during four nights/week in four different habitats) and in 500-m-long lines consisting of 50 live-traps of iron wire (type Manufrance) placed every 10m. Specimens were autopsied to determine their sexual activity (particularly the number of young in the litter of the females, which varies during the breeding period according to the age of the females). The eye lenses were taken and dried for weighing to determine the age of the individuals collected, by comparison with a diagram established from captive rodents (Hubert and Adam, 1975). four age classes have been used in this work: youngs less than 3 months old, young adults between 3 and 5 months old, adults aged from 5 to 9 months and those over 9 months old.

From August 1976, an area of 600 m by 1,000 m was trapped twice each month with 160 traps in rotation and two plots of 4 ha each were trapped every 1.5 months by mark and release method, with a ten meter grid of 441 live traps of iron wire. The first trapping allowed determination of the density by CMR method during ten days. The subsequent trapping (five nights each) allowed the monitoring of the marked population, estimation of the densities, and the distinction between migration and mortality. Thus a monthly death rate was estimated: it varied according to the density to the predation and to possible epizootic disease being present. The death rate is calculated by the difference between the 'load of living animals on the area' at one trapping period for each age class and at the following one. This load is the number of the formerly marked animals increased by the newly marked, which will be recaptured later and an average number of 'non-residents' animals representative of the animals crossing the area during the trapping period. This loss could be interpreted as the death rate for a large enough area (where the number of entering rodents is equivalent to the departures) and when the calculation is made with different data for different environments. For further details see Hubert (1982). (BRES *et al.*, 1967)

Disease could have occurred from October to December 1976; in fact two viruses were discovered again in January 1977 in four species living in Bandia, after a large population decrease: 'Bandia virus' related to the Qualyub group, isolated from ticks and one Mastomys 10 years ago, which lethal effect on Mastomys erythroleucus has been demonstrated in the laboratory by the death of all the young within 10 days; 'Koutango virus', B group Arbovirus, isolated from Tatera gambiana in 1973 in central Senegal and known also from different species of rodents in the Central African Republic. These viruses have been isolated later on about 30 individuals (M. erythroleucus and T. gracilis) from January 1977 to early 1981; on every monthly sample, the antibodies were measured for Bandia virus by fixation of complement. Rodent burrows have been destroyed each month and the mites and ticks inhabiting it were collected, frozen and kept for virus research. This work has been carried out at the Pasteur Institute in Dakar and in Paris.

This is a common pattern for African small mammals (DELANY and HAPPOLO, 1979)

RESULTS

Figures 1 and 2 show the densities of M. erythroleucus and T. gracilis from November 1975 to March 1981, in relation to the breeding periods - using the %age of adult females which were pregnant. The annual rainfall is also presented here to show its relationship to reproduction: the breeding begins in the middle of the rainy season (August) and lasts some months, more or less according to the species and to the quantity of the rainfall and to its length. The representation of each age class on the curve makes appear the senescence of the population from the breeding period onto: young animals appear at the end of the rainy season and survive during the dry season until the next breeding period, which is reached only by a few number of individuals. It seems that the turn over in the M. erythroleucus population is more speed than in T. gracilis, where high densities are obtained by the accumulation of individuals of different age classes, whereas in Mastomys they result from an intense production of young animals.

The number of pregnant females in Mastomys is very high during some months (3 to 6 according to the year) and none during the most part of the year; the number of young per litter varies between 8 and 12, when the breeding period is long enough, the young females can breed during the same season that they are born. In Taterillus, pregnant females can be observed throughout the year, but with two apparent breeding periods: one in the dry season (February to May) and one in the rainy season (July to December) with two small breaks in June-July and January; there are 4-5 young per litter; the young females seem to breed as soon as they are able; during the dry seasons 1976 and 1980, not one pregnant female was caught and this can be related to the fall of the population observed at both times.

Similar cases of break of breeding during high density period have soon been quoted by Poulet (1978) in Taterillus pygargus in northern Senegal, related, for him, to behavioral reaction to 'overpopulation'.

Every year at the beginning of the dry season and especially in 1979-80, Bandia virus was isolated in M. erythroleucus (total of 20 individuals as shown by figures 1 and 3); it was found in T. gracilis in January 1977 and also in the dry season 1979-80 (6 individuals); it was also isolated on the tick Alectorobius sonrai collected in rodent burrows throughout each year. Koutango virus was isolated in M. erythroleucus in April 1979, December 1979 and January 1980, in T. gracilis in January 1977, April 1979 and March 1980. The curve of figure 3 indicates the percentage of individuals showing antibodies against Bandia virus in the trapped population: the rate of antibodies increases following the virus flow.

DISCUSSION

1-- Available resources

The relationship between population densities and available resources has been richly discussed for herbivorous rodents (Krebs and Delong, 1965; Chitty, Pimentel and Krebs, 1962) and for omnivorous-granivorous species (Bendell, 1959; Fordham, 1971; Smith, 1971; Flowedew, 1972 and 1973; Andrzejewski and Mazurkiewicz, 1976; Hansen and Batzli, 1978 and 1979). For the first of them, no evident relationship has been found between the food available and population increase, but for granivorous-insectivorous species this has been observed by the previous authors in temperate zones and also by Taylor and Green (1976) and by Hubert et al. (1981a) in tropical areas on Mastomys populations.

Figure 4 shows the results of this last work for M. erythroleucus with new data from October 1979 to March 1981: a comparison was made between an area (3 ha grid, QA) in which supplementary food was given to a rodent population and a control in a similar area (4 ha grid, QC); the densities were always higher in the supplemented area, resulting from a longer expectancy of life for the youngs born there, a more intense recruitment, smaller home ranges for both males and females, etc... However, even the densities are higher, the decreases happened on the supplemented area at the same time as on the control area in 1976 and in 1980. Something peculiar can be noted in 1978: a peak of density is observed on the supplemented area, followed by a fall in early 1979, nothing like this was noticed on the control area, but only a stable population throughout the 1979 dry season.

For this granivorous-insectivorous species, it is clear that the food availability controls its density during the increasing phase, but cannot prevent its fall. The breeding and the survival are surely correlated with the seed production, i.e. with the quality and the quantity of the available food, particularly with protein and energy amounts (Sadleir et al., 1973). The diet of M. erythroleucus consists mostly of grass and weed seeds and insects, as termites (Hubert et al., 1981b); during the 1979 dry season, these rodents fed on a very large quantity of arthropods (termites, caterpillars, etc...), consuming twice as much as in the previous years; the death rate was never so low as during this period (less than 5% per month) as shown in figure 3 and detailed in Hubert (1982); it has to be mentioned that abnormally late rains occur in December 1978 and January 1979 and that early rainfall occurred in June 1980.

Previously, we have noticed that these rodents make fat reserves when there is an excess of energy in their food (Hubert et Demarne, 1981c); particularly, during the population fall in 1976, the individuals had relatively large fat reserves (35-40 % of dry weight). This confirms that population decrease in these conditions cannot be due to food scarcity.

2-- Demographic parameters

From the mortality rates and expectancies of life of the individuals born in each yearly generation for M. erythroleucus or bimonthly generation for T. gracilis, presented by Hubert (1982) it appears that a different strategy can be quoted for each of these two species:

-Mastomys erythroleucus: individuals don't live more than one year in the field, life expectancy increases during the 3 or 4 first months, then decreases regularly throughout the dry season and falls at the next breeding period; in 1977 and 1979 life-expectancy reached very high levels (6 to 7 months) compared to less than 4 months for 1978 and 1980; at the same time, the death rate became very low in 1977 and 1980 (less than 10% monthly) and occurred in two sudden peaks in April-May 1978 and November-December 1980; unfortunately such data cannot be calculated for 1976. The population dynamics of M. erythroleucus can be summarized as follows: numerous individuals die during their first months of life, then the population is quite stable during the dry season the surviving animals do not pass the next rainy season (=breeding period), because of the cost of reproduction: movement, male's aggressivity, pregnancy, suckling?).

-Taterillus gracilis: an individual life expectancy is greater than for the previous species, some of them live as much as two years; as for Mastomys, life expectancy increased at the beginning of 1977 and 1979, and became lower in the same periods in 1978 and 1980; the length of the breeding period allows us to separate bimonthly generations, and it seems that the first born individuals have a longer life expectancy than the later ones, i.e. those born in the pleistifal dry season (Hubert 1982); in this species the death rate is more regular throughout the life and crisis periods do not occur as clearly as in M. erythroleucus.

In captivity the individuals of these two species can live 3-4 years or more.

3--Predation

This part is well developed in the joint paper by Poulet. We agree with his hypothesis on the consequences of a decrease of predation on the population dynamics of small sahelian rodents. His work is based on data from northern Senegal between 1972 and 1975, but in Bandia we have no direct data: we found no owl pellet, and it is impossible to count small carnivores because the bush is too close to see anything at night; the only data is that, twice, carnivores became a real danger for the rodents caught in our traps and we had to protect them by strengthening the iron wires: during the dry seasons of 1977 and 1980 i.e. just after a high ~~density~~ rodent density and for 1977 two years before a new increase of population; on the other hand we know the monthly death rates and we observe that at some periods it became very low (5 to 10%), oftently just before a population increase.

Also we agree with the hypothesis that the population of predators increases following the peak of rodent population, have a high level during its fall and then falls in turn, allowing an increase of rodent population if the nutritional conditions are favourable, by a lack of predation.

4--Disease and Parasitism

According to these authors,

The part of parasitism in the regulation of animal populations has been recently discussed by Anderson and May (1980). We think that the Bandia or Koutango virus flow in M. erythroleucus population is one of the regulation mechanism for this species.

At a certain density level, the journeying of young animals looking for new home ranges disturb the usual meeting behaviour of the population, some of them inhabit old deserted burrows, where ticks are still alive, potential reservoirs of virus. Experiments on the mechanism of the virus flow are now in progress: effect on new born animals, direct or indirect infection between individuals, pathogeny of virus and eventual variation of virulence. This process could have occurred after the outbreak in 1976, after the peak in 1980 and also in 1979 in the supplemented area, when density reached a different maximal level than in the control area. We think that these viruses are always present in the zone, in the ticks inhabiting unoccupied burrows and in adult rodents protected by their antibodies; when the densities increase to high levels, the flow of the viruses is accelerated, may be, the virulence increases and direct infection can occur as in some other viral diseases, particularly on new born and recently weaned young. We observed in the laboratory that the antibodies are transmitted by the mother to the young, who retain them for about two months (in Arvicanthis niloticus). For us this explains the violent population crashes in 1976 and 1980. The part played here by these viruses can of course be due in different localities and populations to other diseases or parasites.

Because of the lack of data on genetics and behaviour for our rodents, we cannot discuss here on their part.

CONCLUSION

From these different points, we propose the following hypothesis on the regulation mechanisms for this two species, summarized in figure 5.

The increase of nutritional quality and quantity of food available correlated to rainfall is one of the most important factors controlling reproduction and survival it can be supported by a fall of predation (consecutive to a decrease of the predators populations) and induce thus a population outbreak of rodents. Generally the control of the rodent population is due to predation, but when the densities reaches a certain level 'parasitism' becomes one of the major cause of death among the rodents and augments the decreasing trend, resulting from predation, behaviour, etc... and independantly of available ressources. Diseases and parasitism don't act alone but in relation with other density-dependent behaviour factors, such as aggressivity between individuals, dispersal break of reproduction, weakness to predators, etc... as it has been shown by previously cited authors. There is no regular cycle such as those quoted in Microtines but an adjustment to the extreme variations of the available ressources correlated to the rainfall. With respect to these conditions, the two studied species react with two different patterns:

-Mastomys erythroleucus populations produce a high number of young during a brief period, with only a few survivors living until the next breeding period, i.e. no more than one year; the densities increase rapidly when environmental conditions become propitious and decrease too in unkind conditions, p.e. drought; successive generation overlap very little.

-Taterillus gracilis populations have less young produced throughout the year; individuals are relatively long lived, more than one year; the densities increase less dramatically than the formers and especially by accumulation of survivors from different generations, which overlap; high densities result from an approximate continuous breeding and a break in breeding during some months induces a population fall, as it happens when the density level is very high.

These two adaptative strategies are those of granivorous-insectivorous species in an area where rainfall is the most pronounced climatic factor, which induces seed and insect supply during only a short part of the year, with an important variability between successive years. The available resources are straitly dependent on the quantity and distribution of the rains, but result also from the competition in the primary production itself and with the other competitors, ants and birds. In such intricate and irregular system, these populations of omnivorous small mammals fit by demographic strategies nearly related to 'r' type, but varying, according to the year and to the species, between pure 'r' and 'K' trends, as soon proposed by French et al. (1975) and by Spitz & Bourlière (1975): Nastomys is more 'r' like and gains advantage in favorable environment by producing a very high number of individuals and presumably surviving in peculiar areas during unkind periods (Hubert, 1977); Taterillus looks to be more 'K' like reacting to propitious conditions by increase in breeding and in survival, forecasting so the hard periods.

BIBLIOGRAPHY

- ANDERSON, R.M. & I.M. MAY, 1979-Population biology of infectious diseases. Part I. Nature, 280:361-367.
- BENDELL, J.F., 1979-Food as a control of a population of white-footed mice. Peromyscus leucopus noveboracensis (Fischer). Can. J. Zool. 37:173-209.
- BERNARD, J., 1960-Trois cas de cysticercose grave chez des campagnols (Rodentia, Microtidae). Ann. de Parasitol. 35:243-250.
- BERNARD, J., 1969-Observations sur les helminthes parasites de Mammifères et d'Oiseaux de la faune de Belgique. Arch. Inst. Pasteur, Tunis. 137-193.
- BERNARD, J., 1969-Les Mammifères de Tunisie et des régions voisines. Bull. Fac. Agro. Univ. Tunis, 24-25:39-172.
- BRES, P., M. CORNET & Y. ROBIN, 1967-Le virus de la fièvre de Bandia (IPD/A 611) nouveau prototype d'Ebola virus isolé au Sénégal. Ann. Inst. Pasteur, 113:739-747.
- CHITTY, D., 1958-Self-regulation of numbers through changes in viability. Cold Spr. Harbor Symp. Quant. Biol. 22:277-280.
- CHITTY, D., 1960-Population process in the vole and their relevance to general theory. Can. J. Zool. 38:99-113.
- CHITTY, D., PIMENTEL, D. & C.J. KREBS, 1968-Food supply of overwintered voles. J. Anim. Ecol. 37:113-120.
- CHRISTIAN, J.J., 1963-Endocrine adaptative mechanisms and the physiological regulation of population growth. In W.V. MAYER & R.G. VAN GELDER (ed.) Physiological mammalogy, vol. 1. Academic Press, London:189-353.
- CHRISTIAN, J.J. & E. DAVIS, 1964-Endocrines, behavior and population. Science 146:1550-1560.
- CLARKE, J.R., 1955-The aggressive behavior of the vole. Behaviour 9:1-23.
- CONLEY, W., 1976-Competition between Microtus: a behavioral hypothesis. Ecology 57:224-237.
- FINDLEY, J.S., 1974-Competition as a possible limiting factor in the distribution of Microtus. Ecology 35:418-420.
- DELANY, M.J. & D.C.D. HAPPOLD, 1979-Ecology of African Mammals. Longman, London.
- FLOWERDEW, J.R., 1972-The effect of supplementary food on a population of wood mice (Apodemus sylvaticus). J. Anim. Ecol. 42:553-566.
- FORDHAM, R.A., 1971-Field population of deermice with supplemental food. Ecology 52:138-146.
- FREELAND, W.J., 1974-Vole cycles: another hypothesis. Amer. Nat. 108:238-245.
- FRENCH, N.R., B.G. PAZA, H.O. HILL, A.P. ASCHWANDEN & H.W. KAAZ, 1974-A population study of irradiated desert rodents. Ecological monographs 44:45-72.
- FRENCH, N.R., D.L. STODDART & E. ROBEK, 1975-Patterns of demography in small mammal populations. In: Small Mammals, their productivity and population dynamics. Ch. 4:73-102. Golley, Petrusiewicz & Ryskowski eds. IBP 5, Cambridge University Press. 451 p.
- GAINES, M.S. & C.J. KREBS, 1970-Genetic changes in fluctuating vole populations. Evolution 24:702-723.
- HANSEN, L.P. & G.O. SATZLI, 1979-Influence of supplemental food on local populations of Peromyscus leucopus. J. Mamm. 60:335-342.
- HAUKIOJA, E. & T. KALA, 1975-Herbivores cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 12:1-9.
- HANSSON, L., 1977-Small rodent food, feeding and population dynamics. Oikos 22:183-198.
- HÖRNFELDT, B., 1978-Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and tularemia in northern Sweden. Oecologia (Berl.) 32:141-152.
- HUBERT, B., 1977-Écologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-soudanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 31:33-100.
- HUBERT, B., 1982-Dynamique de population de deux espèces de rongeurs sahélo-soudanais à Bandia (Sénégal): I-Données démographiques. Mammalia (sous presse).
- HUBERT, B., G. KUTURIER, A. POULET et F. ADAM, 1981a-Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique de population de rongeurs au Sénégal. I-Le cas de Mastomys erythroleucus en zone sahélo-soudanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35:73-95.
- HUBERT, B. et Y. DEJARNÉ, 1981b-Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35:55-72.
- HUBERT, B., D. GILLON et F. ADAM, 1981c-Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia; Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal). Mammalia 45:1-20.
- HUBERT, B., J.C. LEPRUN et A. POULET, 1977-Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. Mammalia 41:36-59.
- KREBS, C.J., 1974-Genetic and behavioral studies on fluctuating vole populations. Proc. Adv. Stud. Inst. dynamics Numbers Popul., Oosterbeek Netherlands: 243-256.

- KREBS, C.J. & K.T. DELONG, 1965-A Microtus population with supplemental food. J. Mamm., 46:566-573.
- MAY, R.M. & R.M. ANDERSON, 1979-Population biology of infectious diseases. Part II. Nature 280:455-461.
- PEARSON, O.P., 1966-The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. J. Anim. Ecol., 35:217-233.
- PEARSON, O.P., 1971-Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (Microtus longicaudus). J. Mamm., 52:41-49.
- PITELKA, F.A. & A.M. SCHULTZ, 1964-The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine rodents. In: CRISP, D. (ed.) Grazing in terrestrial and marine environments. Blackwell's, Oxford: 55-68.
- POULET, A., 1978-Evolution of the rodent population of a dry bush savanna in the senegalese sahel from 1969 to 1977. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 6:113-117.
- SADLEIR, R.M.F.S., K.D. CASPERSON and J. HARLING, 1973-Intake and requirements of energy and protein for the breeding of wild deermice, Peromyscus maniculatus. J. Reprod. Fert. Suppl., 19:237-252.
- SMITH, M.H., 1971-Food as a limiting factor in the population ecology of Peromyscus polionotus (Wagner). Ann. Zool. Fennici, 8:109-112.
- SPITZ, F. et F. BOURLIERE, 1975-La dynamique des populations de Mammifères. In: Démographie des populations de vertébrés. Ch. 3:78-127. LAOTTE, M. et F. BOURLIERE (eds.), Masson, Paris.
- TAMARIN, R.H. & C.J. KREBS, 1969-Microtus population biology. I) Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species. Evolution, 30:362-371.
- TANNER, J.T., 1966-Effects of population density on growth rates of animal populations. Ecology, 47:733-745.
- TAYLOR, K.D. & M.G. GREEN, 1976-The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool., Lond., 180:367-389.

- Figure 1 - Mastomys erythroleucus in the Bandia area : densities in the control grid, population structure and breeding periods from november 1975 to march 1981. The arrows indicate every individual by which one strain of virus was isolated. The wet season is figured by the total monthly rainfall.
- Figure 2 - Taterillus gracilis in the Bandia area : densities in the control grid, population structure and breeding periods from november 1975 to march 1981. The arrows indicate every individual by which one strain of virus was isolated. The wet season is figured by the total monthly rainfall.
- Figure 3 - Monthly death rate in Mastomys erythroleucus for every yearly generation since 1977 and percentage of individuals with Bandia virus antibodies among the total number of captures. The arrows indicate every individual from which one strain of Bandia virus was isolated.
- Figure 4 - Monthly densities on both grids: supplemented (QA) and control (QC). Histograms show the monthly recruitment of young animals on each grid, QA in black and QC in white.
- Figure 5 - Proposal of a scheme on the abundance periods of M. erythroleucus and T. gracilis populations in the Bandia area relationship with predators 'cycles' and climate, particularly rainfall and its consequences on the available resources.

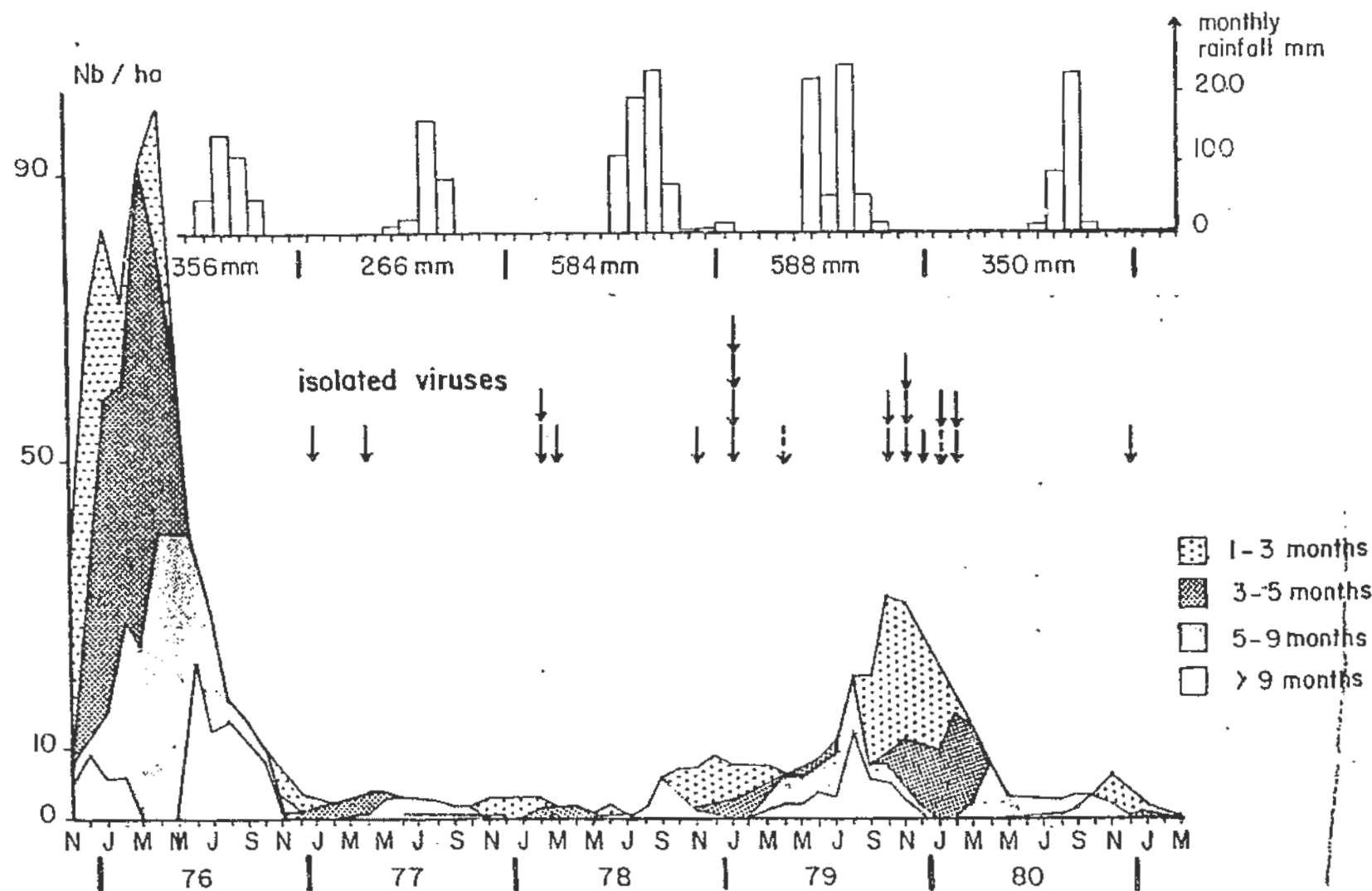
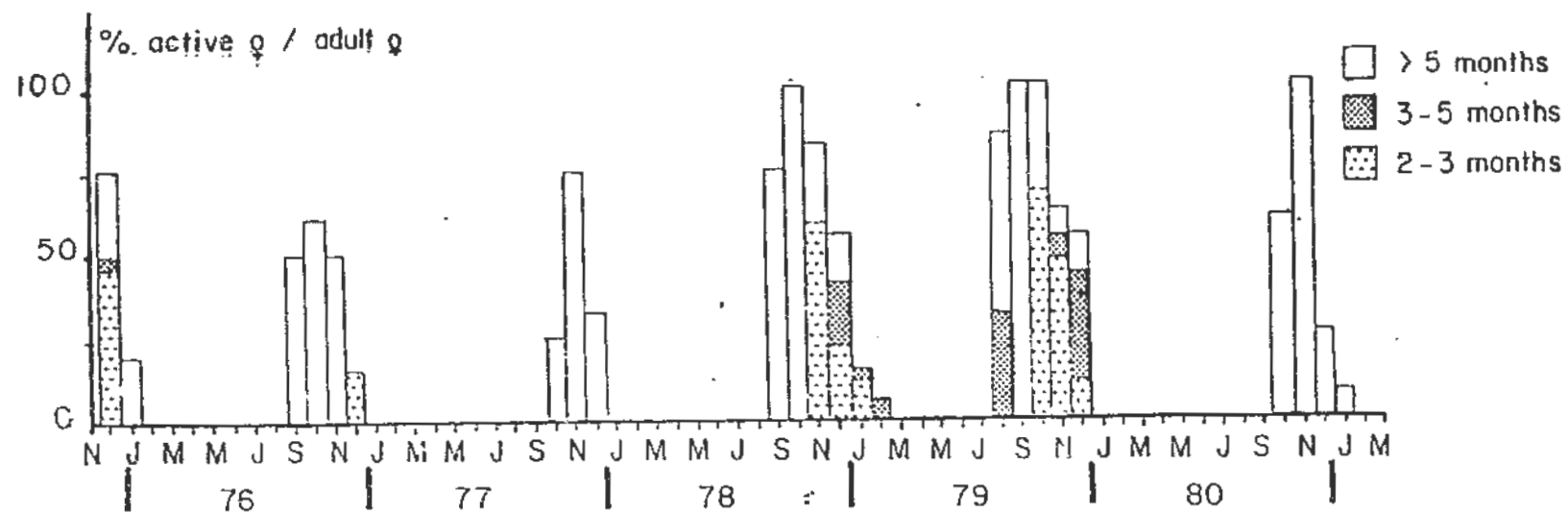


Figure 1

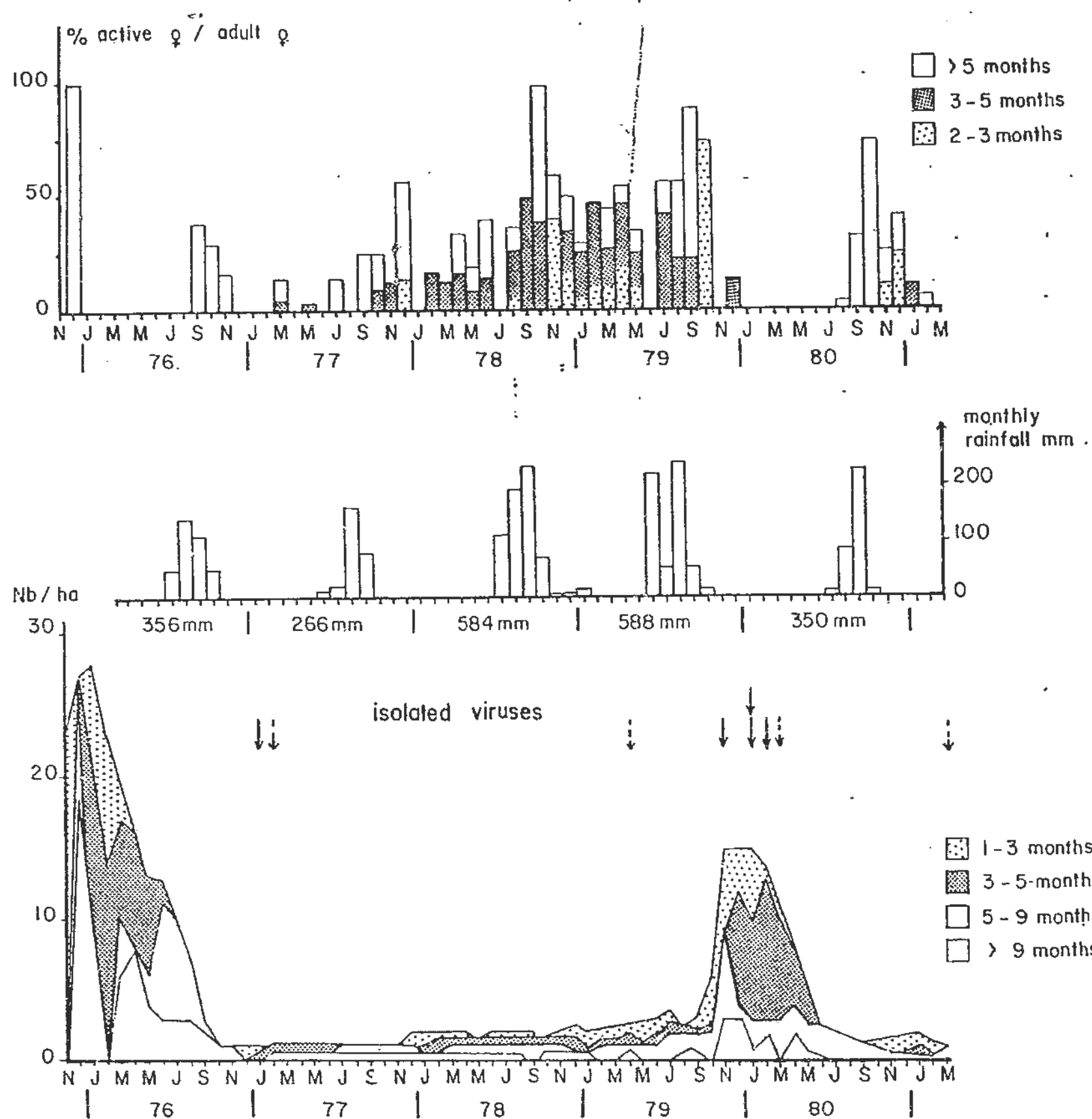


Figure 2

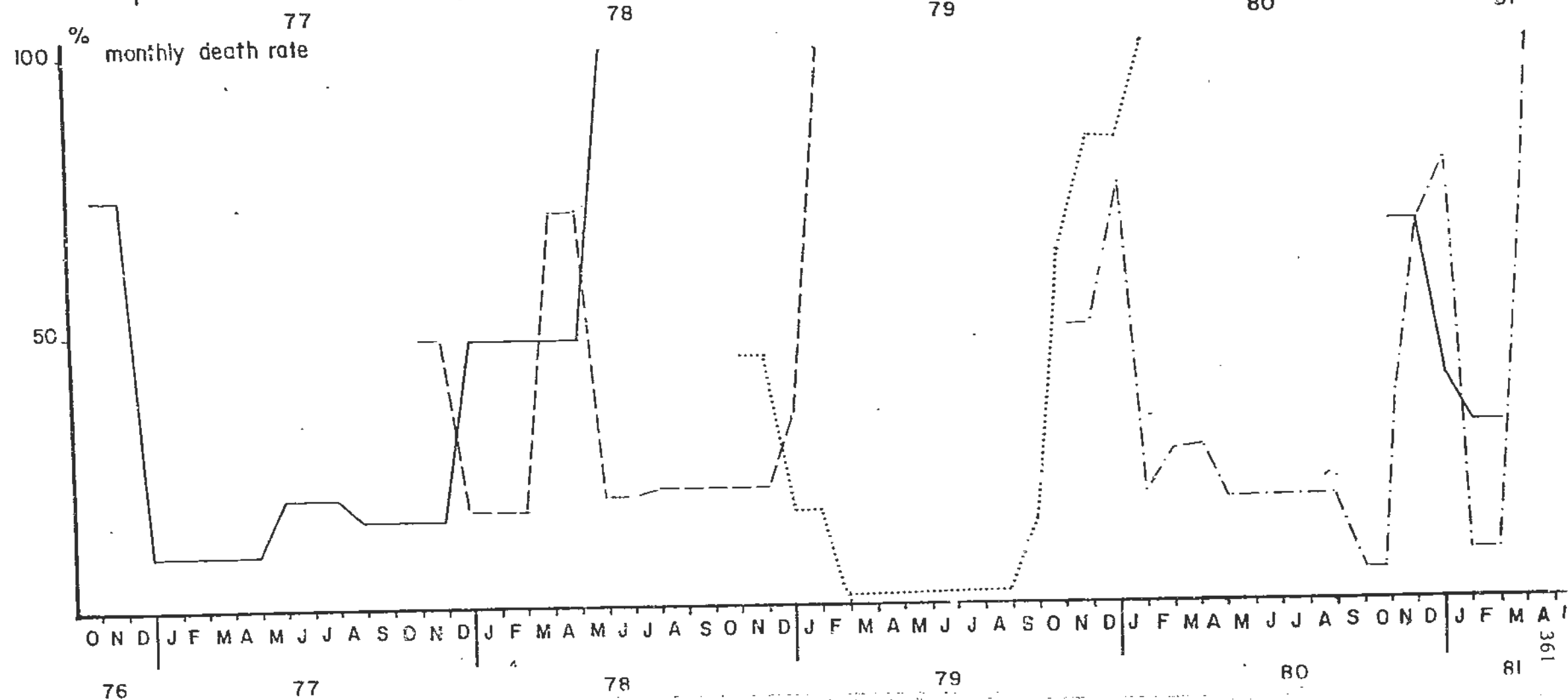
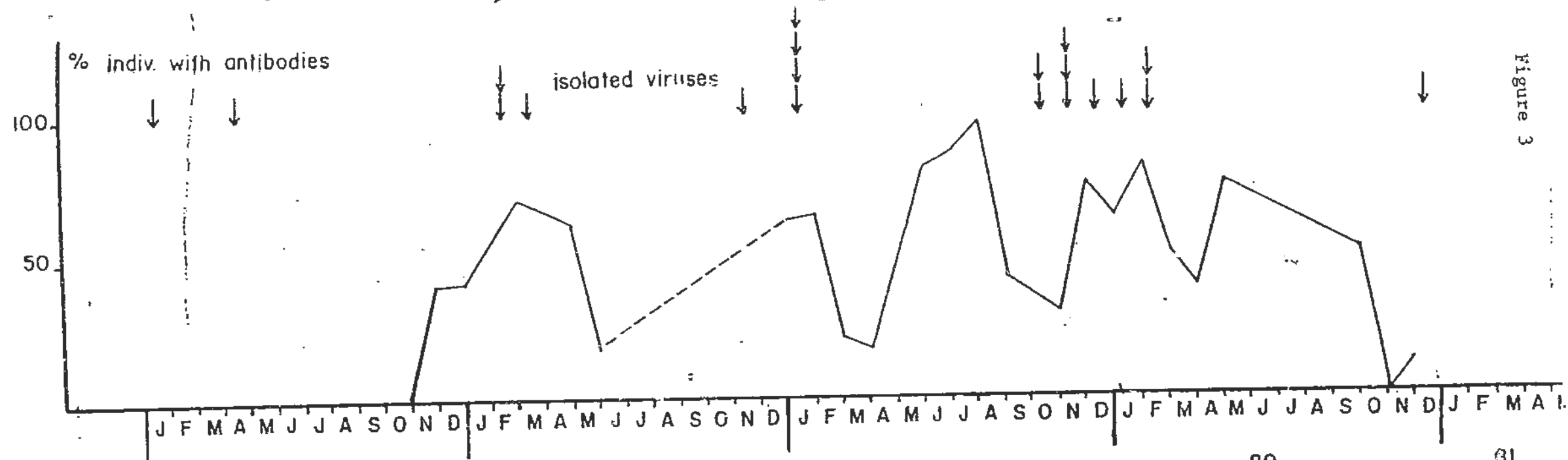


Figure 3

Figure 4

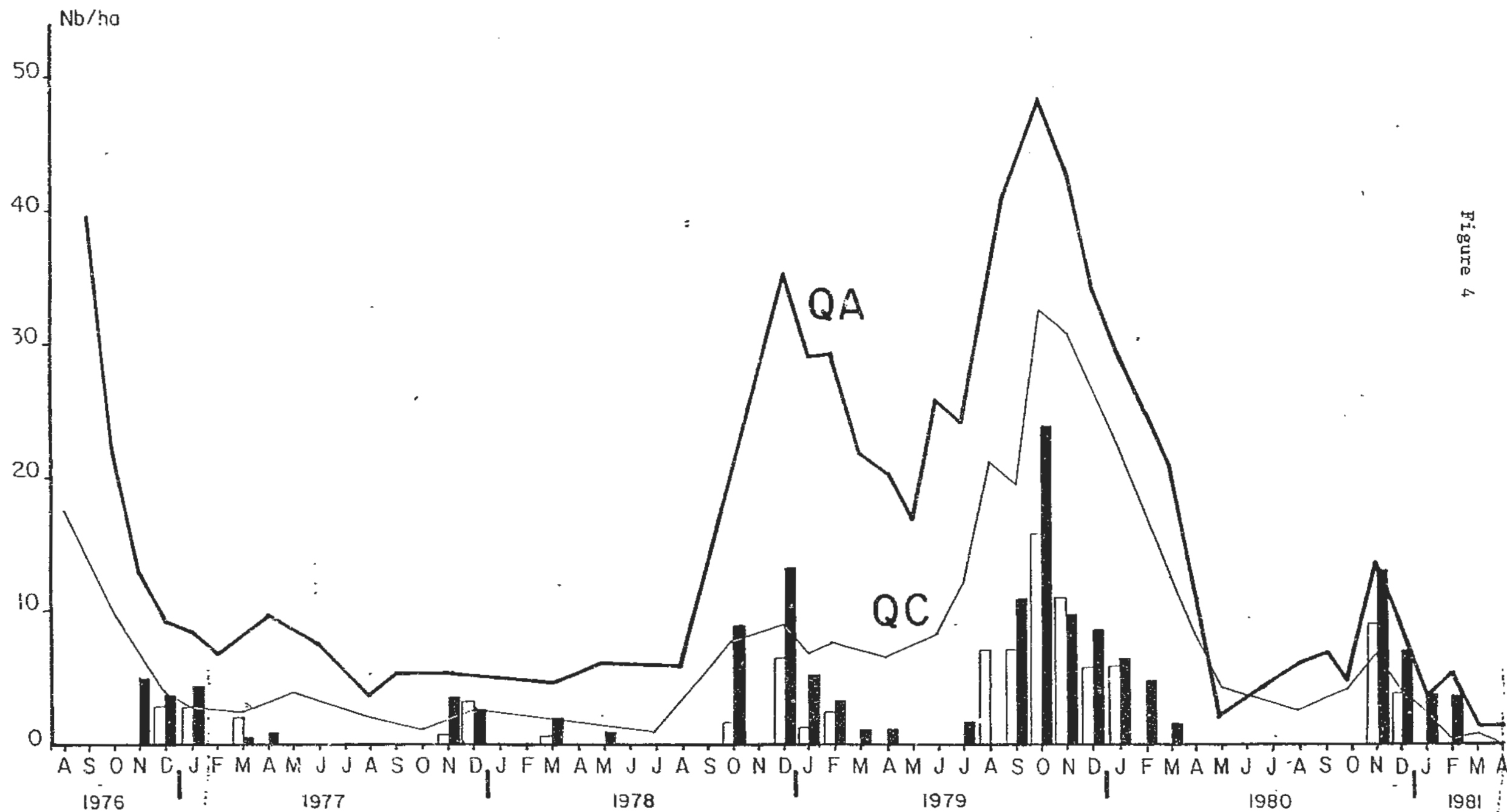
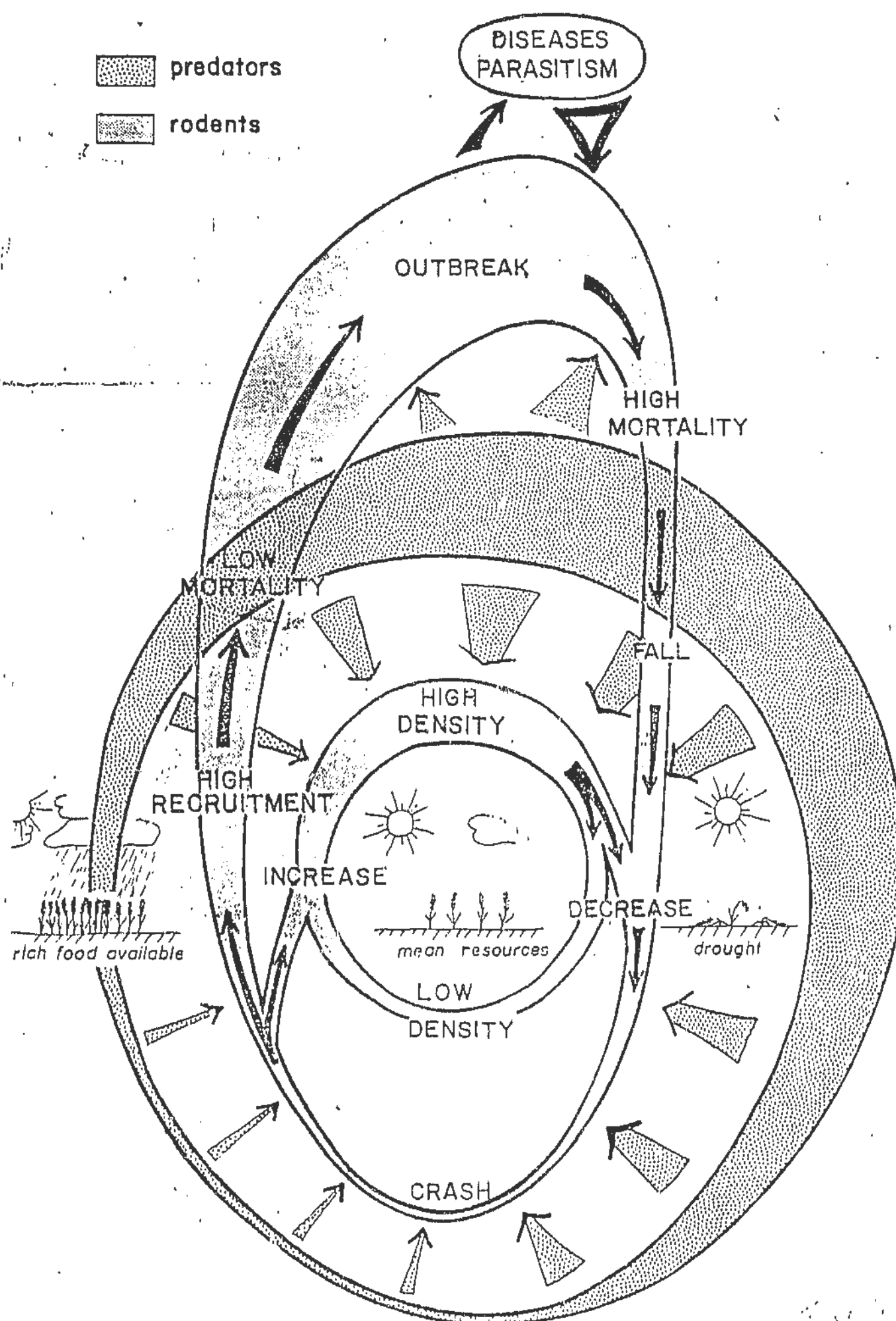


Figure 5



ACKNOWLEDGEMENTS

We are particularly grateful to Dr. Rodhain from the Institut Pasteur in Paris and to Dr. Digoutte, Director of the Institut Pasteur in Dakar for their own help and for the collaboration of their staffs to the viral research presented in this paper. The research in Bandia was supported by the ORSTOM Center in Dakar and by the CNRS by two successive Grants, n°294 and 351.

VI - ELEMENTS DE GENETIQUE DES POPULATIONS

VI - 1 EVOLUTION DE LA COMPOSITION GENOTYPIQUE DE LA
POPULATION DE *Mastomys* DE 1978 A 1982

KAMINSKY M. & HUBERT B., (1983), Variations de
polymorphisme génétique chez *Mastomys erythroleucus*
(Rodentia, Muridae) selon les fluctuations de
population au Sénégal. Rev. Ecol. (Terre et Vie),
(sous presse).

VI - 1 - VARIATIONS DU POLYMORPHISME GENETIQUE CHEZ
Mastomys erythroleucus (Rodentia, Muridae)
 SELON LES FLUCTUATIONS DE POPULATION AU SENEGAL

M. KAMINSKI et B. HUBERT

Depuis les théories de CHITTY (1967) sur la régulation de la dynamique de populations de Microtinés par des facteurs génétiques et comportementaux liés, plusieurs études sur le polymorphisme électrophorétique de rongeurs sauvages ont été menées sur les Microtinés holarctiques parmi lesquels on peut citer SEMEONOFF et ROBERTSON (1968), TAMARIN et KREBS (1969), GAINES et KREBS (1971) et KEITH et TAMARIN (1981), quelques travaux sont disponibles sur les Muridés australiens (ASHTON et BRADEN, 1961) ou sur les *Rattus* des îles du Pacifique (MALECHA et TAMARIN, 1969), mais aucune recherche n'a été entreprise dans ce sens sur les rongeurs africains, à l'exception des études menées par HUBERT et BARON (1973) et BARON et al. (1974) sur le genre *Taterillus*. De telles études de variabilité inter et intra-population d'animaux sauvages ont souvent fait état du monomorphisme de certaines protéines contrastant avec le polymorphisme des transferrines et de certains enzymes parmi lesquels les estérases constituent le groupe prépondérant.

Les recherches sur les rongeurs africains, entreprises en collaboration avec le Laboratoire des Mammifères du Museum National d'Histoire Naturelle ont permis de comparer les diagrammes électrophorétiques du sérum de quelques genres de Muridés (*Mastomys*, *Myomys* et *Arvicanthis*, ce dernier genre ayant été particulièrement étudié par ROUSSEAU, 1982) et de Gerbillidés (*Taterillus* et *Tatera*). Tous ces genres de rongeurs peuvent être aisément différenciés entre eux sur la base de leurs protéinogrammes ou zymogrammes d'estérases (KAMINSKI et al. en préparation) ; chez tous on constate pour ces dernières une pluralité de systèmes (cette expression est probablement équivalent de "locus", mais nous réservons ce terme précis aux seuls cas où la ségrégation familiale a pu être étudiée) et un net polymorphisme (variation individuelle) de certains d'entre eux.

L'outil expérimental représenté par les zymogrammes d'estérases nous a paru ainsi bien désigné pour compléter l'étude démographique de ces populations entreprise par l'un de nous (HUBERT, 1982). Le présent travail concerne le genre *Mastomys* : c'est à dire qu'à côté d'environ 300 individus de *M. erythroleucus* capturés à Bandia de 1977 à 1981, nous avons examiné quelques spécimens de *M. huberti*, bien que ces derniers ne se rencontrent pas dans les populations sauvages étudiées.

MATERIEL EXPERIMENTAL

Ce matériel consistait en sérums et se répartissait entre lots reçus en plusieurs fois, en 1981 et 1982 au Laboratoire d'enzymologie de GIF-SUR-YVETTE. Le lot principal se composait de sérums ayant été confiés aux Laboratoires d'Arbovirologie des Instituts Pasteurs de DAKAR ou de PARIS aux fins de recherche d'arbovirus du groupe B et d'anticorps. Ces sérums sont restés congelés de la date de capture des animaux à celle des électrophorèses. Il faut remarquer que la série était incomplète, beaucoup de sérums manquaient, ou bien la quantité était insuffisante pour faire toutes les expériences prévues dans le programme. C'est cependant ce lot qui constitue la base de la présente étude, du fait que les animaux ont été capturés sur le terrain.

D'autres lots proviennent des animaux élevés au Museum, à partir de spécimens capturés ; dans ce cas, le sang a été prélevé exprès pour la présente étude et généralement le sérum a été examiné frais. Concernant les systèmes étudiés, on n'a pas observé de différence entre des échantillons frais et ceux gardés congelés.

Parmi les *Mastomys* élevés au Museum sont représentées deux espèces : *M. erythroleucus* et *M. huberti*. De chacune nous avons analysé une famille, en l'occurrence, la mère et sa progéniture.

Les animaux capturés sur le terrain sont des *M. erythroleucus* piégés à l'occasion des études sur l'écologie des populations de Rongeurs à Bandia (Sénégal). Ces animaux ont été capturés vivants d'août 1977 à avril 1981, selon des protocoles décrits en détail par HUBERT (1982) : après leurs captures ils étaient ramenés au laboratoire de Zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à DAKAR, où étaient pratiquées des autopsies constatant leur activité reproductrice ainsi que des ponctions sanguines aux fins d'études virologiques et génétiques ; d'autre part leurs principaux organes (cerveau, foie, rein, rate) étaient prélevés et congelés à - 80° C. pour les mêmes études ; enfin leurs cristallins étaient mis de côté,

desséchés à l'étuve, puis pesés afin d'affecter chaque individu dans une classe d'âge en fonction d'abaques établies en élevage à partir d'animaux d'âge connu (HUBERT et ADAM, 1975).

TECHNIQUES

L'électrophorèse horizontale en gel d'amidon était conduite dans trois conditions expérimentales différentes : ces conditions, utilisées généralement dans notre laboratoire, permettent une bonne résolution des principales protéines polymorphes de diverses espèces animales, et leurs résultats se complètent mutuellement pour recenser le maximum d'allèles à chacun des locus analysés. Ainsi, par exemple, en milieu alcalin, on détecte dans le sérum de cheval, des variants d'estérase F, I et S, alors qu'en milieu acide le F se décompose en F et G, le I en H et I, mais le S ne se distingue par du I. De même la transferrine montre à pH 8,5, une différence de migration entre les bandes de M et O, qui sont confondues à pH 7,4, cependant ce dernier a l'avantage de différencier D₁ du D₂, F₁ du F₂ et du G.

Plusieurs électrophorèses ont ainsi été effectuées :

- 1 - pH 8,5
gel à 12%
tampon cuve borate-lithium
tampon gel Tris-citrate-borate-lithium
70 mA - 145 V pour 13 cm
durée de migration : environ 4 h
migration à température du labo
- 2 - pH 7,4
gel à 14,4%
tampon cuve borate soude
tampon gel Tris-cacodylate
40 mA - 145 V pour 6,5 cm
durée de migration : environ 3 h
migration à température du labo
- 3 - pH 4,6
gel à 15,6%
tampon cuve borate soude
tampon gel Tris citrate

15 - 20 mA - 300 V pendant 30 minutes, puis
 400 V pendant 1 heure
 et 500 V
 migration à + 4°
 total : environ 3 h - arrêt à 6,5 cm

A l'exception de gels acides qui ne sont révélés que pour les estérases, les gels alcalins sont coupés en deux tranches, l'une révélée pour les estérases et l'autre pour les protéines en général.

La dimension des gels alcalins est 22 cm de large sur 14 de long ; on peut disposer soit 40 échantillons en utilisant les papiers d'insertion de 5 mm de large, soit 20 avec des papiers de 10 mm ; les gels acides ont 14 cm de large sur 22 cm de long, ainsi en mettant des papiers de 6 mm, on dispose 16 échantillons par gel.

RESULTATS

I - Electrophorégrammes des protéines (Planche I)

A pH alcalin, aussi bien 8,5 que 7,4, on distingue 6 zones de bandes protéiques, uniques ou multiples, que l'on peut assigner, en partie tout au moins, à des locus distincts. Ce sont, en partant de l'origine vers l'anode :

1 - Des globulines de haut poids moléculaire, présentant, selon les échantillons une, deux ou pas de bande visible. Ces bandes peuvent être observées aussi bien à 7,4 qu'à 8,5, cependant la protéine la plus lente ne pénètre pas dans le gel à 7,4 : on en voit seulement une trace dans l'échantillon n° 18, alors que, selon le résultat à pH 8,5, elle ^{est} présente dans les échantillons 1, 2, 6, 13, 15 et 18. Les deux bandes de cette zone protéique pourraient respectivement correspondre aux deux variants alléliques d'un locus, et la lecture des phénotypes serait alors à 8,5 (le 17 est un *Myomys*):

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S	FS	O	F	O	S	-	F	O	O
11	12	13	14	15	16		18	19	20
F	O	FS	F	S/FS	F		S	F	O

(Figure 1 A)

A 7,4, par le jeu d'une migration décalée, la lecture serait :

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
F	F	F	F	F	O	F	F	F	F
11	12	13	14	15	16		18	19	20
F	F	F	F	F	FS		F	FS	O

(Figure 1 B)

On ne peut interpréter ces résultats en absence de famille où on pourrait observer une ségrégation des allèles. De toute façon, cette zone est polymorphe ^{chez} les *Mastomys* non apparentés.

2 - Zone de bande intense unique, monomorphe, classiquement dénommée S a 2, correspondant elle aussi à une globuline de haut poids moléculaire. On peut remarquer que la mobilité électrophorétique de ce constituant est différente dans les deux espèces de *Mastomys* (Fig. 2), elle est plus lente chez *M. huberti*.

Par ailleurs, cette globuline lente migre plus rapidement chez les *Taterillus* (Fig. 1A et B). Parmi ces derniers on distingue sur la base de cette protéine deux groupes phénotypiques, lesquels correspondent plutôt à des espèces qu'à un polymorphisme génétique individuel. La macroglobuline lente des *Arvicanthis* migre à une vitesse comparable à celle de *Mastomys*, elle est, par contre, plus lente chez les *Myomys* (Fig. 1A, échantillon n° 17).

3 - Dans la zone des β -globulines, les bandes formées à pH 7,4 (Fig. 1B) sont faibles et parfois occultées par des bandes à location irrégulière probablement des complexes lipoprotéiques ; il serait ainsi hasardeux de lire les phénotypes. Par contre, à pH 8,5, cela semble possible (Fig. 1A). On voit en effet, dans la plupart des échantillons, une ou deux bandes semblant faire partie d'un même système. La lecture des phénotypes donnerait (certaines bandes sont à peine visibles (+) ; la bande plus anodique dans les échantillons 13 et 18 est plus lente que celle nommée F, ou la désigne I) :

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
±S	±S	S	FS	FS	FS	O	F	S	FS
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
S	S	IS	S	±S	IS		IS	±S	FS

Il n'est pas impossible que ces bandes forment, avec les bandes de la zone 1 un ensemble de variants régis par un même locus - cependant le matériel familial dont nous disposons n'offrait pas de ségrégation à ce niveau qui puisse confirmer une telle hypothèse.

4 - La zone centrale des β -globulines est celle où, dans la plupart des espèces animales on trouve la transferrine. Dans le cas de *Mastomys*, la Fig. 2 montre une bande intense unique dans le groupe des 5 *M. erythroleucus* et double chez les 4 *M. huberti*. Cette zone apparaît monomorphe chez les animaux étudiés.

5 - La zone de concentration la plus forte en protéines correspond à l'albumine, qui ne montre pas de variabilité à pH 8,5. A pH 7,4, cette zone est plus étendue, mais on ne peut affirmer qu'il y ait polymorphisme - ceci contraste avec ce qui se passe à ce niveau chez les *Arvicanthiis* où deux variants alléliques sont nettement observés (KAMINSKI et al., en préparation). Notons pour mémoire que l'albumine migre différemment chez les deux sous-groupes précédemment notés parmi les *Taterillus* (Fig. 1A et B) ; les *Myomys* et les *Tatera* se distinguent à ce niveau aisément aussi bien des *Taterillus* que des *Mastomys* (KAMINSKI et al., id.)

6 - Les bandes multiples, généralement fines, que l'on observe le plus près de l'anode dans le spectre total des protéines, constituent le groupe des préalbumines. Remarquons que cette désignation "électrophorétique" recouvre, chez certaines espèces, au moins un locus défini génétiquement. Chez les rongeurs étudiés, Rats, Souris, *Taterillus*, *Arvicanthiis* et également *Mastomys*, cette zone n'apparaît qu'à pH 7,4. Bien qu'elle paraisse polymorphe (Fig. 1B), la résolution ne semble pas suffisante pour distinguer les phénotypes. Une autre condition d'électrophorèse, pH 4,6, permet dans le cas d'autres espèces animales (Chevaux) une très bonne résolution de multiples phénotypes de préalbumines. Cependant dans le cas de *Mastomys* nous n'avons pas observé de bandes protéiques autres que celles des estérases.

En résumé donc, aucun système protéique n'a pu être retenu pour une étude de la population de *Mastomys*.

II - Zymogrammes des estérases (Planche II)

Comme indiqué dans les techniques, nous avons examiné les estérases chez les *Mastomys* dans trois conditions différentes d'électrophorèse. Tout d'abord il faut noter que, par le nombre de bandes et leur localisation on peut aisément distinguer entre eux les différents genres des Rongeurs étudiés (Fig 3, 4, 6), de même que les deux espèces de *Mastomys*, *M. erythroleucus* et *M. huberti* (Fig 5). A cet égard il est intéressant de noter de sensibles différences entre le spectre général des estérases chez les *Taterillus* et les *Mastomys*, différences visibles aussi bien à pH 8,5 (Fig 3), qu'à 7,4, (Fig 4) et à 4,6 (Fig. 6) ; *Arvicanthis* apparaît nettement plus pauvre en nombre de bandes aux deux pH alcalins. Cette étude sera détaillée ultérieurement (KAMINSKI et al. en préparation).

1 - Estérases des *Mastomys* à pH 8,5 (Fig 3 et 5).

La Fig. 3 permet de distinguer 4 zones d'activité estérasique, depuis l'origine de la migration vers l'anode.

- La zone la plus cathodique, correspondant vraisemblablement à la cholinestérase, se situe très près de la bande de S_α2, mais elle en est distincte. Lorsqu'on pratique une "double coloration", c'est à dire que le gel d'abord soumis à la réaction de révélation d'activité estérasique est secondairement coloré pour les protéines on voit que la bande d'estérase est anodique par rapport à la bande protéique. A l'échelle de la Fig. 3, la bande de cholinestérase précède de 1 mm la bande protéique 2 de la Figure 1 A.

Cette bande d'estérase, relativement intensément colorée dans l'ensemble, ne semble pas vraiment polymorphe, mais on constate des différences d'intensité entre échantillons individuels. Elle est fine et nette dans la plupart des cas.

- La deuxième zone, dans la région occupée par des β -globulines ne révèle que deux très faibles bandes d'activité, ne montrant pas de différences individuelles.

- La troisième zone, de coloration la plus intense, correspond vraisemblablement à la principale estérase carboxylique des Rongeurs. En effet.

on retrouve, pratiquement au même emplacement, des zones polymorphes ou non, toujours intensément colorées, chez tous les autres Rongeurs examinés : Souris, Rat, *Taterillus*, *Tatera*, *Arvicanthis*, *Myomys*.

L'estérase n° 3 est polymorphe : on le voit sur la Figure 3, et, en plus grand détail, sur la Figure 5.

Sur la base d'expériences utilisant les papiers d'insertion de 10 mm. (cas de la plaque 5) et surtout après l'étude des familles on distingue trois variants dénommés respectivement F, I et S. Cette zone d'activité se présente sous la forme d'une ou de deux taches; cependant celles qui paraissent uniques sont, en réalité, soit bien intensément colorées, et dans ce cas plus "ramassées", soit moins intenses et de contours plus larges et plus flous. On interprète les premiers comme des homozygotes et les seconds comme des hétérozygotes.

Lorsqu'on observe :

deux bandes bien séparées, la désignation du phénotype est	FS
une bande large décalée vers l'anode, la désignation du phénotype est	FI
une " " " " l'arrière, " " "	IS
une bande étroite bien définie placée juste dans l'intervalle des 2 bandes I(I/I)	
une " " " " en face de la bande anodique du FS	F(F/F)
une " " " " " " " " " cathodique du FS	S(S/S)

La ségrégation de ces phénotypes dans les familles s'est montrée conforme au schéma d'hérédité mendélien, sauf un cas, parmi les sept descendants d'une mère phénotypée IS^{qui} présente le phénotype F(F/F). Les fréquences de ces phénotypes et l'estimation des fréquences alléliques sont données dans les Tableaux I et II

La plaque de la Fig. 5 présente des résultats importants dans la mesure où l'on visualise la différence entre les deux espèces de *Mastomys* ; les deux groupes consistent en familles (mère et descendants). Dans le cas des *M. erythroleucus* deux sérums montrent le phénotype rare F (F/F), et l'un est FS. Les phénotypes du groupe des *M. huberti* sont rigoureusement identiques, et aucune des bandes ne correspond vraiment à celles des *M. erythroleucus*. Parmi les animaux capturés dans la nature, nous n'avons pas rencontré de *M. huberti*, c'est à dire pas de phénotypes similaires à ceux de la lignée du Museum (dont nous avons examiné ^{quelques} autres individus en ^{plus de} ces quatre animaux). Nous ignorons donc s'il existe chez cette espèce le polymorphisme de l'estérase.

La zone de migration la plus anodique correspond à un système polymorphe, ou les variations observées dans les échantillons consistent, d'une part en migration électrophorétique différente (bandes F et S) et d'autre part dans l'intensité de coloration des bandes visibles (présumée proportionnelle à l'activité enzymatique) conduisant dans des cas extrêmes (des homozygotes pour un allèle nul O ?) à un phénotype totalement négatif (pas de bande estérasique visible). L'étude des familles n'a pas fourni de résultats suffisamment complets pour affirmer qu'il s'agit bien d'un locus : dans un cas tous les animaux présentaient le phénotype O, dans un autre ils étaient tous S, dans une fratrie on rencontrait des S intenses, des S faibles (S/O ?) et des O, enfin dans la famille la plus nombreuse les deux parents avaient la bande S, l'un intense, l'autre faible, la descendance étant soit S fort, soit S faible, mais également deux O. Il est possible que l'appréciation qualitative, c'est à dire la distinction entre un S très faible et un O, ne soit pas suffisante, et il se peut que la réalité soit plus complexe que notre schéma. Dans aucune famille nous n'avons rencontré de ségrégation entre allèles exprimés F et S, ce qui ne permet pas de proposer de modèle pour ce locus.

2 - Estérases de *Mastomys* à pH 7,4 (Fig. 4)

Comme le montre la Figure 4, l'estérase la plus lente semble beaucoup plus active qu'à pH 8,5, et, de même, on voit de nombreuses bandes dans la zone des β -globulines, alors qu'à 8,5 elles étaient à peine visibles. On peut ainsi distinguer une zone intermédiaire, comprenant une bande d'estérase vers le mi-parcours, ne montrant pas de polymorphisme, une autre, similaire, plus anodique, et un système d'au moins 2 bandes principales, assez proches, présentes dans tous les échantillons. Ce système paraît indépendant des zones 3 ou 4, qui à ce pH, sont plus ramassées et se recouvrent l'une l'autre.

Le polymorphisme de l'estérase principale (n°3) est mieux résolu à 8,5 qu'à 7,4.

3 - Estérases des *Mastomys* à pH 4,6 (Fig. 6)

A première vue, la différence entre les zymogrammes, à ce pH, de *Mastomys* et de *Taterillus* est frappante. Cependant une partie des sérums des *Taterillus* examinés montrent, en plus d'un grand nombre de bandes localisées le plus près de l'anode et serrées, également plusieurs bandes plus dispersées dans la zone médiane du zymogramme, celle précisément où sont localisées les bandes des *Mastomys*.

Cette relative ressemblance des phénotypes pourrait conduire aux

erreurs d'interprétation, et il est utile de se référer aux zymogrammes des mêmes échantillons à un autre pH, pour trancher.

Concernant les *Mastomys*, une bonne résolution des bandes et des phénotypes est présentée dans la Figure 7. En commençant par les phénotypes les moins rapides, on distingue : 3 ou 4 bandes intenses, désigné A, présumé homozygote AA ; décalé d'une bande vers l'anode, le phénotype B (présumé homozygote BB), se compose également de 3 ou 4 fortes bandes ; enfin C, présumé homozygote CC, est décalé de 2 bandes par rapport à A vers l'anode ; il comporte 4 fortes bandes. Les hétérozygotes constituent l'addition des homozygotes ; on ne peut affirmer qu'il y ait formation de bandes hybrides malgré un semblant (pas toujours visible) de léger décalage entre bandes individuelles de A et B. Ainsi, le AB comprend 5-6 bandes, le BC 4 à 5 bandes et le AC, le plus étendu, compte 6 à 7 bandes.

Ces phénotypes sont les seules zones d'activité estérasique à ce pH et il était intéressant de savoir auquel des systèmes observés aux pH alcalins elle correspondent. Ce problème fut résolu par des échantillons de familles, analysés simultanément aux deux pH, ce qui a permis à la fois une simple identification phénotypique et sa confirmation par la ségrégation allélique.

On voit que le système n° 3 à pH 8,5 correspond exactement aux bandes multiples observées à pH acide. Ainsi,

phénotype	pH 8,5		pH 4,6
	I	correspond au	A
"	IS	"	AC
"	F	"	B (l'identification n'est pas aisée vu la rareté de ce phénotype)
"	FI	"	A ou AC (identification imprécise)
"	FS	"	B ou BC "
"	S	"	C

Cette situation ne résulte pas forcément de l'imprécision de la lecture, elle peut découler de celle de la résolution électrophorétique et peut exiger l'emploi d'autres techniques.

Remarquons que l'ordre électrophorétique de la migration des variants alléliques n'est pas parallèle dans les deux cas, et la bande la plus lente à pH

alcalin (S) correspond au phénotype le plus anodique à pH acide (C) ; la bande intermédiaire (I) à pH alcalin équivaut à la plus lente à pH acide (A) et la plus rapide à pH alcalin à l'intermédiaire du pH acide (B). Ceci conduit à penser que chez les estérases de *Mastomys*, les pH isoélectriques des 3 variants doivent être assez différents les uns des autres et tomber dans la zone de pH entre les deux conditions utilisées. L'estimation des fréquences alléliques et les fréquences de ces 6 phénotypes sont données dans les tableaux I et III.

III - Fluctuation de population

La figure 8 présente l'évolution des densités de novembre 1975 à mars 1981, ainsi que la structure instantanée de la population en classes d'âge. Une discussion de ces résultats est présentée en détail dans HUBERT (1982). On note d'importantes variations du niveau d'abondance entre les différentes années d'étude, ainsi qu'entre les phases successives du cycle annuel.

En ce qui concerne la période concernée par la présente étude, on observe une phase de très faibles densités en 1977, suivie d'une augmentation des effectifs en 1978 et surtout en 1979, puis une importante chute de population en 1980-81. L'élévation du niveau d'abondance en 1978 est due à une bonne reproduction accompagnée d'une très faible mortalité des animaux (moins de 10% par mois pendant cette période). A l'inverse, la chute de population de 1980 correspond à une très forte mortalité des jeunes animaux pendant leurs premières semaines d'existence (plus de 60%). Une hypothèse a été formulée sur les mécanismes de régulation de cette dynamique de population faisant intervenir les disponibilités alimentaires, la prédation et une épizootie à arbovirus (HUBERT et ADAM, 1982 a et b)

DISCUSSION

Le Tableau I montre que la fréquence de certains allèles peut évoluer au cours des années étudiées, au point que les rapports d'importance relative peuvent s'inverser; pour les animaux nés en 1977, 78 et 79 les allèles I et A sont plus fréquents que S et C, ce qui n'est plus le cas en 1980, période qui correspond à une chute de population après une phase de haute densité. L'année 1981 semble rétablir les proportions originelles.

Les Tableaux II et III confirment cette tendance, et montrent que, s'il ne semble pas y avoir de différence significative entre les homozygotes et les hétérozygotes dans la phase ascendante de la population, les hétérozygotes

(A/C ou I/S) semblent nettement favorisés en période de chute de population.

Le Tableau IV présente les génotypes des animaux ayant vécu plus de 9 mois et les compare à ce qui aurait été attendu à partir des fréquences alléliques observées pour leur année de naissance. On voit qu'une dérive importante a eu lieu, et toutes ces populations âgées observées sont significativement différentes des chiffres attendus : si certains homozygotes ne semblent pas défavorisés (A/R; I/I; C/C) plusieurs hétérozygotes sont mieux représentés que dans l'ensemble de la population (A/B, B/C).

Il y a donc, d'une part une évolution de la fréquence de certains allèles, selon qu'on se trouve en phase ascendante ou descendante du cycle d'abondance de la population et, d'autre part une plus grande fréquence de certains types alléliques sur les animaux survivant au-delà de 9 mois, c'est à dire chez *Mastomys erythroleucus*, ceux qui assurent la saison de reproduction suivante, puisque cette dernière est saisonnière et a lieu une fois par an.

Il peut être intéressant de mettre en relation la grande fréquence des génotypes A/A, B/B, I/I, I/S chez les animaux nés en 1978, avec la très faible mortalité qu'ils ont subi par la suite, et inversement celle des génotypes C/C, S/S, A/C et I/S chez les animaux nés en 1980, c'est à dire issus de parents ayant résisté à l'importante mortalité observée chez les jeunes animaux en 1979-80. HUBERT et ADAM (1982a) ont montré d'autre part qu'en fin de saison sèche 1979, les animaux avaient un taux de couverture d'anticorps antiviral Bandia voisin de 100%, or, à cette époque, la population est constituée en majorité d'individus A/A, A/C et B/B (Tableau IV).

Il est difficile d'aller plus loin dans l'état actuel de nos connaissances et il reste entièrement à démontrer expérimentalement des corrélations entre ces allèles et des propriétés biologiques observées par ailleurs (fertilité, longévité, faculté à s'immuniser etc...). Nous pouvons simplement dire que des tendances d'évolution de la fréquence de certains allèles évoluent selon les phases de la population et avec le vieillissement de l'âge moyen. De telles observations ont déjà pu être effectuées à partir des estérases de *Microtus arvalis* en Ecosse (SEMEONOFF et ROBERTSON, 1968) ou des transferrines de *Microtus ochrogaster* et *M. pennsylvanicus* dans l'Indiana (TAMARIN et KREBS, 1969; GAINES et KREBS, 1971); c'est à dire que ces auteurs ont mis en évidence des variations de fréquence de certains allèles à l'occasion de fluctuations de population de ces Microtinés. CHITTY (1967) avait proposé une hypothèse de régulation des populations de micro-mammifères par des modifications génétiques provoquant des variations de densité

à la suite de changements de comportement des individus : en phase d'augmentation des densités, les individus agressifs sont sélectionnés plutôt que ceux plus longévives, ces animaux ont donc une plus forte mortalité, d'où l'inévitable chute de population. Sans aller aussi loin dans le modèle, TAMARIN et KREBS (1969) constatent que chez *M. pennsylvanicus* ce sont les hétérozygotes qui sont favorisés dans les phases ascendantes et les homozygotes dans les périodes de chute ; c'est l'inverse chez *M. ochrogaster* ; ils en concluent la possibilité d'établir des modèles prévisionnels des explosions de population. Pour GAINES et KREBS (1971), qui font les mêmes observations, les hétérozygotes auraient un avantage en longévité, et les homozygotes en fertilité ; ils attribuent ces modifications de fréquences alléliques aux conséquences de l'évolution démographique de populations en croissance plus ou moins rapide, mais ils n'y voient pas de relation de causalité. C'est à ce type d'hypothèses que nous nous rapporterons ; chez *Mastomys erythroleucus*, il semble difficile de mettre en évidence une loi homozygotes/hétérozygotes, bien que les résultats soient voisins des derniers cités.

KEITH et TAMARIN (1981) montrent une relation directe entre la fréquence de certains allèles sur les transferrines et les aptitudes à la dispersion de *M. pennsylvanicus* et de *M. breweri* sur une île et sur le continent au Massachusetts. Il est difficile, avec les données dont nous disposons, de pouvoir en faire autant ; c'est pourtant là un point extrêmement important puisque les animaux en dispersion assurent les relations entre isolats de populations et donc maintiennent l'homogénéité génétique de l'ensemble. Chez *Mastomys* ce dernier point est confirmé par la quasi absence de polymorphisme sur les protéines sériques, ce qui n'est pas le cas chez *Arvicanthus*.

CONCLUSION

A l'intérieur d'une population de *Mastomys erythroleucus* globalement homogène au vu des protéinogrammes, il a été possible de mettre en évidence, par l'étude des zymogrammes, un polymorphisme important au niveau des estérases. Ce polymorphisme est sujet à des variations significatives des proportions réciproques des différents allèles au cours de fluctuations de population. Sur quatre années, correspondant à une augmentation de densité, suivie d'une chute de population, une dérive a été observée, un allèle minoritaire devenant, une année,

le plus important.

En dehors des conséquences sur la biologie des populations, de telles observations ouvrent la voie à des systèmes de prévisions des explosions de population à partir de l'analyse des zymogrammes d'individus capturés à un instant donné.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à la collaboration du Dr. Francis PETTER, sous-directeur du Laboratoire des Mammifères du Museum National d'Histoire Naturelle qui a mis ses locaux d'élevage à notre disposition, ainsi que sa dextérité pour les prélèvements sur les animaux vivants. Murielle ROUSSEAU et Michèle SYKIOTIS ont effectué les électrophorèses qui nous ont permis de faire cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, G.C. and A.W.H. BRADEN, 1961, Serum beta-globulin in polymorphism in mice. Australian J. Biol. Sci. 14 : 249-253
- BARON, J.C., HUBERT, B., LAMBIN, P. et FINE J.M. (1974), Serological differentiation of two species of *Taterillus*, *T. gracilis* (THOMAS, 1892) and *T. pygargus* (Cuvier, 1832). Comp. Biochem. Physiol., Vol 47 A : 441-446
- CHITTY, D. (1967) - The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. Proc. Ecol. Soc. Australia 2 : 51-78
- GAINES, M.S. and KREBS C.J., (1971) - Genetic changes in fluctuating vole populations. Evolution, 25 : 702-723
- HUBERT, B. (1982) - Dynamique des populations de deux espèces de rongeurs du Sénégal, *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis* (Rodentia, Muridae et Gerbillidae) : I - Etude démographique - Mammalia, 46 : 137-166
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1975) - Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. Mammalia, 39 : 57-73
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1982a) - The regulation of the population dynamics of two sahelian rodents in Senegal : an hypothesis. Ann. Roy. Museum Af. Centr. (sous press)
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1982b) - Rodent outbreaks in the sahelo-sudanian zone in Senegal: some data on *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis*. Acta Zool Fennici (in press)
- HUBERT, B. et BARON, J.C. (1973) - Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. Anim. Bl. Grps. biochem. Genet.; 4 : 51-54
- KEITH, T.P. and TAMARIN R.H. (1981) Genetic and demographic differences between dispersers and residents in cycling and noncycling vole populations. J. MAMM., 62(4) : 713-725

- MALECHA S.R., and TAMARIN R.H. (1969) - Plasma transferrins in three species of *Rattus* on Pacific islands - The American Naturalist, Vol. 103, 934 : 664-669
- ROUSSEAU, M. (1982) - Etude du genre *Arvicanthis* (Rongeurs, Muridés) . Polymorphisme intraspécifique. Thèse 3e cycle, Paris VII, 115 p.
- SEMEČNOFF, R. and ROBERTSON F.W. (1968) - A biochemical and ecological study of plasma esterase polymorphism in natural populations of the field vole, *Microtus agrestis* L., Biochem. Genet., 1 : 205-227
- TAMARIN, R.H., and KREBS C.J. (1969) - *Microtus* population biology. II - Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species. Evolution, 23 : 183-211

TABLEAU I - Evolution de la fréquence des allèles estérasiques
au sein de la population de *Mastomys erythroleucus*
de 1977 à 1981

	Ensemble des animaux étudiés	1977	1978	1979	1980	1981
F	0,04	0,03	0,05	0,05	0,02	0,03
I	0,57	0,65	0,55	0,60	0,42	0,53
S	0,39	0,32	0,40	0,36	0,56	0,43
A	0,52	-	0,51	0,57	0,37	-
B	0,21	-	0,24	0,20	0,16	-
C	0,27	-	0,25	0,23	0,47	-

TABLEAU II - Comparaison des effectifs observés et attendus (selon la loi de Hardy-Weinberg) sur le système d'estérases alcalins chez *Mastomys erythroleucus* à Bandia (individus nés, au cours des saisons de reproduction en 1977, 1978, 1979, 1980)

	1976		1977		1978		1979		1980		1981	
	O	A	O	A	O	A	O	A	O	A	O	A
F F	-	-	-	0,0	-	0,2	-	0,2	-	0,0	-	0,0
F I	-	-	-	1,2	2	5,1	7	5,6	1	0,3	2	0,9
F S	-	-	2	0,6	7	3,7	2	3,4	-	0,4	-	0,8
I I	1	-	15	13,1	34	27,8	30	33,8	3	3,2	10	8,4
I S	1	-	10	12,3	31	40,5	45	40,6	8	8,5	10	13,7
S S	1	-	4	3,2	18	14,7	10	12,2	6	5,6	8	5,5
Total	3		31		92		94		18		30	
x ²				3,17		9,37		2,41		2,10		4,57
ddl				1		2		2		1		1
P				P < .90		P < .99		P < .70		.80 < P < .90		P < .95

TABLEAU III - Comparaison des effectifs observés et attendus (selon la loi de Hardy-Weinberg) sur le système d'estérases acides chez *Mastomys erythroleucus* à Bandia (individus nés, au cours des saisons de reproduction. en 1977, 1978, 1979, 1980)

	1977		1978		1979		1980	
	O	A	O	A	O	A	O	A
A/A	2	-	22	17,7	18	17,2	1	2,2
A/B	1	-	13	16,6	15	12,1	1	1,9
A/C	2	-	13	17,3	9	13,9	9	5,6
B/B	-	-	8	3,9	2	2,1	2	0,4
B/C	-	-	4	8,2	2	4,9	0	2,4
C/C	-	-	8	4,2	7	2,8	3	3,5
TOTAL	5		68		53		16	
χ^2				12,74		7,67		2,75
ddl				3		3		3
P				$P < .99$		$.90 < P < .95$		$P < .50$

TABLEAU IV - Comparaison des fréquences de génotypes observés sur les individus âgés de plus de 9 mois et attendus selon la loi de HARDY-WEINBERG d'après la fréquence de leur année de naissance

	1977		1978		1979	
	O	A	O	A	O	A
A A	2		7	5,1	4	4,2
A B	1		2	4,9	4	2,9
A C	1		4	5,1	1	3,4
B B			4	1,1	-	0,5
B C			1	2,4	2	1,2
C C			2	1,2	2	0,7
χ^2				9,94		5,53
ddl				3		2
P				$P < .95$		$P < .99$
F F		0,0		0,1		
F I		0,9		2,1		
F S	1	0,5		1,5		
I I	12	10,6	12	11,5	1	
I S	10	10,4	17	16,7	3	
S S	2	2,6	9	6,1	2	
χ^2		1,10		5,12		
ddl		1		1		
P		$P < .70$		$P < .95$		

TATERILLUS

MASTOMYS

M

Myomys

Zones

5

4

3

2

1

6

5

4

3

2

1

Figure 1 A B

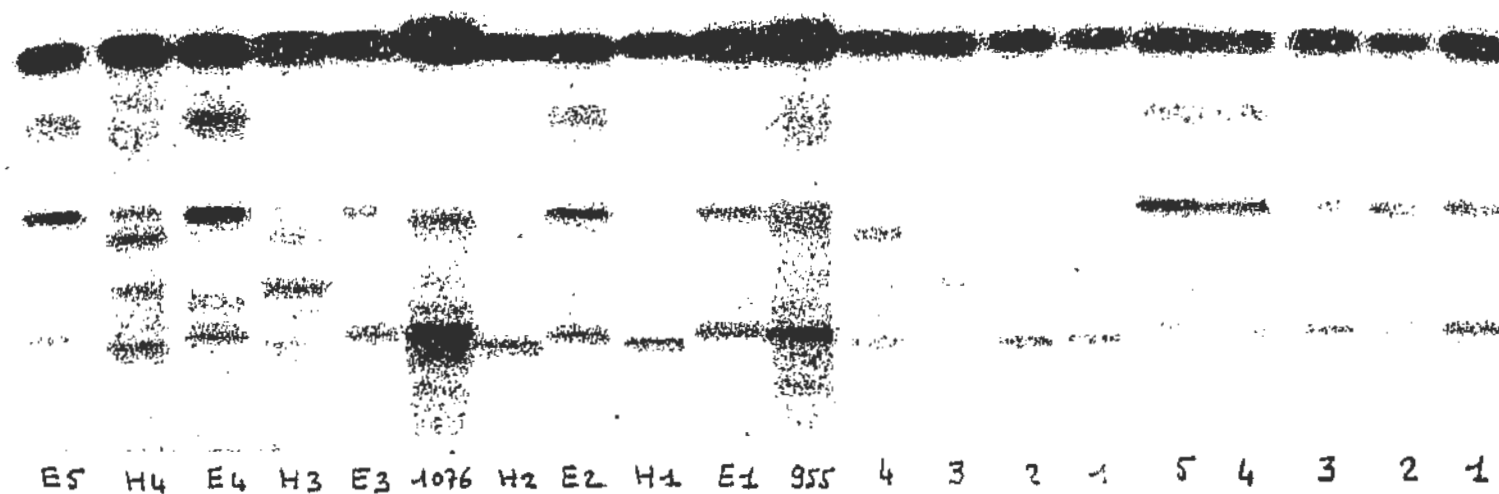


Figure 2

H

E

PLANCHE I :

Fig. 1 A et B - Electrophorégramme des protéines sériques de *Mastomys*, *Myomys* et *Taterillus* à pH 8,5 (A) et 7,4 (B)

Fig. 2 - Electrophorégramme des protéines sériques de *Mastomys erythro-leucus* et de *Mastomys huberti*

PLANCHE II :

Fig. 3 - Zymogramme des estérases d'*Arvicanthus*, de *Taterillus* et de *Mastomys* à pH 8,5

Fig. 4 - Zymogramme des estérases d'*Arvicanthus*, de *Mastomys* et de *Taterillus* à pH 7,4

Fig. 5 - Zymogramme des estérases de *Mastomys erythro-leucus* et de *Mastomys huberti* à pH 8,5

Fig. 6 - Zymogramme des estérases de *Mastomys erythro-leucus* et de *Taterillus* à pH 4,6

Fig. 7 - Zymogramme des estérases de *Mastomys erythro-leucus* et de *Mastomys huberti* à pH 4,6

Figure 3

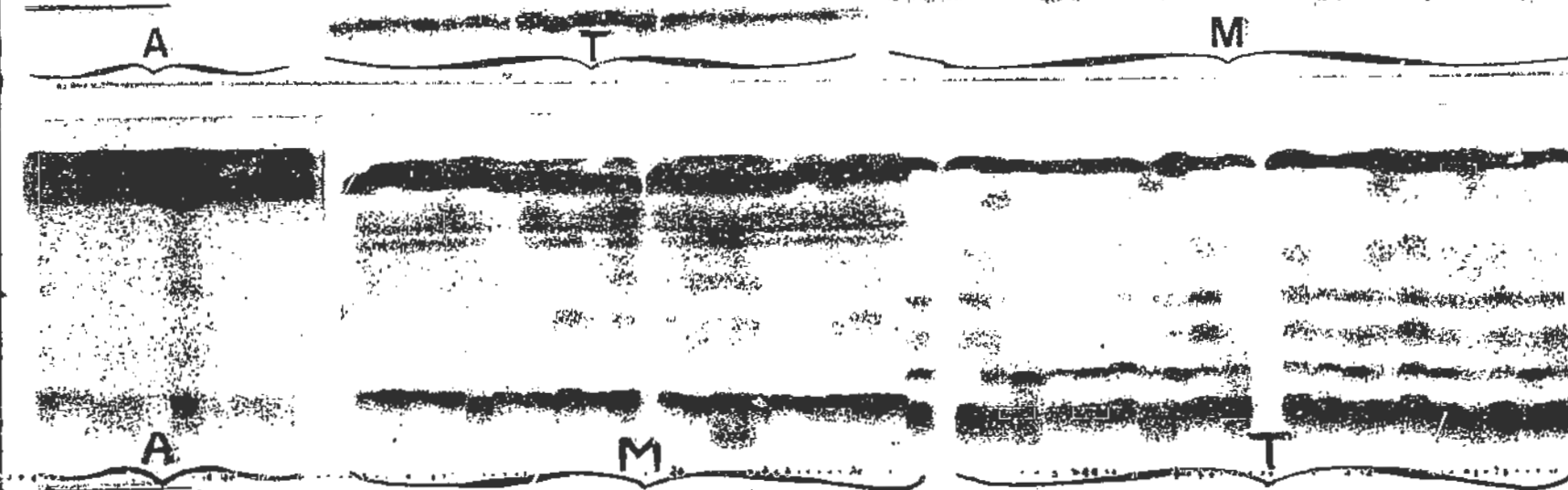


Figure 4

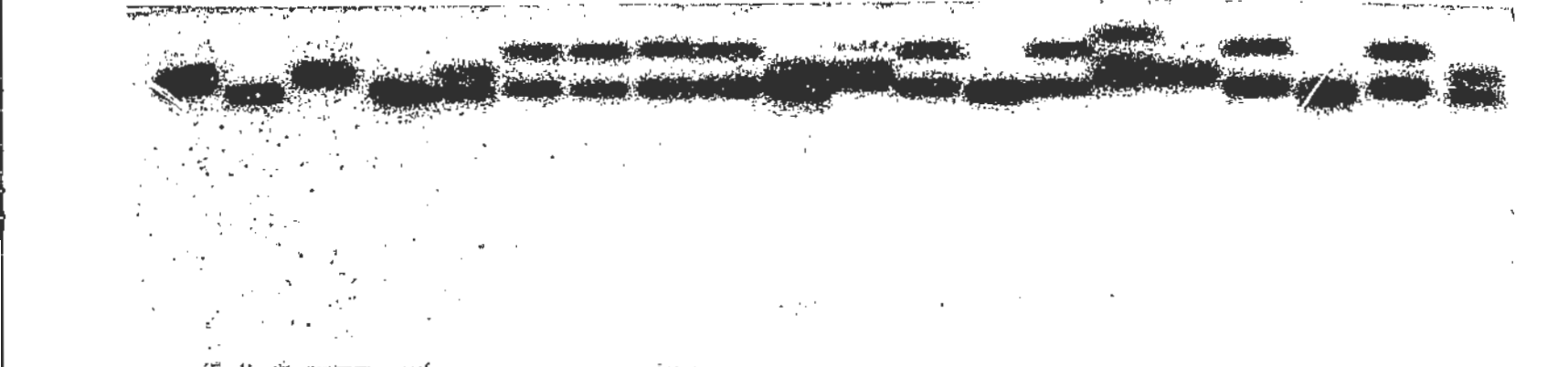


Figure 5

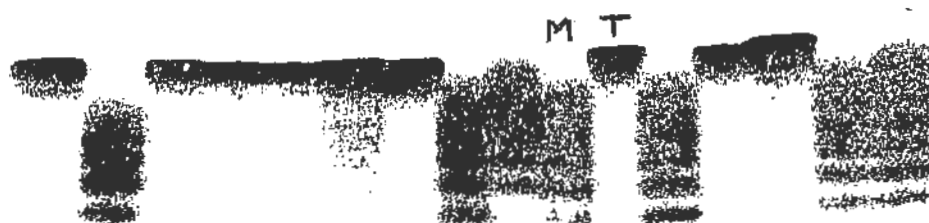
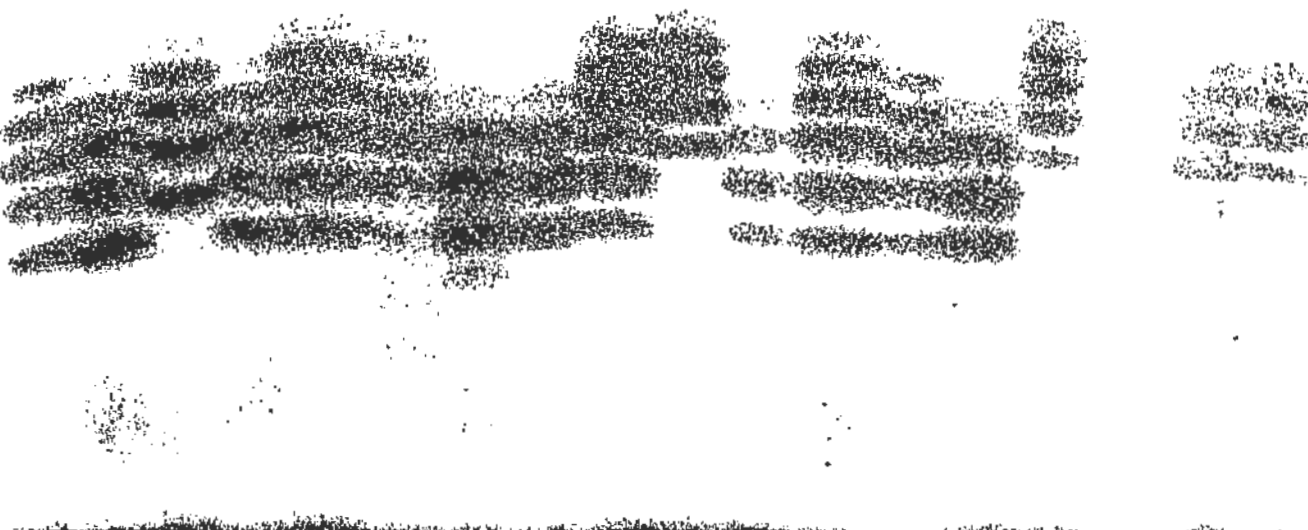


PLANCHE II

Figure 6



Figure 7



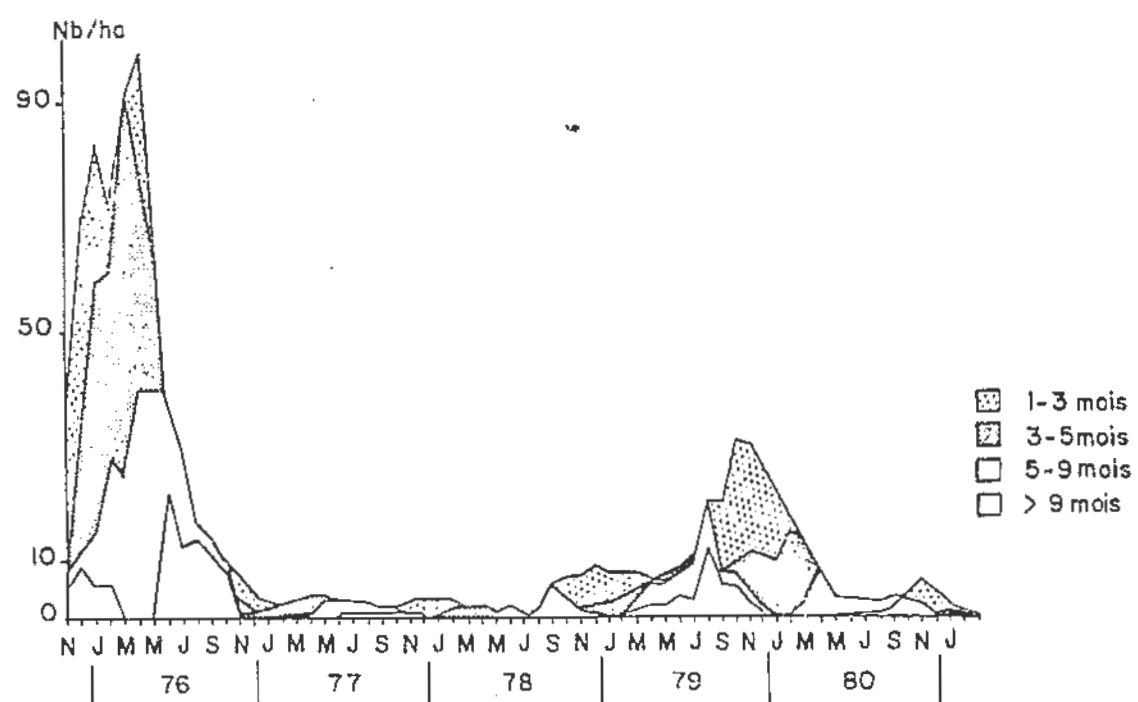


Fig. 8.- Evolution des densités instantanées mensuelles à Bandia chez *Mastomys erythroleucus*

• 198

198 198 198 198 198 198 198 198 198 198

VII - PREMIERE SYNTHESE

VII - 1 ETABLISSEMENT D'UN MODELE CONCEPTUEL ABOU-
TISSANT A UN SYSTEME DE PREVISION DES PULLU-
LATIONS.

HUBERT B. & ADAM F., (1982), Rodent outbreaks
in the sahelo-sudanian zone in Senegal; some
data on *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus*
gracilis, Acta Zool. Fennici, (in press)

RODENT OUTBREAKS IN THE SAHELO-SUDANIAN ZONE IN SENEGAL SOME DATA ON MASTOMYS ERYTHROLEUCUS AND TATERILLUS GRACILIS

by B. Hubert & F. Adam

Introduction

Rodent outbreaks occur throughout the world in areas with very distinct climates interesting very separate rodent species which are herbivorous or granivorous.

After 8 years of trapping granivorous rodents in a sahelian-sudanian area in Senegal, including two pullulative periods, some data have been obtained on demographic parameters, reproduction, longevity, recruitment, density, diets, genetics and some diseases in these rodent populations. By bringing all these elements together, we suggest a model for the natural regulation of their population dynamics. The most decisive of these elements can be underlined and in particular used to forecast population outbreaks.

This study concerns the two most common rodents in this area : *Mastomys erythroleucus* (Muridae) and *Taterillus gracilis* (Gerbillidae). *Arvicanthis niloticus* (Muridae) is also present during outbreak periods, but almost missing during the remaining time. Basic data are given for *M. erythroleucus*, and *T. gracilis* is only quoted for comparison.

1. The study area

The study was carried out in a dry deciduous woodland, 60 km S.E. of Dakar, part of which failed in 1973 for charcoal production. A detailed description of the physical and vegetation features of the environment has been published by Hubert (1977) ; the climate is characterized by a long dry season extending from November to June, opposed to one brief rainy season from July to September-October. The isohyete 560 mm crosses this area, but rainfall varies greatly from year to year in quantities as well as in distribution, as shown by figure 1.

The rodent population has been studied in this area since 1971 using trapping methods described in former publications and summarized in Hubert (1982). The methods used for studying diets, lipid deposits, diseases, genetics, etc... have been described in the referred papers where particularly each one of these matters is discussed more.

2. Population dynamics

2.1. Reproduction

Reproduction occurs at the end of the rainy season and the beginning of the dry season. It lasts from three to six months according to the year. The number of young per litter is 12 to 16. When the breeding period is long, young females may breed as soon as they are 2.5 months old during the same breeding period in which they are born : otherwise, they have to wait until the next season, i.e. one year later.

T. gracilis has two breeding periods in the year, one at the same time as *M. erythroleucus* and a second one during the dry season : the latter may fail in some years. There are 4 to 6 young per litter.

2.2. Mortality

Predation is probably the most common cause of mortality (Delany and Happold, 1979 ; Poulet, 1982). It occurs most of the time. But during some periods, after important population peaks, an arbovirus has been isolated on rodents and ticks and viremic rodents have been found during systematic investigations ; at such times an increase in the rate of rodents presenting antibodies against this virus has been observed (Hubert and Adam, 1982).

Mortality is high at the beginning of the life of young *Mastomys*, then it falls during the dry season and increases again during the next breeding period. No *Mastomys* lives more than one year in the fields.

Mortality is more regular in *T. gracilis*, submitted to a monthly death rate between 15% and 20-25% throughout their life span.

Exceptional monthly death rates have been observed during the study period : very low (less than 10%) during the year before an outbreak and very high (more than 50%) just after outbreaks (Hubert 1982).

2.3. Population structure

From these variations between reproduction and mortality, depends the yearly evolution of the population structure : more than 80% of young (less than 3 months old) at the beginning of the dry season (November-December), 100% of animals less than 5 months old in the middle of the dry season (January to March), these animals growing old until the next breeding season, but with differences according to their month of birth : if the former breeding

period was long, only about 60% of the population is over 9 months old in August-September ; on the other hand, if the former breeding period was short, over 80% of the population is more than 9 months old at this time.

Thus, the population structure, at any moment in the year, indicates the length and importance of the last *Mastomys* breeding period.

A *Taterillus gracilis* population on the increase is characterized by a structure with all age classes occurring together: new born animals, juveniles, young breeding adults and older adults. Because of the lesser breeding potential of this species a population structure with only old animals, characterizes a decreasing situation. *Taterillus* populations need a regular recruitment to increase.

2.4. Evolution of population density

All these factors put together determine the yearly evolution of the densities : for *Mastomys*, they are very high in November-December (beginning of the dry season, i.e. after harvesting the dry crops, but under cultivation of irrigated crops); then densities decrease more or less quickly and regularly depending on the death rate until the next rainy season, a period at which densities are at their lowest. The remaining animals are those which will now breed, and from their number depends, of course, ulterior densities.

Management of the vegetation cycle during the year, for instance by irrigation, may change this pattern. On the whole, these populations, while fluctuating, are stable : over a four year period, the net rate of increase was about 1 for both species.

3. Trophic relations

3.1. Diet

The basic data have been published by Hubert et al. (1981) and by Moro and Hubert (1982). These rodent species are omnivorous, i.e. granivorous and insectivorous. In this subsahelian area, the herbaceous vegetation is "alive" only during the rainy season, and seeds are the only living form during about the 7 months or so of dry season. All the available seeds are eaten by the rodents, except for some species, such as *Cassia tora*, which is one of the commonest weeds in the Bandia area ; it has never been consumed by rodents, probably because they contain some secondary compounds, such as phytohaemagglutinins.

Rodents seem to be mostly attracted by energy-rich seeds when these are available, for instance starch-rich seeds, like grass seeds and fat-rich seeds like compositae and cucurbits. These seeds are consumed as soon as they are available on the ground, i.e. during the second half of the rainy season, at the time of the rodent breeding period and during the first weeks of life of the new born young including sucklings. After this period, a greater variety of seeds is consumed.

Arthropods are also consumed by these rodents : caterpillars are appreciated during the rainy season (in particularly great quantities were eaten in 1978), beetles during the dry season, but termites are sought all along the year in more or less great quantities according to the season or the year ; it seems to be an important food at the end of the dry season (water requirement ?) and less regularly during the rainy season. As a whole, *T. gracilis* is more insectivorous than *Mastomys*, which in turn is more insectivorous than *Arvicanthis niloticus*.

Reproduction is closely related to the quantity of available food, which depends largely on the climate, i.e. on rainfall, (quantities as well as distribution, figure 1). For instance, in 1977, the rainfall was only 266 mm of water over 2 months (Aug. - Sept) as breeding only lasted three months and no young animals produced young, densities became very low, (less than 4 per ha.). In 1978, 584 mm of water fall during four months and there were short exceptional rains in December and January, the breeding period lasted 6 months and young females participated in it. Densities grew to about 10 individuals per ha. and mortality was very low (less than 10% per month) ; the following year, 1979, which was also favorable, ended in an outbreak. Moreover, the following changes have been observed in a quadrat regularly supplied with food pellets : (1) an increased population density, (2) an increased production of young, and (3) an improvement of their survival rate (Hubert et al. 1981). Whereas the experimental increase in food availability and predictability triggered in this case an increase in *Mastomys erythroleucus* population density through a better recruitment, it did not have an influence in preventing the population decline which took place at a similar rate on both quadrats (control and supplied) in 1977.

3.2. Fat deposits

Hubert and Demarne (1981) have shown that young rodents store fat deposits in their body when energy-rich food is available.

These fat deposits (30 to 45% of dry weight), largely made up of oleic acid, are used during the long dry season, when food and water are scarce. During the following rains, the rodent diet changes, as does the nature of their lipid stores which then contain a larger percentage of linoleic acid.

Deposits of lipid were particularly important in 1975-76 and thus starvation should be eliminated as a cause of the important mortality occurring in 1976.

Further data confirm this pattern, but it appeared then in 1979 that these lipid deposits were less used during the dry season than in previous years (table 1). The year 1979 was characterized by an exceptional survival rate.

4. Genetic variations

The genetic structure of the population is not exactly the same at the same period every year. An evolution has been observed, over a four years period, on the respective amounts of different genetic type : some, very scarce until 1979, became more frequent at that time (table 2), which was just before the 1979-1980 peak of densities occurred, and the population was characterized by individuals with an important fat deposit.

5. Parasitism and diseases

Two arboviruses were isolated in viremic rodents in 1976 and in 1980, after "population outbreaks, and during high mortality periods (Hubert and Adam, 1982). An hypothesis suggests that at a high density level, the virus population which was formerly carried by ticks inhabiting rodent burrows and in some lonely rodents, expands to the whole population. Thus the disease induced a high mortality before the greater part of the population become protected by antibodies. Such diseases added to an increasing predation consequent to increasing densities, favoured a fall in the rodent population, the densities decreasing more or less quickly.

At this time, we have no data on relations between susceptibility or resistance to such pathogenic agents as are related to genetic variations in the population.

6. Population biology

Many hypothesis have been published on the regulation of population dynamics in rodents : relation to the available resources ; genotype selection, parasitism, predation secondary compounds, antagonistic behaviour. We do not quote here all the referred authors, but this has been done in a previous paper (Hubert & Adam, 1982).

Our results on senegalese rodents allow us to propose the following hypothesis on the regulation mechanisms of the populations of these two species.

The increase of nutritional quality and quantity of available food correlated to rainfall is one of the most important factors controlling reproduction and survival, it can be supported by a fall in predation (consecutive to a decrease of the predators populations) and induce thus a population outbreak of rodents. Generally the control of the rodent population is due to predation, but when densities reach a certain level, "parasitism" becomes one of the major causes of death among the rodents and augments the decreasing trend, resulting from predation, behaviour etc... and independently of available resources. Diseases and parasitism do not act alone but in relation with other density-dependent behaviour factors, such as aggressivity between individuals, dispersal, break of reproduction, weakness to predators, etc... as it has been shown by previously quoted authors. There is no regular cycle such as those quoted in *Microtines* but an adjustment to the extreme variations of available resources correlated to rainfall. With respect to these conditions, the two studied species react with two different patterns :

- *Mastomys erythroleucus* populations produce a high number of young during a brief period, with only a few survivors living until the next breeding period, i.e. no more than one year ; the densities increase rapidly when environmental conditions become propitious and decrease in unfavorable conditions, i.e. drought ; successive generations overlap very little ; genetic variations have been observed during successive years with differing nutritional conditions and rodent densities.

- *Taterillus gracilis* populations have less young produced throughout the year ; individuals are relatively long lived, more than one year ; densities increase less dramatically than in the

former species and especially by accumulation of survivors from different generations, which overlap ; high densities result from an approximate continuous breeding, and a break in breeding during some months induces a population fall, as happens when the density level is very high.

From these factors, the variations in the densities of these two species are very different between successive years as well as during the same year, after and before the breeding period.

Table 3 shows that in *Mastomys erythroleucus*, the minimum density of two successive years can be suddenly multiplied by about 10, and during decreasing periods the minimum is divided by 2 or by 10. The minimum of yearly density for *Taterillus gracilis* shows less important variations, because this species needs many successive favourable years to increase its densities. These data integrate reproduction and mortality the whole year. On the other hand, table 4 expresses the fertility of these two species under mortality pressure during their only breeding period. It confirms the extremely low mortality of *Mastomys* in 1979, because the density was multiplied by 10 during the breeding period and remains at this level during the dry season. It underlines the differences in mechanisms of growing densities between the two species.

These two adaptative strategies are those of granivorous-insectivorous species in an area where rainfall is the most pronounced climatic factor, which induces seed and insect supply during only a short part of the year, with an important variability between successive years. The available resources are strictly dependent on the quantity and distribution of the rains, but result also from the competition in the primary production itself and with the other competitors, ants and birds. In such intricate and irregular systems, these populations of omnivorous small mammals fit by demographic strategies nearly related to 'r' type, but varying, according to the year and to the species, between pure 'r' and 'K' trends, as proposed by French et al. (1975) and by Spitz and Bourlière (1975) : *Mastomys* is more 'r' like and gains advantage in a favorable environment by producing a very high number of individuals and presumably surviving in peculiar areas during unfavourable periods (Hubert, 1977) ; *Taterillus* seems to be more 'K' like, reacting to propitious conditions by an increase in breeding and in survival, forecasting so the hard periods.

7. Elements for forecasting outbreaks

Our investigations in the Bandia area as well as those of Poulet in Northern Senegal indicate that outbreaks seem to occur after a period with low population densities (fall of predators ?) and when there are two or more favourable rainy seasons : the first year allows the population to reach a first degree of density, which is a "prepullulative" level, and then, if the following year is also favourable, the outbreak may happen.

Figure 2 gives a summary of the different conditions leading to a high density or low density situation. Some of these are external to rodent populations : climate and available food which are both closely related to each other ; climate can easily be measured and surveyed ; such is not the case with the available food. Further factors are related to rodent populations and their investigation requires rodent trapping :

- population structure : this indicates the level of the breeding period, for instance by the mean age of the population at the end of the dry season,
- breeding activity : this gives information on the potential development of the population ; its long duration and the participation of young females announce high densities to come.
- genetic structure : further research will allow us to know if a pullulative population shows a special genetic structure, and if this is enough to forecast it ;
- death rates : they are good indicators of the growing status of a population, but they are the most difficult factors to assess.
- fat deposits at the end of the dry season : they inform on resistance of the individuals to the harsh conditions of the dry season and on their survival.

We propose for discussion and for testing in the field a forecasting model based on the following informations :

- knowledge on rain amount and distribution,
- one yearly trapping at the end of the dry season giving informations on the population structure, the genetic types, the importance of fat deposits.

This information has to be rapidly processed because if a control decision is to be taken, this period is the most favourable : the densities are the lowest of the year and the attractiveness

of baits for rodents is highest during their most critical feeding period.

REFERENCES

- Delany, M.J. & D.C.D. Hapold 1979 : Ecology of African Mammals, Longman, London
- French, N.R., D.M. Stoddart & B. Bobek, 1979 : Patterns of demography in small mammal populations. In : Small Mammals, their productivity and population dynamics. Ch. 4 : 73-102. Golley, Petrusiewicz & Ryskowski (Eds.) IBP 5, Cambridge University Press, 451 p.
- Hubert, B., 1977 : Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal) en zone sahélo-soudanienne. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 31 : 33-100
- Hubert, B., 1982 : Dynamique de population de deux espèces de rongeurs sahélo-soudaniens à Bandia (Sénégal) : I - Données démographiques. Mammalia, 46, 2
- Hubert, B. & Adam, 1982 : The regulation of the population dynamics of two sahelian rodents in Senegal : an hypothesis. Ann. Mus. Roy. Zoologie (in press)
- Hubert, B., G. Couturier, A. Poulet, & F. Adam, 1981 : Les conséquences d'un supplément alimentaire sur la dynamique de population de rongeurs au Sénégal. I - Le cas de *Mastomys erythroleucus* en zone sahélo-soudanienne. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35 : 73-95. ..
- Hubert, B. & Y. Demarne, 1981 : Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35 : 55-72
- Hubert, B., D. Gillon & F. Adam, 1981 : Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia, Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal). Mammalia, 45 : 1-20
- Moro, D. & B. Hubert, 1982 : Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien. Les Rongeurs. Mammalia, 46, 4 (in press)
- Poulet, A., 1982 : Pullulation de rongeurs dans le Sahel. ORSTOM, Paris, 367 p.
- Spitz, F. & F. Bourlière, 1975 : La dynamique des populations de Mammifères. In : Démographie des populations de vertébrés. Ch. 3 : 78-127. Lamotte, M. & F. Bourlière (Eds.) Masson, Paris.

Table 1. Fat deposits in percentage of dry matter (average and standard deviation) in *M. erythroleucus* at three periods of the dry season in 1976, 1977 and 1979

	1976	1977	1979
January	34.0 $\pm$ 6.6	19.7 $\pm$ 2.6	17.8 $\pm$ 9.9
March	26.5 $\pm$ 3.6	27.2 $\pm$ 3.7	24.4 $\pm$ 7.8
July	10.0 $\pm$ 2.2	11.6 $\pm$ 0.8	15.8 $\pm$ 5.8

Table 2. Genetic variation in *M. erythroleucus* population between successive years (preliminary results).

Year of birth	Number of animals	Genetic type in %		
		I	II	III
1977	11	0	54,5	45,5
1978	49	8,2	69,4	22,4
1979	15	46,7	33,3	20,0
1980	12	25,0	58,3	16,7

Table 3. Annual Rate of Minimum Variations in *Bandia* in *M. erythroleucus* and *T. gracilis* (ratio between minimum of two successive years).

Year	<i>M. erythroleucus</i>	<i>T. gracilis</i>
1976-77	0.11	1.00
1977-78	0.45	1.12
1978-79	9.33	2.66
1979-80	0.45	0.87

Table 4. Seasonal rate of growth by *M. erythroleucus* and *T. gracilis* (ratio between minimum and maximum for each year)

Year	<i>M. erythroleucus</i>	<i>T. gracilis</i>
1976	0.22	1.00
1977	1.30	1.75
1978	9.66	3.89
1979	3.82	6.12
1980	1.80	0.81

Figure 1. Rainfall, reproduction and densities in *M. erythroleucis* and *T. gracilis* in Bandia area from November 1975 to March 1981 :

A - Monthly rainfall with yearly amount in mm. \

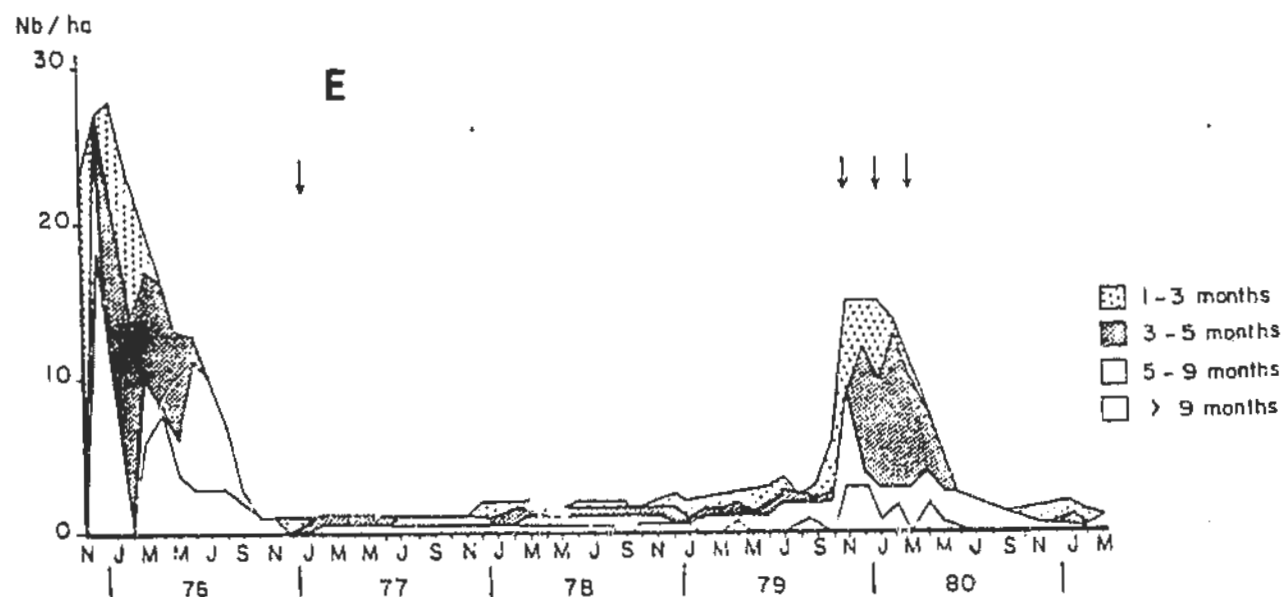
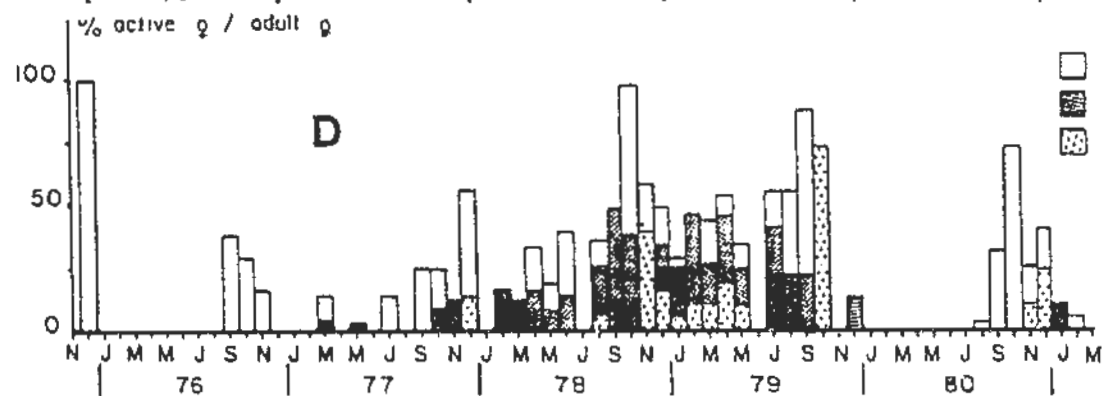
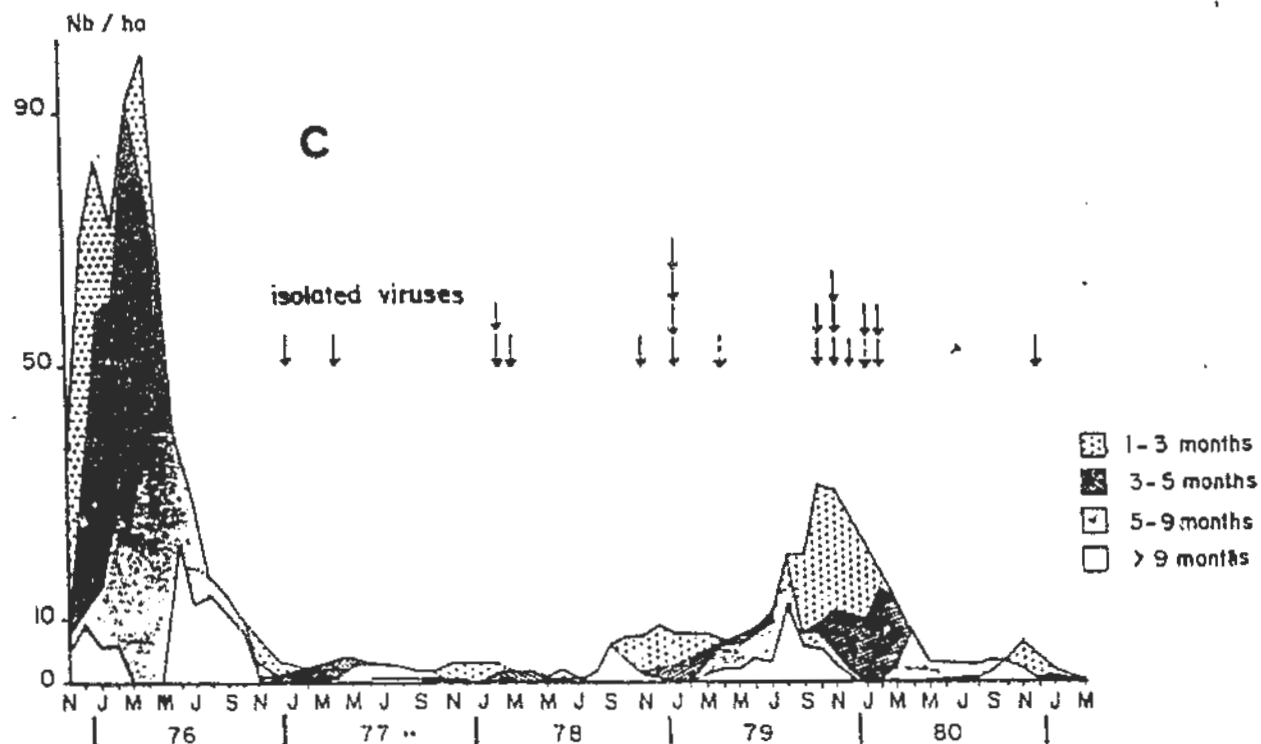
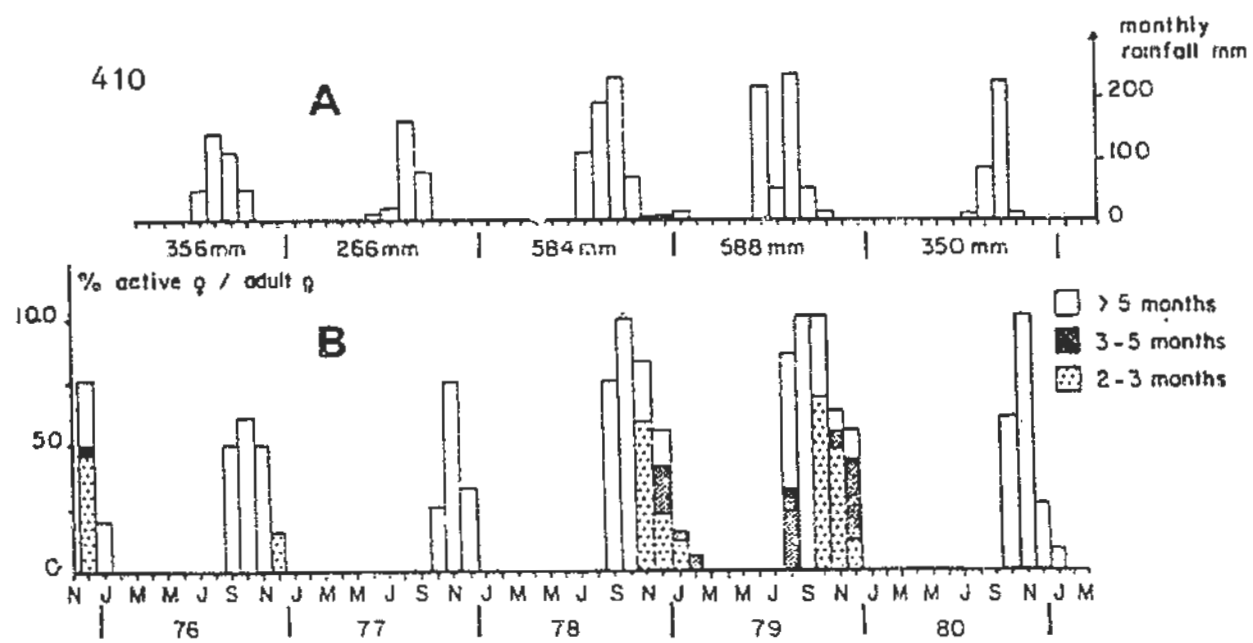
B - Monthly ratio of pregnant to total adult females in *M. erythroleucis*, including the participation of each age class.

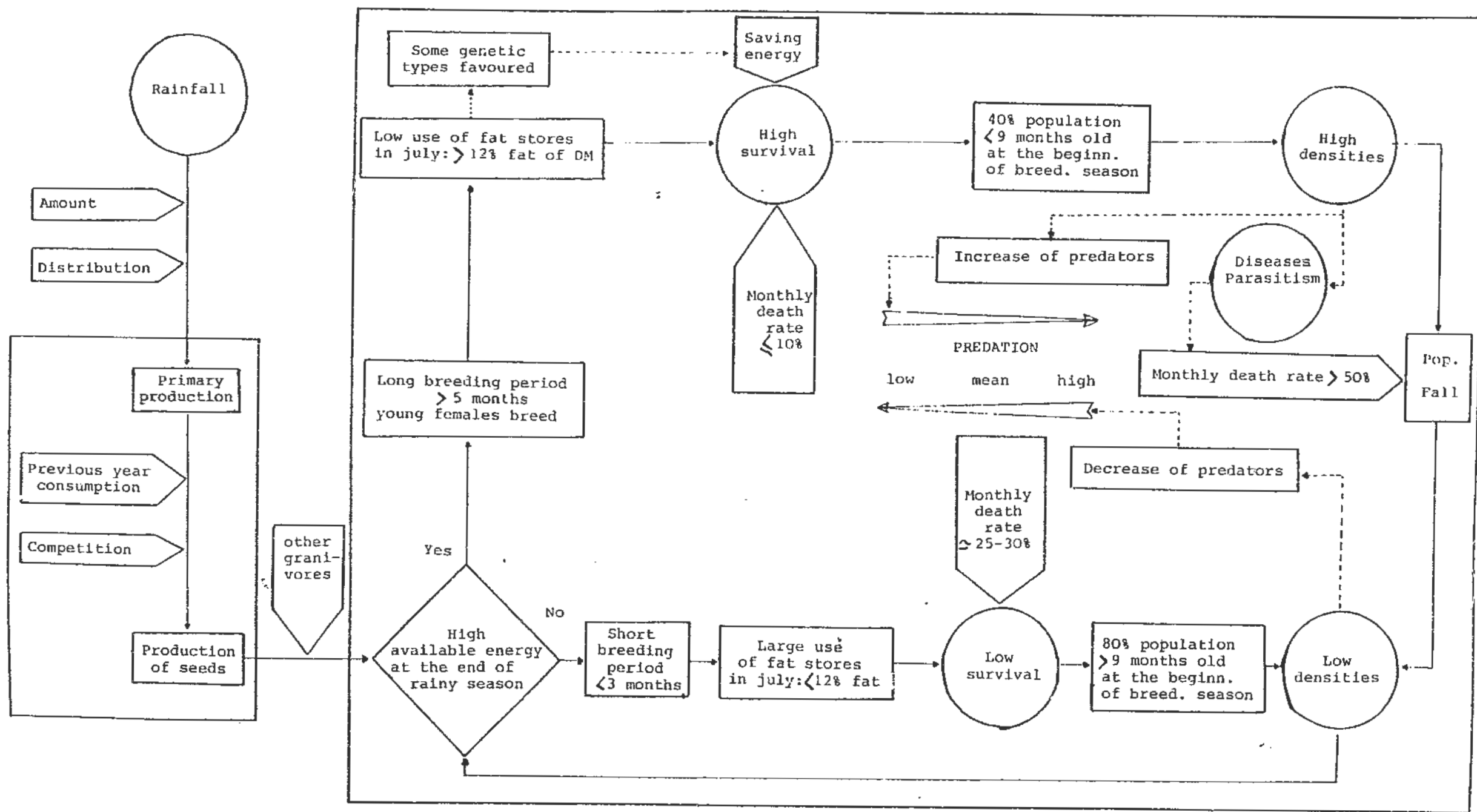
C - Evolution of instant densities in *M. erythroleucis*, with the share of each age class.

D - Monthly ratio of pregnant to total adult females in *T. gracilis*, including the participation of each age class.

C - Evolution of instant densities in *T. gracilis*, with the share of each age class.

Figure 2. Functional model showing the evolution of rodent population levels related to rainfall and primary production.





VIII - BILAN ET CRITIQUE

VIII - 1 - EN BREF

Ce travail présente le bilan d'une dizaine d'années de recherche (1971-1981) sur l'écologie des Rongeurs de BANDIA (14°35'N., 17°01'O.) au Sénégal. Cette étude est justifiée par le rôle que peuvent jouer les Rongeurs comme déprédateurs des cultures, en particulier à l'occasion de leurs pullulations, ou comme éléments importants dans certaines chaînes épidémiologiques.

Un rappel de présentation du milieu situe BANDIA dans la zone sahélo-soudanienne du Sénégal, sous l'isohyète 555 mm. (bien que pendant la période d'étude, la pluviométrie ait varié de 200 à 590 mm.). Les précipitations sont saisonnières et se produisent en été, de juillet à octobre : la saison des pluies, qui est chaude et humide, et qui est suivie de novembre à février d'une saison sèche et fraîche, puis de mars à février d'une saison sèche et chaude.

La région de BANDIA est partagée entre une forêt claire dominée par l'*Acacia seyal*, *A. ataxacantha* et *Combretum micranthum*, traitée en taillis avec coupe tous les 18 ans pour la production de charbon de bois, et une zone cultivée de manière pluviale traditionnelle en pays serer-safen, avec assolement triennal (petit mil, arachide, jachère). La partie boisée est caractérisée par des sols argileux, qui sont souvent recouverts de sables éoliens dans les zones défrichées puis cultivées.

Les méthodes utilisées ont surtout été les piégeages à l'aide de pièges tuant les animaux, ou, au contraire, les maintenant en vie, en fonction des objectifs fixés : captures en ligne ou en grille pour autopsies (observation de l'activité sexuelle, du régime alimentaire, connaissance de l'âge des animaux, etc...), captures sur grilles de marquage, recapture pour étudier les densités, les déplacements etc... Un élevage en animalerie a permis d'étudier les naissances des animaux et de mettre au point un critère de détermination de l'âge à partir des poids de cristallins secs.

Les deux principales espèces de Rongeurs qui font l'objet de cette étude sont : un Muridé, *Mastomys erythroleucus* ($2n = 38$ chromosomes), espèce répandue dans toutes les zones de l'Afrique de l'Ouest.

un Gerbillidé, *Taterillus gracilis* ($2n = 36$ chromosomes), elle aussi caractéristique de ces régions de savanes de l'Ouest africain ; elle est sympatrique à BANDIA avec *Taterillus pygargus* ($2n = 22$ ch.), espèce soeur et indiscernable morphologiquement. Il a fallu mettre au point un test électrophorétique pour pouvoir distinguer les animaux étudiés à partir de leurs protéines sériques.

La dynamique de population de ces deux espèces est réglée par certains mécanismes communs, bien qu'intervenant avec d'importantes nuances entre les deux espèces :

- une reproduction saisonnière, qui dure 2 à 4 mois (en fin de saison des pluies pour les deux espèces, avec en plus une reproduction de saison sèche pour *Taterillus* seulement) ;
- un nombre élevé de petits par portée (4 à 6 chez *Taterillus*, 10 à 16 chez *Mastomys*) ;
- une longévité assez brève dans la nature : jamais plus d'un an chez *Mastomys*, jamais plus de deux chez *Taterillus* (alors que ces deux espèces vivent 4 à 5 ans dans des conditions d'élevage) ;
- une mortalité très variable de 10 à 70% par mois selon l'espèce et l'année.

La connaissance de ces données sur le terrain a permis la mise au point d'un modèle mathématique calculant les densités à partir de quelques résultats de piégeages. La fiabilité de ce modèle a été testée sur le terrain.

Les densités ont été suivies mensuellement de novembre 1975 à mars 1981, on a pu ainsi observer une explosion de population en 1975-76 (une centaine d'individus par ha), suivie d'une chute brutale des densités en 1977-78 (1 à 2 individus par ha) puis une nouvelle augmentation du niveau d'abondance en 1979-80 (atteignant 30 à 40 individus/ha), suivie elle aussi, d'une chute importante en 1980-81 (ramenant les densités aux environs de l'unité). Une étude détaillée de la structure démographique des populations pendant cette période est longuement discutée, en particulier en référence aux différences entre les deux espèces : *Mastomys* dont les effectifs réagissent très rapidement serait plutôt de type r, alors que *Taterillus*, dont les populations s'accroissent plutôt par accumulation de générations successives, se déplaceront dans une gamme r - K selon les années. Quoi qu'il en soit, sur une période de 4 années pleines, les populations des deux espèces sont stables, c'est à dire qu'une femelle en état de se reproduire la première année a abouti à une autre femelle à la fin des quatre années.

Le régime alimentaire des deux espèces étudié par les contenus stomacaux est de type opportuniste omnivore, c'est à dire que ces animaux consomment des graines, des insectes, des feuilles et des fruits. La présence régulière d'arthropodes, et en particulier de Termites, dans leur régime garantit un apport protéinique minimum. Il semble bien que le critère déterminant le choix des graines soit leur richesse énergétique, qu'elle soit d'origine glucidique ou lipidique : sont donc choisies de préférence les graines de Graminées, de Composées et de Cucurbitacées. L'impact des Rongeurs sur le milieu est relativement faible et variable, puisqu'il représente une consommation de 1 à 15% des graines produites par la strate herbacée selon les années. Néanmoins les disponibilités alimentaires sont un facteur limitant pour ces Rongeurs granivores, ainsi que le confirme une expérience de supplémentation alimentaire dans la nature, où des aliments composés étaient distribués à une population suivie : comparée à un témoin, cette population avait une densité plus élevée, due à une meilleure reproduction, une grande survie des animaux et une réduction de leurs domaines vitaux. Les jeunes Rongeurs se gavent de graines riches en énergie dès qu'elles sont produites en début de saison sèche, et ils constituent des réserves corporelles de lipides qui peuvent être très importantes (30 à 40% du Poids Sec), et qu'ils mobilisent, tout au long de la saison sèche, produisant de l'eau métabolique et l'énergie nécessaire à leur protéinogénèse.

Des souches de *Leishmania major* ont été isolées de *Mastomys* et de *Tatera gambiana* dans un foyer de leishmaniose cutanée humaine situé à 50 km de BANDIA. Une étude sur 15 ans montre une intéressante relation entre les pullulations de Rongeurs et les sorties épidémiques de cette maladie. Un virus du groupe Qualyub, de virus Bandia, isolé de *Mastomys* en 1966 à l'occasion d'une explosion des populations de cette espèce, a été retrouvé sur des animaux malades à BANDIA en 1977 à l'occasion de la chute de population qui a suivi la pullulation de 1975-76. Ce virus a été régulièrement retrouvé depuis dans des circonstances semblables. Une argumentation soutient l'hypothèse que ce virus, transmis par des Acariens terri- riques (*Alectorobius sonrai*), pourrait être l'un des facteurs de régulation des populations de *Mastomys* quand ces dernières pullulent, en agissant sur la mortalité à la seconde génération.

L'analyse des polymorphismes génétiques au niveau des protéines sériques et des estéroses d'échantillons mensuels de *Mastomys* entre 1978 et 1982, montre une évolution de la composition génotypique de la population pendant une période où les densités ont beaucoup varié. La liaison directe entre les deux phénomènes est difficile à faire dans l'état actuel des connaissances, mais il semble que ce soit une voie de recherche ultérieure à privilégier.

A partir de l'ensemble de ces résultats, est établi un modèle conceptuel du déterminisme de la dynamique de population ; ce modèle propose de

prévoir les pullulations à partir d'un piégeage en fin de saison sèche, où seraient observés : la structure démographique et la composition génotypique de la population, ainsi que les traces de la circulation du virus parmi les Rongeurs. Mis en relation avec les premières données climatiques de la saison des pluies, ces indications devraient permettre de prévoir les densités pour les quelques mois suivants, et en particulier pour la période correspondant au risque maximum pour une culture considérée.

Un essai critique de l'ensemble de ce travail le situe par rapport aux études comparables effectuées en Afrique et en Amérique du Nord, et permet de situer les deux espèces de Rongeurs étudiées en fonction de leurs caractéristiques démographiques et physiologiques : *Mastomys* est une espèce "non water indépendant" qui occupe très rapidement les zones sèches quand les conditions mésologiques deviennent favorables, au contraire *Taterillus*, relativement "water indépendant" se rapproche des Hétéromyidés nord américaines, et occupe l'espace de manière plus soutenue, présentant un plus grand hystérésis par rapport aux variations de climat et d'environnement. Le rôle de ces deux espèces en tant que granivores est discuté par rapport à la production végétale et aux autres groupes d'animaux granivores (Oiseaux, Fourmis). Enfin, à partir des questions posées en analysant ces résultats, des voies de recherche ultérieure sont proposées.

VIII - 2 - QUELLES METHODES POUR QUELS OBJECTIFS ?

Ce chapitre se propose de discuter l'ensemble d'une méthodologie, c'est à dire un faisceau de techniques, cadré dans une démarche qui se veut cohérente par rapport à un objectif global : la connaissance des mécanismes et des déterminismes de la dynamique de populations de deux espèces de Rongeurs vivant dans un même milieu de type sahélo-soudanien (les indications portées entre parenthèses renvoient aux chapitres de la thèse concernés).

1 - Une méthode de base assez grossière : les piégeages.

Les données de base sur les populations de Rongeurs ont été acquises essentiellement par des piégeages, c'est à dire par la capture d'animaux avec des pièges placés selon un dispositif établi et qui les attirait à l'aide d'appâts.

Cette première définition contient les contraintes de la méthode : quel dispositif ? quels appâts ?

Les dispositifs de piégeage ont été mis en place :

- soit pour capturer le maximum d'animaux (piégeage au terrier, ou sur les passages), sans objectif d'étude quantitative ; cela a été le cas, par exemple, des piégeages pour étudier les contenus stomacaux, effectués à l'aide de tapettes (IV-1 et IV-2); ces dernières, tuant l'animal sur le coup, permettent l'observation du contenu de l'estomac, tel qu'il est à l'instant de la mort ; selon que cette dernière survient en début ou en fin de repas, l'interprétation des résultats risque d'être différente. A défaut d'avoir pu noter l'heure de la capture, les données ainsi obtenues ont été considérées comme globalement représentatives du régime alimentaire, avec bien sûr toute les réserves quantitatives que l'on peut faire : le rongeur ordonne-t-il sa recherche d'aliments

au hasard des trouvailles ou bien respecte-t-il une logique : un aliment énergétique, de l'eau, du lest, des protéines, etc... Nous ne disposons, à ma connaissance, d'aucune réponse à ces questions.

- soit pour obtenir une évaluation de l'abondance des populations ; dans ce cas les piégeages ont été effectués selon un maillage précis, en ligne ou en grille, inspiré des méthodes décrites par SPITZ (1969) et adaptées aux espèces et aux milieux concernés, par tâtonnement lors des premiers piégeages (I-1, III-1 et III-2). La méthode la plus sûre pour étudier les densités a été celle par capture-marquage-recapture sur une grille de 4 ha, avec un piège tous les 10 m. et répétémensuellement sur de très longues périodes, chaque piégeage étant interprété en fonction des précédents et des suivants ; la méthode est décrite en détail dans IV-3 et POULET (1982).

Après plusieurs essais d'appâts locaux de différentes origines, le choix définitif s'est porté sur la pâte d'arachide, qui alliait les avantages d'une bonne efficacité d'attraction, d'un coût modeste et d'une pose facile. Cet appât permettait en outre aux animaux capturés vivants de résister dans leur piège toute une nuit sans autre nourriture ; la lipémie consécutive à sa consommation posait toutefois quelques problèmes pour des prises de sang trop rapprochées. Cet appât était-il le meilleur pour tous les sexes, toutes les classes d'âge et toutes les époques de l'année ? Il est bien difficile de répondre à cette question, faute de connaissances sur le comportement de ces animaux ; son utilisation systématique en a fait une méthode standardisée.

Deux modèles de pièges ont été utilisés : les tapettes (pour les raisons indiquées plus haut), et les pièges de grillage Manufrance, qui se sont montrés plus efficaces que les modèles CNRS-CHAUVANCY ou INRA ; il se pourrait que leur structure en grillage lâche permette une meilleure diffusion de l'odeur de l'appât dans ces régions sèches à végétation assez ouverte.

Le problème de l'influence du comportement se pose, bien sûr, pour le fonctionnement de ces piégeages ; on considère généralement qu'il faut un nombre de pièges suffisant pour que tous les animaux susceptibles d'être piégés puissent l'être, et on met ainsi de côté les problèmes de dominance entre individus, de différences d'intensité de déplacement ou d'attraction pour les appâts ; pratiquement on note tout de même des "habitués" qui se font prendre tous les jours au même piège, des périodes où certaines catégories sont préférentiellement piégées : les mâles, les jeunes, etc...

Malgré toutes ces réserves, je pense que les piégeages sont une méthode acceptable pour le niveau de connaissance qui nous intéresse ; les fluctuations des densités de population et leur structure démographique. Des contrôles à l'aide de méthodes dites "absolues", comme par exemple le défrichement et la destruction exhaustive des terriers d'une surface donnée, ont été tentées sans grands résultats pour des milieux comme ceux de BANDIA.

A cette démarche du type de celle utilisée par BELLIER à LAMTO, j'ai préféré le suivi d'une même population sur un même emplacement pendant une longue période de temps, sans intervenir sur la population autrement que par le piégeage ; ainsi certains individus marqués ont été suivis plusieurs mois.

C'est par un ensemble d'autres méthodes plus précises et convergentes, que les résultats de ces piégeages seront valorisés au mieux. La première de ces méthodes est, bien sûr, la conduite d'élevages en animalerie, à la base de beaucoup d'expérimentations ; les autres relèvent de l'histologie, de la biochimie et de l'épidémiologie.

2 - Les élevages (I-2)

La conduite d'un élevage est une des méthodes élémentaires pour l'étude de la biologie des animaux, et les élevages de rongeurs sont faciles à réaliser : en dehors d'un aspect "contact" avec les animaux qui est loin d'être négligeable (par les manipulations, la mise au point de leur alimentation, la réalisation de bonnes conditions dans les cages, etc...), ils sont absolument indispensables à la connaissance de données biologiques de base (croissance, reproduction, etc...) et à la production d'animaux disponibles pour l'expérimentation (alimentation, épidémiologie, génétique, etc...) .

C'est par les élevages que nous avons établi un critère de détermination de l'âge utilisé pour les animaux capturés dans la nature à partir des poids secs des cristallins. Des abaques ont été établies, pour chaque espèce étudiée, à partir de jeunes animaux sacrifiés à des âges donnés et issus de parents capturés à BANDIA.

Cette méthode, issue des travaux de LORD, 1959, MARTINET, 1966 a été longuement discutée par POULET (1980) qui en précise les limites d'utilisation avec le vieillissement des individus. C'est pourquoi les classes d'âges ainsi établies sont d'importance inégale, les trois premières d'un mois chacune, les suivantes de trois, puis de quatre mois, la dernière se contentant de regrouper les animaux

âgés de plus de 9 mois. Un tel découpage ne facilite pas l'interprétation dynamique de la structure démographique de la population, mais il me semble le seul honnête par rapport à la précision de la méthode.

Les élevages ont été menés dans l'animalerie du Laboratoire de Zoologie de l'O.R.S.T.O.M. à DAKAR, ainsi que dans celle du Laboratoire des Mammifères du Museum National d'Histoire Naturelle à PARIS.

3 - La cytotaxonomie (II)

Cette méthode mise au point par MATTHEY, est devenue indispensable à une taxonomie moderne; c'est pourquoi je l'ai utilisée de manière systématique dès mon arrivée au Sénégal afin de préciser le statut taxonomique des espèces capturées. Employée à son début dans des conditions rudimentaires avec la technique mise au point initialement par MATTHEY et améliorée par d'autres auteurs, cette méthode était utilisable sur le terrain, ou dans un petit laboratoire; aujourd'hui, la nécessité de pratiquer le "banding" des chromosomes, en limite l'emploi à des techniques de culture cellulaire hors de portée d'un laboratoire d'écologie ordinaire sous les tropiques...

Deux espèces de *Taterillus* sont ainsi apparues être présentes au Sénégal et à BANDIA en particulier. Il n'était pas question de les confondre dans une étude écologique, ni d'examiner le caryotype de _____ chaque animal capturé. La biométrie ne donnant pas de résultats satisfaisants, nous nous sommes tourné vers la recherche d'un marqueur simple, repérable à partir d'un faible prélèvement de sang. Une méthode basée sur les électrophorèses a ainsi été mise au point avec un océanographe de l'O.R.S.T.O.M., J.C. BARON (II-3 et II-4).

4 - Des méthodes de biochimie

4 - a) Les électrophorèses.

Elles ont donc d'abord été utilisées pour trouver un critère de détermination simple de nos deux espèces de *Taterillus*, à partir de la différence de vitesse de migration. La recherche d'autres critères, sur les estérases en particulier, n'a pas permis de résoudre notre problème taxonomique, mais a montré un vaste polymorphisme. La prise de connaissance d'une certaine bibliographie nord-américaine (KREBS, TAMARIN) m'a confirmé l'intérêt des électrophorèses pour identifier des marqueurs des variations génotypiques à l'intérieur d'une

même espèce. C'est ce qui a donc été réalisé, cette fois principalement sur *Mastomys*, dont le modèle a été choisi pour être présenté en utilisant les protéinogrammes qui montrent peu de variations et les zymogrammes qui révèlent un intéressant polymorphisme des estérases (VI = 1). Toutefois les premiers résultats sur *Taterillus* et sur *Arvicanthis* soulignent l'intérêt à venir de ces recherches.

4 - b) L'étude des lipides corporels

La découverte de l'existence d'importantes réserves de lipides corporels à certaines époques de l'année sur certains animaux nous a conduit à identifier les acides gras en les analysant en chromatographie en phase gazeuse de façon à les situer par rapport à ceux directement ingérés et à ceux issus de synthèses *de novo*. Une première étude menée à l'issue de la grande pullulation de 1975-76, et qui a montré le relatif bon état général des animaux pendant la pullulation (IV-4), a été poursuivie sur les années suivantes, et il apparaît que, si le phénomène de mise en réserve se produit tous les ans à la même époque, son intensité, ainsi que celle de la mobilisation de saison sèche qui suit, est très variable d'une année à l'autre.

5 - Une recherche épidémiologique

Une relation étroite, du type hôte-parasite, entre le virus Bandia (et peut-être aussi le virus Koutango) et les rongeurs, étant fortement suspectée, avec toutes les conséquences envisageables au niveau de la dynamique de ces populations de vertébrés, une étude plus approfondie a été engagée dans cette voie, en collaboration avec les Instituts Pasteur de DAKAR et de PARIS.

Une première phase d'observation des phénomènes a abouti à une trentaine d'isollements de souches de virus à partir de rongeurs et de tiques capturés à BANDIA, ainsi qu'à une cinétique des anticorps dans la population de rongeurs pendant deux années. Les souches virales apparaissent chez les rongeurs en période de plus haute densité, en pleine saison de reproduction, et chez les ornithodores, tout au long de l'année. Le taux d'anticorps augmente dans la population avec le vieillissement de cette dernière au long de la saison sèche pour conférer une protection presque absolue au début de la saison des pluies suivante (V-2).

Une série d'expériences préliminaires furent faites à DAKAR et à PARIS : inoculations à de nouveaux nés *Mastomys* (3 portées, 100% de mortalité), inoculation à des adultes de *Mastomys erythroleucus* (10), *M. huberti* (15), *Taterillus gracilis* (5) et *Arvicanthis niloticus* (15) (aucune mortalité, réaction antigénique par fabrication d'anticorps fixant le complément), persistance des anticorps pendant 3 ans

chez un *M. erythroleucus* infesté naturellement à BANDIA et conservé en élevage à Paris), transmission aux jeunes par la mère (anticorps persistant 3 mois chez le jeune *Arvicanthis*), inoculation expérimentale des ornithodores (*Alectorobius sonrai*).

Cet ensemble confirme la réaction des rongeurs à la présence du virus (virémie suivie, selon l'âge, de mortalité par encéphalite ou de production d'anticorps) et la viabilité du virus dans un système ornithodores-rongeurs. Pour aller plus loin, il faut maintenant disposer de plus de moyens et réaliser l'infection expérimentale de rongeurs par les tiques, vérifier la survie du virus dans les tiques colonisant les terriers abandonnés pendant les phases de basses densités, étudier l'écologie de ces ornithodores, préciser la relation virulence-pathogénie-: production d'anticorps protecteurs selon l'âge, le génotype, l'état physiologique.

6 - Des lacunes...

Des aspects importants de l'écologie des populations n'ont pas été traités pour des raisons diverses :

6 - a) Le comportement

Des études de comportement dans la nature n'ont jamais été abordées à BANDIA par absence de connaissances scientifiques dans ce domaine et de méthodologie simple pour étudier le comportement de petits vertébrés nocturnes. Le radio tracking sur d'aussi petites espèces a été utilisé par GENEST-VILLARD (1978) en RCA sur des rongeurs arboricoles avec de très bons résultats concernant les déplacements, le comportement, etc... Considérant que cet aspect des recherches n'était pas prioritaire pour moi dans un premier temps, j'ai choisi de ne pas employer ce type de méthodes. Toutefois des connaissances sur la vie sociale, certains déplacements individuels, les relations d'agressivité et de dominance intra et interspécifique manquent pour interpréter aussi bien les résultats bruts des piégeages que ceux concernant les variations génotypiques dans la population, les choix alimentaires, les facteurs ethologiques en période de hautes densités etc...

Des études du comportement en animalerie (rythmes d'activité, choix alimentaires en cafétéria) ont été abordés par ADAM, qui en a publié les premiers résultats dans le rapport de l'A.T.P.-C.N.R.S. n° 2294 (Dynamique des populations).

6 - b) La prédation

Ce problème a été très soigneusement étudié dans le Nord du Sénégal par POULET (1982), mais non abordé à BANDIA. Malgré des recherches répétées je n'ai jamais pu localiser un gîte de rapace nocturne et sa production de pelotes de réjection. D'autre part, le milieu trop fermé n'a pas permis de pratiquer des comptes de prédateurs nocturnes sur transect, _____ comme POULET l'a fait dans le Farlo : avec des phares puissants, on ne peut observer à BANDIA que la piste proprement dite, et il n'est pas question de voir un animal qui serait dans la "forêt" de chaque côté. Cependant l'impact de la prédation s'est fait sentir de manière dramatique à deux reprises, à l'occasion des saisons sèches 1972-73 et 1976-77, c'est à dire à l'occasion de périodes de très faibles densités de rongeurs succédant à des densités relativement importantes : les petits carnivores (chats, servals, genettes, mangoustes) essayaient d'attraper les animaux capturés dans les pièges, en les happant à travers le grillage des pièges Manufrance. Il a fallu ^{alors} doubler le grillage par un autre à maille plus fine, voire monter la garde toute la nuit sur le lieu du piégeage. Il est vraisemblable qu'à ces deux occasions, étant donné la baisse des effectifs et la difficulté à se procurer des proies, d'importantes populations de petits carnivores aient dû se rabattre sur nos captures.

Je partage totalement les conclusions de POULET (1982) sur l'importance et les conséquences de la prédation pour la dynamique des populations de rongeurs, comme cela est développé dans le chapitre suivant. Un travail ultérieur pourrait s'envisager dans ce domaine en utilisant le radio tracking sur les populations de petits carnivores de BANDIA afin de connaître leurs densités, déplacements, aires de chasse, etc... Il semble que les oiseaux nocturnes ne soient pas favorisés par la fermeture du milieu. Quant aux serpents...

6 - c) Les déplacements

J'aurais voulu inclure ce volet dans mon travail de thèse, mais pour les raisons invoquées plus haut, cela n'a pas pu se faire ; les résultats auraient pourtant été fort intéressants pour aider à l'interprétation de ceux des études génétiques : la dispersion au niveau des populations est un élément important pour ces espèces, sans toutefois qu'il soit essentiel comme cela semble être le cas chez *Arvicanthia* d'après POULET (1982).

Le dispositif d'étude consistait en une vaste grille de piégeage par capture-marquage-recapture fonctionnant chaque mois par glissement de lignes parallèles sur une grande surface de 800 m. x 1 000 m. aux alentours du village de SINDIA et comprenant : les abords du village, les champs de mil, d'arachide

et les jachères du terroir agricole, des friches en bordure de la "forêt classée" et enfin un morceau de cette forêt. L'objectif était de suivre, d'août 1976 à avril 1981, les mouvements des individus et donc de fractions de populations au cours de l'année, en fonction de la phénologie végétale, des successions culturales et de la dynamique des populations de rongeurs. Je pensais en tirer des informations sur la dispersion en fonction des sexes et des classes d'âge, de l'état de la végétation, en rapport avec les génotypes dominants dans la population à telle ou telle période. Il est probable que le dépouillement de ces piégeages nécessite une automatisation par l'informatique car il concerne plus de 5 000 *Mastomys* et plus de 5 000 *Taterillus*, capturés plusieurs fois à l'occasion de 51 piégeages...

7 - La démarche d'ensemble

Voici donc un ensemble de techniques relativement "pointues" mises au service de l'interprétation des résultats d'une technique "grossière". Je pense que c'est là une méthode appropriée à nos conditions de travail, l'O.R.S.T.O.M. mettant à notre disposition des moyens assez importants pour une étude lourde sur le terrain, dans un pays d'Afrique et la possibilité par des contrats secondaires (A.T.P.^{du} C.N.R.S.) ou par des programmes communs avec d'autres organismes (Institut Pasteur, I.N.R.A.) d'aller plus loin dans des voies de recherche spécialisées, et de bénéficier de laboratoires équipés, métropolitains ou non.

Le problème étudié a été de relier à des facteurs déterminants les variations de niveau d'abondance dont les mécanismes se traduisent par des taux de natalité et de mortalité issus de l'analyse démographique. Trois facteurs déterminants ont été choisis pour cette étude : les relations avec les disponibilités alimentaires, les rapports hôte-parasite avec un arbovirus et les variations de fréquence de certains allèles au sein de la population. Trois autres facteurs n'ont pas été abordés : le comportement, la prédation et la dispersion.

La surveillance assez lourde des phénomènes sur le terrain a permis l'observation et la description des événements ; les travaux en laboratoire ont aidé à l'étude des déterminismes et ont abouti à la formulation d'hypothèses qu'il est convenu d'aller ensuite vérifier sur le terrain, éventuellement par des expérimentations dans la nature, comme celle qui a été faite de supplémentation alimentaire sur 4 ha à BANDIA. Il aurait fallu pouvoir aller plus loin dans ce sens : retirer des animaux, modifier la structure d'âges des

populations ou leurs structures génétiques, éliminer les autres groupes de granivores en compétition (fourmis, oiseaux), irriguer certaines zones, supprimer la prédation, etc...

La nécessité d'acquérir des connaissances plus précises concernant la physiologie de ces espèces de rongeurs a conduit à confier des recherches complémentaires à deux étudiants : besoins en eau et bilans hydriques (D.E.A. de Issaka YODA) et bilans métaboliques (Thèse de 3e cycle de Mohammed MAIGA).

BIBLIOGRAPHIE

- GENEST-VILLARD, H. (1978) Radio-tracking of a small rodent, *Hybomys univittatus*, in an African equatorial forest - Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, N°6, 92-96
- MARTINET, L. (1966) - Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée des cristallins. - Mammalia, 30 : 425-430
- POULET, A. (1982) - Pullulations de rongeurs au Sahel. - ORSTOM ed. Paris.
- SPITZ, F. (1969) - L'échantillonnage des populations de petits Mammifères. - In : Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Paris, Masson, éd. : 153-188.

VIII - 3 - ETRE UN MAMMIFERE GRANIVORE DANS UN MILIEU
IMPREVISIBLE

Généralement les rongeurs homéothermes terrestres de petite taille qui habitent des régions caractérisées par une longue période en déficit hydrique et par une irrégularité des précipitations d'une année à l'autre, sont essentiellement granivores. Leurs populations présentent un certain nombre de caractéristiques qui ont été bien décrites en Amérique et en Asie (FRENCH et al., 1976 ; REICHMAN, PRAKASH et REIG, 1979 ; LUDWIG et WHITFORD, 1981) et qui se retrouvent chez nos rongeurs de BANDIA. Ces caractéristiques montrent une adaptation aux contraintes du milieu.

1 - Dépendre de ressources produites une fois par an

L'importance d'une strate herbacée composée d'annuelles est une des composantes principales du paysage végétal de BANDIA, associée à une strate arborée de Mimosées et de Combrétacées. La phénologie de la végétation herbacée est étroitement liée à l'existence d'une brève saison des pluies, à l'issue de laquelle sont produites les graines, qui restent la seule forme vivante de la végétation herbacée tout au long de la saison sèche. C'est sur cette ressource, produite en grande quantité à une seule période de l'année, que vont vivre plusieurs groupes animaux : des oiseaux, des fourmis, des insectes endophytophages et des rongeurs. Ces granivores sont donc adaptés à l'utilisation d'une ressource produite une fois l'an, avec les contraintes de la compétition entre les groupes et de la survie sur un cycle annuel complet. Cette période de production provoque chez les populations animales des réactions différentes pour en optimiser l'utilisation : certaines deviennent plus actives et constituent des stocks comme les fourmis (GILLON et al., 1983), d'autres augmentent leurs densités, soit par des déplacements, comme les oiseaux (ADAM et al., 1983), soit par entrée en reproduction comme les rongeurs qui nous préoccupent ici. Ce qui sous-entend, bien sûr, des différences aussi pour les périodes de faibles disponibilités alimentaires : activité réduite (fourmis), départ à tire d'aile vers des zones plus favorables (oiseaux), chute des populations et survie à partir des réserves corporelles (rongeurs).

A cette saisonnalité du milieu s'ajoute, au Sahel, une grande irrégularité des précipitations entre les années, aussi bien en ce qui concerne la quantité d'eau tombée que sa répartition. Sur la période d'étude, on observe, par exemple, des variations de 266 mm. en 2,5 mois en 1977, à 584 mm en plus de 4 mois en 1978. Il y a donc des années plus difficiles où les disponibilités alimentaires sont rares (et parfois, en plus, de médiocre qualité), et d'autres où, au contraire, un vaste surplus sera produit : les espèces les mieux adaptées sont celles qui profiteront au mieux de la pléthore, tout en survivant aux périodes de disette. C'est le cas de nos deux espèces de rongeurs, qui se montrent particulièrement aptes à supporter ces conditions de saisonnalité et de variabilité, et nous verrons plus loin qu'elles y parviennent par des stratégies totalement différentes. Toutefois, se nourrir principalement de graines pose un certain nombre de problèmes nutritionnels et physiologiques.

2 - Se nourrir à partir d'un aliment concentré

2 - a) La couverture des besoins énergétiques.

Il semble bien que ce soient les premiers besoins que les rongeurs cherchent à couvrir, en choisissant d'abord des graines riches en énergie d'origine glucidique, ou lipidique (Graminées, Composées, Cucurbitacées). Non seulement ces besoins sont couverts en priorité, mais des surplus d'énergie peuvent être mis en réserve sous forme de lipides corporels, stockés à l'occasion des périodes fastes par les très jeunes animaux. Les granivores sont ainsi favorisés pour la recherche de l'énergie, car ils bénéficient d'un aliment concentré, d'une bonne valeur calorique (en moyenne 4 kcal/g, parfois plus de 5,5 chez certaines Composées ou Cucurbitacées). Une relation peut être faite entre le niveau énergétique des disponibilités alimentaires et la qualité de la reproduction et la survie des individus (IV-1-2-3). Le coût énergétique de la reproduction (déplacements des mâles, mais surtout lactation, en particulier pour des espèces comme *Mastomys* allaitant 12 à 18 petits) peut être immense et expliquer les variations dans la qualité de la reproduction selon les années, et l'absence de survie au-delà d'une saison de reproduction chez les *Mastomys* adultes. Il ne faut pas, en outre, que le coût énergétique occasionné par la recherche de l'énergie excède l'apport calorique ainsi trouvé... La quantité d'énergie disponible est ainsi un des premiers facteurs limitants pour nos populations de rongeurs, ainsi que l'ont

déjà observé pour les rongeurs des déserts nord-américains FRENCH et al. (1974) et REICHMAN (1977).

2 - b) La couverture des besoins protéiques

Paradoxalement pour des "granivores", elle est assurée par la consommation d'Arthropodes quasi régulière, au moins en ce qui concerne les ouvriers de termites. Cet effort paraît ^{garantir} la couverture des besoins d'entretien et de reproduction, aux différentes périodes de l'année, compensant ainsi par des protéines de bonne qualité (riches en acides aminés essentiels) l'apport protéique issu des graines.

2 - c) Le lest

A côté de cet apport de concentré amené par les graines, les rongeurs consomment aussi des feuilles et des tiges de plantes, trouvant ainsi la cellulose nécessaire au fonctionnement de leur transit intestinal. La chitine broyée des insectes consommés doit aussi favoriser ce transit.

2 - d) La couverture des besoins en eau

C'est là un point extrêmement important pour des vertébrés habitant une région où il ne tombe pas une goutte d'eau de novembre à juin. Certes la rosée, pendant la saison sèche et fraîche (novembre à janvier) peut fournir de l'eau libre, mais il reste encore environ 6 mois, pendant lesquels les animaux doivent se contenter de l'eau contenue dans les graines et les insectes consommés, ainsi que de l'eau métabolique obtenue à partir des glucides alimentaires et surtout de leurs réserves lipidiques. On peut aussi imaginer des mécanismes d'économie de l'eau, comme ceux décrits sur les rongeurs désertiques par SCHMIDT-NIELSEN (1964 et 1975), WHITFORD (1976) et GRENOT (1979). YODA (1982) a ainsi démontré une différence importante entre les besoins en eau de *M. erythroleucus* et de *T. gracilis* ; à l'occasion d'une étude sur le métabolisme hydrique de cinq espèces de rongeurs du Sénégal à l'aide de deux méthodes : celle des bilans et celle par l'eau tritiée, cet auteur montre un gradient d'adaptation à la sécheresse plaçant *Taterillus* nettement en tête des autres rongeurs Muridés (*M. erythroleucus*, *M. huberti*, *Arvicanthis niloticus* et *Uranomys ruddi*) : les flux d'eau chez *T. gracilis* sont trois fois plus faibles que chez *M. erythroleucus* dans des conditions d'accès libre à l'eau; après une journée de jeûne, cette espèce conserve une balance hydrique équilibrée, c'est à dire que l'eau métabolique issue des graines consommées et de la mobilisation de ses réserves couvre ses besoins en eau. Son poids ne diminue que de 25% alors que *Mastomys* perd 45%

de son poids vif pour une balance hydrique négative ; la teneur en eau des fèces de *Taterillus* est d'environ 43% alors que ceux de *Mastomys* contiennent 52% d'eau : enfin, en condition d'alimentation en eau ad libitum, la pression osmotique de l'urine de *Mastomys* est de 1622 milliosmoles ^{est de 1622 milliosmoles} et celle de *Taterillus* de 1884, après un jeûne de 29 heures cette dernière peut atteindre 3396, ce qui est très voisin des valeurs obtenues sur des espèces de *Meriones* désertiques (sur ce chapitre de la pression osmotique urinaire, il est intéressant de noter qu'*Arvicanthus*, espèce pourtant grande consommatrice d'eau, atteint des chiffres du même ordre que *Taterillus*).

Comparées aux autres espèces de rongeurs pour lesquelles des chiffres sur les flux sortant d'eau sont connus, *Mastomys erythroleucus* se range dans la moyenne pour les Muridés avec 111 ml kg^{0,82} j⁻¹, alors que *Taterillus gracilis* avec une valeur moitié moindre (58 ml kg^{0,82} j⁻¹) semblent plus xérophiles que les Gerbillidés connus, bien que moins adaptées que les Hétéromyidés des déserts nord-américains. Ce qui confirme les propositions de LUDWIG et WHITFORD (1981), classant les rongeurs sub-désertiques en deux groupes : les "non-water-independant" comme *Peromyscus* ou *Mastomys* et les "water-independant" comme les Hétéromyidés et *Taterillus*. Cette distinction se retrouve tout à fait dans le modèle qu'ils présentent sur les variations des niveaux d'abondance ainsi que nous le verrons plus loin.

3 - Partager avec les autres granivores

3 - a) Compétition avec d'autres groupes taxonomiques

Trois groupes importants sont ainsi en compétition avec les rongeurs : les fourmis, les oiseaux, les insectes endophytophages. L'A.T.P.-C.N.R.S. n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes) a permis d'étudier à BANDIA l'importance relative de ces deux premiers groupes et des rongeurs, et leurs relations avec la production de graines. Les résultats sont publiés par GILLON et al. (1983), et montrent un gradient de spécificité dans les choix : les fourmis collectent les graines qu'elles rencontrent dans la zone proche de leur fourmilière, leur récolte est proche du spectre des graines disponibles au sol ; puis viennent les rongeurs qui effectuent un choix plus élaboré, laissant de côté certaines graines (p.ex. *Cassia tora*, qui est pourtant l'espèce végétale dominante) et au contraire choisissant certaines graines d'espèces rares ou localisées ; les oiseaux enfin effectuent le choix le plus sévère, ce sont eux qui peuvent récolter sur la plus grande surface, grâce au vol. Les oiseaux consommeraient plutôt des graines petites et lisses, alors que les rongeurs et les fourmis collectent aussi des graines plus grandes, rugueuses ou ornées d'épines. L'impact en quantité est très faible pour les fourmis (4 à 5 kg/ha, soit de 0,4 à 2% de la

production selon les années), assez élevé pour les oiseaux (60 kg/ha, soit de 7 à 21% de la production), et très variable pour les rongeurs, en fonction de leur niveau de densité (de 6 kg/ha représentant moins de 1% de graines disponibles à 45 kg/ha, soit près de 15% des graines disponibles); à l'occasion des pullulations cette consommation pourrait dépasser 200 kg/ha.

Une importante population d'endophytophages a été observée en 1978 sur *Cassia tora*, or cette espèce n'est absolument pas consommée par les rongeurs ; cela pourrait être dû à la présence dans les graines de *Cassia* de phytohémagglutinines, de lectines et d'antiprotéases, auxquelles les mammifères seraient sensibles, ce qui ne serait pas le cas des insectes parasites.

Pour BROWN, DAVIDSON et REICHMAN (1979), l'ensemble de ces groupes de granivores est limité par les disponibilités alimentaires et sont en compétition les uns avec les autres. Pour ces auteurs, ce type de milieu se régulerait en fonction du maintien d'un équilibre énergétique global intégrant les variations annuelles de production et de consommation.

3 - b) Compétition entre les espèces de rongeurs

Sur la dizaine d'espèces de rongeurs rencontrée à BANDIA, au moins deux, *M. erythroleucus* et *T. gracilis* s'y trouvent en permanence avec des densités non négligeables et une troisième, *Arvicanthis niloticus*, occupe l'espace de manière très intense mais très irrégulière dans le temps (tous les 4,6 ou 8 ans cette espèce recouvre en nappe tous les terrains disponibles). Les autres espèces sont plus rares et plus spécialisées dans un micro-milieu. Pourquoi deux (et même trois) espèces importantes sont-elles sympatriques ?

Nous avons vu (IV-1) que leurs régimes alimentaires diffèrent assez peu, bien qu'*Arvicanthis* soit plutôt le moins insectivore et le plus herbivore des trois. C'est aussi une espèce plutôt crépusculaire qui n'est véritablement active qu'au petit jour et à la tombée de la nuit ; toutefois, en 1976, à l'occasion de la pullulation, son comportement a pu être modifié au point de devenir diurne et même arboricole, ainsi que l'ont observé POULET et POUPON (1978). Il est vraisemblable que cette espèce subit des variations d'abondance sur des cycles pluriannuels liés aux conditions climatiques. En période de repli, *Arvicanthis* occupe les zones restées favorables (abords de villages, zones humides, etc...), en période d'extension cette espèce colonise très rapidement de vastes territoires (plusieurs centaines de km²) ainsi qu'on a pu l'observer en 1975-76, occupant tout le Nord du Sénégal jusqu'à l'isohyète 700 mm environ. Cette espèce

est remarquablement adaptée par sa dynamique de populations : croissance très rapide permettant une première reproduction à moins de deux mois, organisation sociale complexe liée à d'importantes possibilités de dispersion, possibilité d'économie d'eau ainsi que cela a été dit au paragraphe précédent, etc... On peut imaginer que c'est une espèce adaptée à l'utilisation très extensive de vastes territoires dès que les conditions mésologiques le permettent, ou bien dès qu'un rythme interne de pullulation la met dans ces conditions. De toute façon, *Arvicanthis* utilise les situations exceptionnelles.

Dans une moindre mesure, c'est un peu le cas de l'autre Muridé, *Mastomys*, qui réagit plus vite aux contraintes climatiques que *Taterillus*. Même si le régime alimentaire de ces deux espèces est proche, on distingue toutefois quelques nuances recoupant les premières observations de terrain (I-1) : une attirance relativement plus grande chez *Mastomys* pour les graines produites par les espèces des zones de végétation plus dense, *Taterillus* étant plus fréquent dans les zones plus ouvertes (friches, clairières en forêts, etc...), et de toute façon réparti de manière plus égale sur l'ensemble de l'espace.

Voici donc deux espèces de rongeurs nocturnes terricoles, dont les régimes alimentaires sont voisins, montrant toutefois des nuances préférentielles pour certains types de végétation et de sol, qui cohabitent en se distinguant surtout par des différences dans leurs dynamiques de population et leurs facultés à s'adapter à un milieu variable et imprévisible. Pour reprendre les modèles proposés par LUDWIG et WHITFORD (1981), *Taterillus* serait ainsi plus xérophile et plus stable, *Mastomys* cherchant des micro-habitats favorables d'où cette espèce colonise l'ensemble du territoire quand les conditions sont favorables. Des expériences d'exclusion de l'une ou de l'autre espèce dans la nature auraient peut-être permis de préciser leur niveau de compétition et ses conséquences pour la définition de leur niche écologique. Le problème se pose de la même façon pour les communautés des rongeurs désertiques nord-américaines où coexistent Cricetidés et Hétéromyidés, sans qu'une réponse satisfaisante ait, là aussi, pu être formulée, si ce n'est des considérations sur les micro-habitats (BROWN, REICHMAN et DAVIDSON, 1979 ; WAGNER et GRAETZ, 1981).

Cette sympatrie globale résulte peut-être aussi du "rétrécissement" au Sénégal des grandes zones de végétation de l'Afrique de l'Ouest, ce qui en fait une région privilégiée pour ce type d'étude. Ces zones des franges sahéliennes au Sud du Sahara sont occupées depuis longtemps par les Gerbillidés, *Taterillus*

(2 espèces au Sénégal, une en Mauritanie, puis une autre tous les 2 000 km vers l'Est) et *Tatera* (2 espèces au Sénégal, plus abondantes au Sud) et relativement récemment par les Muridés (*Mastomys* (2 espèces au Sénégal), *Arvicanthis*, surtout, mais aussi *Myomys* et *Nannomys* (écologiquement mal connues). Les variations climatiques survenues aux bords du Sahara depuis 200 000 ans ont probablement favorisé cette diversité spécifique nécessaire à l'utilisation de milieux variables, et assez hétérogènes. L'existence de plusieurs espèces du même genre, pour *Mastomys* comme pour *Taterillus*, et leur présence souvent à très peu de distance, augmente cette hypothèse de diversification optimale : *T. pygargus* remplace *T. gracilis* dans les milieux plus secs du Nord du Sénégal ; *M. huberti* occupe les zones humides des mêmes régions, alors que, d'après YODA (1982), il dispose de meilleures possibilités d'économie des besoins en eau que *M. erythro-leucus* qui occupe par ailleurs des zones de savanes sèches.

4 - Conséquences sur la dynamique des populations

L'ensemble de ces contraintes a sélectionné des populations de rongeurs, dont la dynamique de population est adaptée à l'exploitation de ces zones variables et imprévisibles. Les espèces savent utiliser une production réduite dans le temps et variable d'une année sur l'autre, mettant à leur disposition un aliment concentré de bonne qualité dont ils doivent faire le meilleur profit. Elles ont aussi à traverser une longue période de sécheresse avant d'atteindre la saison favorable suivante, au cours de laquelle elles se reproduisent.

4 - a) Stratégies démographiques -- Pullulations.

A ces conditions, deux réponses sensiblement différentes sont fournies par *Taterillus* et par *Mastomys* (III-2) : la première présente une plus grande inertie aux variations de milieu, ainsi que le proposent LUDWIG et WHITFORD (1981) pour les Hétéromyidés "water independant"; la reproduction est plus étalée dans le temps (et donc moins marquée par la saisonnalité), le nombre de petits par portée est plus faible (4 - 6), la longévité plus élevée, elle bénéficie d'une meilleure adaptation à un milieu pauvre en eau libre ; ses densités s'élèvent par stratification des cohortes successives, entrant plus ou moins vite elles-mêmes en reproduction, ses populations ne se multiplient pas par plus de 6 au cours d'une saison de reproduction, c'est à dire que d'une année sur l'autre, compte tenu de la mortalité, les densités varient de 1 à 3 ; sur la période d'étude de quatre années, la population est restée stable. La seconde, *Mastomys*, s'adapte aux variations climatiques en intensifiant sa reproduction

qui reste assez saisonnière, avec un grand nombre de petits par portée (8 - 16), une longévité n'excédant jamais une année, ayant d'assez grands besoins en eau, mais elle est capable de constituer très vite d'importantes réserves lipidiques corporelles ; ses densités augmentent par multiplication très rapide (en quelques mois, elles passent de 1 à 10) et avec parfois une mortalité faible au point de conserver ce rapport sur une année ; toutefois sur quatre années, les populations sont stables.

On pourrait qualifier *Mastomys* de tendance r, quoique variant selon les années dans un gradient $r - K$ (III-2), et *Taterillus* de tendance K, mais se situant dans un gradient $K - r$. *Mastomys* semble mieux armé pour coloniser rapidement des milieux nouvellement disponibles ou profiter d'une année climati- quement favorable. Les deux espèces peuvent être l'objet des pullulations caractéristiques des zones sahéliennes, de manière synchrones avec celles d'*Arvicanthia*. Pour des raisons complexes qui tiennent au climat, aux disponibilités alimentaires, à l'histoire de leurs populations (et de celles de leurs prédateurs), ces trois espèces, dont les dynamiques de population sont si différentes, sont capables de pulluler en même temps. Ces explosions de population de rongeurs, observées dans les savannes sèches et la toundra arctique semblent bien être caractéristi- ques de ces zones au climat contrasté et aux disponibilités alimentaires ir- régulières.

De tels modèles se retrouvent, ainsi que nous l'avons déjà vu, dans les zones désertiques ou subdésertiques de l'Amérique du Nord (FRENCH et al., 1976), dans le Nordeste au Brésil (VEIGA-BORGAUD, 1981), dans les zones sèches d'Asie (REICHMAN, PRAKASH et ROIG, 1979) et d'Australie (REDHEAD, 1982) aussi bien qu'ailleurs en Afrique (DELANY et HAPPOLD, 1979 ; TAYLOR et GREEN, 1976). Sur ce continent, les résultats inédits de GIBAN ^(comm. pers.) au Burundi apportent des éléments intéressants sur la dynamique des populations de *Mastomys*. Cet auteur a travaillé dans la région de l'Imbo, sous une pluviométrie abondante mais varia- ble (de 630 à 1100 mm d'eau par an en 9 à 12 mois), mais où les températures sont plus fraîches qu'à BANDIA (moyennes de 22 - 23°C.). Il a observé de grandes va- riations d'abondance, au cours du cycle annuel, de même qu'entre les années suc- cessives : en 1975 sur le milieu A, l'indice d'abondance est passé de 2,6 indi- vidus/km à 284,2 entre avril et juillet, et en 1976, de 10 à 244,2 pendant la même période ; le milieu B a connu des variations semblables, de 1,2 à 222,3 in- dividus/km d'avril à juillet 1974 et de 20,4 à 384,1 en 1975. On note ainsi des populations qui se multiplient par 100 ou 200 au cours d'une seule période de reproduction, et dont les minimums annuels successifs sont dans un rapport de 1 à 5 et de 1 à 20. Certes cette étude ayant été menée dans des zones de poly- cultures soumises à des assolements (riz, coton, maïs, sorgho, haricot et friches)

on peut imaginer que ces augmentations de densités expriment aussi des déplacements entre des zones cultivées. De toute façon, GIBAN a mis en évidence l'existence d'un cycle annuel, lié à la saison des pluies, et dont le niveau d'abondance reflète la quantité d'eau tombée (600 mm en 1973, 700 en 1974 et 800 en 1975). La reproduction est saisonnière, elle est assez peu intense au début (janvier-mars) puis concerne ensuite presque 100% des femelles d'avril à juillet. A l'Imbo comme à BANDIA, les *Mastomys* ne survivent pas à l'année : pour GIBAN, 11% des individus dépassent 3 mois, 1%, 7 mois et 0,5%, 9 mois ; mais la succession des générations y est plus rapide qu'à BANDIA, les animaux n'ont pas à attendre la saison suivante pour se reproduire. Les fortes densités de 1975 semblent bien être dues à une survie des individus plus importante que les autres années.

On retrouve bien des éléments communs à la dynamique des populations des *Mastomys* de l'Imbo et de BANDIA, confirmant la souplesse écologique de ce genre vivant dans des milieux très dépendants de conditions climatiques variables et utilisant une succession de milieux quand ils deviennent favorables. Dans toutes ces zones biogéographiques soumises à ce type de contrainte, la régulation des populations de consommateurs primaires résulte d'une subtile combinaison de plusieurs facteurs.

4 - b) La régulation des populations

Les facteurs trophiques

Un niveau élevé des disponibilités alimentaires favorise la reproduction et la longévité des animaux, il entraîne une augmentation du niveau des densités (IV-3). Il permet la constitution de réserves lipidiques corporelles qui favorisent la survie des jeunes animaux durant la saison sèche (fabrication d'eau métabolique, libération d'énergie nécessaire à la croissance protéique (IV-4). Plus nombreux sont les animaux survivants à la saison sèche, plus élevé sera le seuil de départ des populations pour la période de reproduction suivante, donc le niveau des densités augmentera d'autant plus à l'occasion de cette dernière. Cependant, à la suite d'une pullulation, les densités peuvent chuter brutalement, quel que soit le niveau des disponibilités alimentaires (IV-3 et 4).

La prédation est un facteur régulier de mortalité qui intervient pour diminuer les populations et dont l'effet est surtout sensible en saison sèche après l'arrêt de la reproduction. Une baisse du niveau de cette prédation, telle qu'elle a été observée au Ferlo par POULET (1982), ou suspectée à BANDIA en

constatant des taux de mortalité mensuels inférieurs à 10%, peut avoir un effet de "non contrôle" des populations de rongeurs, qui arrivent alors en fin de saison sèche à un niveau de densité élevé, ce qui favorise la saison de reproduction suivante.

Les rongeurs granivores subissent donc les effets des variations du niveau de production inférieur (la végétation herbacée) et du niveau de consommation supérieur (la densité des prédateurs, elle même dépendante de leur niveau de densité). Ils relativisent leur dépendance vis-à-vis de la production primaire en constituant des réserves corporelles qui tamponnent la saisonnalité de cette production ; la quantité et la qualité de ces réserves conditionnent en partie leur état de "bonne santé", garante d'une relative protection vis-à-vis des prédateurs, ainsi que le propose HORNFELDT (1976).

Les facteurs de "parasitisme"

La relation entre le virus Bandia et la population de *Mastomys* pourrait se schématiser de la façon suivante :

- en période de faibles densités, le virus circule lentement dans la population, où sa présence maintient une réaction antigénique sur une fraction de la population ; les mères transmettent des anticorps à leurs jeunes qui sont ainsi protégés à leur premier contact éventuel avec le virus et peuvent eux-mêmes établir leur propre immunisation qui les protégera toute leur existence. Les animaux atteints à l'âge adulte font une virémie, puis s'immunisent dans les mêmes conditions ; il est en outre conservé dans les ornithodores occupant les terriers abandonnés.

- en période de fortes densités, à partir d'un certain seuil, la circulation du virus se fait beaucoup plus rapidement : utilisation de l'ensemble des terriers disponibles, plus grande circulation des animaux, avec phénomènes de dispersion, variations dans ce contexte de la virulence par la multiplication des contacts et des passages ; si les conditions mésologiques sont favorables, le rythme de la reproduction s'accélère, les jeunes animaux se reproduisent dès l'âge de 2 mois ou 2,5 mois ; ils sont eux-mêmes protégés par des immunoglobulines d'origine maternelle qu'ils ne peuvent transmettre à leur descendance, qui n'est donc plus protégée, d'où des taux de disparition précoce très importants (tels ceux observés en octobre-novembre 1976 et décembre 1979 : plus de 70% dans le premier mois de vie).

Il s'agit là, bien sûr, d'une hypothèse d'école qui reste entièrement à vérifier et à articuler avec les événements (encore inconnus) qui se produisent à la même période au sein de la population d'ornithodoros. De tels schémas ont été présentés pour beaucoup d'autres espèces dans la revue faite par ANDERSON et MAY (1979), qui proposent une vision assez nouvelle des relations hôte-parasite, insistant sur les intrications des dynamiques de populations réciproques. Le "parasitisme" n'agirait, bien sûr, pas seul, mais en relation avec un ensemble d'autres facteurs propres à la population..

Les facteurs internes à la population

Nous ne disposons pas de données sur le comportement et la dispersion qui doivent jouer un rôle important dans la régulation des populations ; en particulier, les facteurs comportementaux ont souvent été évoqués depuis les hypothèses de CHRISTIAN et DAVIS (1964) pour expliquer les chutes de population, les travaux plus modernes s'intéressent plutôt aux variations de l'agressivité.

Par contre l'observation d'une variation dans la fréquence de certains allèles au sein de la population de *Mastomys* pendant des périodes de densités différentes montre que la composition génotypique de la population évolue et peut être une réaction ou une adaptation aux événements. Successivement auraient été favorisés des individus marquant des prédispositions différentes :

- faibles déplacements, survie dans des conditions difficiles de climat et d'alimentation ;
- bonne fécondité, lactation abondante, valorisation d'une alimentation de bonne qualité produite en quantité, possibilités de dispersion et de colonisation, constitution de réserves corporelles ;
- coexistence entre individus en période de hautes densités, faculté de s'immuniser contre le virus Bandia, etc...

Un tel ensemble se réalise apparemment par sélections successives de certains génotypes au sein d'une population fortement polymorphe.

5 - Un modèle de population

Voici donc un tableau général qui caractérise des populations de petits rongeurs vivant en région sahélo-soudanienne en Afrique. Ces populations connaissent d'importantes variations d'effectifs au cours du cycle annuel

ainsi que d'une année à l'autre, leur reproduction est saisonnière, leur longévité réduite ; elles présentent un polymorphisme génétique assez important et sont l'objet de mécanismes de régulation complexes pouvant faire intervenir des agents pathogènes qui peuvent faire chuter brutalement leurs effectifs. Ce schéma est plus proche de ceux concernant les autres rongeurs granivores du globe (Hétéromyidés d'Amérique du Nord ou Gerbillidés asiatiques) que de ceux proposés pour les espèces africaines de savanes plus humides ou de forêt pour lesquelles la reproduction est moins saisonnière, qui disposent d'une alimentation plus variée et plus régulière, et dont les populations sont connues pour subir moins de fluctuations (BELLIER, 1973 ; GENEST-VILLARD, 1981 ; GAUTUN, 1981 ; DOSSO, comm. pers.)

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, F., GILLON, D., HUBERT, B. et N'DIAYE, A., (1983) - Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. Les oiseaux (à paraître).
- ANDERSON, R.M. et MAY, R.M. (1979) - Population biology of infectious diseases. Part I. Nature, 280 ; 361-367
- BELLIER, L. (1974) - Applications de l'analyse des données à l'écologie des rongeurs de la savane de Lamto (R.C.I.) - Univ. Paris VI, 238 p.
- BROWN, J., DAVIDSON, D.W. et REICHMAN, O.J. (1979) - An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. Amer. Zool., 19 : 1129-1143
- BROWN, J., REICHMAN, O.J. et DAVIDSON, D.W. (1979) - Granivory in desert ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst., 10 : 201-227
- CHRISTIAN, J.J. et DAVIS, D.E. (1964) - Endocrines, behavior, and population. Science, 146 : 1550-1560
- DELANY, M.J. et HAPPOLD, D.C.D. (1979). Ecology of african mammals. Longman, London and New-York, 434 p.
- FRENCH, N.R., W.E. GRANT, W.GRODZINSKI et SWIFT, D.M. (1976). Small mammal energetics in grassland ecosystems. Ecol. Monog., 46 : 201-220
- 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. Monog., 44 : 45-72.
- GAUTUN, J.C. (1981) - Ecologie des rongeurs de savane en moyenne Côte d'Ivoire. Thèse Doct. ès sc. naturelles - Paris VI, 165 pp.
- GENEST-VILLARD, H. (1980) - Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baïki, République Centrafricaine). Mammalia, 44 : 423-484
- GILLON, D., HUBERT, B., ADAM, F. et KAHLEM, G. (1983) - Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. Bilan général. Rev. Ecol. (Terre et Vie) (sous presse)
- GRENOT, C. et SERRANO, V. (1979). Vitesse de renouvellement d'eau chez cinq espèces de rongeurs déserticoles et sympatriques étudiées à la saison sèche dans leur milieu naturel (désert de Chihuahua, Mexique). C.R. Acad. Sci. Paris, 288, série D : 1227-1230

- HORNFELDT, B. (1978) - Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and tularemia in northern Sweden. Oecologia (Berl.), 32 : 141-152
- LUDWIG, J.A. et WHITFORD, W.G. (1981) - Short term water and energy flow in arid ecosystems. in : Arid land ecosystems, vol. 2, I.B.P. n° 17, Ed. Goodall and Perry : 271-299
- MAY, R.M. et ANDERSON, R.M. (1979) - Population biology of infectious diseases. Part II - Nature, 280 : 455-461
- POULET, A. (1982) - Pullulations de rongeurs dans le Sahel. ORSTOM, ed., 3 p.
- POULET, A. et POUPON, H. (1978) - L'invasion d'*Arvicanthis niloticus* dans le Sahel sénégalais en 1975-76 et ses conséquences pour la strate ligneuse. Terre et Vie, 32 : 161-193
- REDHEAD, T.D., ENRIGHT, N. and NEWSOME, A.E. (1982) - Causes and prediction of outbreaks of *Mus musculus* in irrigated and non-irrigated cereal farms. Acta Zool. Fennici (sous presse)
- REICHMAN, O.J. (1977) - Optimization of diets through food preferences by heteromysid rodents - Ecology, 58 : 454-457
- REICHMAN, O.J., PRAKASH, I. et ROIG, V. (1979) - Food selection and consumption. In : Arid land ecosystems, vol 1, I.B.P. n° 16, Ed. Goodall and Perry, 681-716
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964). Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford University Press.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1975) - Desert rodents : physiological problems of desert life. In : Rodents in desert environments. Ed. Prakash & Ghosh, The Hague : 379-388
- TAYLOR, K.D. & GREEN, M.G. (1976) - The influence of rainfall on diet and reproduction in four african rodent species. J. Zool. Lond., 180 : 367-389
- VEIGA-BORGEAUD, T. (1981) - Epidémiologie de la peste au Nord-Est du Brésil ; facteurs phytogéographiques et climatiques responsables de la dynamique de population des rongeurs. Mammalia, 45 : 289-298
- WAGNER, F.H. et GRAETZ, R.D. (1981) - Animal-animal interactions. in : Arid land ecosystems, vol. 2, I.B.P. n° 17, Ed. Goodall & Perry : 51-83
- WHITFORD, W.G. (1976) - Temporal fluctuations in density and diversity of desert rodent populations. J. Mamm., 57 : 351-369
- YODA, I. (1972) - Etude du métabolisme hydrique par la méthode de l'eau tritiée, réalisée sur 5 espèces de rongeurs africains : *Uranomys ruddi*, *Arvicanthis niloticus*, *Mastomys huberti*, *Mastomys erythroleucus* (Muridés) et *Taterillus gracilis* (Gerbillidés). D.E.A. Ecologie, Paris VI, 33 p.

VIII - 4 - QUEL AVENIR POUR CETTE RECHERCHE ?

Voici donc des modèles de dynamique de population qui sont caractérisés par d'importantes variations des niveaux d'abondance. Les populations de rongeurs sont bien connues pour poser des problèmes à l'agriculture et à la santé humaine et animale, celle de nos rongeurs sénégalais n'échappent pas à la règle ; l'élément fondamental de ces problèmes est lié à ces variations de densité des rongeurs : la leishmaniose apparaît chez l'homme concomitamment aux pullulations de rongeurs (V-1 et 2), les dégâts aux cultures ont lieu à partir d'un certain seuil de densité. Ces dommages apparaissent soit à l'occasion des pullulations (grands dégâts de 1975-76), soit chaque année à l'époque du maximum de densité (d'où des dégâts plus importants sur les réserves qu'en champs, pour les cultures pluviales qui arrivent à maturité avant le maximum de densité), soit enfin, sur les casiers irrigués, pour la deuxième récolte qui atteint un stade sensible quand les rongeurs sont nombreux (POULET et HUBERT, 1982). La connaissance de ces fluctuations de populations et leur contrôle apparaissent bien comme un objectif justifiable de recherches approfondies.

Nous avons vu que la régulation de ces populations résultait des interactions entre le niveau des disponibilités alimentaires (elles-mêmes liées aux précipitations), la prédation, la circulation d'agents pathogènes parasites, et une évolution propre au sein de la population, caractérisée par les variations de fréquences de certains allèles. Nous avons vu aussi que nos *Mastomys* et *Taterillus* rappelaient à bien des titres d'autres rongeurs occupant des zones climatiques semblables des autres continents : Hétéromyidés, Cricétidés d'Amérique du Nord, Cricétidés d'Amérique du Sud, Gerbillidés asiatiques. Cette recherche s'inscrit donc dans un ensemble sur l'écologie des milieux à fortes contraintes hydriques. Elle définit des paramètres écologiques différents de ceux décrits en forêt ou dans les savanes plus humides d'Afrique. L'évolution très rapide des techniques d'études ouvre un vaste champ de recherche pour

approfondir des points encore mal définis. L'expérimentation sur le terrain doit aussi permettre d'aller plus loin dans la connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes.

En plus des lacunes citées et qui méritent d'être prises en considération (comportement, dispersion et prédation), je propose d'approfondir les axes de recherche définis de la manière suivante ;

1 - Connaissances éthologiques de base

Structure sociale.

Comportements d'agressivité inter et intraspécifique.

Modifications du comportement en périodes de fortes densités.

Liaisons comportement/génotype

2 - Etude de la dispersion

(par piégeage selon des méthodes à mettre au point, ou par radio-tracking.)

Variations des déplacements des individus en fonction des disponibilités alimentaires et du niveau des densités.

Dispersion des jeunes quittant le nid, choix d'une zone d'installation

Conséquences sur les rencontres possibles entre animaux issus de "foyers" différents, implications pour le brassage génétique.

Impact des pratiques culturelles sur la dispersion.

3 - Importance de la prédation

Mise au point d'une méthode d'étude des petits carnivores adaptées aux milieux de Bandia.

Quantification de l'impact de la prédation sur la population de rongeurs en liaison avec les densités de prédateurs.

4 - Confirmation du modèle épidémiologique

- Sur le terrain :

nécessité de suivre la population d'ornithodores et ses contacts avec les rongeurs ;

suivre de manière systématique la circulation des virus dans la population de rongeurs en périodes de faibles et hautes densités.

- En laboratoire :
réaliser expérimentalement la transmission de virus aux rongeurs par les tiques ;
confirmer les variations de virulence selon l'âge des animaux, les souches de virus, les périodes d'inoculation ;
préciser la cinétique des anticorps sur les individus en fonction du génotype.

5 - Intégrer les variations génotypiques dans la population avec les autres éléments de la dynamique des populations.

- relations trophiques : existe-t-il des génotypes mieux prédisposés à profiter de bonnes disponibilités alimentaires, à constituer des réserves plus importantes, à montrer une croissance plus rapide ? Ces variations existent dans de nombreuses populations animales, leur sélection par l'homme est à la base des races domestiques et du travail des zootechniciens
- dispersion : les animaux assurant le maintien de la population en période de faibles densités et ceux colonisant de vastes territoires en périodes de forte densité ou de pullulation sont-ils les mêmes ? Nous avons vu (VI-1) que des résultats observés sur les microtidés nord-américains montrent des différences entre les fractions de population se dispersant et sédentaires. L'apparition d'un certain taux d'individus prédisposés à la dispersion pourrait ainsi être le signe de l'approche d'une période de pullulation.
- épidémiologie : peut-on faire un rapport entre certains génotypes et une meilleure résistance aux virus ? Il faudrait préciser, sur le terrain et expérimentalement, s'il n'y a pas une liaison entre la fréquence de certains allèles et la sensibilité, ou au contraire la résistance aux virus Bandia et Koutango. Nous avons déjà vu, grossièrement que certains génotypes semblaient plus fréquents en période de forte circulation de virus.

De toute façon le brassage des individus est indispensable au maintien de la diversité génétique de la population. Le polymorphisme globalement observé résulte du maintien dans la population de tous les allèles en circulation, si certains semblent favorisés à certaines époques, c'est donc qu'il y a

remise à niveau périodiquement ; ce pourrait bien être le résultat des pullulations, au moins pour *Mastomys* et pour *Arvicanthis* dont les populations peuvent se retrouver isolées pendant d'assez longues périodes de temps. Or *Mastomys erythroleucus* et *Arvicanthis niloticus* occupent toute la zone des marges méridionales du Sahara, de l'Atlantique au Lac Tchad et ces espèces recouvrent des populations apparemment assez homogènes. Ce n'est pas le cas pour le genre *Taterilus*, pour lequel on reconnaît toute une succession d'espèces d'Ouest en Est, mais nous avons vu, que bien que connaissant aussi des pullulations, ces animaux ne montrent pas la même plasticité que les Muridés. Il serait intéressant pour ces derniers de comparer à nos *Mastomys* l'isolat marocain décrit par TRANIER (1974) et qui s'apparente à la même espèce et de poursuivre le travail entrepris par ROUSSEAU (1982) sur *Arvicanthis* pour affiner l'étude sur les variations au sein de l'espèce *A. niloticus* : cette espèce est censée s'étendre de l'Océan Atlantique à l'Océan Indien. S'il semble certain que les animaux d'Afrique de l'Est appartiennent à une autre espèce, ce n'est pas le cas de ceux des rives du Nil en Egypte. Comment une espèce, à la dynamique de population très typée, maintient-elle son homogénéité génétique sur un aussi vaste continent ?

A côté de ces aspects plus "fondamentaux", reste à approfondir la recherche d'un modèle prévisionnel de l'évolution des densités de rongeurs et de leurs pullulations. Une première tentative a été effectuée sous la forme du modèle conceptuel présenté dans VII-1. Le schéma montre qu'à partir d'un piégeage effectué à une époque judicieusement choisie, le tout début de la saison des pluies, on peut obtenir beaucoup de renseignements utiles sur les populations de rongeurs : la structure démographique de la population, l'état des réserves lipidiques corporelles, la fréquence de certains allèles, un indice du niveau de circulation du virus (Ac). Ces connaissances, confrontées aux données climatiques des premières semaines de la saison des pluies (quantité d'eau tombée en x jours) permettent de prévoir l'évolution des densités de rongeurs pour les mois qui vont suivre et de prévoir s'il y aura risque agricole ou non. Il s'agit d'un modèle très préliminaire, qui peut, je pense, être assez rapidement confronté à la réalité, mais qui doit, à terme, être affiné.

On doit pouvoir aboutir à la modélisation complète du cycle d'abondance à partir de données précises sur les précipitations, les taux de natalité et de mortalité, la quantité de réserves corporelles, la composition génotypique de la population et le taux d'individus possédant des anticorps antiviraux, en allant beaucoup plus loin que ce que nous avons tenté de faire en III-1. Un tel travail est possible puisque nous disposons de données sur ces

paramètres depuis novembre 1975 et que les piégeages ont encore lieu sur le terrain. A partir d'un modèle mathématiquement ainsi établi, quelques critères simples, du type de ceux proposés plus haut doivent permettre de mettre au point une bonne prévision plus précise et plus immédiate, à partir d'un suivi allégé, du type réseau de surveillance.

A partir de cette prévision on peut décider :

- soit de traiter avec du raticide, le plus vite possible, avant la pleine reproduction, de manière à être le plus efficace pour le moindre coût ; la fin de saison sèche-début de saison des pluies est une assez bonne époque car les densités y sont au plus bas et les animaux à la période de soudure vis-à-vis de leurs disponibilités alimentaires ; il semble que ce soit la procédure à conseiller en cas de risque de pullulation.

- soit intervenir sur les pratiques culturales, comme cela a été tenté avec succès par GIBAN au Burundi, où il a réussi à limiter la population de rongeurs en modifiant les successions de cultures, ce qui avait pour effet de briser l'évolution normale du cycle d'abondance des rongeurs en modifiant le milieu de manière drastique. De tels procédés peuvent être utilisés sur les casiers d'irrigation où ces pratiques culturales ont lieu, et où les dégâts risquent d'être permanents si les conditions artificiellement entretenues par l'agriculture prolongent la période favorable aux rongeurs ; nous avons vu que ces espèces sont très bien adaptées à exploiter ce type d'occasions.

Voici donc la suite des travaux tels que je la propose ce n'est sûrement pas la seule façon de considérer la poursuite de cette recherche et le débat est ouvert si la demande s'en fait sentir. J'ai l'impression d'avoir apporté quelques éléments de réponse à un vaste problème, qui conserve encore d'énormes zones d'ombre qu'il serait passionnant de découvrir.

BIBLIOGRAPHIE

- POULET,A. et HUBERT,B. (1982) - Les petits mammifères - In : Les ravageurs des cultures vivrières et maraîchères sous les tropiques.Ed. Appert et Deuse, Techniques Agricoles et Productions Tropicales : 227-247
- TRANIER,M. (1974). Parenté des *Mastomys* du Maroc et du Sénégal (Rongeurs, Muridés). Mammalia, 38 : 558-560
- ROUSSEAU,M. (1982) - Etude du genre *Arvicanthis* (Rongeurs, Muridés). Polymorphisme intraspécifique. Thèse 3e cycle, Paris VII, 115 p.