

# UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ANIMALE



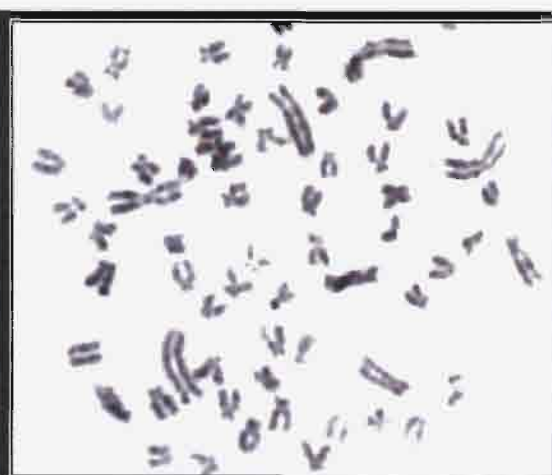
## THESE DE DOCTORAT DE TROISIEME CYCLE

Présentée et soutenue par

**M. Massamba THIAM**

Le 28 novembre 2007

**LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET L'INVASION DES  
GERBILLES (RONGEUR, MURIDE) AU SENEGAL :  
IMPORTANCE ET CAUSES DU PHENOMENE,  
COMPETITION AVEC LES ESPECES RESIDENTES.**



Devant la commission d'examen composée de :

Président : **M.**  
Membres : **MM**

**Bhen Sikina**  
**Cheikh Tidiane**  
**Jean-Marc**  
**Mbacké**  
**Bruno**

**TOGUEBAYE**  
**BA**  
**DUPLANTIER**  
**SEMBENE**  
**SICARD**

Professeur, UCAD  
Professeur, UCAD  
Chargé de Recherche, IRD  
Maître de Conférences, UCAD  
Directeur de Recherche, IRD

## DEDICACES

Je dédie ce présent manuscrit à **Allah** le Tout puissant. Je Te prie Seigneur d'accepter ce modeste travail en témoignage de ma reconnaissance et de ma foi. Fasse à ce qu'en toutes circonstances et en tout endroit je me souvienne toujours de Toi.

A mon regretté père **Bara THIAM**, rappelé très tôt par le Seigneur. Je regrette père de n'avoir pas réaliser mes projets pour toi, mais c'est cela la volonté du Tout Puissant. Tous ceux qui t'ont connu ne peuvent pas oublier ta chaleureuse personnalité. Que la terre te soit légère père et qu'Allah dans sa grâce et sa miséricorde t'accueille dans son paradis.

A ma mère **Fatou TALL**. Mère ! Tu as guidé mes premières pas dans cette vie pleine d'obstacles, mais tu m'as enseigné toutes les qualités qu'un homme doit disposer pour les surmonter. Tu m'as enseigné entre autres la modestie, l'amour du prochain, la tolérance, la patience, etc. Ton soutien matériel et moral permanent envers ma modeste personne, a commencé avec ce présent à fleurir et portera s'il plaît au Seigneur ses fruits. Que ce travail puisse être l'expression de ma profonde gratitude et de ma reconnaissance ! Que Dieu t'accorde longue vie !

A ma femme **Arame THIAM** et à notre fille chérie **Maguette THIAM**

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le laboratoire CBGP (Centre de Biologie et de Gestion des Populations) de l'IRD sous la direction du Dr Jean-Marc DUPLANTIER (Chargé de Recherche à l'IRD) et du Dr Mbacké SEMBENE (Maître de Conférences à l'UCAD).

en collaboration avec :

Le laboratoire de Mammalogie de Bamako (IRD Mali),

Le laboratoire de Cytogénétique & Environnement de l'université Montpellier 2

Le centre de Biologie et de gestion des Populations (CBGP, IRD) de Montpellier.

Je tiens à remercier le Département Soutien et Formation (DSF) de l'IRD qui m'a octroyé une bourse de thèse, me permettant d'être dans de bonnes conditions pour mener à bien ce travail.

Mes remerciements vont à mon Directeur de stage Docteur Jean-Marc DUPLANTIER chargé de recherche au Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP) de l'IRD. Cher Directeur, votre grande disponibilité, votre dévouement pour le travail bien fait, votre rigueur scientifique, votre qualité d'homme de culture et de chercheur, votre esprit d'organisation et votre modestie font de vous un homme remarquable. Vos qualités humaines exceptionnelles et votre bonne humeur perpétuelle vous ont permis de nouer des liens d'amitié solides avec tout le personnel du labo. Vous m'avez non seulement donné les moyens nécessaires pour mener à bout ce travail mais vous m'avez aussi accordé le temps nécessaire. Veuillez accepter cher Directeur, mes sentiments d'estime et de profond respect.

Mes remerciements vont également au Docteur Mbacké SEMBENE Maître de conférences au département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences et Technique de L'UCAD. Docteur s'il existe des moments forts voire indélébiles dans la vie de chaque individu, les circonstances dans lesquelles je vous ai connu en sont une parfaite illustration. Vous êtes un guide recherché non seulement par la fidélité de votre amitié mais surtout par votre chaleureuse personnalité. J'ai été très sensible Docteur, par le fait que vous avez accepté d'être mon correspondant à l'université pour la réalisation de ce présent dont le leitmotiv est sans aucun doute éloigné de votre spécialité. Vous êtes un enseignant aimé et respecté mais aussi un correspondant écouté et estimé. Trouvez maintenant, le témoignage de ma reconnaissance et de ma gratitude.

Je tiens à remercier le professeur Cheikh Tidiane BA, chef de département de Biologie Animale de l'UCAD, pour avoir accepté de siéger dans ce jury. Merci professeur d'avoir accepté de juger ce travail.

Ma reconnaissance et ma gratitude vont au Docteur Bhen Sikina TOGUEBAYE, professeur au département de Biologie Animale de la Faculté des Sciences et Technique de L'UCAD qui a accepté non seulement de siéger dans mon jury mais de le présider. Professeur votre rigueur scientifique, vos qualités de chercheur et d'enseignant font de vous un exemple à suivre.

J'adresse mes sincères remerciements au Docteur Bruno SICARD, directeur de recherches au laboratoire de Mammalogie de l'IRD de Bamako (Mali). Vos conseils, vos directives et vos encouragements ont une grande importance sur le manuscrit. Vous avez suivi Monsieur tout mon travail avec attention et n'avez ménagé aucun effort pour assurer son bon déroulement. Merci de votre disponibilité, de votre gentillesse, de votre modestie et surtout de votre simplicité. Sachez que je vous suis extrêmement reconnaissant.

Mes remerciements vont au Dr Laurent GRANJON et au Dr Dobigny GAUTHIER qui ont été des interlocuteurs privilégiés depuis le début de cette thèse. Vos rigueurs scientifiques, vos qualités de chercheurs, vos disponibilités, vos convivialités, vos remarques et critiques objectives, m'ont accompagné durant toute la rédaction de ce manuscrit. Merci docteurs d'avoir accepté de co-diriger cette thèse qui sans nul doute ne pourrait pas se réaliser sans votre collaboration.

J'adresse mes sincères à Yves PAPILLON, pour ses conseils et son soutien pour l'impression de ce document.

Ma reconnaissance va à Mademoiselle Caroline TATARD, pour avoir guidé mes premiers pas dans le monde de la biologie moléculaire. Merci Caro pour ta disponibilité, ton efficacité et ton pragmatisme.

Je tiens à remercier également Janice BRITTON-DAVIDIAN, Josette CATALAN, Guila GANEM d'avoir non seulement accepté de m'accueillir dans leur laboratoire de cytogénétique & environnement de l'université Montpellier 2, mais de me conseiller et de m'apporter leur aide constructive pour la bonne réalisation de ce document.

Ma reconnaissance et ma gratitude vont à Monsieur Khalilou BA pour avoir guidé mes premiers pas sur le terrain mais aussi pour l'identification des espèces de rongeurs au sein du laboratoire, à Youssoufa NIANG et à Omar NIANG pour avoir dilacéré la quasi-totalité des

pelotes. Les qualités de votre collaboration ont sans nul doute des effets bénéfiques sur le manuscrit.

J'ai aujourd'hui l'honneur et le plus grand plaisir d'affirmer mes sincères remerciements à tout le personnel du labo : Aliou SOW, Mamadou KANE, Nathalie SARR, Sabelle GUEYE, Rokhaya SALL et Khadim KEBE.

Je tiens à exprimer ma gratitude à mon oncle et parrain Massamba TALL, à mes frères Mamadou THIAM, Tidiane THIAM et Ameth TALL et à ma sœur Astou THIAM pour leur soutien permanent. Que l'entente, la paix et le respect mutuel règnent entre nous.

Permettez-moi d'accorder une mention spéciale à mon oncle Massamba TALL qui a accepté malgré les contraintes de la vie à Dakar de me garder sous son toit durant tout mon séjour et de porter une haute importance à mes études supérieures. Sachez qu'actuellement je suis sans voix pour vous remercier. Que le bon Dieu vous laisse devant nous afin que vous récoltiez les fruits de notre travail !

Je remercie au fond de mon cœur mes frères, mes cousins, mes complices Bathie TALL, Mandiaye TALL, Lamine TALL, Abdoulaye NIANG, Pape TALL. Vos qualités d'acteurs, de cinéastes et de dramaturges font qu'on ne s'ennuie jamais de vous. Que nous restions indivis et que la paix, la complicité et surtout l'entente règnent toujours entre nous.

Ma reconnaissance va à mes frères et sœurs et à leurs femmes et maris : Abdoulaye, Cheikh, Vieux, Daouda, Babacar, Dame, Maguette, Ndéye, Lémou, etc.... Vous êtes sûrement la famille idéale.

Ma gratitude va à mère Ndéye KHOUSSO, mère Mathé NIANG, mère Coumba TALL et mère Adama SILIBE. Vous êtes sans aucun doute les mamans aux qualités multiples.

Je tiens à exprimer ma gratitude et ma reconnaissance à tout ce qui à un titre ou à un autre m'ont un jour aidé dans la vie. Merci aux responsables de sécurité des châteaux d'eaux qui nous ont facilité la collecte des pelotes.

## SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION</b>	1
 <b><u>CHAPITRE I : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE (SENEGAL) ET DES GENRES DE RONGEURS ETUDIES (<i>GERBILLUS</i> ET <i>TATERILLUS</i>)</u></b>	
I.1	ZONE D'ETUDE 7
I.2	PRESENTATION DES RONGEURS ET DES GENRES ETUDIES 10
I.2.1	LE GENRE <i>GERBILLUS</i> 11
I.2.2	LE GENRE <i>TATERILLUS</i> 14
 <b><u>CHAPITRE II : BILAN DE L'AVANCEE DES GERBILLES PAR L'ANALYSE DES PELOTES DE CHOUETTE EFFRAIE (<i>TYTO ALBA</i>)</u></b>	
INTRODUCTION	18
II.1	MATERIEL ET METHODES 20
II.1.1	LA CHOUETTE EFFRAIE 20
II.1.2	FORMATION DES PELOTES 21
II.1.3	COLLECTE DES PELOTES 21
II.1.4	ANALYSE DES PELOTES 23
II.1.5	IDENTIFICATION DES PROIES 23
II.2	RESULTATS 25
II.3	DISCUSSION 33
 <b><u>CHAPITRE III : COMPETITION INTERSPECIFIQUE EN ENCLOS ET REPRODUCTION EN ELEVAGE</u></b>	
INTRODUCTION	37
III.1	MATERIEL ET METHODES 38
III.1.1	EXPERIMENTATION EN ENCLOS 38
III.1.2	ELEVAGE EN CAGES 40

III.2	RESULTATS	41
III.2.1	COMPETITION EN ENCLOS	41
III.2.2	ELEVAGE EN CAGES	44
III.3	DISCUSSION	45

**CHAPITRE IV : ECOPHYSIOLOGIE (BESOINS EN EAU COMPARES DES *GERBILLUS NIGERIAE* & DES DEUX *TATERILLUS*)**

	INTRODUCTION	48
IV.1	MATERIEL ET METHODES	52
IV.1.1	PROTOCOLE DE DESHYDRATATION / REHYDRATATION	52
IV.1.2	METHODE A L'EAU TRITIEE	54
IV.2	RESULTATS	59
IV.2.1	CONDITIONS CONTROLEES ET NON-CONTROLEES	59
IV.2.2	EFFECTIFS ANALYSES PAR ESPECE	60
IV.2.3	EFFET DE L'AGE	62
IV.2.4	EFFET DE LA DATE	63
IV.2.5	EFFET DU SEXE	64
IV.2.6	EFFETS « ESPECE », « TYPE » & « CONDITIONS D'EXPERIENCE »	64
IV.2.7	POIDS CORPOREL ET VARIATIONS PONDERALES	66
IV.2.8	RESERVE D'EAU CORPORELLE	72
IV.2.9	FLUX SORTANT D'EAU	74
IV.2.10	BILAN HYDRIQUE	77
IV.2.11	CORRELATIONS ENTRE LES VARIABLES	79
IV.4	DISCUSSION	81

**CHAPITRE V : ANALYSES CYTOGENETIQUES ET MOLECULAIRES : Répartition actuelle des deux espèces de *Taterillus* & Origine des Gerbilles envahissantes au Sénégal**

	INTRODUCTION	94
V.1	MATERIEL ET METHODES	97
V.1.1	PIEGEAGE DES RONGEURS	97
V.1.2	PREPARATION DES EXTRAITS DE MOELLE OSSEUSE :	98
V.1.3	PREPARATION ET OBSERVATION DES CARYOTYPES STANDARD	98

V.1.4	LES TECHNIQUES DE BANDING	99
V.1.5	TECHNIQUE DE LA PHYLOGEOGRAPHIE MOLECULAIRE	103
V.2	RESULTATS	106
V.2.1	RESULTATS DU PIEGEAGE DES RONGEURS	106
V.2.2	RESULTATS DE CYTOGENETIQUE / CYTOTAXONOMIE	107
V.2.3	RESULTATS DU BANDING	119
V.2.4	TENTATIVE DE PHYLOGEOGRAPHIE MOLECULAIRE	126
VI.4	DISCUSSION	128
<b>CONCLUSIONS</b>		132
<b>REFERENCES</b>		137
<b>ANNEXES</b>		154

**INTRODUCTION GENERALE :**

**CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET ESPECES INVASIVES**

Le Sahel, dans lequel est inclus notre domaine d'étude à savoir la partie septentrionale du Sénégal est une vaste zone de transition entre le désert saharien au Nord et la savane tropicale au sud. C'est donc une zone de contact entre deux milieux de nature différente. Popov (1996) indique que ces zones sont caractérisées surtout par leur instabilité écologique avec une propension à des changements rapides, notamment par rapport aux fluctuations météorologiques.

Les importantes variations climatiques qui ont frappé le Sahel au cours de ces dernières décennies ont focalisé l'attention sur cette région. Cette zone a enregistré durant les siècles passés (Nicholson, 1978) de profonds changements climatiques, et tout le monde s'accorde pour reconnaître un épisode de désertification très net depuis la fin des années soixante (60) pour l'ensemble des zones sahéliennes et soudaniennes en Afrique de l'Ouest (cf. synthèses de : Hulme, 1992 et Moron, 1994). La désertification (Popov, 1996) est surtout plus frappante dans la partie la plus aride du Sahel, avec une progression nette de la limite sud du Sahara. Les conséquences de cette sécheresse sont très visibles même au sein de la savane, car le déficit pluviométrique prolongé a fait que certains végétaux ont péri ou ont été remplacés par des éléments plus xérophiiles de sorte que certaines zones boisées ont subi des changements importants dans leur aspect et dans leur composition. La modification des aires de répartition d'un certain nombre d'espèces est l'une des premières réponses, et la plus visible, aux changements climatiques (Parmesan, 1996, Hughes, 2000, Walther *et al.*, 2002).

Les changements climatiques et leurs impacts suscitent une littérature importante surtout depuis le début des années 90 (cf Walther *et al.*, 2002, pour une revue récente). On note un nombre important de travaux concernant le phénomène « *El Nino* » et ses conséquences, particulièrement dans le domaine des écosystèmes marins, mais aussi en milieu terrestre (Holmgren *et al.*, 2001), surtout sur la végétation et sur les peuplements d'insectes. Dans le domaine de la santé cela concerne principalement les vecteurs du paludisme (cf synthèse récente de Kovats *et al.*, 2000), et à un degré moindre la maladie de Lyme dont les rongeurs sont un des réservoirs. L'influence des oscillations du phénomène El Nino (ENSO) sur les peuplements de petits mammifères a été mise en évidence au Chili (Lima *et al.*, 1999) et au Nouveau Mexique (Brown *et al.*, 1997).

Pour que les facteurs climatiques soient la cause directe du déclin local ou régional de certaines populations naturelles, les patrons de température et d'humidité doivent excéder les limites létales des populations (Carey & Alexander, 2003). L'effet des changements climatiques sur les populations peut aussi être indirect, impliquant une modification des facteurs qui agissent sur la dynamique des populations.

La modification des aires de répartition d'un certain nombre d'espèces est l'une des premières réponses, et la plus visible, aux changements climatiques (Parmesan, 1996 ; Hughes, 2000 ; Walther *et al.*, 2002). Tous ces auteurs indiquent une progression des aires de répartition vers les pôles, en généralisant des observations faites en Amérique du Nord et en Europe du Nord. C'est logiquement le contraire que l'on observe au Sahel, à savoir une extension vers l'équateur en raison de la présence du Sahara. Au Sahel le premier exemple connu chez les vertébrés est celui de l'installation de trois espèces de passereaux désertiques dans le nord du Sénégal (Morel & Ndao, 1978). Plus récemment, Gonzalez (2001) a montré que l'expansion au nord du Sénégal des espèces végétales (arbres) sahéliennes de milieu aride a comme corollaire une rétraction de la distribution des essences soudaniennes et guinéennes vers le sud.

Si les études abondent concernant les invertébrés (voir par exemple Maleque *et al.*, 2006, Rombke *et al.*, 2005 et Hodkinson 2005 pour les références les plus récentes) ou les plantes (voir Goetze *et al.*, 2006, pour les fluctuations récentes des mosaïques forêts-savannes en Afrique de l'Ouest) comme marqueurs des changements climatiques récents, très peu concernent les vertébrés (voir cependant Drapeau *et al.*, 2003 pour les oiseaux et Whitfield & Elliot, 2002 pour les poissons) et aucune les rongeurs.

Pourtant si les plantes et les invertébrés réagissent de façon quasi-immédiate à ces variations et, sont des témoins de variations qui ne sont peut être que temporaires, les petits vertébrés de par leurs moindres capacités de reproduction et de dispersion peuvent quant à eux représenter des témoins de changements plus durables. Si les rongeurs sont utilisés comme indicateurs des changements des milieux et du climat c'est à l'échelle des temps géologiques (cf. Pearson & Betancourt, 2002, pour l'exemple le plus récent), rarement à l'échelle de quelques décennies et des changements actuels que nous vivons.

Inévitablement, ces changements climatiques ont eu un effet tout aussi profond sur les populations des petits mammifères et surtout sur les communautés de rongeurs qui ont réagi à leur façon, aux impacts des modifications de leur environnement.

La problématique des espèces invasives ou envahissantes est un thème d'étude majeur (voir par exemple Dukes & Mooney, 1999 ; Shea & Chesson, 2002), principalement chez des espèces végétales ou marines, voire les deux tel le cas très médiatisé de la caulerpe en Méditerranée, mais aussi chez des insectes (fourmis : Tsutsui *et al.*, 2000 ; abeille tueuse africaine : Schneider *et al.*, 2004), plus rarement chez des vertébrés (voir quand même le cas du crapaud australien : Leblois *et al.*, 2000). Une grande partie de ces invasions sont le résultat d'interventions humaines et c'est encore plus vrai chez les rongeurs où quasiment tous

les cas concernent des espèces commensales de l'homme, appartenant aux genres *Rattus* (rats) et *Mus* (souris) et où la plupart des études sont consacrées à la colonisation d'îles par ces espèces : par exemple les souris à Madère (Gündüz *et al.*, 2001) et à Madagascar (Duplantier *et al.*, 2002), le rat noir aux îles Christmas (Pickering & Norris, 1996), le rat polynésien dans les îles du Pacifique (Roberts, 1991). Le trait commun à toutes ces études est aussi qu'il s'agit de colonisations passées, datant de 500 à un peu plus de 100 ans pour les plus récentes.

Le peuplement de rongeurs du Sénégal se compose de 38 espèces (Duplantier & Granjon, 1992), inégalement réparties à travers le pays : certaines sont présentes partout, d'autres suivent le découpage phytogéographique et climatique, d'autres encore ont, à l'échelle du pays, une répartition apparemment aléatoire, mais qui correspond à une échelle plus fine à des exigences écologiques bien définies (Duplantier *et al.*, 1997). Duplantier (1998) a déjà montré que le long de la vallée du fleuve Sénégal, les rongeurs sont des indicateurs des modifications des milieux, soit anthropiques (extension de la répartition de *Mastomys huberti* associée à celle des cultures irriguées en particulier), soit liés aux changements climatiques. L'arrivée de deux espèces de gerbilles et d'une gerboise dans le nord du Sénégal (Duplantier *et al.*, 1991) a également été observée. Ces genres, caractéristiques des milieux arides, voire désertiques, n'existaient pas auparavant au Sénégal (cf liste des rongeurs du Sénégal, Hubert *et al.*, 1973). Un peu plus tard il a été constaté l'extension vers le sud de l'aire de répartition d'un autre Gerbilliné (*Desmodilliscus braueri*) dont la distribution dans les années 70 était bien connue par les travaux de Poulet (1984). A l'opposé une espèce (*Lemniscomys barbarus*) présente à Bandia (Centre-Ouest du pays) dans les années 70 (Hubert, 1982), n'a jamais été retrouvée dans les années 80 (Granjon, 1987), ni dans les années 90 (Bâ, 2002). Les travaux récents de Bâ (2002) montrent qu'une troisième espèce de gerbille (*G. nigeriae*) vient de pénétrer au Sénégal et que les deux autres espèces ont atteint la moitié du pays dans le sens nord-sud, en un peu plus de 10 ans. A notre connaissance un tel envahissement d'un pays en un temps si court et sur des superficies si importantes n'a pas d'équivalent connu chez les rongeurs.

L'intérêt novateur du modèle *Gerbillus* est qu'il s'agit d'une part d'un genre non-commensal de l'homme, qui réalise donc son invasion par ses propres moyens de déplacement et d'autre part que cette invasion se déroule actuellement sous nos yeux avec une rapidité jamais évoquée chez un petit vertébré terrestre.

Face à ce constat, nous nous sommes posé les questions suivantes :

- Quelle est aujourd'hui, l'importance de l'invasion des Gerbilles au Sénégal?

- Quel est l'impact de l'arrivée des gerbilles invasives sur les autres espèces de Gerbillinae endémiques, *Taterillus* en particulier ?
- Pour quelles raisons ces espèces sont-elles apparues et semblent être en voie de remplacer celles du genre *Taterillus*?
- D'où viennent ces gerbilles et quelles sont les caractéristiques génétiques de ces populations envahissantes?

Pour évaluer l'avancée des gerbilles, nous utiliserons les pelotes de chouette. La chouette étant un prédateur opportuniste, chasse sur un rayon d'action d'environ trois kilomètres qui peut couvrir différents biotopes, tandis que les piègeages sont biaisés par non seulement la non capturabilité de certaines espèces (*Desmodillicus braueri*, *Jaculus jaculus*, etc.) mais aussi par le fait que le piègeage cible un seul biotope et par conséquent des espèces bien définies. Les données de pelotes sont très fiables et reflètent mieux la réalité de la distribution des rongeurs dans le milieu.

Pour comprendre l'impact de l'arrivée des gerbilles sur les autres Gerbillinae indigènes et *Taterillus* en particulier, nous comparons les effectifs des résidents avant et après l'arrivée des envahisseurs.

Pour comprendre les raisons d'apparition des envahisseurs, et le remplacement des *Taterillus* par les *Gerbillus*, nous testerons :

- L'hypothèse d'une inadaptation des résidents aux nouvelles conditions climatiques, en mesurant les bilans hydriques (mesure comparative des besoins en eau des résidents et des envahisseurs)
- Les capacités de reproduction et de colonisation des espèces envahissantes et résidentes.
- Enfin l'origine des envahisseurs sera étudiée par comparaison des caryotypes et des analyses ADN entre populations sénégalaises et des pays voisins (Mali, Mauritanie), sources potentielles.

**CHAPITRE I :**

**PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE (SENEGAL)**

**ET**

**DES GENRES DE RONGEURS ETUDIES**

**(*GERBILLUS & TATERILLUS*)**

## I.1 Zone d'étude

Le Sénégal occupe une position de finistère en Afrique Occidentale, à l'extrême ouest de la zone sahélienne. Il s'étend entre 12° et 16° de latitude Nord et 12° et 17° de latitude ouest. Le pays est limité au Nord par la Mauritanie, à l'Est par le Mali, au Sud-est par la Guinée et au Sud par la Guinée Bissau. Il est occupé dans sa moitié sud par la Gambie qui s'étend en forme de ruban d'Ouest en Est. Le Sénégal présente une façade maritime de plus de 600 km de côtes sur l'océan Atlantique. Le point culminant (445 m) est situé dans le parc du Niokolo Koba dans la partie Sud-est du pays.

Le relief du Sénégal est dans l'ensemble, plat et peu élevé. Les altitudes sont partout inférieures à 130 m, sauf dans la partie sud-est où le relief devient plus accidenté. Au sud-est, les plateaux de grès des premiers contreforts du Fouta-Djallon s'élèvent au-dessus de Kédougou jusqu'à 581 m d'altitude. L'intérieur du pays se distingue par la falaise de Ndiass à l'Ouest et les plaines argilo-sableuses ondulées, tandis qu'au nord-ouest des cordons de dunes littorales isolent les dépressions humides appelées « *Niayes* »

Il est couvert par des domaines climatiques qui vont du domaine sahélien au domaine Nord guinéen (Leroux, 1983) en suivant des gradients latitudinaux.

Le climat est caractérisé par une saison des pluies d'une durée variable du nord au sud (3 à 4 mois) selon la latitude et une saison sèche le reste de l'année (novembre à juin). Trois types d'évènements atmosphériques déterminent le climat du Sénégal : l'anticyclone des Açores, la haute pression au nord de l'Afrique et l'anticyclone de sainte-Hélène. Ils provoquent :

- l'alizé maritime qui est une masse d'air humide de direction nord à nord-ouest ;
- l'harmattan, de direction dominante, caractérisé par une grande sécheresse liée à son long parcours continental et par des amplitudes thermiques très accusées. Il souffle du continent vers l'océan ;
- la mousson, marquée par une faible amplitude thermique.

Les lignes de grains et la partie active de l'équateur météorologique occasionnent les rares pluies du pays. D'une manière générale, les précipitations décroissent du sud vers le nord.

Les températures sont en permanence assez élevées.

Les facteurs climatiques jouent un rôle prépondérant dans la répartition des paysages végétaux du Sénégal.

Ces paysages évoluent suivant la croissance des pluies du nord au sud à l'exception des vallées et de la côte. Les influences climatiques induisent-elles du nord au sud une succession très nette et resserrée des domaines phytogéographiques.

Le domaine sub-guinéen limité à la basse Casamance correspond à la forêt dense.

Le domaine soudanien est celui de la savane boisée. Entre autres, le cailcedrat (*Khaya senegalensis*), le « ven » (*Pterocarpus crinaceus*) et le « néré » (*Parkia bioglobosa*) y forment une forêt sèche qui surplombe un tapis de grandes herbes.

Le domaine sahélien est caractérisé par les acacias comme le « seing » (*Acacia radiana*), le « werék » (*Acacia senegal*) et le baobab (*Adansonia digitata*). Au sol, le tapis herbacé est fait de graminées annuelles ou domine le cram-cram (*Cenchrus biflorus*).

Les mangroves du Saloum et de la Casamance apparaissent dans les estuaires des fleuves du Sénégal et de la Casamance.

Le Sénégal, est le pays du Sahel le plus approprié pour cette étude à cause du réseau météorologique relativement dense et fiable, des climats variés sur une courte distance, une sécheresse marquée et bien documentée.

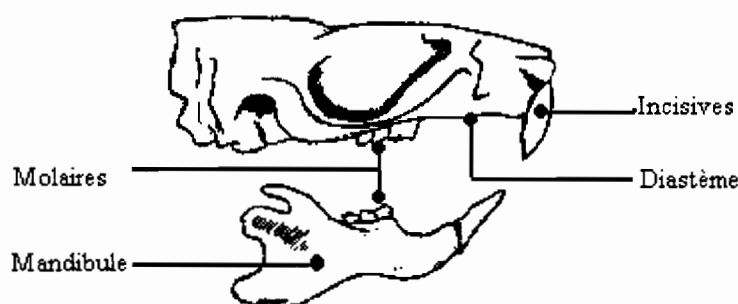
La comparaison des isohyètes avant et après 1960 montre que la pluviométrie a diminué considérablement sur l'ensemble du pays. Les isohyètes 400, 800 et 1200 mm se trouvent aujourd'hui à plus de 50 km au sud de leur limite avant 1960 (Figure 1).



Figure 1 : Localisation des isohyètes au Sénégal entre les périodes 1931-1960 et 1961-1990 (J. Le Borgne IRD-Cartographie A. LE FUR- AFDEC)

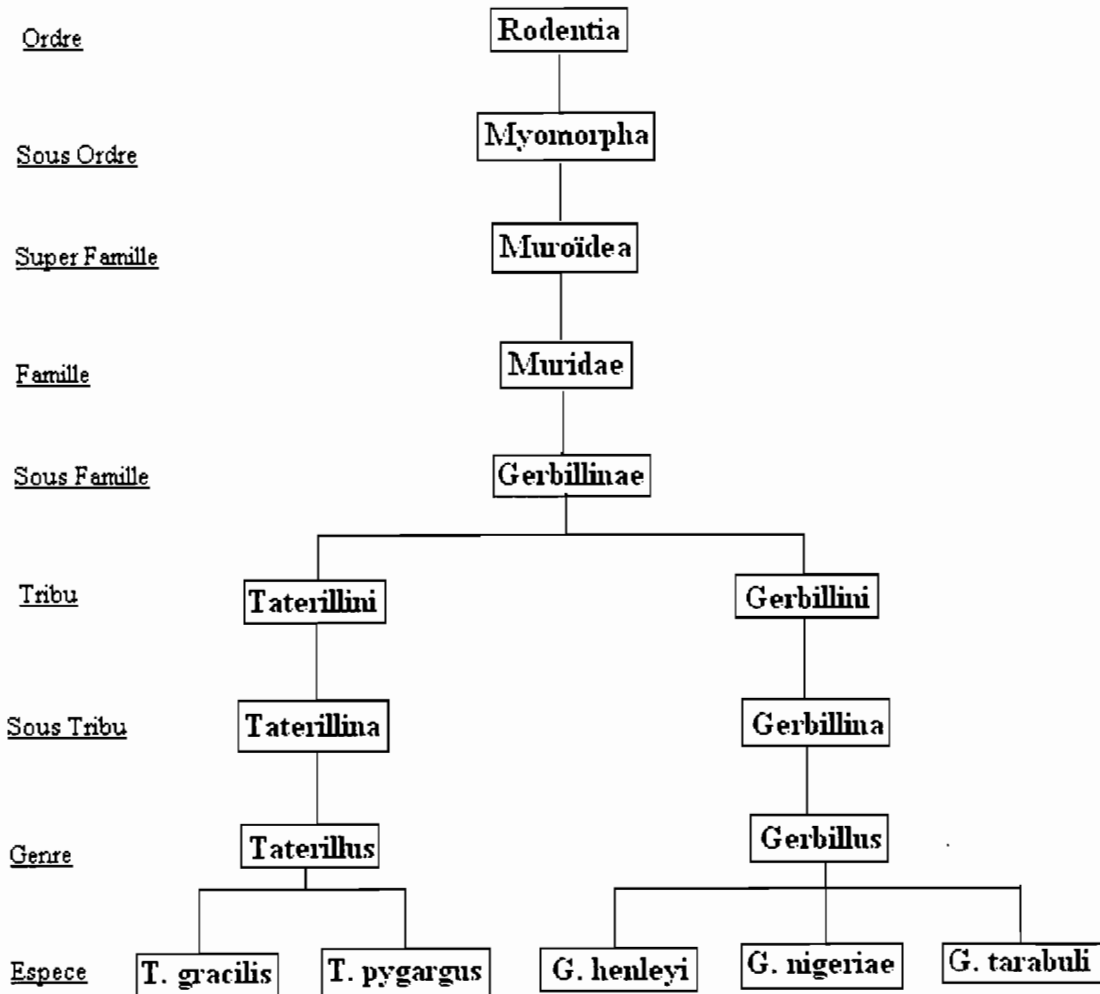
## I.2 Présentation des rongeurs et des genres étudiés

L'ordre des Rongeurs est le plus vaste de la classe des Mammifères. Il compte plus de 2277 espèces soit près de 42% de la totalité des Mammifères du monde dont plus de 200 espèces sont réputées très nuisibles (Musser & Carlton, 2005). Le plus grand des rongeurs est le capybara (35 kg en moyenne); la plupart des autres espèces sont assez petites. Quelques rongeurs ont plusieurs portées par an. On les trouve dans des habitats variés : certaines espèces sont aquatiques, d'autres terrestres ; certaines vivent dans des terriers souterrains, d'autres sont arboricoles, et environ 35 espèces sont des polatouches, qui sont semi-aériens et planent d'un arbre à l'autre. Les rongeurs sont caractérisés par une paire de larges incisives en biseau et aux bords tranchants, qui sont fermement implantées dans les deux mâchoires. La plupart des rongeurs sont pourvus d'oreilles bien développées. La surface avant de chaque incisive se compose d'émail et la surface arrière de dentine tendre, qui s'use quand l'animal ronge, si bien que les dents sont maintenues constamment aiguisées. Les rongeurs ne possèdent pas de canines, un intervalle sépare les incisives des molaires. Cet intervalle est appelé diastème (Figure 2).



**Figure 2** : Dessin de crâne de rongeur

Les rongeurs peuvent être responsables de nombreuses maladies, comme la peste bubonique, la leptospirose, l'échinococcose alvéolaire, la fièvre de Lassa, (Delattre *et al.*, 1991). En plus les rongeurs causent beaucoup de dégâts dans les cultures et les stocks. Les positions systématiques des genres étudiés sont présentées sur la figure 3.



**Figure 3** : Position systématique des espèces de rongeurs étudiés (Musser & Carlton, 2005)

### 1.2.1 Le genre *Gerbillus*

Le genre *Gerbillus* regroupe des animaux psammophiles de petite taille communément appelés « rats du désert ». Ils constituent une partie significative de la communauté des mammifères des zones arides et semi-arides, de l'Afrique du nord à l'Inde en passant par la péninsule arabique et le Moyen-Orient (Tranier & Julien-Laferriere, 1990 .In Bonnet 1997).

Cette vaste aire de répartition entraîne des problèmes d'échantillonnage. Un grand nombre d'espèces recouvrant plusieurs pays, alors que d'autres ne sont connues que de la localité type ou elles ont été décrites. Ceci a pu conduire à des descriptions redondantes et donc à une surabondance d'espèces non valides. Dans un écosystème aussi hétérogène et difficile d'accès que le désert avec des échantillonnages rares et dispersés dans le temps et

dans l'espace, la détermination du nombre exacte d'espèces du genre reste difficile (Tranier & Julien-Laferriere, 1990 in Bonnet 1997). La composition du genre est très discutée par les taxonomistes, le nombre d'espèces reconnues variant de trente-huit à soixante-dix sept (Ellerman, 1941, in Bonnet, 1977). D'après la liste la plus récente des mammifères du monde (Musser & Carleton, 2005), le genre *Gerbillus* compte une soixantaine d'espèces.

Les gerbilles sont des petits rongeurs dont la taille du corps varie entre 60 mm pour les plus petites comme *G. nancillus* ou *G. henleyi*, et 140mm pour les plus grandes comme *G. pyramidum*. Le pelage dorsal est sable roux, celui du ventre est blanc, les pattes postérieures blanches sont bien plus développées que les antérieures. La queue est longue et poilue, et parfois terminée par un pinceau de poils. Elles ont de grands yeux saillants et de grandes oreilles. La queue est le plus souvent d'une longueur supérieure ou égale à celle du corps, elle est en générale prolongée d'un pinceau plus ou moins touffu ou foncé. Parmi les caractères morphologiques importants de discrimination entre les espèces, la taille des bulles tympaniques, la pilosité des soles plantaires et palmaires et la taille des oreilles et de la queue sont utilisés. Pourtant ces structures morphologiques sont soumises à une forte contrainte sélective du milieu. Elles montrent une grande plasticité et une grande variabilité intra et inter-populationnelle.

Les gerbilles sont des espèces nocturnes qui occupent des biotopes désertiques ou semi-désertiques. Un très faible apport en eau leur permet de survivre, grâce au fonctionnement de leur système rénal qui permet de concentrer fortement l'urine (Petter, 1961) et à leur métabolisme qui élabore de l'eau. Elles se nourrissent pour la plupart de graines, d'insectes, de fruits ou éventuellement de feuillages. Ces animaux vivent dans des terriers creusés dans des substrats ou des galeries aménagées dans les anfractuosités des rochers. Certaines espèces occupent un type de substrat particulier, d'autres sont polyvalentes (Volobouev *et al.*, 1988). Elles sont un grave danger pour l'agriculture (Volobouev *et al.*, 1988, Nomao, 2001)

Au Sénégal, les études antérieures ont montré qu'il existe actuellement trois espèces de gerbilles.

*Gerbillus henleyi* a été capturé pour la première fois au Sénégal à la fin des années 80 (Duplantier *et al.*, 1991). Elle est la plus petite du genre au Sénégal avec un poids moyen compris entre 9 et 10 g. *G. henleyi* a une queue relativement longue comprise en moyenne entre 87 et 88 mm. Cette queue fait environ 130 % de la longueur totale de la tête additionnée du corps comprise entre 67 et 68 mm en moyenne. La longueur moyenne du pied est comprise entre 17 et 17,5 mm (mensurations tirées de la Base de Données Rongeurs Sahélo

Soudaniens, Granjon & Duplantier, non publié). La sole plantaire est nue (pas de poils) et les yeux sont saillants. Le nombre diploïde est de  $2N = 52$  chromosomes avec un nombre fondamental autosomique (NFa) variant de 58 à 62 (Volobouev *et al.*, 1988). *G. henleyi* vit dans des substrats sablo-argileux. Le nombre de petits est environ de 3,5 par portée. *G. henleyi* a une densité faible de 0 à 5 individus par hectare et est connu tout au tour du Sahara du Maroc en Egypte au nord et du Sénégal au Soudan au sud.

*Gerbillus tarabuli* a été répertorié au Sénégal comme *G. henleyi* à la fin des années 80 par Duplantier *et al.*, 1991. Elle est la plus grande des gerbilles du Sénégal avec un poids moyen compris entre 28 et 29 g. Sa queue est relativement longue (132 mm) et représente en moyenne 125 à 130 % de la longueur cumulée de la tête et du corps qui fait en moyenne 100 mm. *G. tarabuli* est connu pour sa sole plantaire velue et sa queue terminée par un pinceau. Klein *et al.*, (1975) indique qu'au nord de la Mauritanie, les densités de *G. tarabuli* sont très faibles (0 à 5 individus par hectare). Le nombre diploïde ( $2N$ ) est de 40 chromosomes avec un nombre fondamental autosomique NFa = 74 (Granjon *et al.*, 1999). Le nombre d'embryons est en moyenne de 4,1. Cette espèce occupe les zones désertique et sahélienne et sa répartition est connue du Maroc à la Libye et les pays sahéliens au sud du Sahara.

*Gerbillus nigeriae* est l'espèce sahélienne la plus nuisible du genre qui envahie les cultures en cas de restriction hydrique (Nomao, 2001). Elle a été décrite au Sénégal pour la fois à la fin des années 90 par Bâ (2002). C'est un petit rongeur dont le poids moyen est de 25 à 26 g environ. Cette espèce présente un polymorphisme chromosomique avec un nombre diploïde ( $2N$ ) variant de 60 à 74 chromosomes et un nombre fondamental autosomique (NFa) de 118 à 146. (Volobouev *et al.*, 1988, Dobigny *et al.*, 2002). La queue (116 mm) mesure environ 110 à 130% de la longueur totale de la tête et du corps qui fait entre 94 à 96 mm en moyenne. La longueur moyenne du pied est d'environ 24 mm. Le nombre moyen de petits par portée est de 3,4. Cette espèce est réputée très pullulante au Niger (Namao et Gautun, 2002) et au Burkina (Sicard, 1987) avec des densités moyennes par hectare de 0 à 150 individus. *G. nigeriae* est une espèce typiquement sahélienne et existe dans tous les sahéliens au sud du Sahara. Son pelage est doux, de couleur brun clair à beige sur le dos et blanche sur le ventre. La sole plantaire est velue (caractère psammophile), il creuse des terriers profonds (plus de 80 cm) et complexes (nombreuses galeries et orifices d'aération comblée par des manches de *Biflorus*) ou il amasse d'énormes quantités de graine lui permettant d'estiver de mars en mai. Pendant toute cette période, la lutte ne peut être efficace (Sicard *et al.*, 1988, 1992).

### I.2.2 Le genre *Taterillus*

Le genre *Taterillus* est décrit par Thomas en 1910. Il appartient à la classe des Rongeurs, à la famille de Muridae et la sous-famille des Gerbillinae, Il existe actuellement 8 espèces de *Taterillus* en Afrique: *T. gracilis*, *T. pygargus*, *T. petteri*, *T. congicus*, *T. arenareus*, *T. emini*, *T. harringtoni* et *T. lacustris*. Seules les deux premières espèces sont présentes au Sénégal. Le genre se caractérise par la longueur de la queue (entre 130 et 195 mm) supérieure à celle du corps plus la tête (entre 90 et 174 mm), un museau fin et pointu. La queue est en plumeau et le poids moyen du corps est de 50 g (Rosevar, 1969). Les *Taterillus* ont un pelage roux, un ventre blanc, des pattes postérieures très développées, une longue queue poilue à plumeau, des yeux saillants et de grandes oreilles (Poulet, 1982 ; Sicard *et al.*, 1988). Nocturnes et terricoles, ils affectionnent tous les milieux à composante sableuse. Certaines espèces estivent (*T. petteri*) et d'autres non (*T. gracilis*) (Sicard *et al.*, 1992). Le genre répandu en zone soudanienne est capable de pulluler (Poulet, 1972). Ils sont très nuisibles pour l'agriculture. Ils creusent des terriers de quelques dizaines de cm de profondeur et de 4 à 6 cm de diamètre (Genest & Petter, 1973). Le nombre de portée est de 1 à 4 par an. La gestation dure 3 semaines. Théoriquement, une femelle peut se reproduire chaque trois mois (ce qui s'accompagne d'un changement de terrier). Les jeunes avant de se sédentariser à l'âge de 3 à 6 mois entrent dans une phase d'erratismo intense (Sicard *et al.*, 1988). La surface moyenne exploitée par animal et par an est estimée à 3500 mètres carrés chez les *Taterillus* du Sénégal (Poulet, 1972). En règle générale, les *Taterillus* exploitent des milieux sableux et sablo-argileux au couvert végétal plus ou moins dense (Genest & Petter, 1973 ; Hubert, 1977 ; Sicard *et al.*, 1988), parfois jusque dans les zones très sèches comme l'Adrar, au Mali (Dobigny *et al.*, 2001).

Une succession d'années particulièrement humides peut entraîner une pullulation avec des conséquences négatives sur les cultures traditionnelles des régions soudano-sahéliennes et soudanienne (Poulet, 1972).

Les *Taterillus* ont un crâne caractéristique des gerbillinae avec des bulles tympaniques très développées. Le nasal est fin et allongé. Rosevar (1969) indique que le genre se distingue des autres par des fosses palatines antérieures bien marquées dépassant 3 mm. Les arcades zygomatiques sont relativement larges et sont projetées vers l'avant du rostre.

Les *Taterillus* sont des rongeurs africains qui vivent dans une zone géographique relativement étroite, approximativement entre les isohyètes 200 et 1000 mm, allant des steppes saharo-sahéliennes aux savanes guinéennes, et de l'océan Atlantique aux côtes Est africaines

(Robbins, 1977 ; Happold, 1987 et Dobigny, 2002.). Les deux espèces jumelles de *Taterillus* du Sénégal présentent les caractères suivants :

*Taterillus gracilis* a un nombre diploïde (2N) variable de 36 à 39 chromosomes (Dobigny *et al.*, 2005). La queue (147 à 148 mm) représente en moyenne 110 à 135% la longueur totale de la tête et du corps comprise entre 116 et 119 mm en moyenne. A l'âge adulte, *T. gracilis* a un poids moyen de 46 à 50 g et un pied long de 29 mm (mensurations tirées de la BDRSS). Le nombre de petits par portée est de 3 à 5 (Hubert & Adam, 1975). Hubert (1982) a montré à Bandia que les abondances de cette espèce peuvent être comprise entre 0,4 et 44 individus par hectare. *T. gracilis* présente une sole plantaire nue et sa distribution est connue depuis le Sénégal jusqu'au Tchad dans la zone sahélienne et soudanienne.

*Taterillus pygargus* a un nombre diploïde  $2N = 22$  chromosomes chez la femelle et 23 chez le mâle (Volobouev & Granjon, 1996). La queue est relativement longue mesurant environ 110 à 140% de la longueur totale de la tête et du corps. *T. pygargus* occupe les savanes buissonnantes et arbustives dans des zones où la pluviométrie annuelle est comprise entre 300 et 800 mm. Le nombre de petits par portée est de 4 à 6 (Hubert & Adam, 1975) et les densités par hectare de 0 à 140 individus (Poulet, 1982). Cette espèce présente un dimorphisme sexuel les mâles plus lourds que les femelles. Les poids moyens sont de 53 g chez le mâle et 50 g chez la femelle. La longueur de la tête et du corps est de 119 mm chez le mâle et 114 mm chez la femelle. La longueur de la queue est en moyenne de 147 mm aussi bien chez le mâle que chez la femelle et le pied est respectivement de 30 et 29 mm chez le mâle et chez la femelle. La répartition de cette espèce n'est connue qu'au Sénégal et au Tchad (Dobigny *et al.*, 2002).



**Figure 4 :** Photos de *Taterillus gracilis* et des trois espèces de gerbilles du Sénégal  
(Photos Yves Papillon / CBGP-IRD)

**CHAPITRE II :**

**BILAN DE L'AVANCEE DES GERBILLES  
PAR L'ANALYSE  
DES PELOTES DE CHOUETTE EFFRAIE  
(*TYTO ALBA*)**

## Introduction

Pour connaître la composition faunistique d'un milieu donné (Saint-Girons & Spitz, 1966), l'analyse des pelotes de réjection de la chouette effraie est un moyen très commode. De fait, la chouette effraie chasse de préférence les petits mammifères (rongeurs, musaraignes) et les petits oiseaux, de façon relativement opportuniste (Taylor, 1994 ; Yom-Tov & Wool, 1997). Pour cette raison, l'analyse du contenu des pelotes reflète souvent assez fidèlement la composition du milieu en micro-mammifères et particulièrement en rongeurs. L'examen des proies capturées par la chouette effraie fournit des renseignements utiles, voire imprévus (espèces non piégeables) concernant la faunistique (systématique et distribution) des petits mammifères et des oiseaux, sans oublier celle des reptiles, des batraciens et même des arthropodes (Heim de Balsac, 1965).

L'étude de composition faunistique des milieux à travers les pelotes a fait l'objet de nombreux travaux dans le monde. On peut citer entre autres pour les plus récents : en Europe, les travaux de Temme (2003) au Portugal, de Love *et al.*, (2000) en Grande Bretagne, de Varuzza *et al.*, (2001) et de Salvati *et al.*, (2002) en Italie. Dans le continent américain, les travaux de Lyman *et al.*, (2001) aux Etats Unis et de Bonvicino & Bezerra (2003) au Brésil central sont les témoins les plus récents de l'étude du régime alimentaire de l'effraie. En Australie, Heywood & Pavey (2002) et Hart *et al.*, (2002) relatent l'importance des rongeurs dans le menu du rapace. Dans le continent africain, les travaux concernant le régime de la chouette effraie sont abondants. En Afrique orientale on peut citer le cas de Laurie (1971) et Norris (1972). En Afrique australe, nous citons entre autres les travaux de Denys *et al.*, (1999), Van Zyl (1994), Mac Donald & Dean (1984), Nel & Rautenbach (1975), Wilson (1970) et Davis (1959). En ce qui concerne l'Afrique du nord, nous citerons Thévenot (1994) en Algérie, Valverde (1957), puis Thévenot *et al.*, (1988) au Sahara occidental. En Afrique occidentale on peut citer les travaux de Demeter (1978) au Nigeria, Granjon *et al.*, (2001), et Poulet (1974) en Mauritanie, Wilson (1987) et Granjon & Traoré (2007) au Mali, Poulet (1982), Bâ *et al.*, (2000) Yalden (1994) et Thiam *et al.*, (sous presse) au Sénégal.

Pour suivre, l'évolution des gerbilles (espèces envahissantes) et *Taterillus* (espèces résidentes), dans le temps, nos résultats ont été comparés avec les données obtenues entre avril 1989 et mars 1990 à partir de collecte de pelotes de chouette par Bâ *et al.*, (2000) dans le Djoudj (Delta du Sénégal). Ils ont été comparés également avec les données obtenues par piégeages entre juillet 1990 et juillet 1993 par Duplantier & Séné (2000), mais aussi avec les

données de Bâ (2002) obtenues entre juillet 1998 et mai 2001 par piégeages et captures manuelles. Nous avons comparé également nos résultats avec les données obtenues par piégeages et collecte de pelotes entre 1970 et 1977 par Poulet (1982) à Fété-Olé, mais aussi avec les données de Bâ & Duplantier obtenues par piégeages et captures manuelles en 1993 et en 2003 (résultats non publiés) dans la localité de Barkédji située environ à 30 km à l'Est de Linguère. Nos résultats seront également comparés avec les informations contenues dans la base de données sur les rongeurs sahélo-soudaniens (BDRSS). Cette base de données renferme des informations sur près de 23.000 spécimens de rongeurs, essentiellement des 6 pays sahélo-soudaniens suivants : Mauritanie, Sénégal, Mali, Burkina Faso, Niger et Tchad. Ces spécimens sont collectés ces 25-30 dernières années au cours de différents programmes de recherches (de l'IRD en particulier).

## II.1 Matériel et Méthodes

### II.1.1 La Chouette effraie

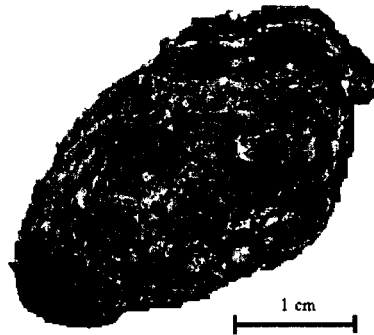
La chouette effraie *Tyto alba* est un rapace nocturne. Cet oiseau cosmopolite appartient à l'ordre des Strigiformes et à la famille des Tytonidae (figure 5). Tantôt très blanche dessous, tantôt roussie et tachetée, selon sa race, l'effraie est plus pâle que les autres nocturnes, presque blonde et argentée à l'envol. Son masque en forme de cœur, d'aspect changeant mais toujours nettement bordé, la rend facile à reconnaître. Son rythme vital a besoin d'une longue phase d'apathie et de digestion exemptée de dérangement. Ce fait accuse d'autant plus le caractère nocturne de son activité, ajusté d'ailleurs à celui de ses victimes. A la tombée de la nuit donc, sortant de sa torpeur et de son gîte avec un grand appétit, l'oiseau se glisse au dehors. La chouette effraie parcourt volontiers des itinéraires réguliers ou elle s'arrête aux meilleurs postes d'affût. L'oiseau peut s'éloigner jusqu'à deux kilomètres de son repère (Géroudet, 1965).



**Figure 5:** Chouette effraie, *Tyto alba* : (Photo Jean-Marc Duplantier / IRD)

### II.1.2 Formation des pelotes

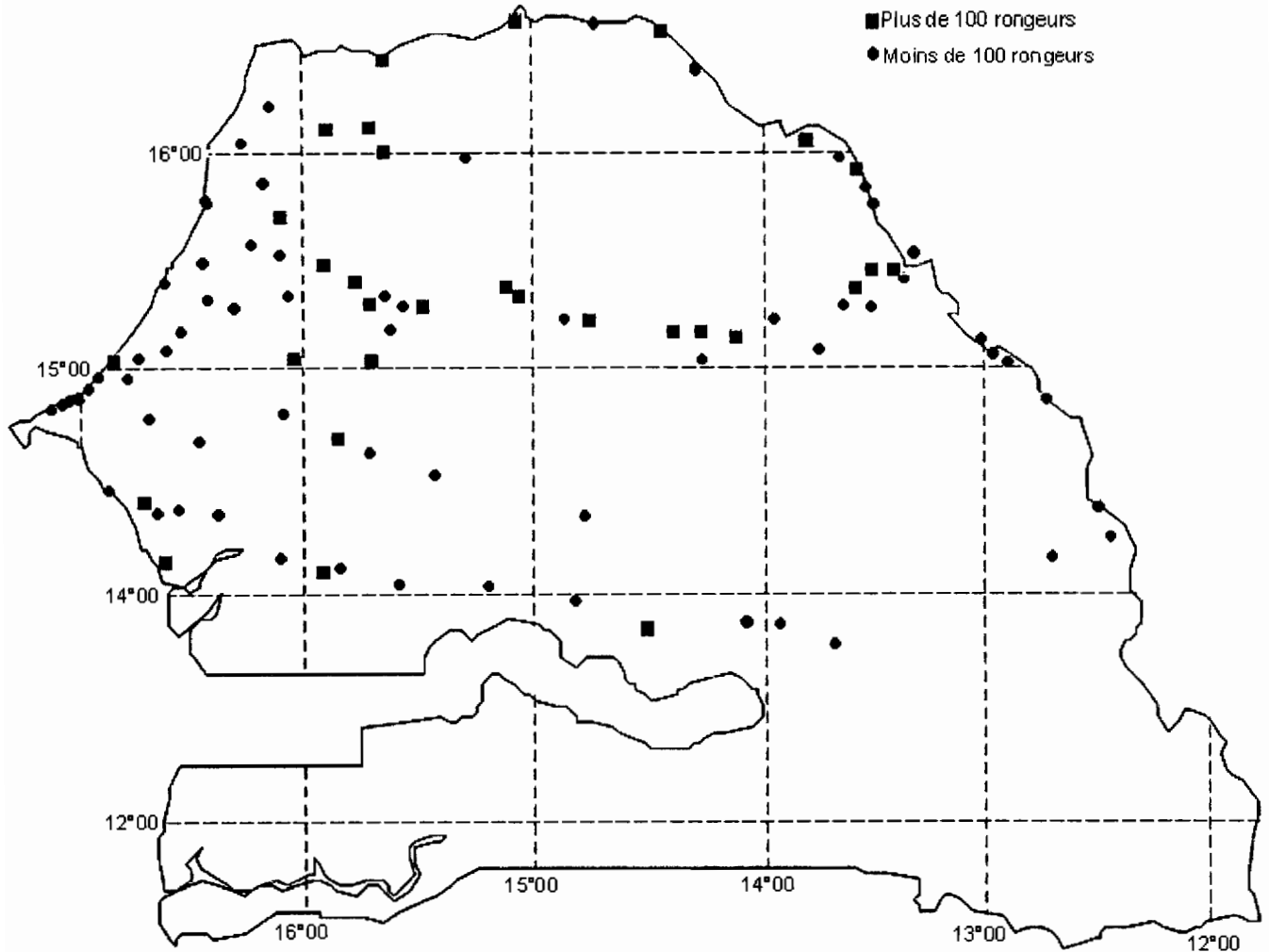
La Chouette chasse de préférence les petits mammifères (rongeurs, musaraignes) et les petits oiseaux qu'elle avale tels quels et cela explique le choix qu'elle porte sur les proies de taille petite ou moyenne. Tués par la pression des serres, les micro-vertébrés sont ingérés et soumis à l'action des sucs digestifs. Les chairs sont digérées mais les poils et les éléments du squelette constituent autant de résidus insolubles. Ces restes, dans l'estomac du rapace, sont animés d'un mouvement de rotation hélicoïdale qui aboutit à la constitution d'une masse ovoïde grisâtre où les ossements sont enrobés par les poils, que le rapace va rejeter au bout de quelque temps. Ce sont les pelotes de réjection qui vont s'accumuler en très grande quantité au pied de l'aire de nidification des rapaces (Chaline & Mein, 1979) (Figure 6).



**Figure 6** : Pelote de chouette effraie (*Tyto alba*)

### II.1.3 Collectes des pelotes

De 1989 à 1993 puis en 1998 et enfin de 2001 à 2006, l'occasion de différentes missions, plus de 5000 pelotes de réjection de chouette effraie ainsi que des restes « en vrac » (pelotes abîmées) ont été collectés, sur 94 localités dans les 2/3 nord du Sénégal (figure 7).



**Figure 7 :** Sites de collectes de pelotes de chouette effraie (*Tyto alba*)

Ces collectes sont dues à Jean-Marc Duplantier, Khalilou Ba, et Laurent Granjon, puis à nous même à partir de 2002. Les pelotes ont été récoltées dans les nichoirs habituels du rapace en l'occurrence les vieux bâtiments abandonnés (anciennes gares ferroviaires, anciennes maisons, hangars ...), sous les grands arbres (baobab) et surtout sur les paliers et dans les enceintes des forages (châteaux d'eau). Après chaque récolte, les pelotes sont conditionnées dans des sachets en plastiques dans lesquels est introduite une étiquette portant la date et le lieu de récolte. La localisation précise des points de collecte est effectuée à l'aide d'un GPS. Toutes les pelotes ont été récoltées entre les latitudes 16°30' N et 13°00' N, c'est dans la partie Nord du Sénégal au-dessus de la Gambie.

Dans cette présente étude, pour mieux cerner l'avancement des gerbilles vers le sud, et connaître leur limite sud de progression, nous avons opté de regrouper tous les autres rongeurs à l'exception des gerbilles et des *Taterillus* en un seul lot appelé « autres ».

Nous avons également réparti nos résultats dans l'espace en quatre lots couvrant du Nord au Sud approximativement les « tranches » latitudinales 16°30' N et 16°00' N, 16°00' N et 15°00' N, 15°00' N et 14°00' N et enfin 14°00' N et 13°30' N. Dans la première tranche, nous avons échantillonné 871 pelotes ainsi que du vrac sur une douzaine de localités. Dans la deuxième tranche, sur les 49 localités échantillonnées, nous avons collecté du vrac et 2695 pelotes. Dans la troisième tranche, sur 28 localités, en plus du vrac, nous avons collecté 1276 pelotes. Et enfin dans la dernière tranche, nous avons échantillonné seulement 5 localités avec 375 pelotes et du vrac. Nous avons employé cette méthode pour mesurer l'amplitude spatiale des processus de colonisation du Sénégal par les gerbilles. La même procédure a été employée dans l'Atlas des rongeurs soudano-sahélien pour les gerbillinés et pour les gerbilles avec lequel nous allons confronter nos résultats de pelotes.

Dans la localité de Richard-Toll où nous disposons des données de pelotes en 1989, puis de 1991 à 1993, en 1998, en 2001 et 2002 et enfin en 2005, nous avons choisi de suivre la progression des gerbilles invasives dans le temps.

#### **II.1.4 Analyse des pelotes**

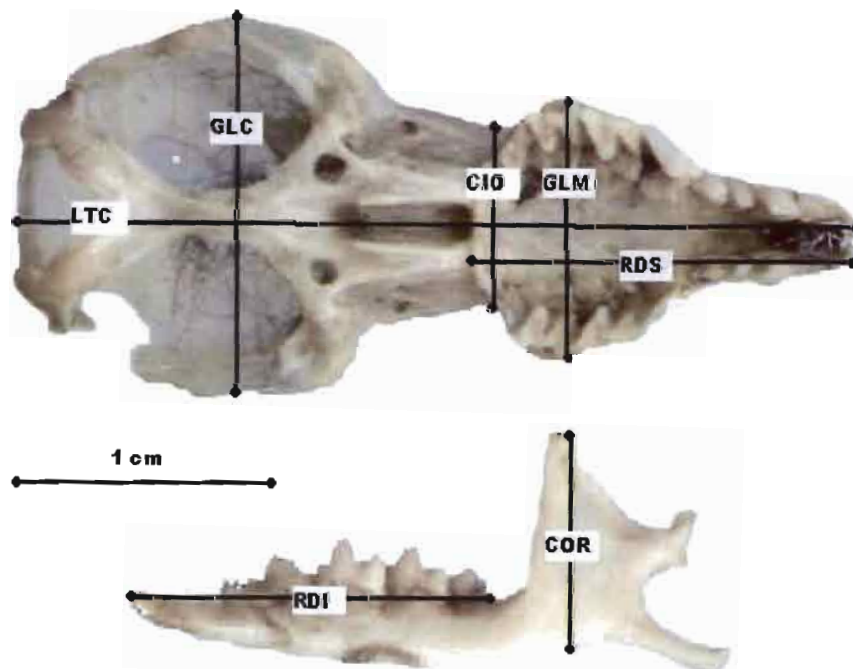
Pour l'analyse des pelotes deux méthodes ont été utilisées. La première consiste à laisser séjourner les pelotes dans l'eau pendant quelques heures afin de pouvoir séparer facilement les os et les poils. La deuxième méthode consiste en un tri à sec : cette méthode demande beaucoup de soins et plus de temps parce qu'il y a risque de casser les os. Mais son intérêt réside dans le fait que la moelle contenue dans les mandibules peut être utilisée pour des analyses ADN. Seuls les crânes et les mandibules sont récupérés. Chaque pelote est traitée isolément afin de ne pas mélanger les contenus. On laisse sécher les os dans des boîtes de Pétri avant de les introduire dans des tubes munis de bouchon. Dans chaque tube, on met avant de le fermer une étiquette portant le numéro de la pelote. Les pelotes abîmées au cours du transport ou récoltées en mauvais état sont traitées en vrac.

#### **II.1.5 Identification des proies**

L'identification des différentes espèces proies retrouvées dans les pelotes de régurgitation de la Chouette effraie a été faite grâce à une loupe binoculaire en se basant soit sur la morphologie soit sur la morphométrie des crânes entiers ou fragmentés, des mandibules et des dents par comparaison avec une collection de référence mais aussi avec des dessins de Rosevear (1969).

Concernant les musaraignes, la détermination spécifique est délicate sur la seule morphologie, toutes appartenant au genre *Crocidura*. Il a donc été indispensable de procéder à différentes mensurations à l'aide d'un pied à coulisse de :

- La longueur totale du crâne (LTC),
- La plus grande largeur maxillaire (GLM),
- La constriction inter-orbitaire (CIO),
- La plus grande largeur de la boîte crânienne (GLC),
- La rangée dentaire supérieure (RDS)
- La rangée dentaire inférieure (RDI) et
- La hauteur de la mandibule au niveau de l'apophyse coronoïde (COR) (Figure 8).



**Figure 8** : Crâne et Mandibule de musaraigne

Dans les pelotes, nous identifions aussi, même si ce n'est pas détaillé, des oiseaux, des chiroptères, des batraciens et même des arthropodes.

## II.2 Résultats

Le traitement de 5217 pelotes ainsi que du vrac récolté dans 94 localités situées entre les latitudes 13°00'N et 16°30'N entre 2003 et 2006 a abouti à l'obtention de 12497 proies (Figure 9). L'analyse par tranche latitudinale a montré que les petits mammifères représentés ici par les rongeurs et les insectivores constituent de loin les proies les mieux représentées dans toute la zone considérée avec des fréquences dépassant partout 86% des proies du rapace.

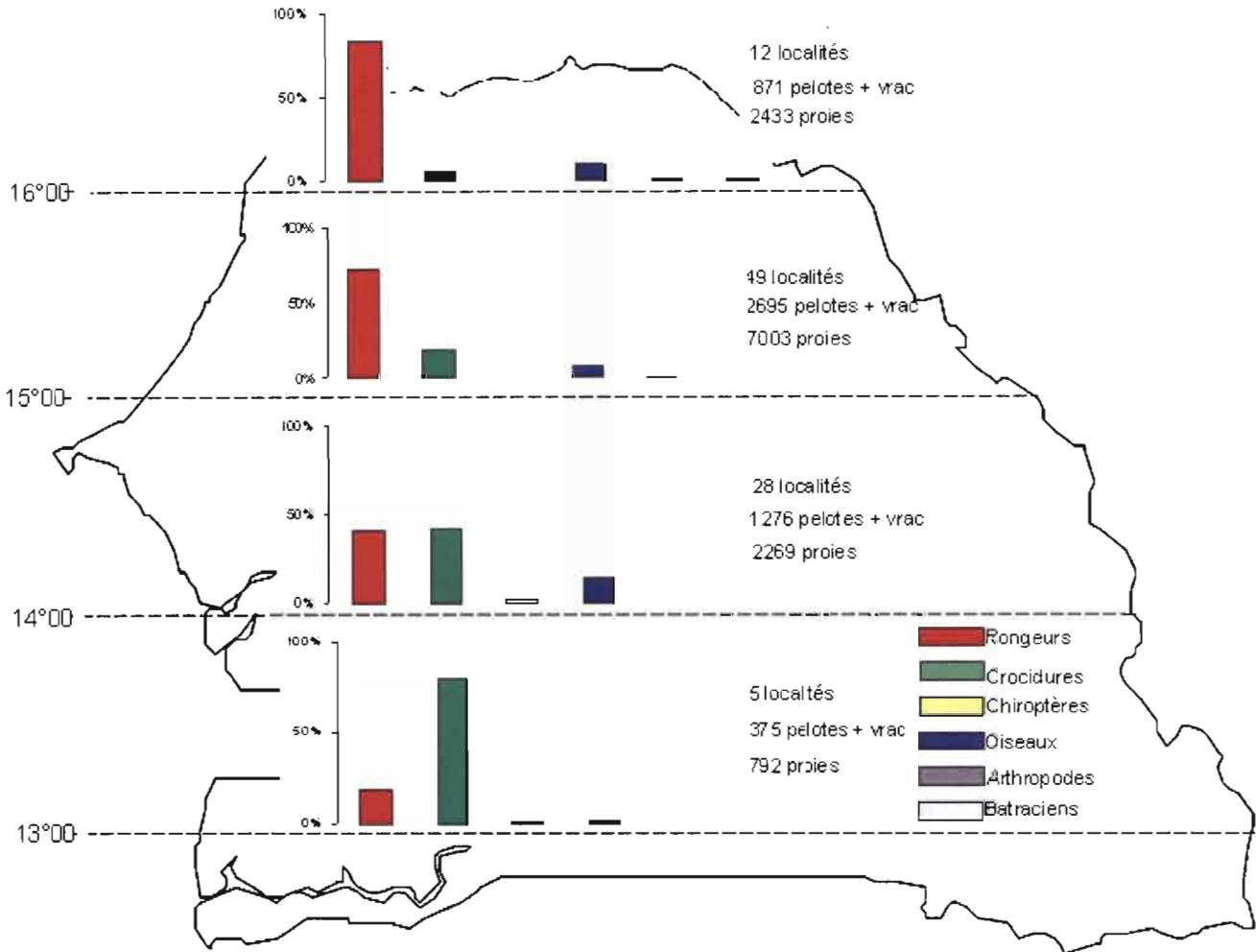
Les rongeurs, dominent dans le tiers Nord du pays avec 81 % entre la latitude 16°00' N et la frontière Nord du Sénégal et avec près de 75 % du menu de la chouette effraie entre les latitudes 15°00' N et 16°00' N. Entre les latitudes 15°00' N et 14°00' N, ils constituent 40% des proies de la chouette et plus au sud entre 14°00' N et 13°00' N, ils ne représentent que 14% du menu de l'effraie.

En ce qui concerne les musaraignes, elles constituent globalement la seconde proie du rapace. Nous en avons dénombré au total dans toute la zone d'étude 3485 sur les 12497 proies soit 28% des captures de la chouette. Elles voient leurs fréquences augmentées du nord au sud (entre 7% et 77%). Au Sénégal, les résultats via l'analyse des pelotes de chouette ont montré que seules trois espèces de musaraignes sont représentées, l'espèce *Crocidura lusitania* est la plus abondante au-dessus de la latitude 16°00'N avec 80% des musaraignes. Elle est suivie de *C. viaria* qui représente les 20% restantes. L'espèce *C. nanilla*, n'est pas représentée. Entre les latitudes 16°00'N et 15°00'N, *C. nanilla* qui était absente dans la première tranche latitudinale, est la plus abondante avec près de 50% des musaraignes. Les espèces *C. lusitania* et *C. viaria* se contentent respectivement de 37% et de 12% des crocidures. Dans les 1066 musaraignes de la tranche 15°00'N-14°00'N, 51% des musaraignes sont représentées par *C. viaria*. Elle est suivie par *C. lusitania* (29%) et *C. nanilla* se contente des 19% restantes. Enfin dans la quatrième et la dernière tranche latitudinale de notre échantillonnage, l'essentiel des musaraignes retrouvées dans les pelotes du rapace, sont constituées des espèces *C. lusitania* (50%) et *C. viaria* (49%). L'espèce *C. nanilla* ne représente que 1% des 609 crocidures capturées dans cette bande méridionale. (Tableau I).

**Tableau I :** Effectifs et fréquences relatives des différentes espèces de musaraignes dans le régime alimentaire de la chouette effraie (*Tyto alba*) au Sénégal entre les latitudes 16°30'N et 13°00'N.

Latitudes Nord	Nombre de musaraignes	<i>Crocidura viaria</i>	<i>Crocidura nanilla</i>	<i>Crocidura lusitania</i>	Indéterminés
16°30 – 16°00	340	20%	0	80%	0
16°00 – 15°00	1470	12%	48%	37%	3%
15°00 – 14°00	1066	51%	19%	29%	1%
14°00 – 13°00	609	49%	1%	50%	0

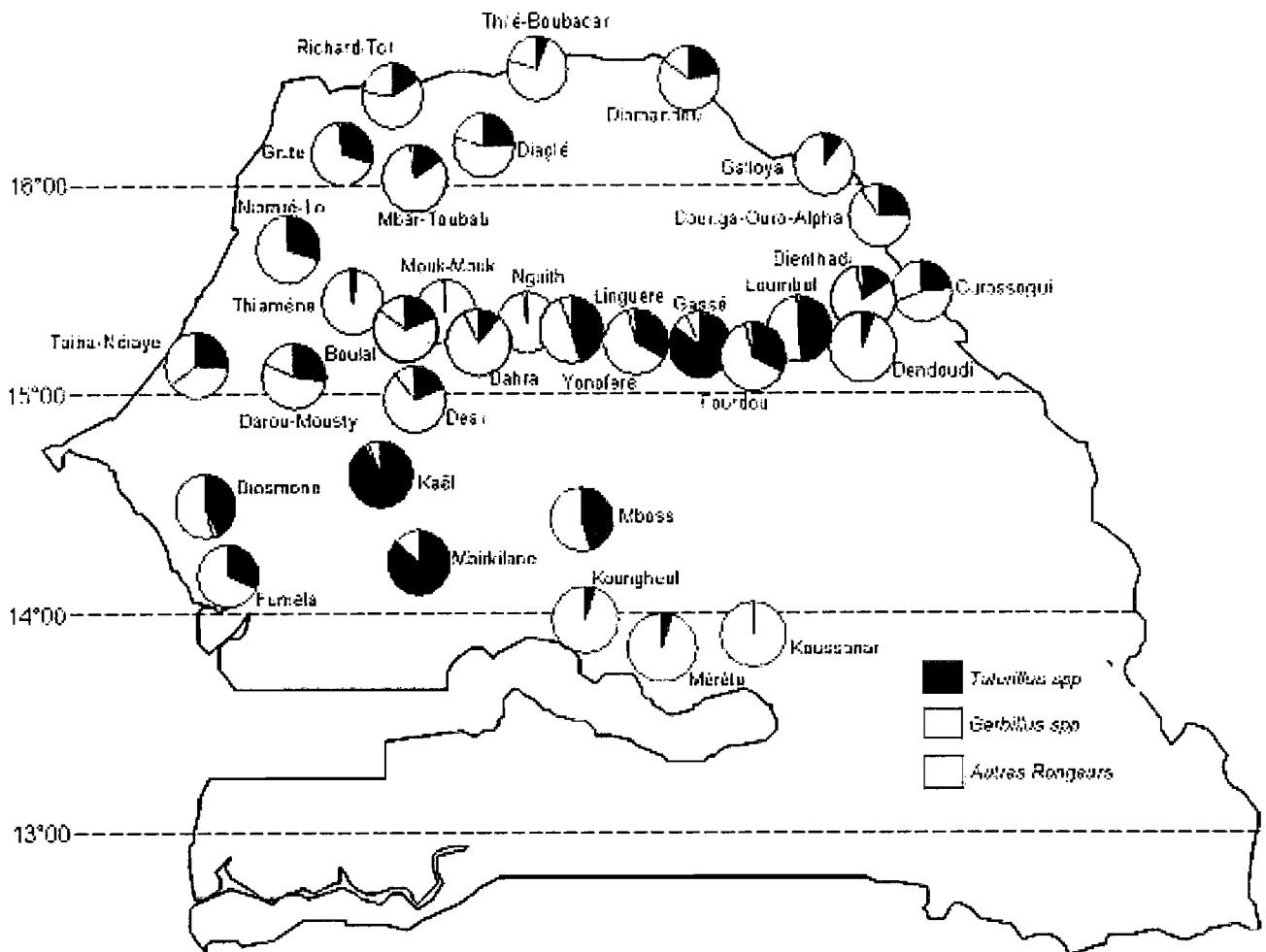
Contrairement aux autres mammifères, les chiroptères connaissent des fréquences très faibles. Ils ne sont présents qu'entre les latitudes 15°00'N et 13°00'N avec des fréquences qui ne dépassent guère les 10% du total des proies de l'effraie. Après les petits mammifères, les oiseaux sont également retrouvés dans les pelotes du rapace. Comme les rongeurs et les musaraignes, ils sont répertoriés dans toute la zone considérée mais avec des fréquences très faibles qui n'atteignent les 20% qu'entre les latitudes 15°00'N et 14°00'N. Des batraciens et des arthropodes sont également retrouvés dans les pelotes de chouette mais seulement dans les deux tranches septentrionales de la zone d'étude.



**Figure 9 :** Proportion des principales proies contenues dans les échantillons de pelotes de réjection de chouette effraie récoltées par tranche latitudinale entre la frontière nord du Sénégal et la latitude 13°00'N.

Concernant le détail des rongeurs, comme l'objet de notre étude est de suivre l'avancée des gerbilles invasives au détriment des *Taterillus* résidents, nous avons regroupé tous les autres rongeurs en une seule catégorie nommée « autres » dans cette figure. Cette catégorie est essentiellement constituée de *Mastomys spp*, d'*Arvicanthis niloticus*, de *Gerbilliscus gambiana*, de *Desmodiliscus braueri*, de *Mus musculus*, de *Mus nannomys sp* et rarement de *Jaculus jaculus* (Annexe 1).

L'importance actuelle des espèces du genre *Gerbillus* dans les communautés de Rongeurs au Sénégal, ainsi que leur impact sur le genre voisin *Taterillus* sont plus objectivement évalués via l'étude des pelotes de chouette effraie collectées dans une trentaine de localités ou nous avons un nombre de rongeurs dépassant 100 individus. Le traitement du vrac et des pelotes récoltées dans ces 33 localités situées entre les latitudes 13°30'N et 16°30'N entre 2003 et 2006 a abouti à l'obtention de 6262 proies Rongeurs (Figure 10).

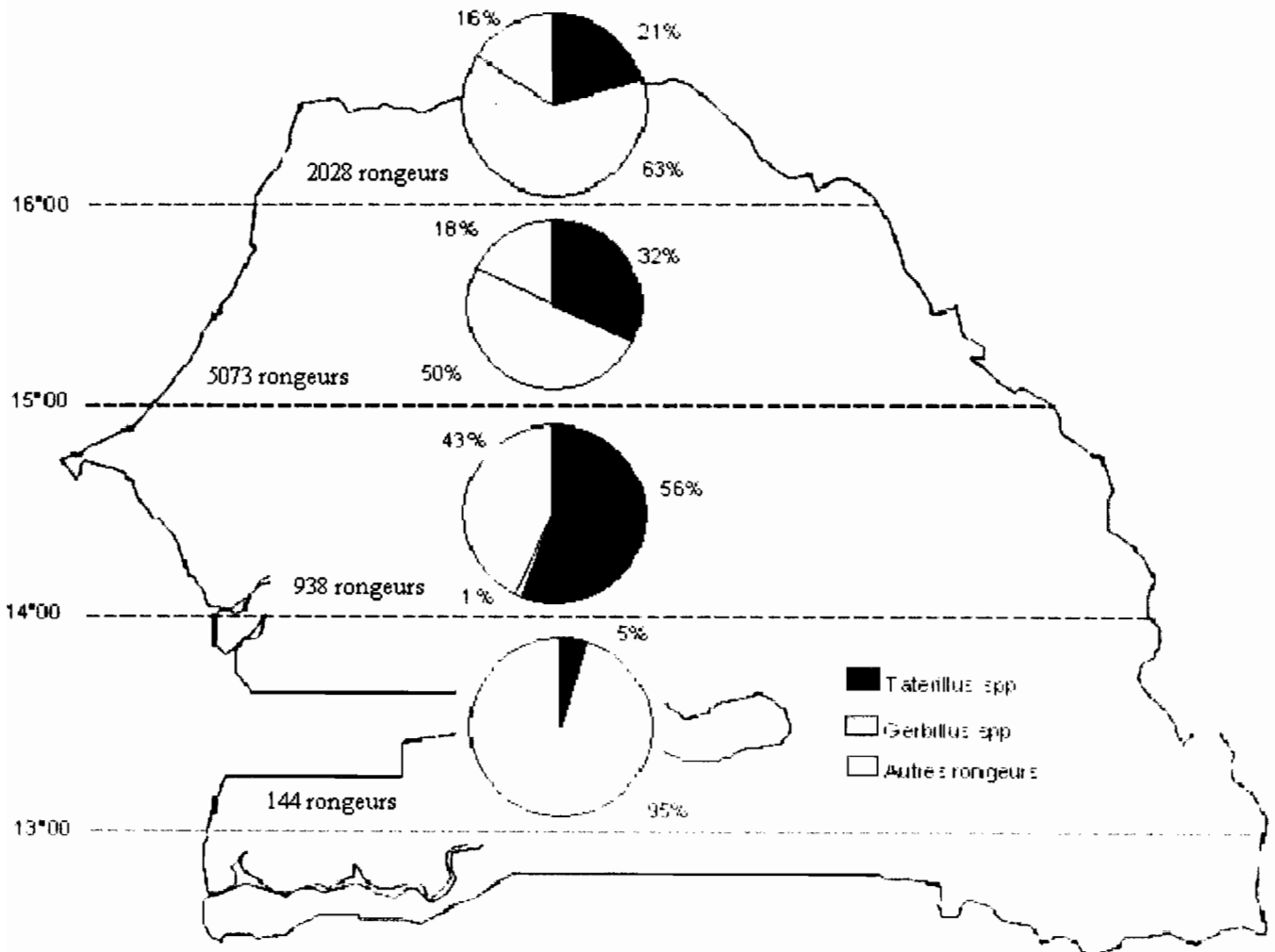


**Figure 10 :** Proportion des deux principaux genres de Gerbillinés, *Gerbillus* et *Taterillus* dans des échantillons de pelotes de réjection de chouette effraie récoltées par localité entre la frontière nord du Sénégal et la latitude 13°00'N.

L'analyse par localité montre que *Gerbillus* et *Taterillus* constituent de loin les deux genres les mieux représentés dans toute la zone considérée, au nord de 14°N. Dans les deux tranches latitudinales « nord » (i.e. entre 15°N et la frontière mauritanienne), *Gerbillus* domine *Taterillus* dans 24 localités sur 25, et les fréquences respectives de ces deux genres s'établissent globalement autour de 70% contre 20% sur l'ensemble de l'échantillon de cette aire géographique. C'est seulement dans les 9 localités en dessous de 15°N que *Taterillus* devient dominant (près de 60% de fréquence globale), *Gerbillus* ne se retrouvant qu'occasionnellement dans les pelotes des chouettes effraie de cette région.

Pour mieux mettre en évidence les proportions relatives des gerbilles et des *Taterillus* dans l'espace (Figure 11), nous avons regroupé toutes les localités situées dans la même tranche latitudinale, ceci a également montré comme dans le détail, que les gerbilles et *Taterillus* constituent à eux seuls plus de 80% des rongeurs retrouvés dans les pelotes du

rapace au-dessus de 15°00'N. Dans cette aire géographique, les gerbilles sont prépondérantes avec respectivement 63% et 50% dans les tranches latitudinales 16°30'N-16°00'N et 16°00'N-15°00'N. Dans la tranche 15°00'N-14°00'N, les gerbilles ne font plus que 1% des rongeurs avant de disparaître complètement dans les pelotes de chouette dans la tranche la plus méridionale de notre site d'étude. Les *Taterillus* quant à eux ne sont dominants qu'au niveau de la tranche 15°00'N-14°00'N largement devant les gerbilles avec une fréquence de 56%. Au-dessus de 15°00'N, ils se contentent de 21% et de 32% respectivement dans les aires 16°30'N-16°00'N et 16°00'N-15°00'N largement derrière les envahisseurs qui y atteignent les 50%. Enfin dans la tranche la plus au sud ou les gerbilles ne sont plus présentes dans les pelotes, les *Taterillus* constituent 5% des proies du rapace. Les 95% restants sont constitués des autres rongeurs.



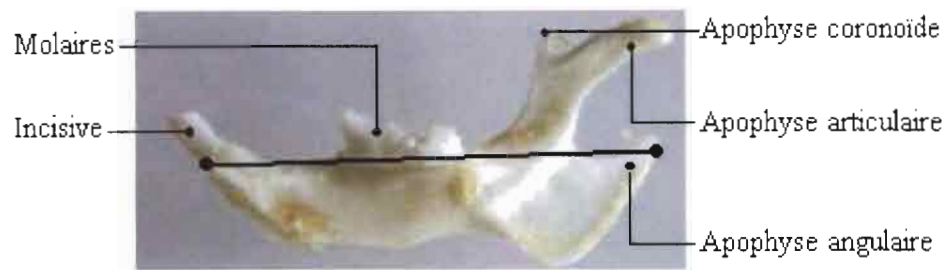
**Figure 11:** Proportion des deux principaux genres de Gerbillinés, *Gerbillus* et *Taterillus* dans des échantillons de pelotes de réjection de chouette effraie récoltées par tranche latitudinale entre la frontière nord du Sénégal et la latitude 13°00'N.

A Richard-Toll ou nous disposons de données de pelotes de 1989, de 1991 à 1993, de 1998, de 2001 et 2002 et en de 2005, les résultats ont montré que les gerbilles représentent sur toutes les années d'échantillonnage entre 35 et 98% des rongeurs capturés par l'effraie sauf en 1993 où les envahisseurs ne constituent plus que 9,3% des 140 rongeurs retrouvés dans les pelotes (tableau II). Les *Taterillus* elles, ont des fréquences qui varient entre 0 et 16% du total.

**Tableau II :** Effectifs et fréquences relatives des *Taterillus*, des gerbilles et des autres espèces de rongeurs contenus dans les pelotes de réjection de chouette effraie (*Tyto alba*) entre 1989 et 2005 dans les zones sèches (Diéri) à Richard-Toll.

Années	<i>Taterillus spp</i>	<i>Gerbillus spp</i>	Autres rongeurs	Total rongeur
1989	11,8%	35,3%	52,9%	34
1991	0,4%	98,3%	1,3%	747
1992	0,7%	80,1%	19,2%	953
1993	0	9,3%	90,7%	140
1998	1,3%	78,6%	20,1%	982
2001	2,2%	62,4%	35,4%	226
2002	1,8%	71,4%	26,8%	786
2005	16,2%	61,3%	22,5%	111

Pour suivre la progression des espèces de gerbilles du Sénégal dans le temps et dans l'espace, nous avons effectué des mensurations sur 400 mandibules de gerbilles (figure 13) retrouvées dans les pelotes dont 300 à Richard-Toll (1991, 2001 et 2002) situé dans la tranche 16°30'N-16°00'N et 100 à Nguith (2003) situé dans la tranche 16°00'N-15°00'N.

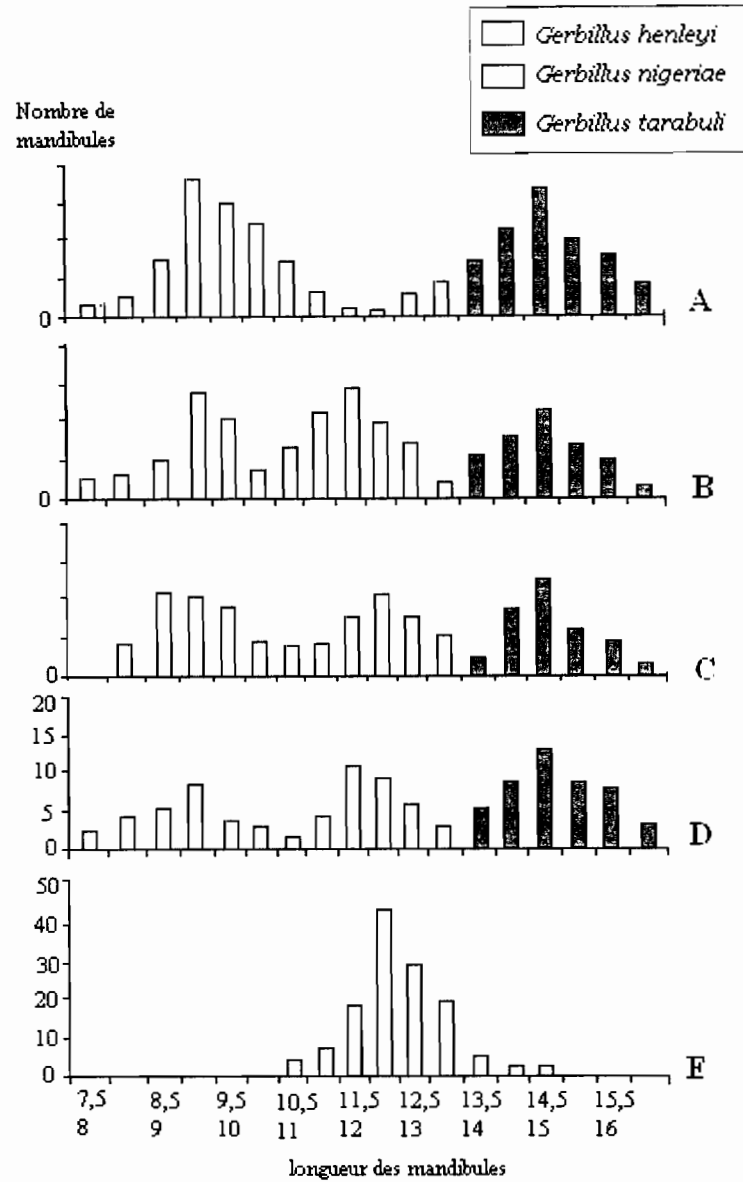


**Figure 12 :** Mesure de la longueur de mandibule de gerbille retrouvée dans les pelotes de chouette effraie, *Tyto alba* (photo de J.J. Lemasson)

Les mensurations de mandibules de l'année 1991 collectées à Richard-Toll montrent une répartition bimodale correspondant à une petite forme et une grande forme nettement séparées (Figure 13A). Les mesures prises dix ans après sur les 300 autres mandibules dont 200 de Richard-Toll (années 2001 et 2002) et 100 Nguith en 2003 aboutissent à des histogrammes à trois pics, avec une nette apparition d'une espèce de taille intermédiaire (Figures 13B, 13C et 13D).

Pour valider les mensurations de mandibules obtenues dans les pelotes du rapace, nous avons effectué d'autres mesures sur des mandibules de 100 gerbilles de l'espèce *G. nigeriae* capturées par piégeage et caryotypées (Figure 13E). Ces mensurations nous ont clairement montré que le pic intermédiaire observé sur les histogrammes de mandibules (cf. figures 13A, 13B et 13C) obtenues via les pelotes de l'effraie révèle la présence de l'espèce *G. nigeriae*.

A Ndiosmone, localité au niveau de laquelle, nous trouvons dans les pelotes du rapace les quatre gerbilles les plus au sud, les mesures de longueur de mandibules que nous avons effectuées sur ces individus (entre 14,2 et 16,3) montrent que ces spécimens appartiennent à la grande forme de gerbille, soit probablement *G. tarabuli*



**Figure 13:** Histogrammes des longueurs de mandibule de *Gerbillus spp* dans les pelotes de chouette effraie de Richard-Toll en 1991 (A), en 2001 (B), en 2002 (C) et de Nguith en 2003 (D), et des *G. nigeriae* caryotypés en 2006 (E).

### II.3 Discussion

Dans presque toutes les études effectuées en Afrique de l'ouest concernant le régime alimentaire de la chouette effraie (*Tyto alba*), les petits mammifères et en particulier les rongeurs constituent l'essentiel des proies. Taylor (1994) a montré que le menu des effraies repose essentiellement sur les micro-mammifères: dans près de 80% des études de base qu'il a compilées, ceux-ci représentent plus de 90% des proies. En Mauritanie, les travaux de Poulet (1974) ont montré que les rongeurs constituent à eux seuls près 98% du menu de l'effraie, plus de 85% au Mali (Wilson, 1987, Granjon & Traoré 2007) et 75% au Nigeria (Demeter, 1978). Au Sénégal, Poulet (1982) a décrit en détail le régime alimentaire de la chouette effraie entre 1971 et 1977 mais uniquement dans la région du Ferlo et a montré que les rongeurs représentaient environ 50% du menu. Dans le Djoudj (Delta du Sénégal), Bâ *et al.*, (2000) et Yalden (1994) ont montré que les rongeurs faisaient près de 88% du régime de la chouette.

Dans notre étude, l'analyse des 5217 pelotes du rapace récoltées dans la partie du Sénégal au nord de la Gambie nous a permis d'identifier 12497 proies au total. Et si nous considérons les quatre tranches latitudinales, nos résultats confirment les études déjà effectuées dans la partie occidentale de l'Afrique avec les rongeurs qui constituent plus de 56% du menu de l'effraie.

Au sein des rongeurs (cf. figure 11), la prédominance de *Gerbillus* sur *Taterillus* et sur toutes les autres espèces de rongeurs retrouvées dans les pelotes de chouettes de ces toutes dernières années entre 15°N et la frontière mauritanienne est très nette. Les résultats obtenus sont en revanche très fiables plus proches de la réalité du terrain, du fait du caractère globalement opportuniste de la chouette effraie (Yom-Tov & Wool, 1997). Ce rapace nocturne chasse dans un rayon d'action d'environ trois kilomètres couvrant ainsi différents biotopes. La chouette qui chasse au hasard peut donc capturer toutes les espèces vivantes dans ces biotopes.

Avec l'analyse des pelotes, il apparaît clairement que *Gerbillus* est devenu le genre dominant de ces communautés sahéliennes de Rongeurs au Sénégal, au détriment de *Taterillus*. En effet, la comparaison avec les travaux de Poulet (1982) à Fété-Olé (Ferlo septentrional) montre que *Taterillus* était, entre 1970 et 1976 (soit bien avant l'arrivée de *Gerbillus* au Sénégal), la principale proie de la chouette avec 42% des captures et 90% de la biomasse du menu du rapace, le reste étant constitué de musaraignes (*Crocidura* spp), d'*Arvicanthis niloticus*, de *Desmodilicus braueri*, de *Gerbilliscus gambianus* et de *Mus haussa*. En ce qui concerne les piégeages, il a également montré que *T. pygargus* faisait plus de 96% des captures dans le genre et *T. gracilis* ne faisait que 4%.

Comme pour les pelotes, les résultats des piégeages montrent une augmentation nette des gerbilles dans le temps et dans l'espace. A Richard-Toll ou nous avons des données de pelotes avant et après les années 2000, nous constatons que les gerbilles sont passées de 60 à 65% des captures de la chouette. Cette augmentation de la communauté des gerbilles est au détriment des *Taterillus* même si les résultats de piégeages nous montrent des *Taterillus* qui ne semblent pas subir l'invasion des gerbilles. Toutefois nos résultats de pelotes sont un peu biaisés dans la mesure ou nous n'avons pas d'échantillons au sud de la latitude 16°00'N avant les années 2000. Mais les piégeages ont clairement montré que les envahisseurs qui étaient quasi absents dans cette aire géographique avant les années 2000, constituent en moins de six ans le tiers des captures. Si nous considérons les pelotes dans cette même aire, les gerbilles font 50% des rongeurs capturés par le rapace. Compte tenu du caractère opportuniste de la chouette, les données issues de la collecte de pelotes sont de loin plus proches de la réalité.

Au sein des gerbilles, les données concernant les différentes espèces telles que vues via la Base de Données Rongeurs Sahélo-Soudaniens et via les pelotes de la chouette effraie sont relativement congruentes, montrant la prépondérance de *G. nigeriae* sur ses deux congénères depuis son entrée au Sénégal en 1999 (Ba *et al.*, 2006).

Pour mieux comprendre l'importance de l'invasion des différentes espèces de gerbilles dans le temps et dans l'espace, nous avons effectué des mensurations sur les mandibules de 400 individus récupérés dans les pelotes. La longueur totale des mandibules permet de distinguer aisément les trois espèces présentes au Sénégal. Trois cent mandibules nous proviennent de pelotes collectées à Richard-Toll (Nord du Sénégal) dont 100 en 1991, 100 en 2001 et 100 en 2002. Les autres 100 mandibules proviennent d'analyse de pelotes collectées à Nguith (environ 100 Kms au sud de Richard-Toll). Les mensurations effectuées sur ces mandibules confirment les travaux de Bâ (2002) sur l'enrichissement du genre au Sénégal par une troisième espèce (*G. nigeriae*) de taille intermédiaire entre *G. henleyi* (petite taille) et *G. tarabuli* (grande taille) déjà listées par Duplantier *et al.*, (1991) dans la zone de Richard-Toll. L'histogramme de distribution des mesures a montré également que cette espèce de taille intermédiaire est aujourd'hui aussi abondante à Richard-Toll que les deux autres. Par contre à Nguith, elle semble pour le moment moins abondante.

Cette étude confirme également que *G. nigeriae* est devenu, en moins de 5 ans, aussi abondante que ses congénères (*G. tarabuli* et *G. henleyi*) arrivées plus de 10 ans plutôt. Ces dernières ont quant à elles montré une progression régulière depuis leur arrivée à la fin des

années 80 : observées d'abord au Parc National des Oiseaux du Djoudj en 1989 (Duplantier *et al.*, 1991) mais encore faiblement représentées dans les pelotes de chouette effraie de cette époque (Bâ et al, 2000). Les mensurations que nous effectuées à Ndiosmone qui est la localité la plus au sud où nous trouvons des gerbilles dans les pelotes, ont montré que *G. tarabuli* se retrouve aujourd'hui à environ au centre du pays. Ceci confirme non seulement les travaux de Bâ (2002) et représente une progression d'environ 250 Kms en une vingtaine d'années environ. Cette modification des aires de répartition de certaines espèces pourrait être une conséquence des changements climatiques qui ont lieu dans cette région. L'apparition en masse des gerbilles qui s'adaptent mieux aux zones arides, et la diminution spectaculaire des musaraignes qui sont caractéristiques des milieux humides (Bâ *et al.*, 2000, Poulet 1982), montrent que l'aridité climatique s'accroît de plus en plus dans le nord du Sénégal.

La confrontation de nos résultats de pelotes avec ceux de Poulet (1982) montre d'une manière générale, une augmentation des espèces de rongeurs adaptées aux milieux secs [espèces de la sous famille des Gerbillinés en général (cf. annexe 1)], une apparition de nouvelles espèces à affinité désertique : c'est le cas de *Gerbillus nigeriae* qui en 1989 n'était pas représentée dans les lieux (Duplantier *et al.*, 1991). Parallèlement, les Murinés et les musaraignes qui sont inféodés aux zones humides voient leurs fréquences diminuer entre 1993 et 2002.

Cette modification de la composition spécifique des communautés de petits mammifères est beaucoup plus visible au niveau du Ferlo où les *Taterillus* et les crocidures qui étaient les principaux composants du régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* (Poulet, 1982) connaissent actuellement une baisse très remarquable de leurs effectifs et ceci au profit du genre *Gerbillus*. Corrélativement à cette modification de la composition spécifique et des aires de répartition, nous notons une nette diminution de la pluviométrie depuis le début des années soixante-dix, même si à partir des années 2000, nous assistons à un regain de pluies sur toute l'étendue du pays. Cette diminution est plus importante au nord du pays. L'apparition de *G. tarabuli*, *G. henleyi* et *J. jaculus* en 1989 (Duplantier *et al.*, 1991) s'inscrit au plus fort de la période de sécheresse, une vingtaine d'année après son démarrage, et celle de *G. nigeriae* une dizaine d'années plus tard, en 1999 (Bâ, 2002).

**CHAPITRE III :**  
**COMPETITION INTERSPECIFIQUE EN ENCLOS**  
**ET**  
**REPRODUCTION EN ELEVAGE**

## Introduction

Les relations entre la répartition des populations des différentes espèces de rongeurs et leurs capacités de reproduction et de colonisation ont, depuis longtemps intéressé les écologistes. Les travaux de Poulet (1982) et ceux de Hubert (1977) indiquent que les *Taterillus* sont dotés d'une plasticité démographique exceptionnelle qui leur permet d'atteindre rapidement de hautes densités. Poulet (1972) y ajoute qu'une succession d'années particulièrement humides peut entraîner une pullulation des *Taterillus* avec des conséquences négatives sur les cultures traditionnelles des régions soudano-sahéliennes et soudaniennes. Les quelques données que nous disposons sur les capacités de reproduction de *Gerbillus nigeriae* au Burkina-Faso (Sicard, 1992) et au Niger (Nomao, 2001) nous ont montré que cette espèce aussi, en cas de pullulation constitue un grand danger pour les cultures. La nécessité de faire quelques expériences de comparaison en élevage et en enclos résulte du fait que nous n'avons pas de données sur les capacités de reproduction de *G. nigeriae* au Sénégal. La détermination des paramètres caractérisant la dynamique des populations de rongeurs susceptibles de pulluler est importante lorsqu'il analyse les causes des migrations, de pullulations ou bien encore de la diminution de la mortalité des rongeurs. La pullulation dans la plupart des cas est la résultante de la baisse de la pression interspécifique et/ou du niveau de prédation.

Le but de notre étude est de comprendre comment les *Gerbillus nigeriae* qui ne sont connus au Sénégal qu'à la fin des années 90 ont réussi à conquérir la moitié nord du pays en moins d'une décennie au dépend des *Taterillus* qui vers les années 70 (Poulet, 1982) étaient les principaux gerbillinés du Sahel sénégalais.

Pour cela, nous allons comparer :

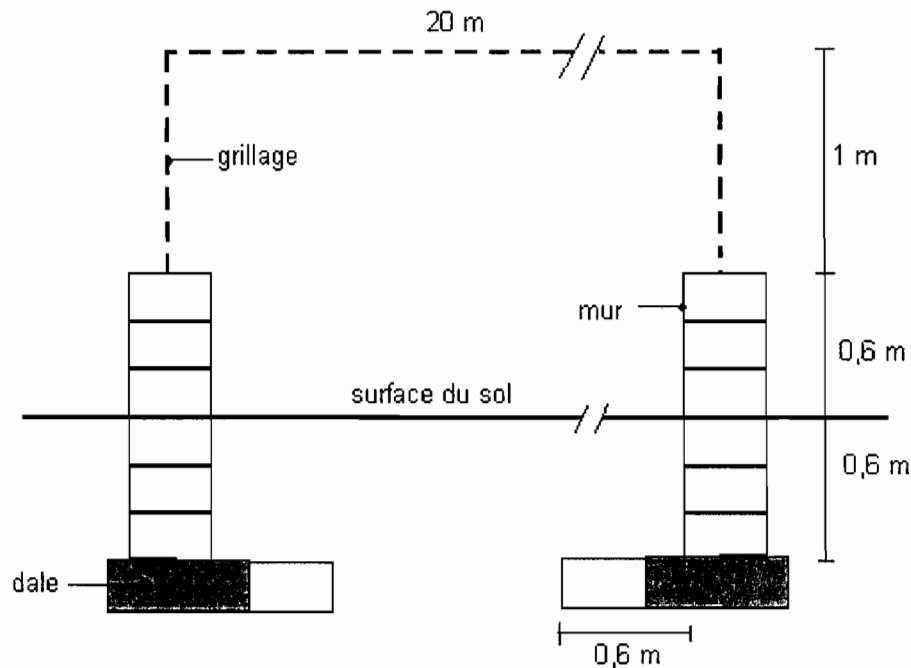
- les capacités de reproduction entre *G. nigeriae* (espèce envahissante) et *T. pygargus* (espèce résidente)
- la compétition en enclos entre les deux espèces

L'intérêt des enclos réside d'une part dans le fait qu'ils nous offrent des conditions intermédiaires entre les cages où on compare des individus isolés dans des cages loin des réalités du milieu naturel et la véritable situation sur le terrain, et d'autre part, les enclos nous permettent des groupes d'individus ou de « petites populations ».

### III. 1 Matériel et Méthodes

#### III.1.1 Expérimentation en enclos

Dans le cadre de cette expérience nous avons utilisé des conditions semi-naturelles dans des enclos de 20 mètres sur 20 mètres. Chaque enclos est composé d'un mur de 1,20 mètres bétonné dont l'une des moitiés en enterrée et l'autre au-dessus du sol. Le mur est surmonté d'un mètre de grillage à petite maille comme celui utilisé pour les pièges. Ce même grillage est utilisé pour plafonner toute la surface de l'enclos. Cette toiture est faite pour empêcher non seulement aux prédateurs d'accéder aux rongeurs, mais également pour empêcher les rongeurs de sortir de l'enclos. Les fondations du mur d'enceinte sont prolongées par un retour intérieur de 60 cm, destiné à éviter la fuite des rongeurs par creusement de terriers (Figure 14).



**Figure 14** : Schéma d'un enclos d'expérimentation pour l'étude de la compétition entre *G. nigeriae* et *T. pygargus*.

Le principe dans cette expérience est de tester les capacités de reproduction en semi-liberté des couples de *G. nigeriae* et de *T. pygargus* et la compétition entre eux.

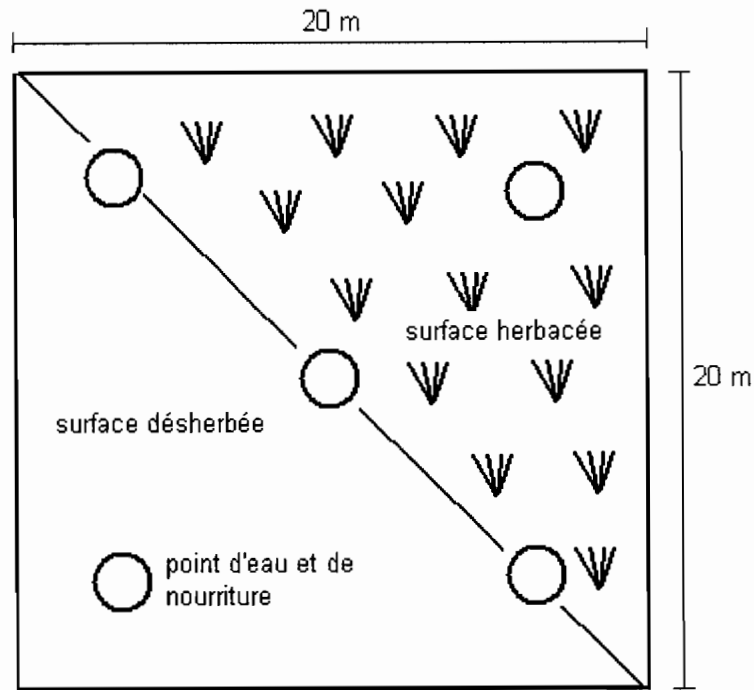
Nous avons utilisé trois enclos dans le cadre de cette expérience. Toutes les *Gerbillus nigeriae* que nous avons mis dans ces enclos ont été capturées dans la même localité de même que les *Taterillus pygargus*. Les femelles, avant de les relâcher dans les enclos, ont été isolées pour s'assurer qu'elles n'étaient pas gestantes. Tous les individus sont marqués selon le

procédé d'amputation des phalanges classiquement utilisé pour marquer les petits rongeurs. La patte antérieure droite de l'intérieur vers l'extérieur correspond aux unités (1, 2, 4 et 7) et la patte antérieure gauche de l'intérieur vers l'extérieur correspond aux dizaines (10, 20, 40 et 70). Les numéros 3, 5, 8 et 9 sont obtenus par addition de deux chiffres c'est à dire par amputation de deux phalanges. Il en de même pour les valeurs 30, 50, 80 et 90. Les chiffres 6 et 60 n'existent pas parce que ça oblige une amputation des deux grandes phalanges de la patte de l'animal, ce qui peut constituer un handicap trop important. Les phalanges des animaux que nous avons coupés pour le marquage ont été conservées dans de l'éthanol 95° pour analyses génétiques. Les rongeurs sont repartis dans les enclos comme suit (tableau III).

**Tableau III** : Répartition des effectifs de *Gerbillus nigeriae* et des *Taterillus pygargus* dans les trois enclos

Sexe	<i>Gerbillus nigeriae</i>		<i>Taterillus pygargus</i>		Total par enclos
	Male	Femelle	Male	Femelle	
Enclos I	5	5	5	5	20
Enclos II	2	2	5	5	14
Enclos III	5	5	2	2	14

La surface de chaque enclos est désherbée dans le sens de la diagonale à moitié pour permettre aux rongeurs de choisir le type de biotope qui leur conviennent le mieux (Figure15).



**Figure 15 :** structure de la surface des enclos avec une moitié dés herbée et l'autre conservant son tapis herbacé naturel. Avec 5 points d'eau et de nourriture.

Avant de relâcher les rongeurs, chaque individu est pesé et son état reproducteur vérifié. En plus de la nourriture que fournissent les conditions semi-naturelles aux rongeurs, nous avons mis dans chaque enclos cinq points d'eau et cinq bacs contenant du granulé. Après relâcher des rongeurs dans les enclos, nous avons mis en place un système de suivi trimestriel pendant neuf mois (septembre 2006 à Mai 2007). A la fin de chaque trimestre, nous posons dans chaque terrarium cinq lignes de cinq pièges durant cinq nuits consécutives. Les jeunes rongeurs capturés sont marqués, pesés et relâchés et leur état reproducteur mentionné. Si c'est un rongeur déjà marqué qui est capturé, nous relevons son numéro, puis il est pesé et relâché dans l'enclos. A la fin de l'expérience, nous avons déterré tous les terriers pour s'assurer qu'il ne restait plus de rongeurs dans les enclos, mais nous avons également continué le piégeage pendant plus de dix nuits. A la fin de l'expérience, nous avons caryotypé les individus de la génération parentale.

### III.1.2 Elevage en cages

Parallèlement à l'expérience effectuée en enclos, nous avons mis en élevage dans des cages de 50 cm sur 50 cm avec une hauteur de 20 cm, 10 couples de *G. nigeriae* capturées à Pékh-Tall, sur la même ligne de piégeage. Ces gerbilles reçoivent régulièrement comme

nourriture des granulés. Un biberon d'eau placé au-dessus de la cage leur sert d'abreuvoir. Nous avons laissé ces couples durant 9 mois, c'est à dire le même temps que pour les expériences en enclos. A la fin de l'expérience, nous avons sacrifié et caryotypé les rongeurs pour vérifier leur caryotype.

### III.2 Résultats

#### III.2.1 Compétition en enclos

A la fin du premier trimestre, nous avons effectué une série de piégeages dans chaque enclos selon le protocole décrit plus haut. Les résultats sont présentés sur le tableau IV

**Tableau IV :** Effectifs des *Gerbillus nigeriae* et des *Taterillus pygargus* capturés et les jeunes nés en enclos lors des trois premiers mois en conditions semi-naturelles.

	Parents recapturés		Jeunes nés en enclos	
	<i>Gerbillus nigeriae</i>	<i>Taterillus pygargus</i>	<i>Gerbillus nigeriae</i>	<i>Taterillus pygargus</i>
Enclos I	0	2 ♂ + 3 ♀	1	23
Enclos II	2 ♂ + 2 ♀	4 ♂ + 4 ♀	3	11
Enclos III	1 ♀	2 ♂ + 1 ♀	10	12

Dans l'enclos I, nous n'avons recapturé après cinq jours de piégeage aucune *Gerbillus nigeriae* parmi les 10 individus de départ, mais nous y avons trouvé une gerbille femelle « parent » morte. Par contre nous avons pu capturer 5 *T. pygargus* dont 2 mâles et 3 femelles. Au bout du premier trimestre la naissance d'une seule jeune gerbille a été notée et 23 jeunes *T. pygargus* ont été capturés et marqués.

Dans l'enclos II, tous les parents de *G. nigeriae* ont été retrouvés donnant ainsi naissance à trois jeunes qui sont capturés et marqués. Quant aux *T. pygargus*, nous avons recapturé 8 individus sur les 10 de départ dont 4 mâles et 4 femelles. Nous avons pu noter la naissance de 11 jeunes qui sont également marqués.

Dans l'enclos III, un seul *G. nigeriae* femelle a été capturée sur les 5 couples parents de départ au bout du premier trimestre et nous avons capturé 10 jeunes de cette espèce. Concernant les *Taterillus*, nous avons retrouvé 3 parents sur les 4 de départ avec 12 jeunes qui sont capturés et marqués.

Au bout du deuxième trimestre, la deuxième série de piégeages nous a donné les résultats suivants (tableau V) :

**Tableau V** : Effectifs des *Gerbillus nigeriae* et des *Taterillus pygargus* recapturés lors de la deuxième session au bout de six mois.

	Parents recapturés		Jeunes déjà capturés à la session 1		Jeunes capturés pour la première fois à la session 2	
	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>
Enclos I	1 ♀	2 ♂ + 3 ♀	1 sur 1	20 sur 23	0	0
Enclos II	2 ♂ + 2 ♀	4 ♂ + 4 ♀	2 sur 3	9 sur 11	4	26
Enclos III	1 ♂ + 1 ♀	2 ♂ + 1 ♀	6 sur 10	4 sur 12	7	1

Dans l'enclos I, nous avons pu retrouver une femelle de *G. nigeriae* appartenant aux 10 individus de la génération parentale. Aucun nouveau jeune n'a été capturé, au bout de ce deuxième trimestre, mais nous avons réussi à recapturer l'unique jeune qui été capturé lors de la première session. En ce qui concerne les *T. pygargus*, les mêmes parents de la première session sont retrouvés. Comme dans le cas des Gerbilles, nous n'avons pas pu capturer de nouveau-nés. Par contre 20 des 23 jeunes du premier trimestre ont été retrouvés.

Dans l'enclos II, seules les parents Gerbilles et *Taterillus* retrouvés lors de la première série de piégeages sont recapturés. Concernant les jeunes, nés entre les deux trimestres, nous en avons capturé 30 dont 26 *T. pygargus* et 4 *G. nigeriae*. Du cas des jeunes individus capturés et marqués lors de la première session, 2 sur les 3 *G. nigeriae* et 9 sur les 11 *T. pygargus* ont fait l'objet d'une recapture.

Dans l'enclos III, une gerbille femelle en plus du male capturé à la fin du premier trimestre a été échantillonnée. La naissance de 7 nouveaux jeunes a été notée entre les deux premiers trimestres et 6 sur les 10 jeunes marqués de la première session ont été recapturés. Concernant les *T. pygargus*, les mêmes parents échantillonnés lors de la première série de piégeages ont refait l'objet d'une recapture et 1 seul nouveau-né a été capturé. Nous avons également pu recapturer 4 des 12 jeunes marqués de la première session.

A la fin du troisième et du dernier trimestre, dans tous les trois enclos, nous avons retrouvé en ce qui concerne les individus parents de départ, les mêmes rongeurs (Tableau VI).

**Tableau VI :** Effectifs des *Gerbillus nigeriae* et des *Taterillus pygargus* recapturés lors de la troisième session au bout de neuf mois.

	Parents recapturés		Jeunes déjà capturés lors des sessions 1 et 2		Jeunes capturés pour la première fois à la session 3	
	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>
Enclos I	1 ♀	2 ♂ + 3 ♀	1 sur 1	19 sur 20	3	28
Enclos II	2 ♂ + 2 ♀	4 ♂ + 4 ♀	5 sur 6	33 sur 35	6	41
Enclos III	1 ♂ + 1 ♀	2 ♂ + 1 ♀	10 sur 13	5 sur 5	12	9

Dans l'enclos I, nous avons noté 31 jeunes individus nés au courant du troisième trimestre dont 28 *T. pygargus* et 3 *G. nigeriae*. 20 jeunes autres individus marqués lors de la session précédente dont le seul *G. nigeriae* de la première session et 19 des 20 *T. pygargus* ont également été recapturés.

Dans l'enclos II, nous avons noté une explosion de naissance de *Taterillus* avec 41 nouveaux enregistrés en plus des 33 jeunes déjà marqués et qui ont fait l'objet d'une recapture. Concernant les gerbilles, et du côté des juvéniles, 11 individus ont été capturés dont 6 nouveau-nés lors de la troisième session ; les 5 autres appartiennent aux 6 jeunes capturés et marqués lors de la deuxième série de piégeage.

Dans l'enclos III, 21 nouveaux jeunes ont été capturés à la fin de l'expérience dont 12 *G. nigeriae* et 9 *T. pygargus*. Concernant les jeunes énumérés lors de la deuxième série de piégeage, 10 gerbilles sur les 13 marquées ont été recapturés et tous les 5 *Taterillus* marqués sont retrouvés.

A la fin de l'expérience, le tableau récapitulatif (Tableau VII) nous a montré que :

Dans l'enclos I, parmi 10 *G. nigeriae* et les 10 *T. pygargus* de départ, il en reste respectivement 1 et 5. Ceci montre que dans cet enclos, 9 gerbilles parents et 5 *Taterillus* ont disparus. Nous y avons noté la naissance 47 *Taterillus* et 4 *G. nigeriae*.

Dans l'enclos II, toutes les gerbilles introduites ont été retrouvées mais un couple de *Taterillus* n'a jamais été recapturé. Dans cet enclos, 80 jeunes y sont nés au bout des trois trimestres dont 74 *T. pygargus* et 6 *G. nigeriae*.

Dans le troisième enclos, seul un couple de *G. nigeriae* a fait l'objet d'une recapture sur les 5 couples de départ. Concernant les *Taterillus*, une seule femelle a disparu. En plus de ces individus « parents », la présence de 22 jeunes gerbilles et de 14 *Taterillus* a été notée.

**Tableau VII** : Récapitulatif des captures de *Taterillus pygargus* et des *Gerbillus nigeriae* capturés à la fin de l'expérience.

	Parents recapturés à la fin de l'expérience		Nombre total de jeunes nés en enclos	
	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>	<i>T. pygargus</i>
Enclos I	1 ♀ sur 10	2 ♂ + 3 ♀ sur 10	4	47
Enclos II	2 ♂ + 2 ♀ sur 4	4 ♂ + 4 ♀ sur 10	6	74
Enclos III	1 ♂ + 1 ♀ sur 10	2 ♂ + 1 ♀ sur 4	22	14
Total	7 sur 24	16 sur 24	32	135

Les caryotypes que nous avons effectués, en fin d'expérience, sur 13 des 23 individus de la génération parentale nous ont montré que sept individus avaient comme nombre diploïde  $2N = 68$ , cinq individus à  $2N = 69$  et, un individu à  $2N = 66$ .

### III.2.2 Elevage en cages

Concernant les gerbilles que nous avons mises en élevage, un seul couple parmi les 10 a donné des petits (un male et deux femelles) à partir du quatrième mois de captivité. Lorsque les petits ont fait trois mois dans la cage parentale, nous avons constitué un autre couple de gerbilles avec le male et l'une des femelles, l'autre femelle étant caryotypée. Vers la fin de l'expérience c'est à dire au huitième mois d'expérience, ce même couple parental a encore donné une deuxième portée de 4 petits (2 males et 2 femelles). Les résultats de caryotypes ont montré que les 8 couples sur 10 dont celui qui s'est reproduit était composé d'individus à  $2N = 68$ . Les deux autres couples étant mixtes avec deux mâles à  $2N = 67$  et deux femelles à  $2N = 68$ .

### III.3 Discussion

Les résultats obtenus montrent que les *Taterillus* à égalité ou à effectif supérieur que les Gerbilles se reproduisent plus en conditions semi-naturelles. Hubert (1982) avait montré qu'en captivité la reproduction est assez facile à obtenir chez *T. pygargus*. 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. Les gerbilles quant à elles ne se sont reproduites majoritairement que dans l'enclos « III » ou nous avons au départ 5 couples de *G. nigeriae* contre 2 couples de *T. gracilis*. Concernant la génération parentale, nous n'avons pas pu retrouver grand nombre d'individus et surtout dans l'enclos « I » ou à la fin de l'expérience, une seule femelle est retrouvée sur les 5 couples de départ compte tenu bien sûr de la gerbille retrouvée morte dans l'enclos. Les individus que nous avons introduits dans les enclos et que nous n'avons pas eu l'occasion de retrouver seraient probablement morts dans les terriers. Les expériences de reproduction en captivité des *G. nigeriae* que nous avons effectué en élevage, nous ont montré qu'il n'est pas facile d'avoir des petits en captivité. Neuf mois durant, sur 10 couples de *G. nigeriae*, un seul couple est parvenu à donner deux portées. Du fait que les *G. nigeriae* de la génération parentale n'ont pas tous le même nombre diploïde, ceci pourrait entraîner un choix entre les partenaires.

Sicard et Fuminier (1994) indiquent que la reproduction chez *G. nigeriae* est fortement dépendante de la modification de la vitesse de renouvellement de l'eau qui à son tour est une fonction intégrante du régime alimentaire des rongeurs. La modification des habitudes alimentaires chez les gerbilles que nous avons mises dans les enclos pourrait être donc un handicap non négligeable pour leur reproduction. Par contre dans le cas des *T. pygargus*, Poulet (1982) indique qu'ils sont dotés d'une plasticité démographique exceptionnelle qui leur permet aussi d'atteindre temporairement de hautes densités. Le fait que les gerbilles que nous avons mises en semi-liberté n'ont le même nombre diploïde pourrait être aussi un grand handicap sur le choix du partenaire et par conséquent sur la reproduction.

Ghobrial & Hodieb (1982) et Holdar & Saxena (1988) ont montré que la régulation de la reproduction chez les rongeurs tropicaux dépend des variations saisonnières dont la température et l'humidité atmosphérique. Neal (1986) y ajoute que cette reproduction dépend surtout des ressources alimentaires donc de l'arrivée de la saison pluvieuse. Neal & Alibhai (1991) ont suggéré que l'effet de l'alimentation sur la reproduction s'exerce soit par l'intermédiaire du métabolisme hydro-énergétique soit par l'intermédiaire de l'effet gonadotrope de certaines substances synthétisées par les plantes lors de la germination comme

la 6-métoxybenzoxazolinone. Ceci confirme la thèse de Sicard (1992) qui avait montré que le passage d'une alimentation herbivore-insectivore à une alimentation granivore coïncide avec l'arrêt de la reproduction chez *G. nigeriae*. Dans le cas des *T. pygargus*, Poulet (1982) indique que la reproduction débute généralement en septembre et dure environ 4 à 5 mois. Contrairement à nos gerbilles, les *T. pygargus* se reproduisent massivement vers la fin de la saison des pluies après avoir stocké beaucoup de graines. Ceci explique le fait que les *Taterillus* aient trouvé le moment favorable de reproduction durant notre expérience.

Dans le cas des gerbilles, le fait que notre expérience de reproduction en enclos se soit déroulée durant les neuf mois de la saison sèche c'est à dire de septembre en mai, alors qu'elles se reproduisent massivement en saison pluvieuse, pourrait être une cause du manque de prolifération des *G. nigeriae*. Cette hypothèse pourrait être réconfortée par le constat que nous avons fait sur la capturabilité des gerbilles qui en saison pluvieuse, sont très abondantes et en saison sèche, se raréfient (données personnelles dans la zone de Kébémér). Si comme observé au Burkina Faso par Sicard (1992), les *G. nigeriae* du Sénégal se reproduisent plus tôt que les *Taterillus*, cela signifie que les gerbilles capturées sur le terrain et mises en enclos étaient plus vieilles que les *Taterillus*. Ceci expliquerait aussi le fait qu'elles se soient moins reproduites et qu'elles aient survécu moins longtemps. Sicard (1992) indique que la période où les gerbilles deviennent rares dans la nature, coïncide avec leur période d'estivation lorsqu'elles ont accumulé beaucoup de graines dans leurs terriers. Cette notion d'estivation pourrait expliquer également pourquoi bon nombre de *G. nigeriae* de la génération parentale dans les trois enclos sont restés introuvables depuis leur relâcher.

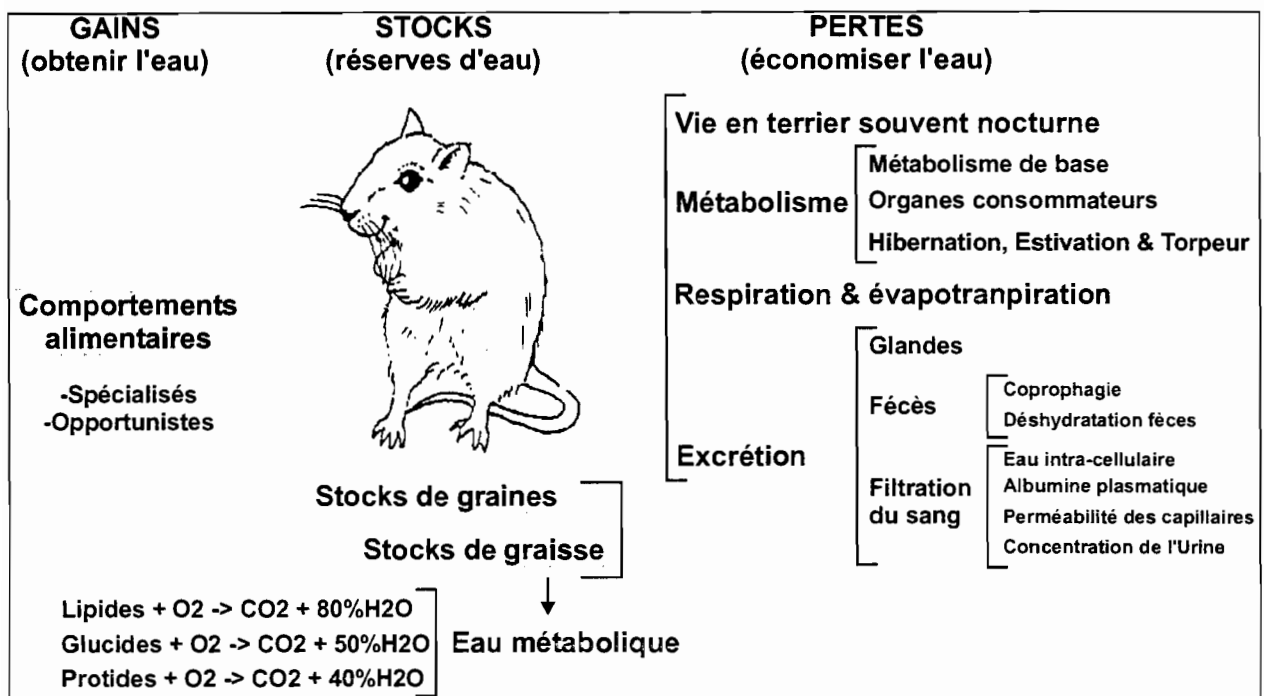
Dans les conditions de l'expérience, les *Taterillus* se reproduisent plus que les gerbilles et ne semblent pas souffrir de la compétition directe avec elles. Mais, dans la nature, il se peut que les gerbilles réussissent à saturer le milieu en se reproduisant avant les *Taterillus* et parviennent à réduire par consommation et stockage les ressources disponibles, diminuant ainsi le succès de la reproduction plus tardive des *Taterillus*.

**CHAPITRE IV**

**ECOPHYSIOLOGIE :  
BESOINS EN EAU COMPARES  
DES GERBILLES & *TATERILLUS***

## Introduction

Tous les êtres vivants doivent maintenir leur volume d'eau corporel (la volémie: V) dans des limites compatibles avec la vie (les limites homéostasiques). Ils n'ont donc pas d'autre solution que d'équilibrer leurs gains et leurs pertes en eau. Cet ajustement permanent est particulièrement contraignant pour les organismes qui vivent dans les environnements arides où ils affrontent des épisodes de manque d'eau et de nourriture qui peuvent être saisonniers (e.g. zone sahélienne) ou aléatoires (e.g. déserts). C'est pourquoi ces organismes ont développé au cours de leur évolution une grande diversité d'adaptations à l'aridité qui leur permettent d'acquérir, de stocker et/ou d'économiser l'eau de façon particulièrement efficace (Figure 16).

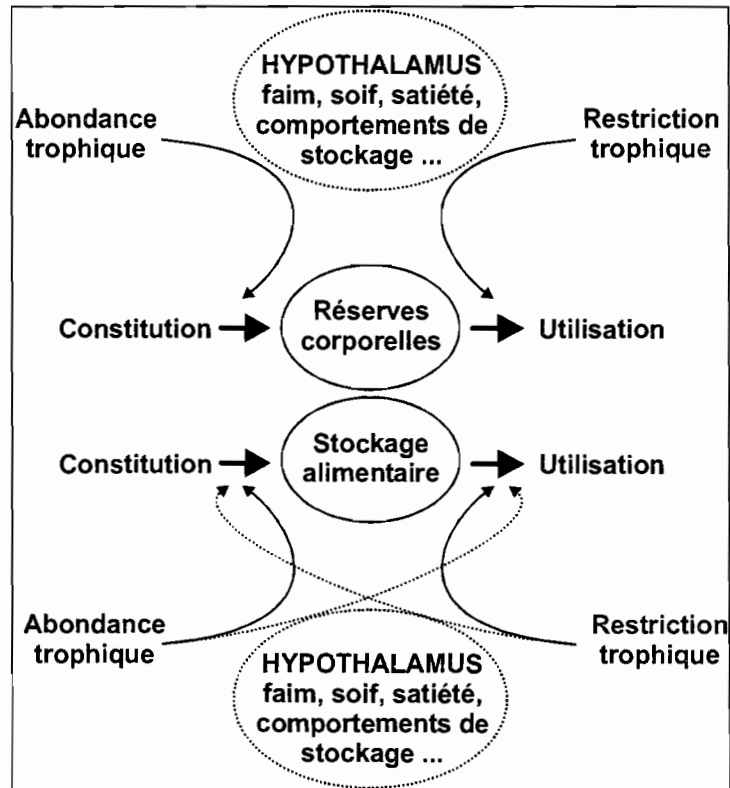


**Figure 16 :** Détail des voies anatomiques, physiologiques et comportementales impliquées dans les gains, le stockage et les pertes d'eau chez les rongeurs.

Les rongeurs ne boivent généralement pas d'eau libre à l'état naturel et se contentent de l'eau des aliments qu'ils consomment. C'est ainsi que certains rongeurs des zones arides se sont spécialisés dans la consommation de plantes hyper-salées, hypo- ou hyper-carbonées, voire, de plantes toxiques.

Mais nombre d'espèces des zones arides et désertiques ont conservé un régime alimentaire plus opportuniste comportant des végétaux, des graines et éventuellement des insectes. C'est d'ailleurs le cas des trois espèces qui font l'objet de ce travail.

Le comportement de stockage d'aliments dans des caches (food hoarding), comme la constitution de réserves de graisses corporelles, ont été décrits en laboratoire et dans la nature chez bon nombre d'espèces désertiques et non désertiques et elles peuvent être très développées chez les premières (revue *in* Vander Wall 1990). On sait que les réserves de graisse corporelles sont élaborées pendant les périodes d'abondance trophique (contrôle de l'appétit et orientation du métabolisme) et utilisées pendant les périodes de restriction en eau et nourriture (Figure 17).



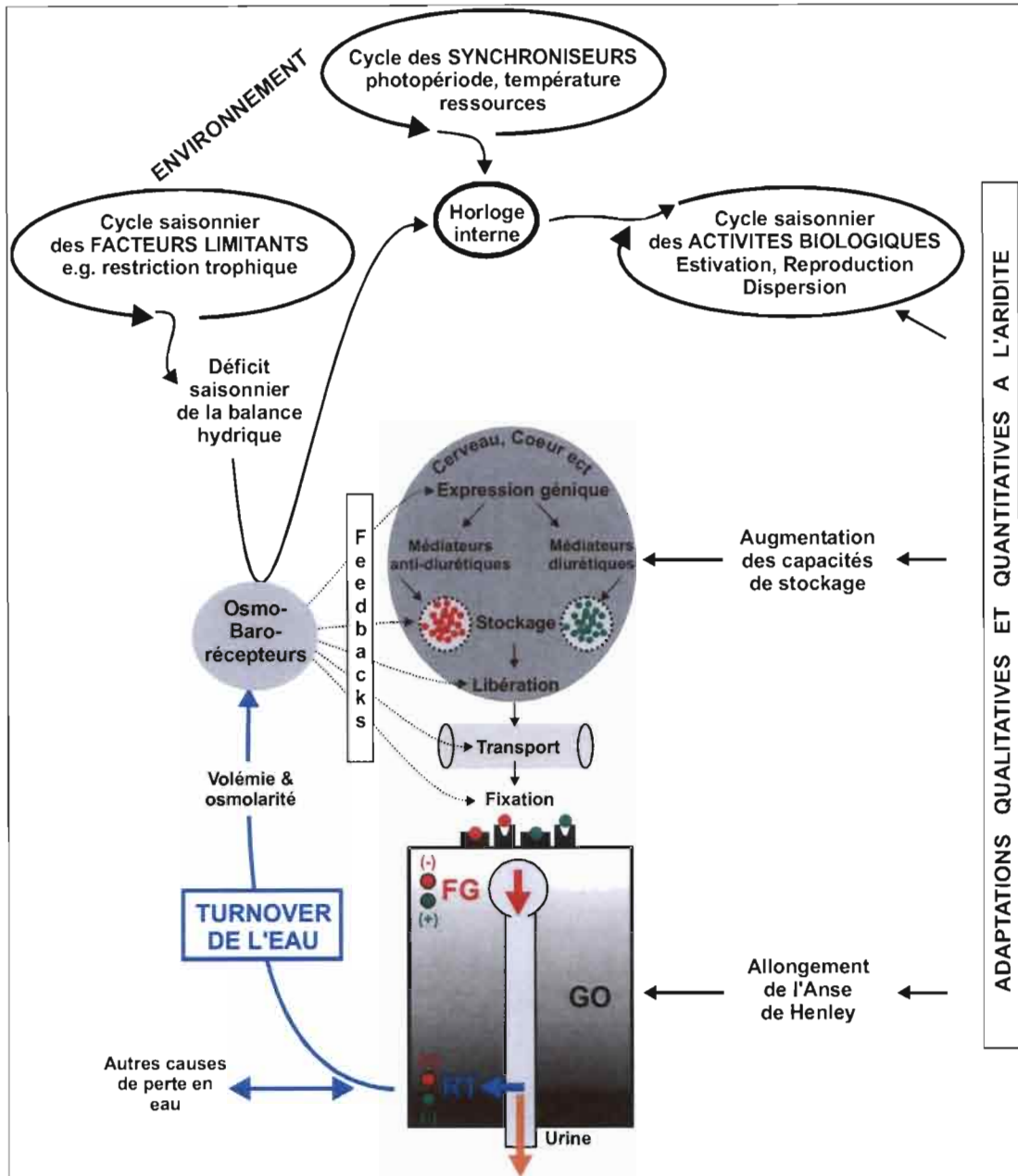
**Figure 17 :** La régulation du comportement de stockage en terrier est stimulé par l'abondance trophique et inhibé par la restriction trophique chez certaines espèces (flèches en traits pleins) mais c'est le contraire chez d'autres (flèches en traits pointillés).

Comme les autres mammifères, les rongeurs des zones arides ont développé des adaptations comportementales, anatomiques et physiologiques qui leur permettent de réduire leurs pertes en eau. Ils adoptent en général un mode de vie en terrier souvent associé avec un mode de vie nocturne. En abaissant leur métabolisme, les rongeurs peuvent économiser de l'énergie et de l'eau ; ce qui représente un avantage lorsque les ressources sont limitées. Au sein d'un même taxon, les espèces désertiques ont en général un métabolisme de base plus faible que les espèces non désertiques. Le métabolisme de base correspond à l'énergie nécessaire au maintien des fonctions vitales (principalement les gradients ioniques transmembranaires) chez l'animal au repos à la neutralité thermique (sans échanges caloriques).

L'adaptation la plus efficace semble être un effondrement du métabolisme de base associé à une baisse importante de la température corporelle. On parle alors d'estivation chez les espèces qui vivent dans les déserts chauds (e.g. Sahara) et d'hibernation chez les espèces qui vivent dans les déserts froids (e.g. Désert de Gobi). On parle de torpeur lorsque l'abaissement de la température corporelle ne dure que quelques heures par jour. Chez certains rongeurs des zones arides les pertes par respiration sont réduites par des dispositifs qui permettent de récupérer une partie de l'eau de l'air expiré. Mais de façon plus générale, ces pertes ne sont importantes que pendant la phase d'activité à la surface du sol. En effet, l'humidité des terriers des rongeurs est souvent très élevée.

Les pertes d'eau par excrétion, quant à elles, comportent les productions glandulaires, les pertes associées à la production de fèces et les pertes liées à la filtration permanente du sang. Chez les espèces désertiques les productions glandulaires sont généralement réduites. Pour réduire les pertes en eau liées à la filtration du sang, les rongeurs ont développé la plus grande diversité d'adaptations (revue in Laccas *et al.*, 2000) ; on notera : i) -l'utilisation prioritaire de l'eau intracellulaire, ii) -l'augmentation de la concentration de certaines protéines plasmatiques comme l'albumine, iii) -la diminution de la perméabilité des capillaires sanguins, mais surtout – iv) l'augmentation du pouvoir de concentration urinaire.

Ce dernier facteur dépend : du gradient d'osmolarité (GO) du tissu interstitiel du rein, du taux de filtration glomérulaire du sang, et du taux de réabsorption tubulaire de l'eau. Le gradient d'osmolarité du tissu interstitiel résulte d'une expulsion active de  $\text{Na}^+$  qui se produit tout le long de l'Anse de Henley. Plus cette anse est longue, plus ce gradient est important et donc la concentration urinaire élevée. La filtration glomérulaire du sang (FG) et la réabsorption tubulaire de l'eau (RT) sont respectivement inhibée et stimulée par les médiateurs antidiurétiques (Vasopressine et Galanine) alors qu'inversement les médiateurs diurétique (Aldostérone et Peptides natriurétiques) stimulent FG et réduisent RT (Figure 18). Les espèces désertiques ont des Anses de Henley plus longues que les autres (effet de la sélection naturelle sur un caractère anatomique non neutre vis-à-vis d'une adaptation). Les médiateurs du pouvoir de concentration urinaire (et leurs récepteurs) sont produits en quantités considérablement plus élevées chez les espèces des zones arides que chez les autres.



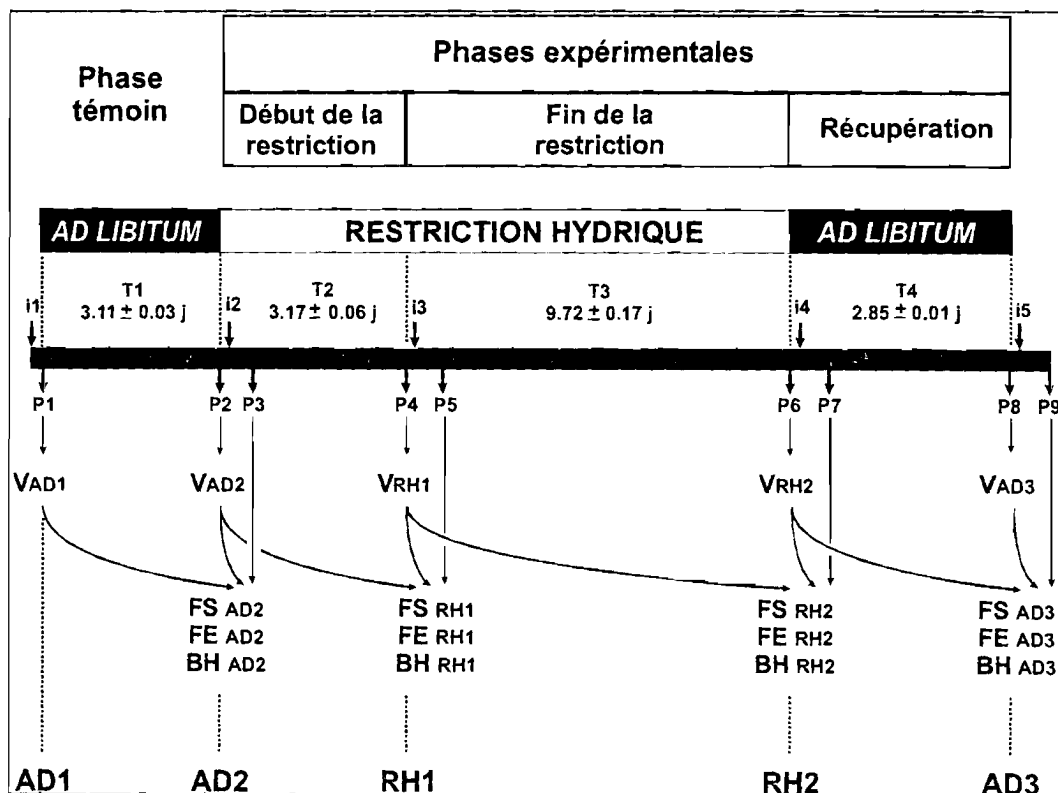
**Figure 18:** Mécanismes de régulation du pouvoir de concentration urinaire chez les mammifères et adaptation à l'aridité de ces mécanismes de régulation. FG = filtration glomerulaire. RT = réabsorption tubulaire. GO = gradient d'osmolarité.

L'objectif de ce travail est de comparer l'aptitude à économiser l'eau chez *G. nigeriae* (espèce envahissante) et chez *T. gracilis* et *T. pygargus* (espèces résidentes). Nous avons décidé d'utiliser la méthode à l'eau tritiée qui ne fait pas l'hypothèse que les animaux restent en équilibre hydrique et permet de déterminer les flux entrants et sortant d'eau ainsi que le bilan ou balance hydrique. Les individus ont été capturés sur le terrain au Sénégal et transférés le plus rapidement possible au Mali où ils subissent une expérience de déshydratation et de réhydratation après environ 2 semaines d'acclimatation.

#### IV.1 Matériel et Méthodes

Les techniques de marquage isotopique ont permis de déterminer un indicateur plus global de la capacité à économiser l'eau : la vitesse de renouvellement ou turnover de l'eau (cf. Figure 18). Ces techniques de marquage isotopique permettent de mesurer le turnover de l'eau, aussi bien dans la nature qu'en laboratoire, pendant une période de quelques jours. La technique à l'eau tritiée que nous avons utilisé dans ce travail n'impose pas de considérer que les animaux sont en équilibre hydrique. Par conséquent, les flux entrants et sortants sont mesurés en tenant compte des variations de la volémie ( $FE \neq FS$ ) et la balance hydrique, qui est la différence entre les flux entrants et sortants ( $BH = FE - FS \neq 0$ ), peut être positive (si  $FE > FS$ ) ou négative (si  $FE < FS$ ).

##### IV.1.1 Protocole de déshydratation / réhydratation.



**Figure 19 :** Protocole expérimental mis en place pour comparer les réponses des espèces à la déshydratation et à la réhydratation. Sont distingués 5 temps (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3) et 4 phases : phase-témoin (AD1-AD2), début de restriction hydrique (AD2-RH1), fin de restriction hydrique (RH1-RH2), phase de récupération (RH2-AD3). I = injection, P = ponction, VAD = volume ad-libitum, FS = flux sortant, FE = flux entrant, BH = bilan hydrique.

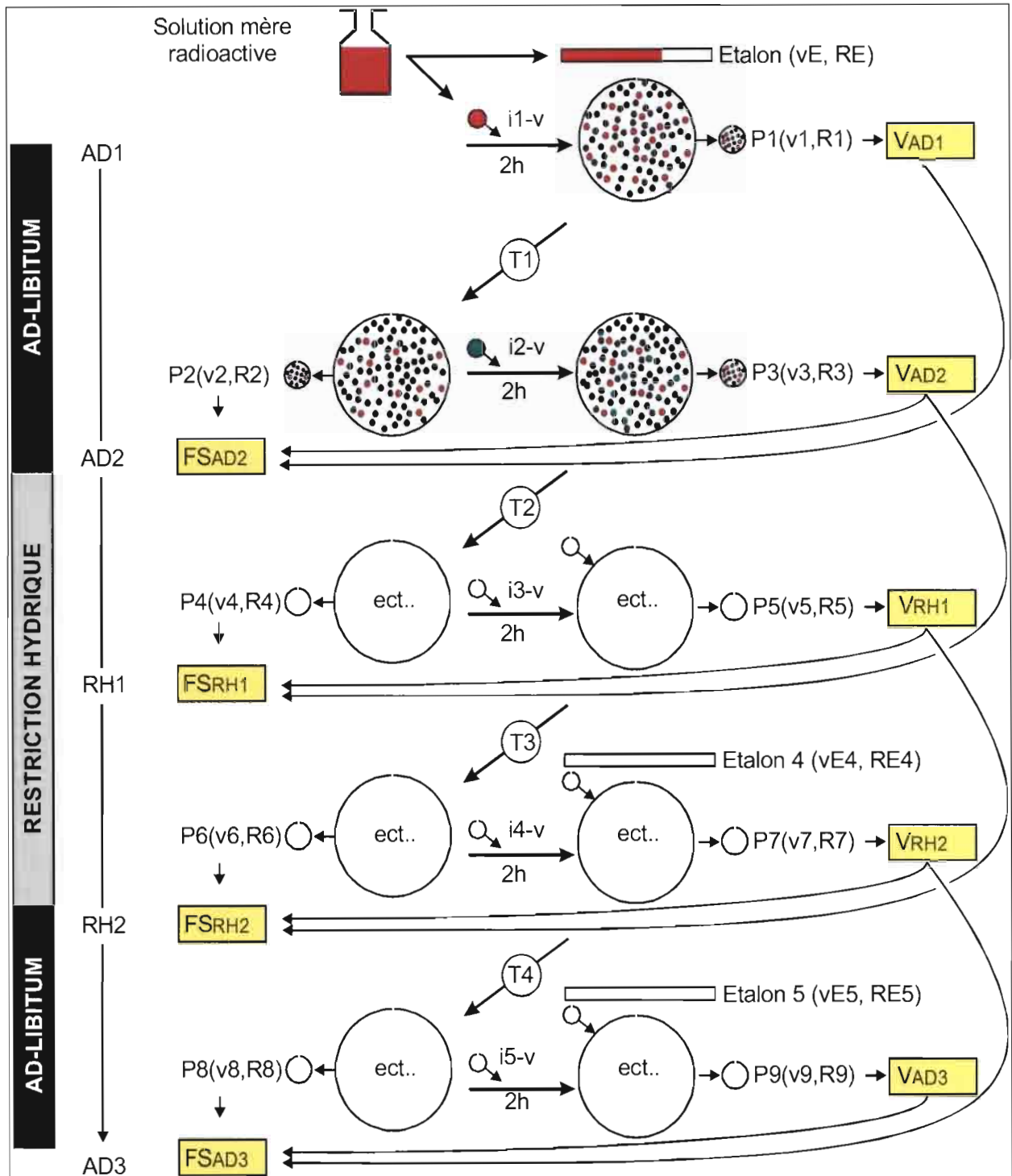
Le protocole comporte une phase témoin d'environ 3 jours pendant laquelle les animaux reçoivent une alimentation *ad-libitum* (Figure 19). Cette phase est suivie par une phase de déshydratation d'environ 13 jours pendant laquelle les animaux subissent une restriction

hydrique. Les animaux bénéficient enfin d'une phase de réhydratation pendant laquelle ils retrouvent une alimentation *ad-libitum*. Les animaux sont élevés dans des cages individuelles dans lesquelles ils disposent d'une boîte refuge comportant de la paille et surélevés. Pendant les phases *ad-libitum* du début et de la fin d'expérience les animaux reçoivent une alimentation composée de biscuits pour rongeurs et de concombres à volonté. Pendant la phase de restriction les animaux reçoivent des biscuits pour rongeurs et par trois fois (en J3, J7 et j12) une ration de concombre correspondant environ à 20% de leur poids corporel.

Les animaux sont pesés régulièrement, notamment au début et à la fin de chaque phase (AD1, AD2, RH1, RH2 et AD3). Les poids sont corrigés des volumes injectés et prélevés. Les variations pondérales sont exprimées en % du poids initial et calculées en fin de phase : phase témoin (v\_PAD2), début et fin de restriction hydrique (v\_PRH1 ; v\_PRH2) et après 3 jours de récupération (v\_PAD3). L'application de la méthode à l'eau tritiée permet de calculer la volémie à chacun des 5 temps d'expérience : VAD1, VAD2, VRH1, VRH2, VAD3.

Elle permet également de calculer pendant chacune des 4 phases de l'expérience : -les flux entrants d'eau (FEAD2, FERH1, FERH2, FEAD3), -les flux sortant d'eau (FEAD2, FERH1, FERH2, FEAD3) et (par différence), -le bilan hydrique (BHAD2, BHRH1, BHRH2, BHAD3).

## IV.1.2 Méthode à l'eau tritiée



**Figure 20 :** Principe de la méthode à l'eau tritiée. Le jeu des injections ( $i1$  à  $i5$ ) et des ponctions ( $P1$  à  $P9$ ) permet de mesurer les volémies ( $VAD1$  à  $VAD3$ ) pour chacun des **5 temps** de l'expérience (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3) ainsi que les flux sortant ( $FSAD1$  à  $FSAD3$ ) pour chacune des **4 phases** de l'expérience : phase-témoin (AD1-AD2), début de restriction hydrique (AD2-RH1), fin de restriction hydrique (RH1-RH2), phase de récupération (RH2-AD3). Les formules permettent également de calculer les flux entrants correspondant compte tenu des variations de la volémie. Finalement, il est possible de calculer le bilan hydrique (Flux entrant – flux sortant) au cours de chacune des 4 phases de l'expérience. T = temps, vE = volume Etalon.

- Cette méthode utilise de l'eau marquée au tritium  $\text{H}_2\text{O} + \text{T} \rightarrow \text{HTO} + \text{H}$ , un marqueur qui diffuse très rapidement dans tous les compartiments liquidiens de l'organisme. Une 1<sup>o</sup> injection intra-péritonéale d'HTO de volume  $v$  permet d'injecter une microquantité de tritium quantifiée par comparaison à un étalon de volume  $v_E$  et de radioactivité  $R_E$  qui sera mesurée ultérieurement à l'aide d'un compteur de scintillations  $\beta$ . La radioactivité  $\beta$  du tritium a une courte portée et un temps de demi-vie d'une dizaine d'année. Elle ne présente pas de danger aux doses utilisées (75  $\mu$ -curie par animal).
- Environ 2h après l'injection (lorsque l'HTO a diffusé dans les compartiments liquidiens de l'organisme et que l'on est à l'équilibre isotopique) on prélève un 1<sup>o</sup> échantillon de sang ou d'urine (P1) de volume  $v_1$  dont la radioactivité  $R_1$  sera mesurée ultérieurement. Ces premières mesures permettent d'estimer la volémie initiale (VAD1). Nous avons prélevé préférentiellement de l'urine et/ou procédé à des ponctions de sang dans la queue. Dans les rares cas où ces deux alternatives ne « *marchaient* » pas nous avons procédé à des ponctions de sang sous-orbitaires.
- Après 3 jours (T1) nous avons procédé à un 2<sup>o</sup> prélèvement (P2) de volume  $v_2$  et de radioactivité  $R_2$  ; puis injecté ( $i_2$ ) à nouveau un volume  $v$  de tritium et 2h après procédé à un 3<sup>o</sup> prélèvement (P3) de volume  $v_3$  et de radioactivité ( $R_3$ ). Ceci et l'estimation de VAD1 permettent d'estimer la volémie à la fin de la période témoin (VAD2) ; mais aussi les flux d'eau entrants et sortants et le bilan hydrique pendant la phase témoin (FEAD2, FSAD2, BHAD2).
- Après 3 jours (T2), on procède à un 4<sup>o</sup> prélèvement (P4) de volume  $v_4$  et de radioactivité  $R_4$ . Il est suivi par une 3<sup>o</sup> injection ( $i_3$ ) d'un volume  $v$  de tritium et 2h après, par un 5<sup>o</sup> prélèvement (P5) de volume  $v_5$  et de radioactivité  $R_5$ . Ceci et l'estimation de VAD2 permettent d'estimer la volémie 3 jours après le début de restriction hydrique (VRH1) ainsi que les flux d'eau entrants et sortants et le bilan hydrique en début de restriction hydrique (FERH1, FSRH1, BHRH1).
- Après 10 jours (T3), on procède à un 6<sup>o</sup> prélèvement (P6) de volume  $v_6$  et de radioactivité  $R_6$  ; puis à une 4<sup>o</sup> injection ( $i_4$ ) d'un volume  $v$  de tritium et 2h après, à un 7<sup>o</sup> prélèvement (P7) de volume  $v_7$  et de radioactivité  $R_7$ . Ces mesures associées à l'estimation de VRH1 permettent d'estimer la volémie en fin de restriction hydrique (VRH2) ainsi que les flux d'eau entrants et sortants et le bilan hydrique en fin de restriction hydrique (FERH2, FSRH2, VRH2).
- Après 3 jours (T4) on procède à un 8<sup>o</sup> prélèvement (P8 :  $v_8, R_8$ ) et à une dernière injection de tritium ( $i_5$ ) et 2h après, à un dernier prélèvement (P9 :  $v_9, R_9$ ). Ces mesures associées à l'estimation de VRH2 permettent d'estimer la volémie, les flux d'eau entrants et sortants ainsi que le bilan hydrique après 3 jours de récupération en fin d'expérience (VAD3, FERH2, FSRH2, VRH2).

L'étalon de volume  $v_E$  et de radioactivité  $RE$  permet de déterminer la quantité  $Q$  d'eau tritiée contenue dans le volume  $v$  injecté aux animaux :

$$Q = RE * v / v_E.$$

A l'équilibre isotopique, cette quantité est diluée de façon homogène dans le sang, la lymphe, l'urine et les divers compartiments liquidiens de l'organisme ; y compris dans le volume  $v_1$  du prélèvement  $P_1$ . Une simple règle de trois permet de trouver le volume initial  $VAD_1$  :

$$VAD_1 = Q * v_1 / R_1$$

d'où

$$VAD_1 = \frac{v * RE * v_1}{R_1 * v_E} \quad (\mathbf{F\ 1})$$

Le fait de procéder à une seconde injection (et à un 3<sup>o</sup> prélèvement ( $P_3$ ) deux heures plus tard) permet de déterminer à nouveau la volémie sans faire l'hypothèse que le volume d'eau n'a pas changé ; cf. Nagy 1972). Précisons aussi que cette seconde injection permet de réapprovisionner en radioactivité les compartiments liquidiens. En appliquant le même raisonnement que pour le calcul du volume  $VAD_1$ , on obtient pour  $VAD_2$  :

$$VAD_2 = v * RE/v_E * v_3 / (R_3 - rr)$$

où  $rr$  représente la radioactivité résiduelle liée à la 1<sup>o</sup> injection. Une simple règle de trois permet de déduire  $rr$  à partir de la ponction  $P_2$  :

$$rr = R_2 * v_3/v_2.$$

D'où la formule :

$$VAD_2 = \frac{v * RE * v_3}{[R_3 - (R_2 * v_3/v_2)] * v_E} \quad (\mathbf{F\ 2})$$

Et par récurrence on obtient les autres formules :

$$VRH_1 = \frac{v * RE * v_5}{[R_5 - (R_4 * v_5/v_4)] * v_E}$$

$$VRH_2 = \frac{v * RE * v_7}{[R_7 - (R_6 * v_7/v_6)] * v_E}$$

$$VAD_3 = \frac{v * RE * v_9}{[R_9 - (R_8 * v_9/v_8)] * v_E} \quad (\mathbf{F\ 3\ à\ 5})$$

Les équations relatives aux flux d'eau échangés pendant les phases sont plus complexes. Elles ont été initialement établies par Lifson et McClintock (1966) et reprises à deux occasions (Nagy en 1972 ; Nagy and Costa 1980). Nous avons utilisé les formules éditées en 1980 qui permettent de distinguer deux situations selon que le renouvellement de l'eau varie linéairement (cas des rongeurs) ou exponentiellement avec le temps. Avec une approximation linéaire, le flux sortant d'eau en fin de phase témoin est donné par la formule suivante :

$$FSAD_2 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (sortant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = \frac{2000 (VAD_2 - VAD_1) \text{Ln} (R_1 \cdot v_2 \cdot VAD_1 / R_2 \cdot v_1 \cdot VAD_2)}{T_1 \cdot (PAD_1 + PAD_2) \cdot \text{Ln}(VAD_2 / VAD_1)} \quad (\text{F } 6)$$

Pour information, avec une approximation exponentielle le flux sortant d'eau serait donné par la formule suivante :

$$FSAD_2 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (sortant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = \frac{2000 (VAD_2 - VAD_1) \text{Ln} (R_1 \cdot v_2 \cdot VAD_1 / R_2 \cdot v_1 \cdot VAD_2)}{T_1 \cdot (PAD_1 + PAD_2) \cdot \text{Ln}(VAD_2 / VAD_1)}$$

Par récurrence on obtient les autres formules :

$$FSRH_1 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (sortant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = \frac{2000 (VRH_1 - VAD_2) \text{Ln} (R_3 \cdot v_4 \cdot VAD_2 / R_4 \cdot v_3 \cdot VRH_1)}{T_2 \cdot (PAD_2 + PRH_1) \cdot \text{Ln}(VRH_1 / VAD_2)}$$

$$FSRH_2 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (sortant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = \frac{2000 (VRH_2 - VRH_1) \text{Ln} (R_5 \cdot v_6 \cdot VRH_1 / R_6 \cdot v_5 \cdot VRH_2)}{T_3 \cdot (PRH_2 + PRH_1) \cdot \text{Ln}(VRH_2 / VRH_1)}$$

$$FSAD_3 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (sortant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = \frac{2000 (VAD_3 - VRH_2) \text{Ln} (R_7 \cdot v_8 \cdot VRH_2 / R_8 \cdot v_7 \cdot VAD_3)}{T_4 \cdot (PRH_2 + PAD_3) \cdot \text{Ln}(VAD_3 / VRH_2)} \quad (\text{F } 7 \text{ à } 9)$$

Quant à la formule qui permet de calculer le flux d'eau entrant au cours de la période témoin:

$$FEAD_2 = \frac{\text{ml H}_2\text{O (entrant)}}{\text{kg} \cdot \text{jour}} = FSAD_2 + \frac{2000 (VAD_2 / VAD_1)}{T_1 \cdot (PAD_1 + PAD_2)} \quad (\text{F } 10)$$

Et par récurrence on obtient les autres formules :

$$VRH_1 = \frac{v \cdot RE \cdot v_5}{[R_5 - (R_4 \cdot v_5 / v_4)] \cdot vE}$$

$$VRH_2 = \frac{v \cdot RE \cdot v_7}{[R_7 - (R_6 \cdot v_7 / v_6)] \cdot vE}$$

$$VAD_3 = \frac{v \cdot RE \cdot v_9}{[R_9 - (R_8 \cdot v_9 / v_8)] \cdot vE} \quad (\text{F } 11 \text{ à } 13)$$

PAD1, PAD2, PRH1, PRH2 et PAD3 sont les poids du corps en grammes et le chiffre 2000 est un facteur de conversion en kg. Les prélèvements de sang et d'urine (entre 20 et 120 microlitres) sont réalisés à l'aide de microtubes (plusieurs si nécessaire) dans lesquels environ 10 microlitres d'héparine ont été aspirés par capillarité (pour faciliter la montée du sang). Ces microtubes sont hermétiquement bouchés et conservés au froid, les microtubes de sang sont ensuite centrifugés pour recueillir les plasmas. Les volumes v1 à v9 sont calculés après soustraction de la quantité d'héparine mise dans le microtubes et en appliquant un facteur 95% aux plasmas (considérant que le plasma comporte environ 95% d'eau). Ces échantillons sont alors placés dans une fiole de comptage dans laquelle on rajoute de l'eau distillée (pour assurer un certain volume), un décolorant (pour réduire le quenching) et du liquide scintillant biodégradable (Amersham Biosciences). Les fioles sont alors placées dans un compteur à tritium qui permet de déterminer les radioactivités R1 à R9 en coups par minute (cpm).

### Paramètres physiologiques étudiés et unités

Les volémies (V) sont exprimées en % du poids et donnent une idée assez grossière du degré d'hydratation des individus. Seul un effondrement marqué de la volémie traduit une déshydratation.

Les flux sortants (FS) d'eau sont exprimés en ml/kg/jour et traduisent la vitesse du renouvellement quotidien de l'eau du corps ; plus elle est lente plus l'animal est économe. Cette unité étant très influencée par la taille et le métabolisme, des corrections ont été proposées en fonction des taxons (Richmond *et al.* 1962 ; Streit 1982). Chez les rongeurs les flux sortants sont souvent exprimés en ml/kg<sup>0.82</sup>/jour. Mais cette nuance n'a finalement que peu d'intérêt dans le cas de notre étude qui se limite à comparer les réponses du métabolisme hydrique chez des espèces proches tant au plan phylogénétique (ce sont des Gerbillidées) que corporel (les *Taterillus* pèsent guère plus du double des *Gerbillus*). Nous avons donc opté pour une unité plus proche de la signification écologique du paramètre en exprimant les flux sortants en % de la réserve d'eau corporelle par jour. Lorsque FS = 10% cela signifie que (si rien de change) l'animal renouvelle l'ensemble de l'eau de son organisme en 10 jours.

La balance hydrique (bilan hydrique = différence entre les flux entrants et sortants d'eau) est aussi exprimée en % de la réserve d'eau par jour. Une balance de -2% indique que l'animal perdra 10% de sa volémie en 5 jours.

## IV.2 Résultats

### IV.2.1 Conditions contrôlées et non-contrôlées

Outre les facteurs que nous contrôlons (i.e. espèce et conditions d'expérience) d'autres sont susceptibles d'avoir influencé les réponses métaboliques des individus.

- Un premier phénomène inattendu : en fin de restriction hydrique il est apparu que certains individus que nous avons nommés *résistants* avaient perdu nettement moins de poids que les autres que nous avons nommés *non-résistants*. Pour savoir si cette différence interindividuelle se retrouve au niveau des réponses à la déshydratation et à la réhydratation, nous avons distingué les individus résistants (R) et non-résistants (NR) dans les calculs et nous avons étudié les effets de la variable type (R vs NR) sur les paramètres étudiés.
- Il n'existe virtuellement pas de référence relatant l'existence d'un effet du sexe sur le pouvoir de concentration urinaire chez les rongeurs. Néanmoins, nos suivis de terrain à Oursi (Burkina-Faso) montrent que pendant la saison des pluies le turnover de l'eau de *G.nigeriae* est significativement plus élevé chez les mâles que chez les femelles (Sicard & Fuminier 1994). Cette différence s'estompe le reste de l'année ; mais aussi lorsque des individus des deux sexes sont soumis à diverses restrictions alimentaires. L'explication donnée est que pendant la saison des pluies : (i) les mâles ont des activités ambulatoires plus importantes que les femelles ; (ii) que ces dépenses en eau supplémentaires sont d'autant plus élevées que les mécanismes d'économie d'eau sont peu mobilisés à ce moment de l'année où les ressources sont abondantes (Sicard & Fuminier 1994). Ne pouvant cependant totalement exclure la possibilité d'une influence du sexe, nous avons étudié les effets éventuels du facteur-sexe.
- Aléas du piégeage, nous avons surtout capturé des *T. pygargus* en 2005 et nous avons été contraints de recommencer l'expérience en 2006 en ciblant les captures de *T. gracilis* et de *G. nigeriae*. Il ne s'agissait pas d'une duplication d'expérience, mais d'une tentative de rééquilibrage des effectifs pour pouvoir procéder à des comparaisons interspécifiques. Ce faisant, nous avons introduit un « facteur-date » susceptible d'avoir influencé les résultats. En effet, même si les 2 expériences ont été réalisées à la même saison (11-29 mars 05 vs 23 février-15 mars 06) et selon des conditions d'élevage similaires, nous ne savons pas si des différences incontrôlées existent à ce niveau, ni si les rongeurs ont vécu des événements différents avant leur capture en 2005 et 2006. Nous avons donc cherché à savoir si le facteur-date avait affecté les réponses des individus aux conditions d'expérience.
- Les vitesses de renouvellement de l'eau sont généralement plus importantes chez les jeunes que chez les adultes. Par exemple, cet effet varie entre 20% et 24% chez des espèces aussi différentes qu'*Arvicola terrestris* (Grenot *et al.*, 1982) et *Spermophilus pilosoma* (Grenot & Serrano 1982). De plus, l'âge de la maturité physiologique peut varier d'un individu à l'autre. Les résultats de cette analyse suggèrent que tous les individus étudiés étaient des adultes à

l'exception de trois *T. pygargus* qui semblent être à la limite juvénile-adulte : les femelles n°KB907 et n°KB901 et le mâle n°KB919 (Annexe 2). Nous avons donc cherché à savoir si les résultats obtenus chez ces trois présumés jeunes *T. pygargus* étaient différents de ceux obtenus chez les autres individus.

#### IV.2.2 Effectifs analysés par espèce.

Au total, 24 *T. gracilis*, 32 *T. pygargus* et 23 *Gerbillus nigeriae* ont été capturés au Sénégal et transférés au Mali., pour différentes raisons (cf tableau VIII) le jeu de données exploitables comporte finalement 69 individus.

**Tableau VIII** : Détail des effectifs des individus capturés et des individus exploitables pour comparer les réponses métaboliques des trois espèces étudiées.

	<i>T. gracilis</i>	<i>T. pygargus</i>	<i>G. nigeriae</i>
<b>Total capturé</b>	<b>24</b>	<b>32</b>	<b>23</b>
Echappés	0	0	1
Ponctions loupées	0	1	0
Mauvais état initial	0	3	3
Morts en cours d'expérience	0	0	2
Total des éliminés	0	4	6
<b>Total Exploitables</b>	<b>24</b>	<b>28</b>	<b>17</b>

Procéder à une analyse de variance à 6 facteurs (espèce, type, sexe, date, âge et conditions d'expérience) n'était pas possible en raison d'effectifs insuffisants dans certains sous-groupes. N'ayant pris en considération que les individus pour lesquels nous disposions d'un jeu complet de données, le facteur-condition d'expérience est renseigné chez tous les individus. Pour mettre en évidence les effets éventuels des 5 autres facteurs, nous avons comparé les réponses observées dans les sous-groupes exprimant toutes les combinaisons possibles de ces facteurs. Si les effectifs avaient été équilibrés dans chacune des classes de ces 5 facteurs nous aurions un nombre de  $3*2*2*2*2 = 48$  sous-groupes à comparer deux à deux. Mais en raison du déséquilibre des effectifs, seulement 23 sous-groupes peuvent être constitués (cf. partie gauche du Tableau IX).

**Tableau IX** : Partie gauche : Effectifs dans les sous-groupes exprimant toutes les combinaisons possibles des facteurs espèce (ESP : TG = *T. gracilis*, TP = *T. pygargus*, GN = *G. nigeriae*), type (TYP : R = individus résistants ; NR = individus non résistants), sexe (F = femelles, M = mâles). Date (DAT : E1 = expérience en 2005 ; E2 = expérience en 2006) et âge (AGE : AD = adulte ; JN= jeune). Partie droite : Effectifs disponibles dans les comparaisons deux à deux des sous-groupes ; ces derniers ont été classés de gauche à droite par ordre croissant d'effectifs.

ESP	TYPE	SEXE	DATE	AGE	AGE	DATE	SEXE	TYPE	ESP	
TG:24	R: 8	F: 4	E1: 4	AD: 4						
		M: 4	E2: 1	AD: 1		1 vs 3		4 vs 4		
	NR: 16	F: 10	E1: 3	AD: 3					8 vs 16	
			E1: 9	AD: 9		1 vs 9				
		M: 6	E2: 1	AD: 1					10 vs 6	
			E2: 2	AD: 2		2 vs 4				
TP: 28	R: 12	F: 9	E1: 4	AD: 4						
			E2: 8	JN: 1		7 vs 1		8 vs 1		
	NR: 16	M: 3	E1: 1	AD: 1					9 vs 3	
			E2: 3	JN: 1		2 vs 1			12 vs 16	24 vs 28
		F: 12	E2: 10	JN: 1					24 vs 17	
			E2: 11	JN: 1		10 vs 1		11 vs 1	12 vs 4	28 vs 17
GN:17	R: 9	F: 6	E2: 1	AD: 1						
			E1: 5	AD: 5		1 vs 5		6 vs 3		
	NR: 8	M: 3	E2: 1	AD: 1					9 vs 8	
			E1: 2	AD: 2		1 vs 2				
		F: 5	E2: 1	AD: 1					1 vs 4	
			E1: 4	AD: 4					5 vs 3	
M: 3	E2: 1	AD: 1					1 vs 2			
	E1: 2	AD: 2								

La partie droite du tableau 2 présente les effectifs des comparaisons par paires de sous-groupes ; ces derniers étant classés de gauche à droite par ordre décroissant des effectifs.

### IV.2.3 Effet de l'âge.

Les trois *T. pygargus* supposés en limite jeune-adulte appartiennent à trois groupes différents (cf. partie droite du tableau IX). L'analyse graphique de ces groupes montre que les variations du poids, de la volémie, des flux sortants et du bilan hydrique de ces 3 supposés jeunes restent quasi-systématiquement à l'intérieur de la fourchette des extrema observés dans leur groupe respectif (Annexe 3). La comparaison (Kruskal-Wallis ; One-Way) des 3 *T. pygargus* supposés jeunes avec les 25 autres *T. pygargus* montre en effet qu'il n'existe que quelques rares différences significatives (notamment poids, volémie en phase de restriction et flux sortant en phase de récupération :  $0.013 \leq p \leq 0.049$  ; Annexe 3). Il ne s'agit pourtant pas de différences liées à l'âge car ces différences résultent de tendances contradictoires (Figure 21). En effet certaines tendances indiquent que les trois individus sont franchement des adultes : leurs variations pondérales sont plus faibles, leurs flux sortants plus bas et leur bilan hydrique plus équilibré. Au contraire, d'autres tendances indiquent que les trois individus sont des jeunes : leur volémie plus élevée. On remarquera aussi que deux d'entre eux sont des individus résistants (la femelle KB901 et le mâle KB919), ce qui suggère très fortement qu'ils sont physiologiquement adultes (flèches verticales ; Annexe 2). Retenons de ces analyses que les individus étudiés doivent être considérés comme des adultes.

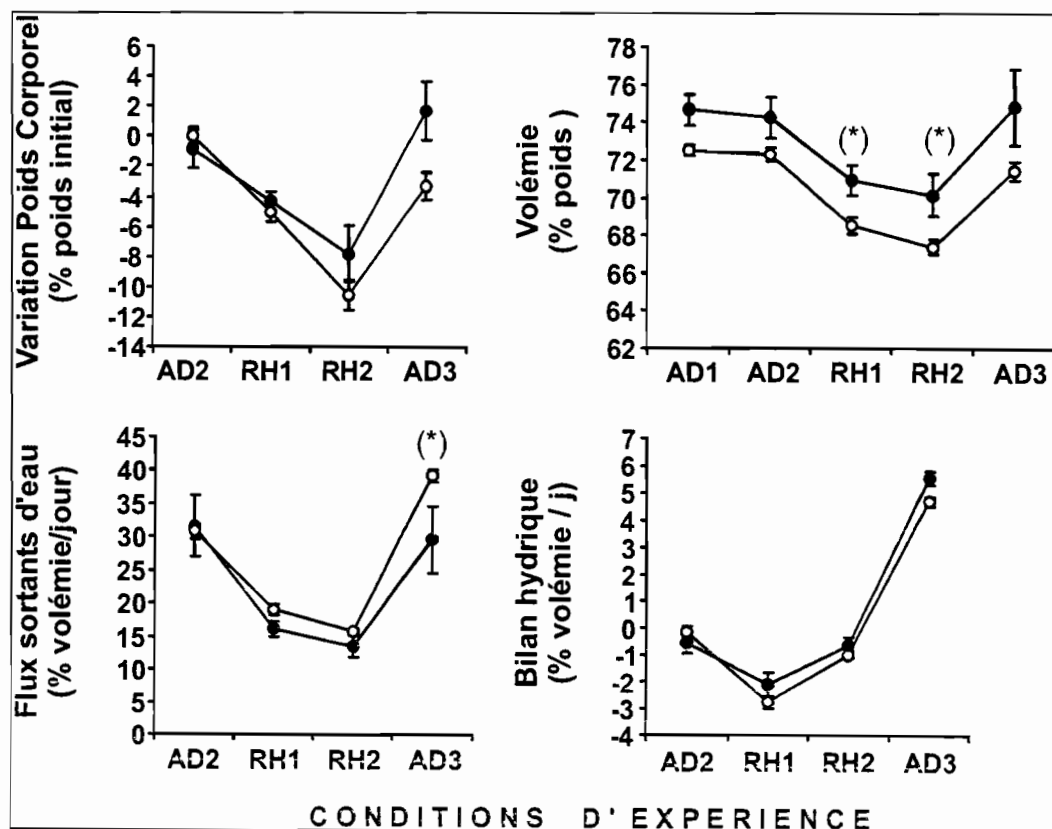


Figure 21 : Comparaison des 3 individus supposés jeunes et des 24 autres *T.pygargus*. Seulement 3 des variables étudiées diffèrent significativement en addition du poids corporel initial (non représenté sur la figure). AD = ad-libitum, RH = restriction hydrique.

#### IV.2.4 Effet de la date

Après regroupement des données relatives à l'âge, nous avons analysé les effets éventuels de la date à laquelle les expériences ont été réalisées. Nous avons procédé à une analyse graphique au sein des 9 sous-groupes par date (cf. partie droite du tableau IX). Chez *T. gracilis*, les valeurs observées en 2005 sont quasi-systématiquement comprises à l'intérieur de la fourchette des extrema observés en 2006 ; même dans les sous groupes de faible effectif (Annexe 5). Chez *T. pygargus*, les valeurs observées en 2006 sont strictement comprises à l'intérieur de la fourchette des extrema observés en 2005 (Annexe 6). Enfin chez *G. nigeriae*, les valeurs observées en 2005 restent à l'intérieur (ou très proches) de la fourchette des extrema observés en 2006 ; à l'exception des variations pondérales et de la volémie du mâle n°KB906 (Annexe 7). Seulement 1,1% des regroupements par date ont conduit à détecter une différence significative et l'analyse graphique montre qu'aucune tendance ne laisse supposer que les conditions de restrictions aient été plus contraignantes une des deux années.

Sur les 54 comparaisons (Kruskal-Wallis ; One-Way) testant « l'effet date » après regroupement des valeurs par espèce, une seule montre une différence significative : le bilan hydrique au cours de la phase témoin chez *G.nigeriae* (colonnes. XII-XIV ; Annexe 8). Sur les 90 comparaisons testant l'effet date dans le détail des sexes et des espèces, seulement une montre une différence significative : la volémie au cours de la phase témoin chez les mâles *G.nigeriae* (Colonnes. I-V ; Annexe 8). Sur les 108 comparaisons testant l'effet « date » dans le détail des groupes résistant vs non-résistant seulement 3 comparaisons montrent des différences significatives : les bilans hydriques d'individus non-résistants chez *G.nigeriae* et *T.gracilis* (Colonnes. VI-XI ; Annexe 7). Nous avons donc considéré qu'il n'existe pas d'effet date et les données obtenues en 2005 et 2006 ont été regroupées.

#### IV.2.5 Effet du sexe

Après regroupement des données relatives à l'âge de l'individu et à la date de l'expérience, nous avons analysé les effets du sexe. Les 54 comparaisons males vs femelles réalisées en regroupant les données par espèce ne mettent en évidence aucune différence significative entre les sexes ; ceci, à l'exception du fait que chez les 3 espèces les mâles sont significativement plus lourds que les femelles (Kruskal-Wallis ; One-Way ; colonnes VII à IX Annexe 9). Les 108 comparaisons réalisées pour tester l'effet du sexe dans le détail des groupes résistants vs non-résistants ne permettent de mettre en évidence que 3 différences significatives : le poids initial d'individus résistants (chez *T. gracilis* et *G.nigeriae*), les flux sortants d'eau d'individus non résistants en fin de restriction hydrique (chez *T.gracilis*) (Kruskal-Wallis ; One-Way ; colonnes I à VI Annexe 9. Figure 22). Nous avons donc considéré qu'il n'existe pas d'effet du sexe.

#### IV.2.6 Effets « espèce », « type » & « conditions d'expérience »

Nous avons finalement procédé à une analyse de variance (ANOVA) pour mettre en évidence les effets directs et croisés des variables Espèce, Type, Conditions & Sexe. L'effet sexe a été rajouté pour vérifier qu'il n'avait effectivement pas d'effet direct important. Les effets mis en évidence dans l'ANOVA ont été analysés à l'aide de tests non paramétriques. Enfin, nous avons procédé à des corrélations : -(i) pour chercher à savoir si le poids corporel initial a influencé les réponses observées ; -(ii) pour vérifier s'il existe une relation entre la capacité à réduire les flux sortants d'eau et l'aptitude à maintenir la balance hydrique proche de l'équilibre

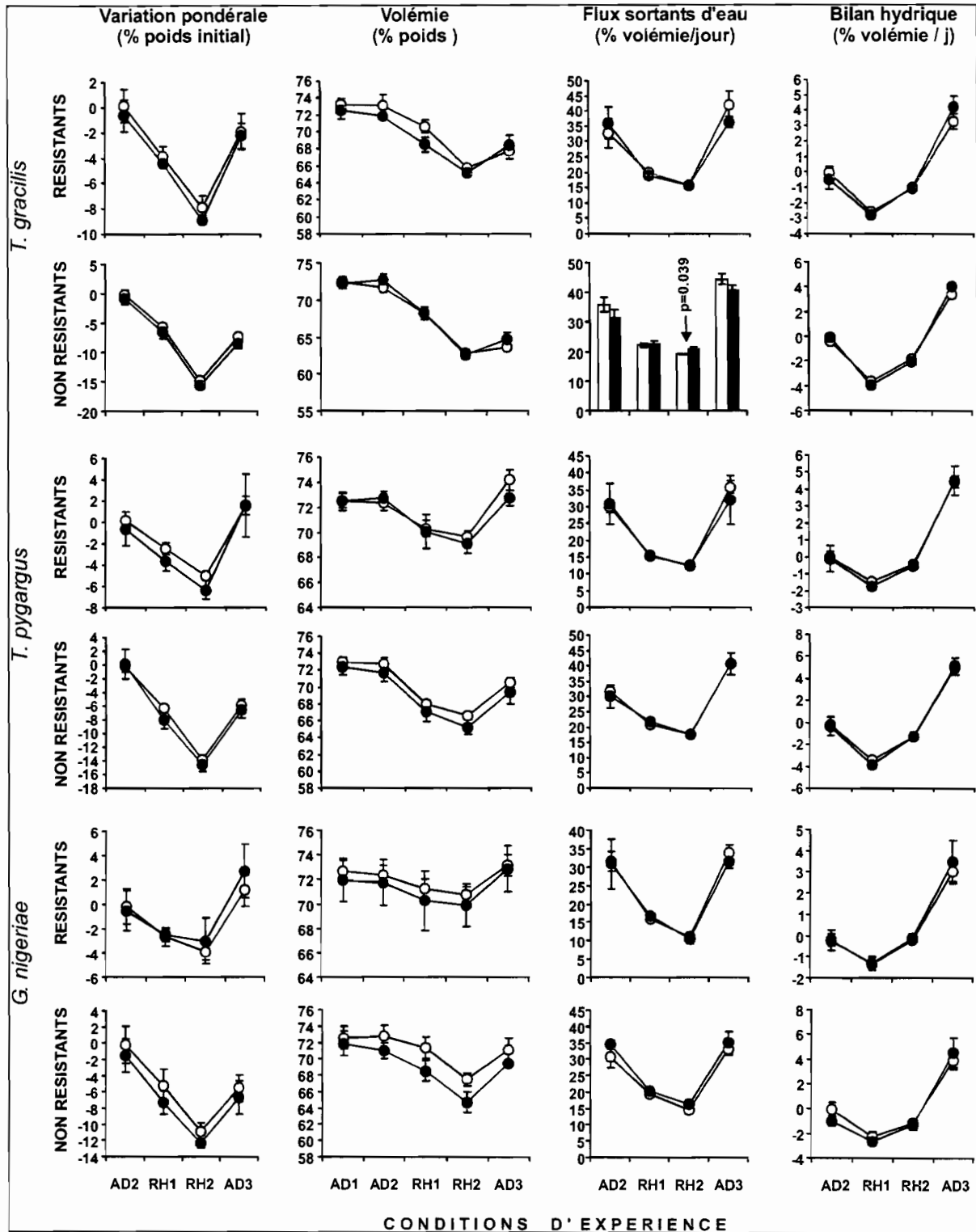


Figure 22 : Effet du sexe sur les paramètres étudiés chez les 3 espèces. La seule différence significative observée concerne les flux sortant en fin de restriction hydrique chez les *T. gracilis* non résistants (détail des tests en annexe 9). AD = ad-libitum, RH = restriction hydrique

#### IV.2.7 Poids corporel et variations pondérales

L'observation des poids initiaux classés par ordre croissant suggère que les individus sont adultes (Annexe 3). En effet, d'une part, les mâles que l'on sait être plus lourds que les femelles à l'âge adulte sont situés à droite des distributions ; d'autre part les individus résistants que l'on peut supposer être physiologiquement adultes se distribuent équitablement. L'analyse statistique confirme que les femelles sont moins lourdes que les mâles chez *T.gracilis* ( $41.7 \pm 1.7$  vs  $50.3 \pm 2.5$  g ;  $p=0.011$ ), *T.pygargus* ( $42.4 \pm 1.4$  vs  $49.9 \pm 2.7$  g ;  $p=0.022$ ) et *G. nigeriae* ( $19.2 \pm 1.6$  vs  $25.9 \pm 1.9$  g ;  $p=0.004$ ). L'analyse de variance montre que 84% de la variabilité des changements pondéraux s'expliquent par des effets directs et croisés des facteurs : type, condition, espèce et sexe (Tableau X).

**Tableau X:** Analyse de variance des variations pondérales (% poids initial). Anova avec  $n=276$ . Multiple R = 0.915. Squared multiple R = 0.837. DDL = degrés de liberté

SOURCES DE VARIANCE	DDL	F-RATIO	P
TYPE (Résistant, non résistant)	1	221.693	<b>0.000</b>
<b>CONDITION</b> (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3)	3	161.136	<b>0.000</b>
<b>TYPE x CONDITION</b>	3	33.369	<b>0.000</b>
ESPECE (Tg, Tp, Gn)	2	13.141	<b>0.000</b>
<b>ESPECE x CONDITION</b>	6	4.124	<b>0.001</b>
SEXE	1	4.822	<b>0.029</b>
ESPECE x TYPE	2	2.256	0.107
TYPE x SEXE	1	1.418	0.235
ESPECES x TYPE x SEXE	2	1.046	0.353
CONDITION x SEXE	3	0.262	0.853
TYPE x CONDITION x SEXE	3	0.259	0.855
ESPECE x TYPE x CONDITION	6	0.373	0.895
ESPECES x CONDITION x SEXE	6	0.143	0.990
ESPECE x SEXE	2	0.099	0.906
ESPECE x TYPE x CONDITION x SEXE	6	0.040	1.000
ERREUR	228		
<hr/>			
Durbin-Watson D Statistic	2.091		
First Order Autocorrelation	-0.048		

L'effet des conditions d'expérience sur le poids est complexe. Outre un effet direct, les conditions exercent des effets croisés avec le type (résistant ou non) et avec les espèces. Les trois causes majeures de la variabilité sont le type (F-ratio=221), les conditions d'expérience (F-

ratio=161) et un effet croisé type\*conditions (F-ratio=161). A eux trois, ces effets sont considérablement plus importants que les autres (F-ratio = 415 vs 25). Rappelons que les résistants sont les individus qui après 13 jours de restriction hydrique ont perdu moins de poids que les autres. Précisons que la fréquence des résistants est équilibrée selon les sexes et les dates de capture (2005 vs 2006) et n'est pas lié au milieu d'origine (Tableau XI).

**Tableau XI** : Fréquence des individus *résistants* en fonction des espèces. TOT = total, M = mâle, F = femelle, 2005 = première expérience, 2006 = seconde expérience. T.p. = *Taterillus pygargus*, T.g. = *Taterillus gracilis*, G.n. = *Gerbillus nigeriae*

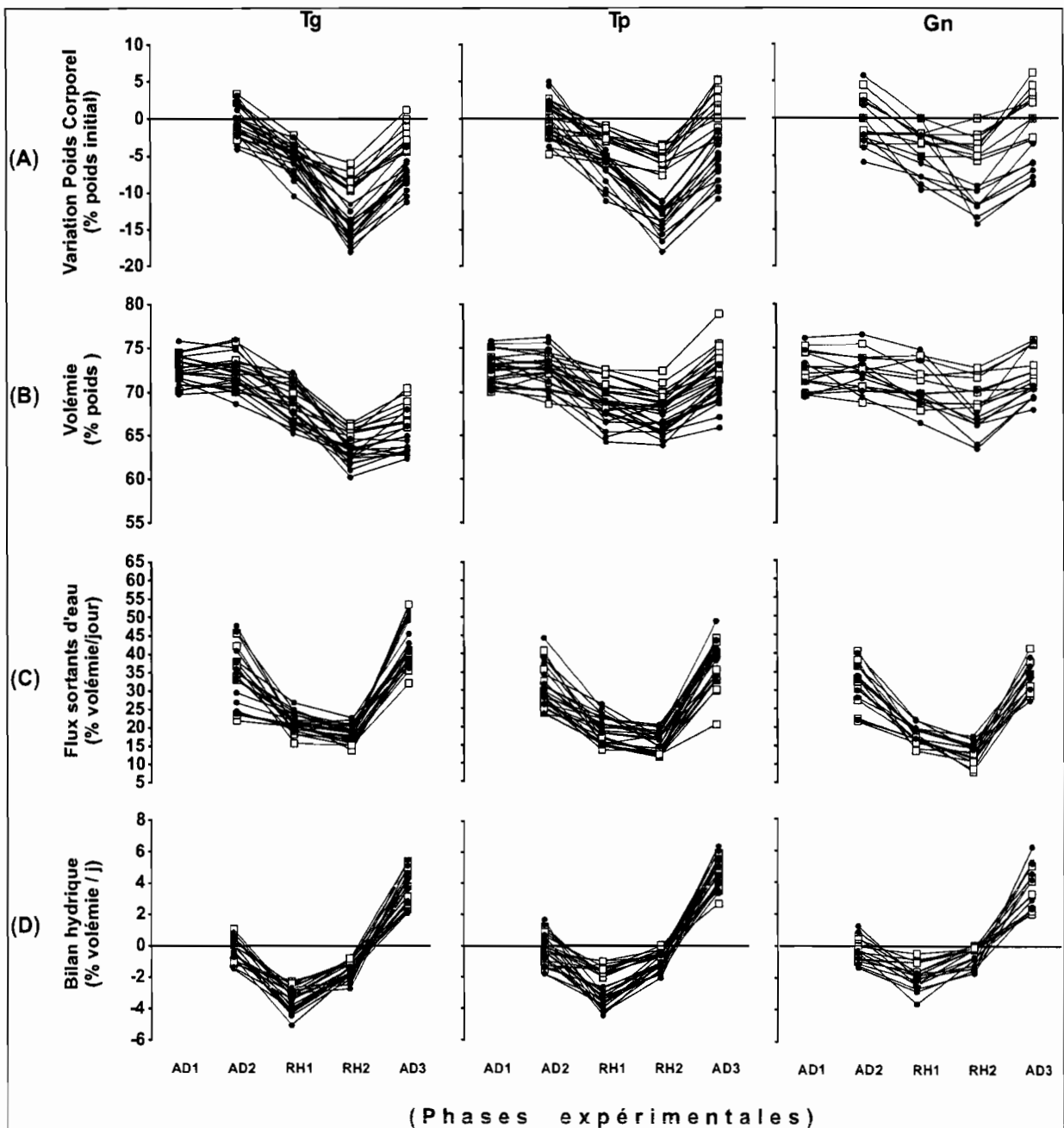
	EFFECTIF TOTAL					EFFECTIF RESISTANTS					% RESISTANTS				
	TOT	M	F	2005	2006	TOT	M	F	2005	2006	TOT	M	F	2005	2006
T.g	24	10	14	4	20	8	4	4	1	7	33%	40%	29%	25%	35%
T.p	28	7	21	26	2	12	3	9	11	1	43%	43%	43%	42%	50%
G.n	17	6	11	5	12	9	3	6	2	7	53%	50%	55%	40%	58%

Quant aux deux autres causes de la variabilité du poids, l'effet espèce a un F-ratio de 13 et l'effet croisé espèce\*condition » un F-ratio de 4. Enfin, l'ANOVA révèle un effet sexe (F-ratio = 5) en contradiction avec les résultats de l'analyse statistique préliminaire (cf. matériel et méthodes ; Annexe 9 ; Figure 22).

Cet effet du sexe est un artéfact probablement lié au déséquilibre du sex-ratio qui est globalement de 66% en faveur des femelles. En effet, les deux espèces qui perdent le moins de poids présentent plus de femelles (sex-ratio=65% chez les 18 *G. nigeriae* ; sex-ratio=75% chez les 28 *T. pygargus*) que l'espèce qui perd le plus de poids (sex-ratio =58% chez les 24 *T. gracilis*). Notons que ce déséquilibre n'est pas lié au nombre d'individus capturés.

La figure 23A illustre les effets qui s'exercent sur le poids. L'effet des conditions est manifeste chez les 3 espèces : -(i) en condition *ad-libitum* le poids corporel varie entre -5% et +5% selon les individus (AD2) ; -(ii) trois jours après le début de la restriction hydrique (RH1) une perte de poids apparaît qui se confirme dix jours après (RH2) ; -(iii) le poids tend à retrouver les valeurs initiales trois jours après le retour des conditions favorables (AD3). L'effet du type (carrés blancs vs cercles noirs) est manifeste ; mais surtout en fin de restriction hydrique (effet croisé type\*condition). Les pertes de poids semblent plus importantes chez *T. gracilis* que chez *T. pygargus* et chez *T. pygargus* que chez *G. nigeriae* (effet espèce) ; mais surtout en fin de restriction hydrique (effet espèce\*condition). L'absence d'effet croisé type\*espèce suggère que les différences résistant vs non-résistant se retrouvent inchangées au sein des différences entre espèces.

L'analyse statistique (Kruskal-Wallis ; One- Way) précise les effets impliquant les conditions et le type résistant vs non-résistant (Annexe 10) : -(i) chez les trois espèces les pertes de poids sont significativement ( $0.0001 \leq p \leq 0.03$ ) moins importantes chez les résistants que chez les non-résistants pendant la restriction trophique (RH1 & RH2) et trois jours après le retour des conditions favorables (AD3) ; -(ii) chez les 3 espèces il n'existe pas de différence ( $0.4 \leq p \leq 0.9$ ) entre résistants et non-résistants en début d'expérience (Figure 24A ).



**Figure 23 :** Variations pondérales (A), volémie (B), flux sortants (C) et bilan hydrique (D) chez *T. gracilis* (Tg), *T. pygargus* (Tp) et *G. nigeriae* (Gn). Phase témoin (AD1 & AD2). Restriction hydrique (RH1 & RH2). Restitution de conditions *Ad-libitum* (AD3). Les individus présentant une perte de poids peu importante en fin de restriction hydrique sont nommés résistants (carrés blancs) et les autres non-résistants (cercles noirs). AD = ad-libitum, RH = restriction hydrique.

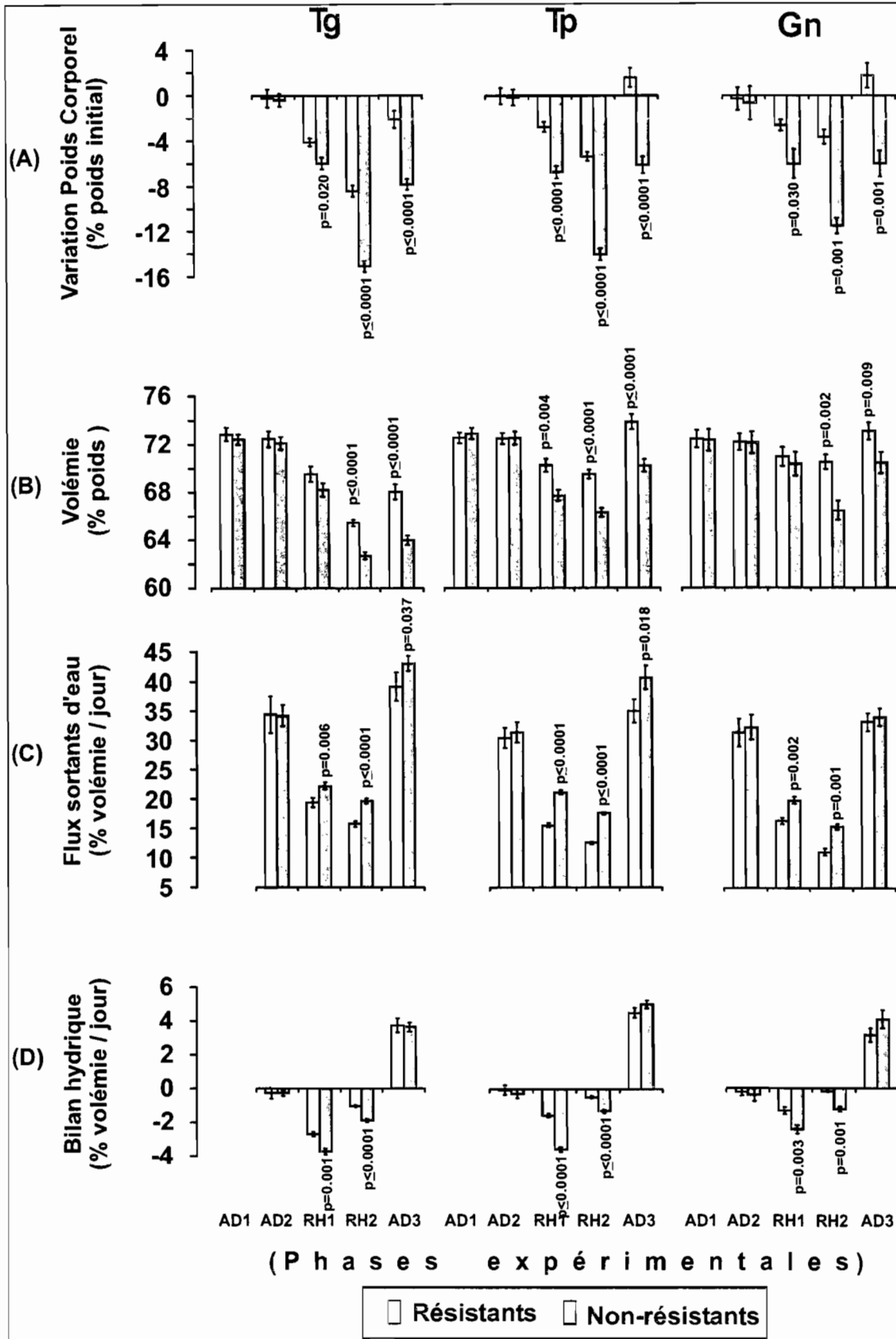
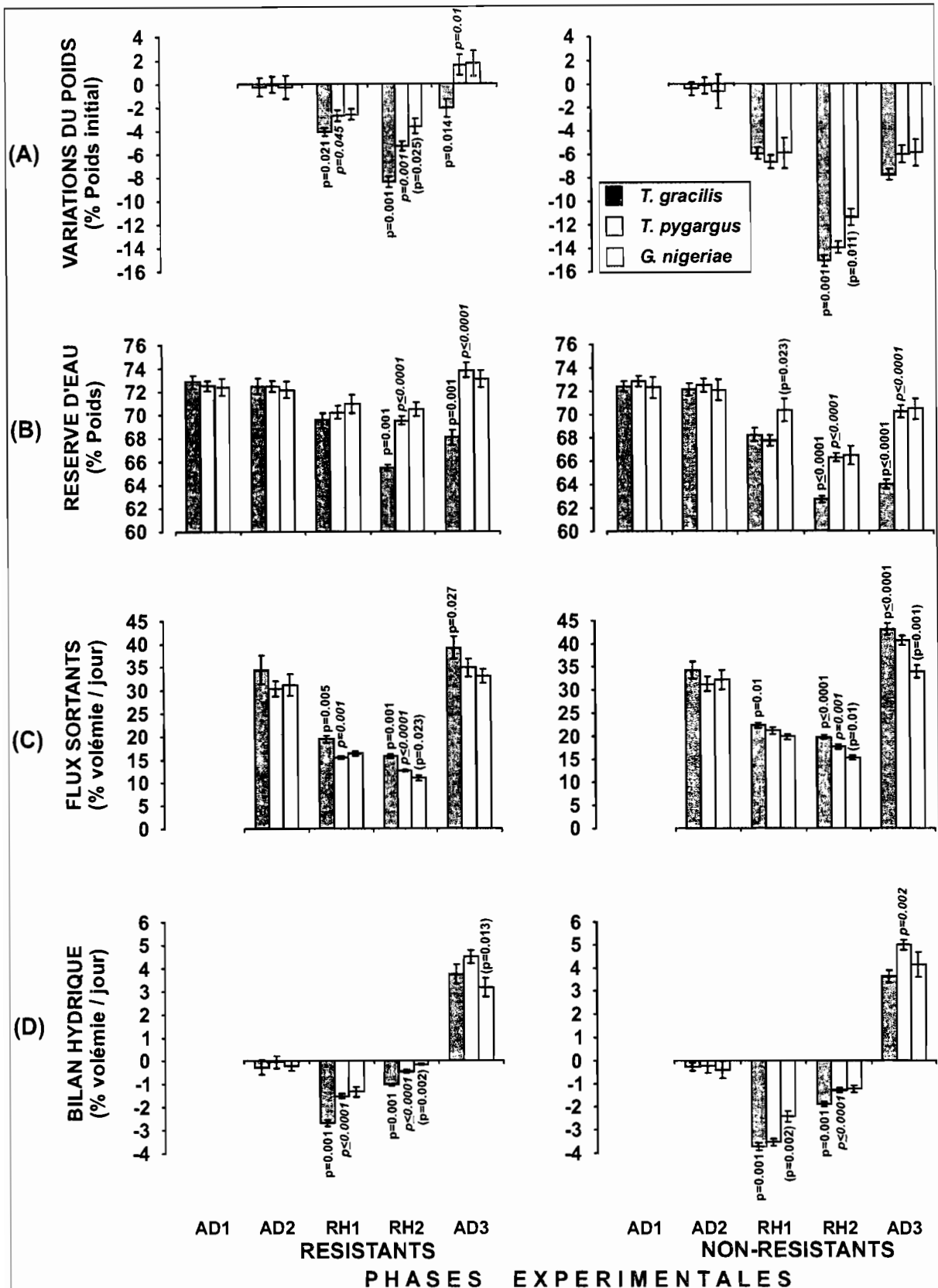


Figure 24: Différences observées entre les résistants et les non-résistants au niveau des variations du poids (A), de la volémie (B), des flux sortants d'eau (C) et du bilan hydrique (D).

L'analyse statistique permettant de préciser les effets impliquant les espèces et les conditions a été faite par comparaison multiple des trois espèces ou en comparant les espèces deux à deux (Annexe 11): -(i) les variations pondérales ne présentent pas de différence interspécifiques au cours de la phase témoin, ni trois jours après le début de la restriction hydrique ( $0.118 \leq p \leq 0.844$ ); -(ii) treize jours après le début de la restriction, *T. gracilis* perd significativement plus de poids que *T.pygargus* ( $p=0.032$ ) qui lui-même perd significativement plus de poids que *G.nigeriae* ( $p=0.023$ ); -(iii) trois jours après le retour des conditions favorables, la perte de poids de *T. gracilis* est significativement ( $0.011 \leq p \leq 0.016$ ) plus marquée que celle des deux autres espèces; par contre la différence entre *T.pygargus* et *G.nigeriae* n'est pas significative ( $p=0.606$ ) (Figure 24A).

Alors que l'ANOVA ne révèle l'existence d'aucun effet croisé type\*espèce, l'analyse statistique (Annexes 12 & 13) montre que les différences interspécifiques ne sont pas strictement équivalentes chez les résistants et les non-résistants: -(i) chez les résistants comme chez les non-résistants il n'existe aucune différence interspécifique significative pendant la phase témoin (i.e. lorsque les animaux sont en condition *ad-libitum*); -(ii) en dehors de cette phase, les résistants (figure 25A) présentent plus de différences interspécifiques que les non-résistants (figure 25A). Plus précisément chez les résistants: les différences *T.gracilis* vs *G.nigeriae*, ainsi que les différences *T.gracilis* vs *T.pygargus* sont toutes significatives et une des différences entre *T.pygargus* vs *G.nigeriae* est significative (celle observée en fin de restriction hydrique). Chez les *non-résistants*, seulement deux différences sont significatives: celles entre *T. gracilis* et *G. nigeriae* et entre *T. pygargus* et *G. nigeriae* en fin de restriction hydrique (phase RHF).

Ces résultats montrent: -(i) qu'il existe un gradient de résistance pondérale à la déshydratation allant de *T. gracilis* (33% d'individus résistants perdant moins de 10%) à *T. pygargus* (43% d'individus résistants perdant moins de 8%) puis à *G. nigeriae* (53% d'individus résistants perdant moins de 6%); -(ii) que les différences interspécifiques sont toutes significatives chez les résistants; mais pas la différence *T.gracilis* vs *T.pygargus* chez les non-résistants.



**Figure 25 :** Différences interspécifiques au sein des groupes résistants (R) et non-résistants (NR). Sont distinguées les variations du poids (A), de la volémie (B), du flux sortant (C) et du bilan hydrique (D). Chiffres pleins = comparaisons *T.gracilis* vs *G.nigeriae*. Chiffres italique = comparaison *T.gracilis* vs *T.pygargus*. Chiffres entre parenthèses = comparaison *T.pygargus* vs *G. nigeriae*.

#### IV.2.8 Réserve d'eau corporelle

Rappelons que nous avons vérifié dans le détail des espèces et des phases expérimentales qu'il n'existe pas d'effet de l'âge, de la date (2005 vs 2006) et du sexe sur la volémie (cf. matériel et méthodes). Pourtant, l'ANOVA montre que 77% de la variabilité de la volémie s'expliquent par des effets directs et croisés du type, des conditions, de l'espèce mais aussi du sexe (Tableau XII).

**Tableau XII:** Analyses de variance de la volémie (% poids). Anova avec n=345. Multiple R = 0.877. Squared multiple R = 0.770.

SOURCES DE VARIANCE	DDL	F-RATIO	p
CONDITION (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3)	4	93.020	<b>0.000</b>
TYPE x CONDITION	4	93.020	<b>0.000</b>
TYPE (Résistant, non résistant)	1	63.132	<b>0.000</b>
ESPECE (Tg, Tp, Gn)	2	36.891	<b>0.000</b>
SEXE	1	13.917	<b>0.000</b>
ESPECES x TYPE x SEXE	2	11.611	<b>0.001</b>
ESPECES x CONDITION	8	10.850	0.085
ESPECE x SEXE	2	2.485	0.148
TYPE x SEXE	1	1.921	0.540
CONDITION x SEXE	4	0.376	0.736
ESPECE x TYPE x CONDITION	8	0.499	0.781
ESPECE x TYPE	2	0.596	0.821
ESPECES x CONDITION x SEXE	8	0.197	0.892
ESPECE x TYPE x CONDITION x SEXE	8	0.448	0.964
TYPE x CONDITION x SEXE	4	0.304	0.982
ERREUR	285	0.102	
<hr/>			
Durbin-Watson D Statistic	2.187		
First Order Autocorrelation	-0.103		

Comme pour les variations pondérales, on retrouve : -les trois effets conditions, type et condition\*type qui jouent un rôle majeur (F-ratio=249) ; -les deux effets : espèce et espèce\*condition qui jouent un rôle moins important (F-ratio= 47) ; -et l'effet du sexe (avec en plus un effet croisé espèce\*type\*sexe) qui apparaît en contradiction avec l'analyse statistique préliminaire (cf. matériel et méthodes ; Annexe 9 ; Figure 22). Comme pour les variations pondérales, les effets impliquant le sexe sont probablement des artéfacts liés au

déséquilibre du sex-ratio. En effet, les 2 espèces dont les volémies restent le plus élevés (proches de 70%) pendant la déshydratation présentent plus de femelles que l'espèce dont la volémie diminue aux alentours de 65%.

La figure 23B illustre les différents effets qui s'exercent sur la volémie. L'effet des conditions d'expérience est manifeste chez les trois espèces : -(i) en condition *ad-libitum* la volémie varie entre 70% et 75% selon les individus et sans différences entre le début (AD1) et la fin (AD2) de cette phase ; -(ii) trois jours après le début de la restriction hydrique (RH1) on observe une légère diminution de la volémie qui se confirme (surtout chez *T.gracilis*) 10 jours après (RH2) ; -(iii) la volémie tend à retrouver les valeurs initiales trois jours après le retour de conditions hydriques favorables (AD3) mais ceci, moins nettement chez *T.gracilis* que chez les deux autres espèces. On remarque aussi que l'effet du type (carrés blancs vs cercles noirs) n'est manifeste chez les trois espèces qu'en fin de restriction hydrique (d'où l'effet croisé type\*condition). On observera que la diminution de la volémie est plus marquée chez *T. gracilis* que chez les deux autres espèces (effet espèce) ; mais cela, surtout au cours des phases RH2 et AD3 (d'où l'effet espèce\*condition).

L'analyse statistique précise les effets impliquant les conditions et le type résistant vs non-résistant (Annexe 10) : -(i) chez les trois espèces les diminutions de la volémie sont significativement ( $0.0001 \leq p \leq 0.009$ ) moins importantes chez les résistants que chez les non-résistants en fin de restriction hydrique (RH2) et trois jours après le retour des conditions favorables (AD3) ; -(ii) chez *T.pygargus* cette différence est significative dès le début de la restriction hydrique ( $p=0.004$ ) ; -(iii) il n'existe pas de différence entre résistants et non-résistants pendant la phase témoin (AD1, AD2) chez les trois espèces et au début de la restriction hydrique (RH1) chez *T.gracilis* et *G.nigeriae* (Figure 24B). L'analyse statistique permet aussi de préciser les effets qui impliquent les espèces et les conditions (Annexe 11): - (i) les variations de volémie ne présentent pas de différence interspécifiques au cours de la phase témoin ( $0.440 \leq p \leq 0.769$ ); -(ii) trois jours après le début de la restriction, la volémie de *G. nigeriae* reste significativement plus importante que celle de *T.pygargus* ( $p = 0.033$ ) et de *T.gracilis* ( $p = 0.012$ ) ; -(iii) treize jours après le début de la restriction hydrique (RH2) mais aussi trois jours après le retour des conditions favorables (AD3), la volémie de *T. gracilis* est significativement plus basse que celle des deux autres espèces ( $p \leq 0.0001$ ).

L'ANOVA (Annexes 12 & 13) montre que les différences interspécifiques sont presque équivalentes chez les résistants et les non-résistants : -(i) chez les résistants comme chez les non-résistants il n'existe aucune différence interspécifique significative pendant la phase témoin (AD1, AD2) et en début de restriction hydrique (RH1) sauf la différence entre

les *G.nigeriae* et *T.pygargus* non résistants ( $p=0.023$ ) -(ii) pendant les deux autres phases (RH2, AD3), les résistants (partie gauche de la figure 25B) et les non-résistants (partie droite de la figure 25B) présentent les mêmes différences interspécifiques : les volémies de *G. nigeriae* et *T. pygargus* ne diffèrent pas significativement ( $0.201 \leq p \leq 0.806$ ) ; et sont significativement plus importantes que celles de *T.gracilis* ( $0.0001 \leq p \leq 0.001$ ). Ces résultats suggèrent que les trois espèces peuvent être classées selon un gradient d'aptitude croissante au maintien du degré d'hydratation corporel avec *T.gracilis* d'un coté et *T.pygargus* et *G.nigeriae* de l'autre ; que les individus soient ou non, résistants.

#### IV.2.9 Flux sortant d'eau

L'ANOVA montre que 85% de la variabilité des flux sortants s'expliquent par des effets directs et croisés du type, des conditions et des espèces (Tableau XIII).

**Tableau XIII** : Analyse de variance des flux sortants (% volémie par jour). Anova avec  $n=276$ . Multiple R = 0.924. Squared multiple R = 0.853.

SOURCES DE VARIANCE	DDL	F-RATIO	p
CONDITION (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3)	3	312.3	<b>0.000</b>
TYPE (Résistant, non résistant)	1	30.082	<b>0.000</b>
ESPECE (Tg, Tp, Gn)	2	18.638	<b>0.000</b>
TYPE x CONDITION	3	2.737	<b>0.044</b>
ESPECES x CONDITION	6	1.572	0.156
ESPECE x TYPE	2	1.299	0.275
CONDITION x SEXE	3	1.158	0.327
TYPE x SEXE	1	0.575	0.449
ESPECE x SEXE	2	0.797	0.452
TYPE x CONDITION x SEXE	3	0.880	0.452
ESPECES x TYPE x SEXE	2	0.664	0.516
SEXE	1	0.256	0.613
ESPECE x TYPE x CONDITION x SEXE	6	0.519	0.793
ESPECE x TYPE x CONDITION	6	0.458	0.839
ESPECES x CONDITION x SEXE	6	0.285	0.944
ERREUR	228		
<hr/>			
Durbin-Watson D Statistic	2.116		
First Order Autocorrelation	-0.066		

Comme pour les variations pondérales, on retrouve les trois effets (conditions, type et condition\*type) qui jouent un rôle majeur (F-ratio=345) et un effet espèce qui joue un rôle moins important (F-ratio=19).

La figure 23C illustre Les effets qui s'exercent sur les flux sortants. L'effet des conditions d'expérience est particulièrement marqué : -(i) en condition *ad-libitum* les flux sortant d'eau varient considérablement selon les individus (entre 20% et 50% de la réserve d'eau sont renouvelés par jour selon les individus) ; -(ii) trois jours après le début de la restriction hydrique (RH1) on observe une très nette baisse de la variabilité et du niveau des flux sortants ; et ces deux tendances se confirment dix jours après (RH2) ; -(iii) trois jours après le retour de conditions hydriques favorables (AD3) les flux sortants d'eau redeviennent extrêmement variables et remontent à un niveau parfois supérieur au niveau initial. On remarque aussi que les résistants présentent des flux plus bas que les non résistants (carrés blancs vs cercles noirs) ce qui est la marque de l'effet du type d'individus. Mais cet effet est surtout manifeste en fin de restriction hydrique (ce qui explique l'existence d'un effet croisé type\*condition). On observera enfin que, d'une façon générale, la capacité de diminuer les flux sortants augmente de *T.gracilis* à *T.pygargus* et à *G. nigeriae* (marque de l'effet espèce).

L'analyse statistique précise les effets impliquant les conditions et le type résistant vs non-résistant (Annexe 10) : -(i) chez les trois espèces la baisse des flux sortants est significativement ( $0.0001 \leq p \leq 0.006$ ) plus importante chez les résistants que chez les non-résistants en début et en fin de restriction hydrique (RH1, RH2); -(ii) chez *T.gracilis* et *T.pygargus* mais pas chez *G.nigeriae*, la remontée des flux sortants est significativement ( $p=0.037$  &  $p=0.018$ ) plus importante chez les non-résistants que chez les résistants en fin d'expérience.

L'analyse statistique permet aussi de préciser les effets qui impliquent les espèces et les conditions (Annexe 11): -(i) les flux sortants ne présentent aucune différence interspécifique au cours de la phase témoin ( $0.095 \leq p \leq 0.527$ ); -(ii) trois jours après le début de la restriction hydrique les flux sortants de *T. gracilis* sont significativement plus élevés que ceux de *T.pygargus* ( $p=0.007$ ) et de *G.nigeriae* ( $p \leq 0.0001$ ) ; -(iii) treize jours après le début de la restriction hydrique (RH2) les flux sortants diffèrent significativement chez les trois espèces ( $0.0001 \leq p \leq 0.020$ ) avec *T. gracilis* qui présente les valeurs les plus élevées et *G.nigeriae* les valeurs les plus basses ; -(iv) trois jours après le retour des conditions favorables (AD3) les flux sortants ont retrouvé ou dépassé les valeurs initiales et sont

significativement plus importants chez *T. gracilis* que chez *G.nigeriae* ( $p \leq 0.0001$ ) et *T.pygargus* ( $p=0.003$ ) (Figure 24C).

L'ANOVA (Annexes 12 & 13) montre que les différences interspécifiques sont différentes chez les résistants et les non-résistants : -(i) chez les résistants comme chez les non-résistants, il n'existe aucune différence interspécifique pendant la phase témoin ; -(ii) en début de restriction hydrique (RH1) les flux sortant sont plus importants chez *T.gracilis* que chez *G.nigeriae* ( $p=0.005$ ) et *T.pygargus* ( $p=0.001$ ) chez les résistants (partie gauche de la figure 25C) alors que seule la différence entre *T.gracilis* et *G.nigeriae* est significative ( $p=0.01$ ) chez les non-résistants (partie droite de la figure 25C) ; -(iii) en fin de restriction hydrique, les flux sortants atteignent leurs valeurs minimales chez les trois espèces et cette phase est la plus discriminante puisque les différences interspécifiques sont significatives chez les trois espèces aussi bien chez les résistants ( $0.0001 \leq p \leq 0.023$ ) que chez les non-résistants ( $0.0001 \leq p \leq 0.002$ ) ; -(iv) trois jours après le retour de conditions favorables, les flux sortants de *T.gracilis* sont significativement ( $p=0.027$ ) plus importants que ceux de *G.nigeriae* (et ceux de *T.pygargus* sont intermédiaires) chez les résistants alors que chez les non-résistants la différence entre les *Taterillus* et *Gerbillus* s'affirme ( $p=0.001$  &  $p=0.002$ ).

Ces résultats suggèrent que les trois espèces peuvent être classées selon un gradient d'aptitude croissante à la réduction des flux sortants allant de *T.gracilis* à *T.pygargus* et à *G.nigeriae* et avec des différences significatives chez les trois espèces que les individus soient ou non, résistants.

#### IV.2.10 Bilan hydrique

L'ANOVA montre que 93% de la variabilité du bilan hydrique s'expliquent par des effets directs et croisés des facteurs type, condition, espèce et sexe (Tableau XIV).

**Tableau XIV** : Analyses de variance (n=276) de la balance hydrique (% réserve d'eau par jour). Multiple R = 0.966. Squared multiple R = 0.933.

SOURCES DE VARIANCE	DDL	F-RATIO	p
CONDITION (AD1, AD2, RH1, RH2, AD3)	3	764.762	0.000
TYPE (Résistant, non résistant)	1	24.216	0.000
TYPE x CONDITION	3	16.729	0.000
ESPECE (Tg, Tp, Gn)	2	13.258	0.000
ESPECES x CONDITION	6	5.791	0.000
CONDITION x SEXE	3	2.940	0.034
ESPECE x TYPE x CONDITION	6	1.445	0.198
TYPE x SEXE	1	0.313	0.576
ESPECE x TYPE	2	0.441	0.644
ESPECE x SEXE	2	0.372	0.690
ESPECES x TYPE x SEXE	2	0.343	0.710
ESPECE x TYPE x CONDITION x SEXE	6	0.444	0.849
SEXE	1	0.017	0.895
ESPECES x CONDITION x SEXE	6	0.337	0.917
TYPE x CONDITION x SEXE	3	0.066	0.978
ERREUR	228		
<hr/>			
Durbin-Watson D Statistic	2.272		
First Order Autocorrelation	-0.18		

Comme pour les variations pondérales, on retrouve les trois effets majeurs conditions, type et condition\*type (F-ratio=805) et un groupe d'effets (espèce, espèce\*condition et condition\*sexe) qui jouent un rôle secondaire (F-ratio=22). L'effet croisé condition\*sexe est probablement un artéfact lié au déséquilibre du sex-ratio. En effet, les deux espèces (i.e. *G. nigeriae* et *T. pygargus*) dont le bilan hydrique est le plus équilibré -notamment pendant la déshydratation- présentent plus de femelles que l'espèce dont le bilan hydrique présente le déséquilibre le plus prononcé (*T. gracilis*).

La figure 23D illustre les différents effets qui s'exercent sur le bilan hydrique. L'effet des conditions d'expérience est manifeste chez les trois espèces : -(i) en condition *ad-libitum*

la volémie varie de 2% de part et d'autre de la valeur à l'équilibre (i.e. 0%) chez les trois espèces ; -(ii) trois jours après le début de la restriction hydrique (RH1) on observe une franche ; laquelle est plus marquée chez *T. gracilis* que chez les deux autres espèces (d'où les effets espèce et espèce\*condition) ; -(iii) treize jours après le début de la restriction hydrique (RH2) on observe une stabilisation du déséquilibre hydrique à un niveau moins dramatique ; preuve de l'efficacité des mécanismes d'économie d'eau ; là encore *T. gracilis* semble moins performant que les deux autres espèces ; -(iv) trois jours après le retour de conditions hydriques favorables le bilan hydrique devient extrêmement variable tout en présentant un déséquilibre positif chez les trois espèces. L'effet du type (carrés blancs vs cercles noirs) est manifeste chez les trois espèces : mais cela plus franchement pendant la phase de restriction RH1 & RH2 (d'où l'effet croisé type\*condition).

L'analyse statistique précise les effets impliquant les conditions et le type résistant vs non-résistant (Annexe 10) : -(i) chez les trois espèces il n'existe pas de différence entre résistants et non-résistants pendant la phase témoin (AD2) ni trois jours après le retour de conditions favorables (AD3) ; -(ii) chez les trois espèces le bilan hydrique est significativement plus proche de l'équilibre chez les résistants que chez les non-résistants en début (RH1) comme en fin (RH2) de restriction hydrique ( $0.0001 \leq p \leq 0.003$ ).

L'analyse statistique permet aussi de préciser les effets qui impliquent les espèces et les conditions (Annexe 11) : -(i) le bilan hydrique est équilibré sans différence interspécifique pendant la phase témoin ( $0.590 \leq p \leq 0.853$ ) ; -(ii) trois jours après le début de la restriction le déséquilibre du bilan hydrique est plus marqué chez *T. gracilis* que chez *T. pygargus* ( $p = 0.036$ ) et plus marqué chez *T. pygargus* que chez *G. nigeriae* ( $p = 0.028$ ) ; -(iii) treize jours après le début de la restriction la réduction du déficit hydrique est moins marquée chez *T. gracilis* que chez *T. pygargus* ( $p \leq 0.0001$ ) et *G. nigeriae* ( $p \leq 0.0001$ ) ; -(iv) trois jours après le retour des conditions favorables (AD3), le déséquilibre positif du bilan hydrique est plus marqué chez *T. gracilis* que chez les deux autres espèces ( $0.001 \leq p \leq 0.005$ ) (Figure 24D).

L'ANOVA (Annexes 12 & 13) montre que les différences interspécifiques s'expriment différemment chez les résistants et les non-résistants : -(i) chez les résistants comme chez les non-résistants (les animaux étant en équilibre) il n'existe pas de différence interspécifique du bilan hydrique pendant la phase témoin ; -(ii) en début de restriction le déficit hydrique de *T. gracilis* est significativement plus important que celui de *G. nigeriae* chez les résistants ( $p = 0.001$ ) comme chez les non-résistants ( $p = 0.001$ ) ; mais alors que les *T. pygargus* résistants se rapprochent des *G. nigeriae* résistants (partie gauche de la figure 25D), les *T. pygargus* non-résistants se rapprochent des *T. gracilis* non-résistants (partie

droite de la figure 25D); -(iii) en fin de restriction hydrique chez les résistants, le déficit des 3 espèces diffèrent significativement ( $0.0001 \leq p \leq 0.002$ ) : *T.gracilis* présente un léger déficit alors que les deux autres espèces sont en quasi-équilibre ; -(iv) en fin de restriction hydrique chez les non-résistants, les trois espèces sont en déséquilibre avec un déficit plus marqué chez *T. gracilis* que chez *T. pygargus* ( $p \leq 0.0001$ ) et *G. nigeriae* ( $p=0.001$ ) ; -(v) trois jours après le retour des conditions favorables, résistants et non-résistants présentent un déséquilibre positif de la balance hydrique plus marqué chez *T. pygargus* ( $0.002 \leq p \leq 0.013$ ).

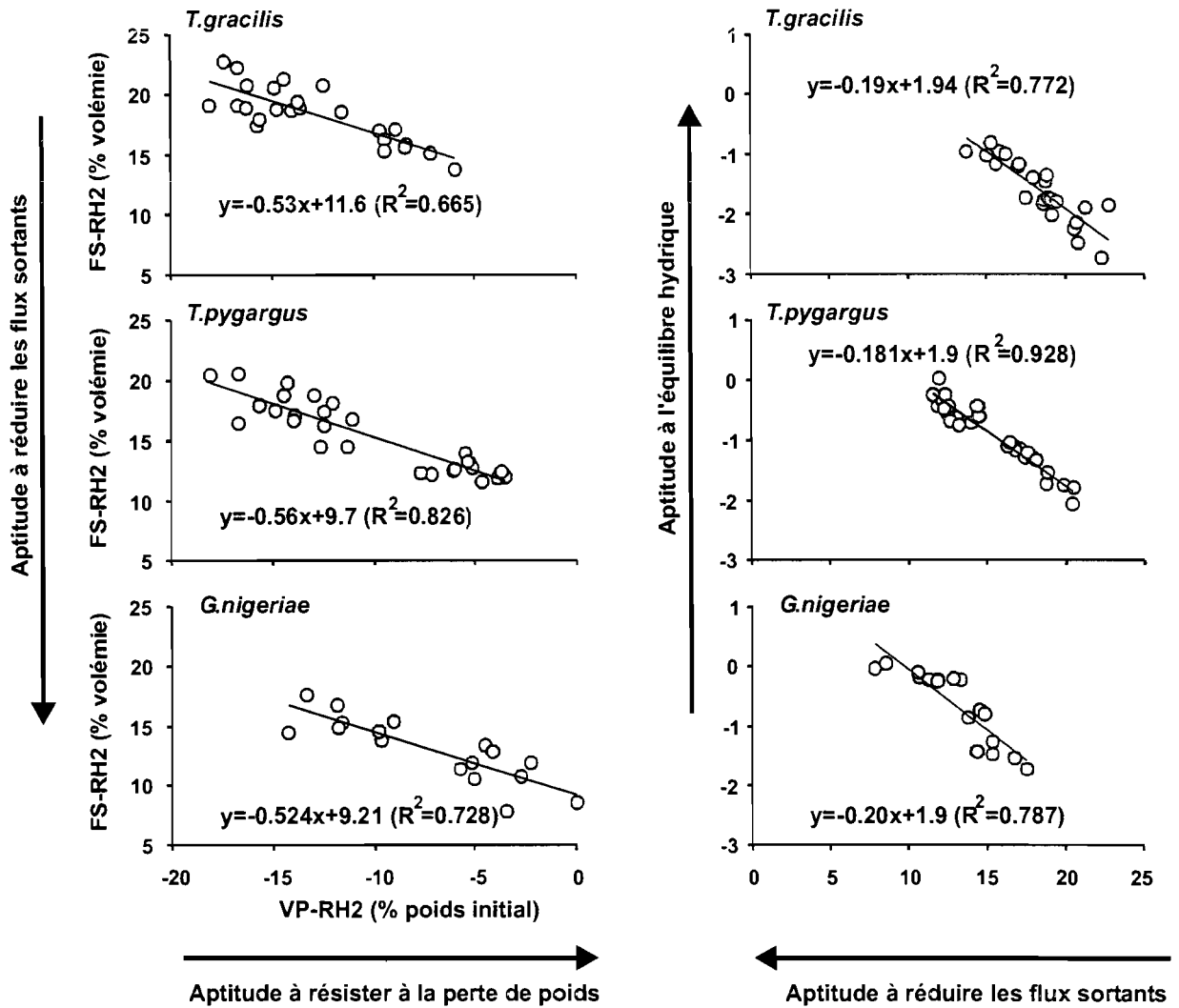
Ces résultats suggèrent que les trois espèces peuvent être classées selon un gradient d'aptitude croissante au maintien de l'équilibre hydrique allant de *T.gracilis* à *T.pygargus* puis à *G.nigeriae*. Les différences interspécifiques sont toutes significatives chez résistants, mais pas chez les non-résistants chez lesquels *T.pygargus* et *G.nigeriae* ne diffèrent pas significativement.

#### IV.2.11 Corrélations entre les variables

Les coefficients de corrélation et de détermination obtenus montrent qu'il n'y a pas de relation entre le poids initial et les réponses à la déshydratation chez aucune des trois espèces. (Cc & Cd ; annexe 14).

Nous avons cherché une corrélation entre la capacité de résistance à la perte de poids attestée par la variation de poids en fin de restriction (VP-RH2) et les flux sortants aux différentes phases expérimentales. Les coefficients de corrélation et de détermination obtenus chez les trois espèces montrent que cette corrélation est surtout forte en fin de restriction hydrique ( $-0.9090 \leq Cc \leq -0.8530$  ;  $0.66 \leq Cd \leq 0.82$ ) (annexe 15 ; partie gauche de la Figure 26).

Nous avons cherché une corrélation entre l'aptitude à réduire les flux sortants et la capacité à maintenir une balance hydrique équilibrée. Les coefficients de corrélation et de détermination obtenus chez les trois espèces montrent que cette corrélation est excellente en fin de restriction ( $-0.9634 \leq Cc \leq -0.8788$  ;  $0.77 \leq Cd \leq 0.93$ ) (annexe 16 ; partie droite de la figure 26).



**Figure 26 :** Corrélation entre la capacité de résistance à la perte de poids et l'aptitude à réduire les flux sortants en fin de restriction hydrique (partie gauche). Corrélation entre l'aptitude à réduire les flux sortants et l'aptitude à maintenir une balance hydrique équilibrée (partie droite).  $R^2$  = coefficient de détermination.

## IV.4 Discussion

### Pertinence des indicateurs

Les paramètres mesurés ont des significations biologiques différentes. Le flux d'eau (plus exactement la baisse du flux d'eau) est un indicateur du niveau de mobilisation des mécanismes d'économie d'eau. Les trois autres paramètres, par contre, sont des indicateurs des conséquences, voire de l'efficacité, des mécanismes mobilisés. Mais il existe cependant une différence entre le poids corporel et les deux autres paramètres. Comme nous l'avons vérifié l'aptitude à réduire les flux d'eau est corrélée avec l'aptitude à maintenir le poids corporel, néanmoins le maintien pondéral n'est pas une finalité en soit. Il n'est qu'une conséquence de l'efficacité des mécanismes d'économie d'eau et d'énergie. Au contraire, le maintien de l'équilibre hydrique, tout comme le maintien de la volémie, expriment la finalité même des mécanismes d'économie d'eau (nous avons vérifié que l'aptitude à réduire les flux d'eau était corrélée avec l'aptitude à maintenir l'équilibre hydrique). Une attention particulière doit donc être portée à ces deux paramètres (FS & BH) redondants quant à leur rôle physiologique. L'analyse de variance montre que le bilan hydrique est le paramètre le plus variable ( $\Sigma F\text{-ratio}=830$ ) alors que la volémie est le paramètre le moins variable ( $\Sigma F\text{-ratio}=222$ ) ; ce que l'on peut observer en comparant les figures 23D et 23B. L'analyse de variance montre aussi que la variabilité des flux d'eau ( $\Sigma F\text{-ratio}=372$ ) est comparable à celle du poids ( $\Sigma F\text{-ratio}=444$ ). Considérant l'ensemble de ces réflexions précédentes, la discussion ciblera principalement l'analyse des variations pondérales, des flux sortants et du bilan hydrique ; et cela, principalement en fin de restriction hydrique (RH2) i.e. moment optimal pour discriminer les réponses des trois espèces.

### Variations pondérales & Stratégies d'adaptation à l'aridité.

Les variations pondérales observées ne diffèrent pas selon le sexe ni selon le poids corporel initial des animaux. L'analyse statistique révèle, par contre, que les variations pondérales reflètent les effets des conditions d'alimentation, d'une différence interspécifique et d'une différence interindividuelle.

### Effet des conditions d'alimentation :

Cet effet est marqué par l'apparition d'un déficit pondéral qui devient maximal après treize jours de restriction hydrique. Après neuf jours de privation totale d'eau, chez le rat noir, la baisse de poids atteint 40% et la moitié des spécimens meurent (Norman & Baudinette, 1969). Les pertes de poids observées dans notre travail sont largement inférieures puisqu'elles varient en moyenne de -7% à -13% selon les espèces. De plus, trois jours après le retour des conditions hydriques favorables une récupération pondérale au moins partielle est observée

chez les trois espèces. On peut donc considérer que les conditions imposées dans ce travail étaient dans des limites raisonnables pour engendrer des réponses physiologiques. La perte de poids observée chez *T. gracilis* est assez proche de celle précédemment observée chez la même espèce (-14%) lors d'une restriction de huit jours réalisée en limitant l'alimentation à une graine d'arachide par jour (Lacas-Gervais *et al.*, 2003).

#### **Différences interspécifiques :**

Les individus étudiés dans ce travail n'ont pas été capturés en amont et en aval du gradient latitudinal d'aridité classiquement observé en région soudano-sahélienne. Ils proviennent de zones dans lesquelles les conditions d'aridité sont assez proches. Par conséquent, nous ne pouvons distinguer au sein des différences interspécifiques mises en évidence, la part de variabilité qui reviendrait aux affinités phylogénétiques entre les espèces, et la part de variabilité qui reviendrait à l'effet sélectif de l'aridité des habitats (cf. discussion ultérieure). Quoi qu'il en soit, ces différences interspécifiques sont significatives ( $0.0001 \leq p \leq 0.032$ ) et permettent de classer les espèces selon un gradient de résistance à la perte de poids : *T. gracilis* (-13%) -s→ *T. pygargus* (-10%) -s→ *G. nigeriae* (-7%).

#### **Différences interindividuelles :**

La mise en évidence d'une différence interindividuelle de la résistance pondérale à la déshydratation est le résultat le plus original obtenu dans ce travail. Chez les trois espèces, certains individus sont plus résistants que les autres à la perte de poids induite par la restriction hydrique. Ce résultat surprenant n'est pourtant pas isolé. Des différences interindividuelles de résistance à la perte de poids ont déjà été observées au Sénégal chez *Mastomys huberti*. Au cœur de la saison sèche et chaude, dans la petite île de Téréma dans le Delta du Saloum, 35% des individus étudiés perdent moins de 10% de leur poids tandis que les autres perdent plus de 10% (Granjon *et al.*, 1994). De plus, ce phénomène d'abord observé dans la nature a été reproduit par la suite expérimentalement en laboratoire en soumettant les individus à une restriction hydrique (Ganem *et al.*, 1995). Des travaux récents démontrent le même phénomène chez des *Acomys russatus* originaires d'Israël (Gutman *et al.*, 2007). En réponse à une restriction trophique certains individus maintiennent leur poids (nommés résistants par Gutman et ses collaborateurs) tandis que les autres (nommés non-résistants) accusent une perte de poids constante. Mais encore, le rythme d'activité des animaux ayant été enregistré en parallèle, il apparaît que l'activité des résistants s'effondre alors que l'activité des non-résistants s'emballe (Gutman *et al.*, 2007).

Il est connu que la restriction trophique et/ou hydrique affecte l'activité générale en provoquant selon les espèces soit un effondrement de l'activité (revue *in* Geiser 2004) soit

une hyperactivité (on parle alors de Starvation-Induced-Hyperactivity ; revue in Sherwin 1998). Par exemple, la restriction induit un effondrement d'activité chez *Acomys russatus* (Ehrhardt *et al.* 2005), *Microdipodops pallidus* (Brown *et al.*, 1997) et *Gerbillus pusillus*. Inversement, la restriction augmente l'activité et modifie l'organisation circadienne de *Phodopus sungorus* (Ruf *et al.*, 1993) et de la souris de laboratoire (Williams *et al.*, 2002). Cette divergence des réponses comportementales face à la restriction trophique et/ou hydrique est considérée comme l'expression d'une divergence au niveau des stratégies d'adaptation à l'aridité :

(i) Un effondrement d'activité en réponse à une restriction trophique et /ou hydrique s'accompagne généralement d'un abaissement des dépenses métaboliques (ce qui permet le maintien à moyen terme du poids corporel) pouvant aller jusqu'à l'apparition de phases de torpeur, voire, jusqu'à l'apparition de phases d'estivation ou d'hibernation. Cette stratégie consiste à affronter sur place la restriction et permet d'identifier des « stratèges sédentaires ».

(ii) Le déclenchement d'une hyperactivité face à une restriction hydrique et/ou trophique s'accompagne généralement d'une augmentation des dépenses métaboliques (ce qui explique la baisse du poids corporel). L'hypothèse communément admise est que cette hyperactivité correspond au déclenchement de comportements exploratoires susceptibles d'augmenter les chances de trouver de la nourriture. Cette stratégie consiste à tenter d'éviter la restriction par la fuite vers des conditions meilleures et permet d'identifier des « stratèges disperseurs ».

Nous ne savons pas si les individus classés résistants dans ce travail ont réduit leur activité motrice et peuvent être assimilés à des *stratèges résidents* ; ni si les individus classés non-résistants ont augmenté leur activité motrice et peuvent être assimilés à des *stratèges disperseurs*. Cette question essentielle mérite d'être étudiée pour savoir si les deux stratégies de réponse à une restriction hydrique peuvent être internalisées au sein d'une population (cf. perspectives). En attendant, nos résultats montrent que le pourcentage d'individus résistants dans chaque espèce est cohérent vis-à-vis du gradient de résistance à la déshydratation : *T. gracilis* (33%) → *T. pygargus* (43%) → *G. nigeriae* (53%).

#### **Effets de l'âge et du sexe sur l'aptitude à l'économie d'eau :**

D'après leur performance métabolique, les 3 individus situés en limite jeune-adulte étaient physiologiquement adultes ; nous n'avons donc pas étudié l'effet de l'âge sur le métabolisme hydrique. On sait néanmoins que les besoins en eau sont importants pendant la croissance et c'est pourquoi les jeunes ont des flux d'eau plus importants que les adultes et sont plus sensibles que ces derniers à la restriction hydrique (Grenot *et al.*, 1982 ; Grenot &

Serrano 1979 ; Aldaker *et al.*, 1997). Les espèces étudiées n'échappent probablement pas à cette règle, mais il sera intéressant d'introduire des lots de jeunes individus dans les expériences de restriction hydrique pour caractériser la plasticité développementale des mécanismes d'économie d'eau (cf. perspectives).

Les quelques effets liés au sexe mis en évidence correspondent à un biais d'échantillonnage induit par le fait que le déséquilibre du sex-ratio est important, mais surtout, différent selon les espèces. Aucune différence entre les sexes n'a finalement été confirmée par l'analyse statistique. De plus, le « phénomène de résistance » mis en évidence chez certains individus n'est pas lié au sexe puisqu'il existe autant de femelles que de mâles résistants. Chez *Acomys russatus*, aussi, la résistance pondérale à la restriction alimentaire n'est pas liée au sexe (Gutman *et al.*, 2007). Outre que le turnover de l'eau augmente pendant la gestation (notamment chez les espèces à nombre élevé d'embryons, Maïga 1984), la littérature relative aux rongeurs ne relate pas d'effet du sexe sur le pouvoir de concentration urinaire. Néanmoins, le suivi des variations saisonnières du métabolisme hydrique de *G.nigeriae* au Burkina-Faso (Oursi) montre qu'entre juin et septembre les flux d'eau des mâles sont significativement plus importants que ceux des femelles non-gestantes (40 vs 31 % de la réserve d'eau par jour). Mais cet effet croisé sexe\*saison a été imputé aux dépenses énergétiques (notamment celles liées à l'activité motrice) plus importantes chez les mâles à ce moment de l'année (Sicard & Fuminier 1994). Nous retiendrons donc que chez les trois espèces étudiées les réponses à la restriction hydrique ne diffèrent pas selon les sexes.

#### **Effets de l'alimentation sur les flux d'eau et l'équilibre hydrique :**

Rappelons que l'analyse précédente suggère que les conditions imposées dans ce travail sont restées dans des limites susceptibles de déclencher des réponses physiologiques compatibles avec la survie des individus étudiés. Ces réponses concernent plus nettement les flux d'eau (F-ratio=312/372= 84%) et la balance hydrique (F-ratio=765/832= 92%) et plus modestement la volémie (F-ratio=93/329= 28%). C'est pourquoi nous avons ciblé la discussion sur les flux d'eau et sur le bilan hydrique ; étant entendu que les évolutions à moyen terme du bilan hydrique se répercutent directement sur la volémie (cf. chapitre 4.1). L'influence majeure des conditions d'expérience mise en évidence dans ce travail est cohérente par rapport aux données de la littérature qui relatent cet effet chez virtuellement toutes les espèces étudiées (revue *in* Nagy 2004). En laboratoire par exemple, les flux d'eau de *Meriones shawii* représentent 31% de la réserve d'eau lorsque les animaux sont alimentés avec des grains, des pommes et des salades, alors qu'ils chutent à 8 % de la réserve d'eau lorsque les animaux ne reçoivent que des grains (Bradshaw *et al.*, 1976).

La littérature relative aux rongeurs soudano-sahéliens (Maïga 1984, Sicard 1992, Sicard & Fuminier 1994 ; Granjon *et al.*, 1994, Ganem *et al.* 1995, Lacas *et al.*, 2000, Lacas-Gervais *et al.*, 2003) confirme aussi cet effet de l'alimentation sur le turnover de l'eau. Par exemple, les effets de l'alimentation mis en évidence chez *T. gracilis* et chez *G.nigeriae* sont proches de ceux estimés antérieurement au Burkina-Faso chez des individus caryotypés et capturés sur le piedmont argilo-sableux de Warga (*T. gracilis*) ou sur le cordon dunaire d'Oursi (*G. nigeriae*) (Tableau XV). On voit néanmoins dans ce tableau qu'en condition *ad-libitum*, les flux d'eau sont moins importants chez les *G. nigeriae* d'Oursi que chez ceux du Sénégal. Pourtant les *G. nigeriae* du Sénégal ne sont pas moins économes en eau que ceux d'Oursi puisqu'une restriction hydrique induit une réponse comparable chez les deux populations.

Cet exemple illustre bien l'idée selon laquelle en raison de l'extrême variabilité des flux d'eau, les conditions *ad-libitum* sont moins appropriées que la restriction hydrique pour mettre en évidence des différences interspécifiques (détails dans Granjon *et al.*, 1994).

Précisons enfin que sur le cordon dunaire d'Oursi et dans un espace limité à seulement quelques hectares, *G. nigeriae* présente une extrême variabilité chromosomique ( $68 \leq 2n \leq 72$  ; NF = 74 ; Volobouev *et al.*, 1988). Ce qui est identique à ce que nous avons observé à Pékh Tall (zone de Kébémér) avec les nombres diploïdes compris entre 66 et 70 chromosomes.

**Tableau XV :** Comparaison des résultats obtenus dans cette étude avec ceux obtenus au Burkina-Faso (Sicard *et al.*, 1992).

Conditions		FS Moy (min-max)	BH Moy (min-max)	Références
<i>T. pygargus</i>	Ad-libitum	31 (24 - 44) %V/J	≈ 0 %V/J	Présent travail
	Après 13 jours de restriction	16 (12 - 21) %V/J	≈ -0,9 %V/J	Présent travail
<i>T. gracilis</i>	Ad-libitum	34 (22 - 48) %V/J	≈ 0 %V/J	Présent travail
	Ad-libitum	30 (20 - 46) %V/J	≈ 0 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	Après 13 jours de restriction	19 (14 - 23) %V/J	≈ -1.6 %V/J	Présent travail
	Après 8 jours de restriction	17 (13 - 21) %V/J	≈ -1.8 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	Saison pluvieuse (Juin-Aout)	35 (26 - 51) %V/J	≈ 0%V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	Transition (Janvier-Février)	18 (11 - 23) %V/J	≈ -3.2 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
<i>G. nigeriae</i>	Ad-libitum	32 (22 - 41) %V/J	≈ 0 %/J	Présent travail
	Ad-libitum	25 (19 - 42) %V/J	≈ 0 %/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	13 jours de restriction	13 (8 - 18) %V/J	≈ -0.6 %V/J	Présent travail
	8 jours de restriction	12 (7 - 19) %V/J	≈ -0.8 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	Saison pluvieuse	33 (17 - 48) %V/J	≈ 0 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992
	Transition (Janvier-Février)	13 (6 - 17) %V/J	≈ -2.1 %V/J	Sicard <i>et al.</i> , 1992

#### **Différences interspécifiques dans l'aptitude à économiser l'eau :**

En fin de restriction hydrique (moment optimal pour discriminer les réponses à la restriction hydrique) la baisse des flux d'eau et la réduction du déficit hydrique (indicateurs du métabolisme hydrique les plus réactifs aux conditions d'expérience) nous ont permis de classer les espèces étudiées selon des gradients d'aptitude à l'économie d'eau. Comme le montre la synthèse faite dans le tableau XVI, les trois espèces diffèrent significativement deux par deux pour ce qui concerne leur aptitude à maintenir leur poids corporel (GRP) et à réduire les flux d'eau (GRF). Par contre, *G. nigeriae* et *T. pygargus* présentent la même aptitude au maintien de la balance hydrique ; laquelle est supérieure à celle de *T. gracilis* (GME).

Le maintien pondéral et la baisse des flux d'eau n'ont d'intérêt qu'à travers leurs multiples conséquences. Par contre, la mesure de l'équilibre hydrique est une estimation du

résultat final de la mise en jeu des divers mécanismes d'économie d'eau (cf. introduction). On peut donc considérer que des trois gradients mis en évidence le plus significatif au plan fonctionnel est le dernier. Par conséquent nous pouvons retenir que les contraintes imposées dans ce travail suffisent à montrer que *T.gracilis* est moins bien adapté à l'aridité que les deux autres espèces, mais ne permettent pas de prouver que *T.pygargus* est moins bien adapté à l'aridité que *G.nigeriae*.

Des études approfondies ont été réalisées sur les conséquences de la restriction hydrique chez *T.gracilis* : effets sur l'expression génique, le stockage et la libération des médiateurs diurétiques et antidiurétiques (Lacas *et al.*, 1998, Lacas *et al.*, 2000, Lacas-Gervais *et al.*, 2003). Ces travaux confirment que les performances du métabolisme hydrique de *T. gracilis* sont très éloignées de celles du rat de laboratoire (espèce non-désertique par référence) et très comparables à celles des rongeurs désertiques les plus étudiés. Par exemple, l'osmolarité plasmatique de *T. gracilis* (361 mOsm/l) est proche de celle de *Psammomys obesus* (351 mOsm/l) et de *Meriones libicus* (328 mOsm/l) et nettement plus importante que celle de *Rattus norvegicus* (290 mOsm/l). Autre exemple, le pouvoir de concentration urinaire de *T. gracilis* atteint des valeurs classiquement mesurées chez les rongeurs désertiques : il passe de 2100-2300 mOsm/l en condition ad-libitum à 3200-3500 mOsm/l après une restriction hydrique de 8 jours.

Même si des études aussi approfondies n'ont pas encore été réalisées chez *T. pygargus* et chez *G. nigeriae*, les différences interspécifiques mises en évidence dans ce travail permettent de considérer que *G. nigeriae* et *T. pygargus* sont « globalement plus performants » que *T. gracilis* en matière d'économie d'eau. Ces résultats sont d'ailleurs en accord avec les quelques données écologiques et biogéographiques dont nous disposons. Les deux premières espèces occupent surtout des habitats sableux qui sont souvent plus arides que les habitats argilo-sableux qu'occupe *T. gracilis*. Mais encore, les limites septentrionales de la distribution de *T. gracilis* sont plus basses que celles des deux autres espèces.

Comme nous l'avons précisé, ces différences interspécifiques s'expliquent en partie par les affinités phylogénétiques des espèces et en partie par l'effet sélectif de l'aridité des habitats. Pour faire la part de ces influences nous devons envisager de comparer pour chacune des trois espèces, les réponses à la déshydratation chez des populations qui seraient situées en amont et en aval du gradient d'aridité climatique au Sénégal. Précisons que les situations environnementales offrant un gradient d'aridité aussi facilement localisable géographiquement sont rares ; en ce sens la bande sahéenne est un lieu idéal pour réaliser ce type de recherche (cf. perspectives).

**Tableau XVI :** Gradients d'aptitude au maintien du poids, à la baisse des flux sortants et au maintien de l'équilibre hydrique chez les trois espèces. Les comparaisons ont été faites globalement (partie supérieure) ou dans le détail des individus résistants et non-résistants (partie inférieure). Toutes les différences sont significatives (s) à l'exception de l'équilibre hydrique entre *T. gracilis* et *G. nigeriae* (ns).

<b>Poids :</b>	<i>T. gracilis</i> (-13 %) -s→	<i>T. pygargus</i> (-10 %) -s→	<i>G. nigeriae</i> (-7%).
<b>Flux sortant :</b>	<i>T. gracilis</i> (18 %V/j) -s→	<i>T. pygargus</i> (15 %V/j) -s→	<i>G. nigeriae</i> (13 %V/j).
<b>Equilibre hydrique :</b>	<i>T. gracilis</i> (-1.6 %) -s→	<i>T. pygargus</i> (-0.9 %) -ns→	<i>G. nigeriae</i> (-0.7 %V/j).
<b>Résistants: Pds</b>	<i>T. gracilis</i> (-8%) -s→	<i>T. pygargus</i> (-5%) -s→	<i>G. nigeriae</i> (-3.6%).
<b>Résistants: FS</b>	<i>T. gracilis</i> (16%) -s→	<i>T. pygargus</i> (-13%) -s→	<i>G. nigeriae</i> (11%).
<b>Résistants: Eh</b>	<i>T. gracilis</i> (-1%) -s→	<i>T. pygargus</i> (-0.5%) -s→	<i>G. nigeriae</i> (-0.2%).
<b>Non-résistants: PdS</b>	<i>T. gracilis</i> (-15%) -s→	<i>T. pygargus</i> (-14%) -s→	<i>G. nigeriae</i> (-11%).
<b>Non-résistants: FS</b>	<i>T. gracilis</i> (20%) -s→	<i>T. pygargus</i> (18%) -s→	<i>G. nigeriae</i> (15%).
<b>Non-résistants: Eh</b>	<i>T. gracilis</i> (-1.9%) -s→	<i>T. pygargus</i> (-1.3%) -ns→	<i>G. nigeriae</i> (-1.2%).

#### **Différences interindividuelles dans l'aptitude à économiser l'eau :**

L'analyse statistique confirme qu'outre leur variabilité interspécifique, les réponses du métabolisme hydrique à la déshydratation présentent une variabilité interindividuelle. Précisons que la cohérence physiologique entre les variations pondérales et les réponses du métabolisme hydrique se retrouve dans le détail de ces différences interspécifiques et interindividuelles. En effet, les individus les plus aptes à maintenir leur poids sont aussi les plus aptes à réduire leurs flux sortants d'eau et les plus aptes à maintenir leur équilibre hydrique. Ce phénomène n'est pas isolé puisqu'il a aussi été trouvé chez les *M. huberti* de l'île de Téréma (Ganem *et al.*, 1995) : après déshydratation, les *M. huberti* résistants réduisent mieux leurs flux sortants que les *M. huberti* non-résistants (FS=19 vs 23 %V) ; mais surtout, les résistants maintiennent nettement mieux leur équilibre que les non-résistants (BH=0.7 vs -5 %V).

On pourra remarquer que chez les résistants, les contraintes imposées dans ce travail suffisent à montrer des différences significatives entre *T. gracilis* et *T. pygargus* mais aussi entre *T. pygargus* et *G. nigeriae* ; et cela, au niveau des trois gradients étudiés. Par contre, chez les non-résistants, les contraintes imposées ne suffisent pas à mettre en évidence de différence entre les déficits hydriques de *T. pygargus* et de *G. nigeriae* (Tableau XVI). Par conséquent cette variabilité infra-spécifique n'est pas anecdotique mais elle est au contraire

déterminante pour ce qui concerne la comparaison des aptitudes à l'économie d'eau des espèces.

On sait qu'au-delà de leur composante génétique héritée, les phénotypes physiologiques sont modulés par deux types de processus de flexibilité qui impliquent l'environnement: **-(i)** l'acclimatation qui permet aux adultes de déplacer leur homéostasie en fonction des changements de leur environnement ; et **-(ii)** la plasticité développementale qui oriente les capacités physiologiques des adultes en fonction des contraintes subies très tôt pendant la croissance et le développement. Par exemple, pour certaines des composantes de l'adaptation à l'aridité de *Dipodomys merriami merriami*, la plasticité développementale et l'acclimatation peuvent exercer des effets qui dominent les effets associés à l'héritage parental (Tracy & Walsberg 2001). Il serait intéressant de chercher à savoir si le « phénomène de résistance » ne serait pas un cas de plasticité développementale engendré au cours du développement chez certains individus qui seraient soumis à des conditions plus drastiques que les autres (cf. conclusions & perspectives).

Quoi qu'il en soit, si nous comparons, d'une part, nos résultats et ceux de Ganem *et al.*, (1995) et d'autre part, les résultats de Gutman *et al.*, (2007), on en arrive à l'hypothèse qu'au sein des populations, les « stratèges sédentaires » sont plus performants en matière d'économie d'eau que les « stratèges disperseurs ». Cette hypothèse mérite fortement d'être approfondie car elle n'est pas sans conséquence pour l'interprétation des mécanismes du phénomène d'invasion en réponse à une aridification du climat (cf. conclusions et perspectives).

### **Significations écologiques des résultats obtenus en laboratoire**

Nous ne pouvons pas savoir dans quelle mesure les restrictions imposées en laboratoire sont comparables à celles que les animaux subissent dans leur environnement naturel. En effet, lorsque les animaux sont en laboratoire ils n'ont pas la possibilité d'exprimer la plupart des comportements qu'ils ont acquis en milieu naturel. Il est alors possible que leurs réponses à une déshydratation soit moins performantes que celles qu'ils auraient exprimées à contrainte égale dans leur environnement naturel. L'analyse comparative d'un index normalisé d'économie d'eau (obtenu en exprimant les flux d'eau en ml/kJ d'énergie métabolisée) le Water Economy Index (WEI), montre que les mammifères désertiques sont plus économes en eau que les mammifères non-désertiques ; ce qui n'a rien de surprenant. Par contre, cet index montre que les endothermes désertiques sont plus économes en eau que les ectothermes désertiques ; ce qui est très étonnant et ne peut s'expliquer autrement que par l'efficacité remarquable des comportements des endothermes

qui visent à optimiser les entrées d'eau et à réduire les pertes (Nagy 2004). Ce résultat renforce l'idée que nous devons mieux connaître l'écophysiologie des espèces étudiées. Citons l'exemple cité en introduction qui relate que certaines espèces de rats kangourous sont capables de réhydrater des semences sèches dans leur terrier humide pendant plusieurs jours avant de les consommer (Nagy 2004).

Pour progresser dans ce domaine des suivis écophysiologiques sont nécessaires pour notamment:

- (i) Mesurer les flux d'eau et le bilan hydrique des individus dans leur milieu naturel au moment de l'année où les mécanismes d'économie d'eau sont sollicités au maximum ; i.e. pendant la saison sèche et chaude en région soudano-sahélienne (Mars-Juin) ;
- (ii) Acquérir des connaissances sur les comportements alimentaires, terrioles et territoriaux des espèces étudiées pour savoir dans quelle mesure ces comportements optimisent les entrées d'eau, tamponnent les contraintes environnementales et/ou réduisent les pertes en eau.

#### **Comportements alimentaires :**

Les suivis de terrain ont montré le caractère fondamental de la corrélation entre flux d'eau et teneur en eau des aliments. Dans le désert de Chihuahua, par exemple, le flux d'eau des rongeurs herbivores (e.g. *Neotoma albigula*) et insectivores (e.g. *Spermophilus spilosoma*) est de deux à trois fois plus élevé que celui des granivores (e.g. *Perognathus penicillatus* ou *Dipodomys nelsonii*) (Grenot & Serrano 1979). Autre exemple, le flux d'eau de *Dipodomys microps* qui ne peut se passer de plantes succulentes est plus élevé que celui de *D. merriami* dont le spectre alimentaire est plus large (Mullen 1971). Les suivis écophysiologiques ont aussi montré que la corrélation « flux d'eau » -« teneur en eau de l'alimentation » pouvait renforcer ou induire un « effet saison » sur le métabolisme hydrique ; surtout lorsque la pluviométrie est très saisonnière comme en zone soudano-sahélienne. Chez les *G. nigeriae* du cordon dunaire d'Oursi, par exemple, les flux d'eau ne dépassent pas 11% de la réserve d'eau par jour pendant la saison sèche et chaude (i.e. lorsque les disponibilités en eau sont faibles), alors qu'ils dépassent 35% de cette réserve par jour pendant la saison pluvieuse (i.e. lorsque les disponibilités en eau sont abondantes) (Sicard & Fuminier 1994). Mais cette corrélation peut aussi renforcer ou induire un effet aridité de l'habitat. Alors que *Rattus rattus* a été capable d'envahir toute l'Australie depuis l'Orient et l'Asie mineure (Walker 1964), cette espèce n'a jamais pu s'affranchir (sur ce continent) des zones à eaux stagnantes et à végétation dense. L'étude du pouvoir de concentration urinaire de cette espèce a permis de comprendre que son aptitude à l'économie d'eau ne lui permet pas de quitter ces habitats

humides (Norman & Baudinette 1969). Enfin, la corrélation entre le flux d'eau et la teneur en eau de l'alimentation peut interférer de façon complexe avec les effets de l'aridité des habitats et des saisons en créant des effets croisés de type « aridité des habitats \* régimes alimentaires \* saisons ». En Australie, par exemple, les flux d'eau de *Pseudomys albocinereus* sont plus importants sur la côte (Cockleshell-Gully) qu'à l'intérieur du continent qui est plus aride (Watheroo). Mais cet effet lié à l'aridité de l'habitat n'est vérifié qu'à certaines saisons : par exemple en août (FS=36 vs 29 %V) et pas en décembre (FS=19 vs 21 %V). L'étude approfondie des conditions de vie des populations de *P. albocinereus* étudiées a permis de montrer que l'effet croisé « aridité locale\*saisons » s'explique par les variations saisonnières de la teneur en eau des plantes consommées (Morris & Bradshaw 1980). Pour terminer, les suivis du métabolisme hydrique sur le terrain permettent de « quantifier » les rigueurs supportées par les animaux dans leur milieu naturel « par comparaison aux conditions de restriction hydrique imposées en laboratoire ». Par exemple, dans le sud de Tatahouine (Tunisie) et en plein cœur de la saison sèche (humidité entre 8 et 54%) et chaude (température entre 16 et 42°C), *Meriones shawii* renouvelle 18 % de sa réserve d'eau par jour ; ceci alors qu'en régime de grains sec et au repos en laboratoire, le turnover de cette espèce chute jusqu'à 8% de la réserve d'eau par jour (Bradshaw *et al.*, 1976). Si on considère que dans la nature les dépenses motrices sont probablement plus importantes qu'en laboratoire, cet écart de 10% de la réserve d'eau par jour est considérable et montre que sur le terrain *Meriones shawii* dispose encore d'une « marge d'adaptation » assez large.

### **Comportements terricoles:**

Les comportements terricoles qui visent à amoindrir les rigueurs climatiques ont été très étudiés ces dernières années. Les études ont surtout ciblé la caractérisation des conditions microclimatiques dans les terriers des rongeurs et ont donné des résultats surprenants selon les espèces. Dans le désert de l'Atacama, le plus aride du monde, l'humidité de l'air ambiant du terrier du Tuco-Tuco (*Ctenomys fulvus*) varie entre 50% et 70% tout au long de l'année ; ceci alors qu'au niveau du sol, l'humidité ambiante varie seulement entre 5 et 35% (Cortés *et al.* 2000). Ce résultat est cohérent avec les travaux en cours sur l'enregistrement des conditions microclimatiques des terriers de plusieurs espèces de rongeurs du Mali (résultats non publiés de Traoré & Sicard). Au contraire, dans les déserts du Nord de l'Amérique, la démonstration que les conditions microclimatiques des terriers des très étudiés rats kangourous (*Dipodomys merriami*) n'étaient pas du tout aussi favorables qu'on avait pu l'imaginer auparavant nous oblige à reconsidérer l'idée traditionnellement admise que ces

rongeurs nocturnes ne sont pas tolérants envers les hautes températures (Tracy & Walsberg 2002).

### **Comportements territoriaux & Stocks alimentaires :**

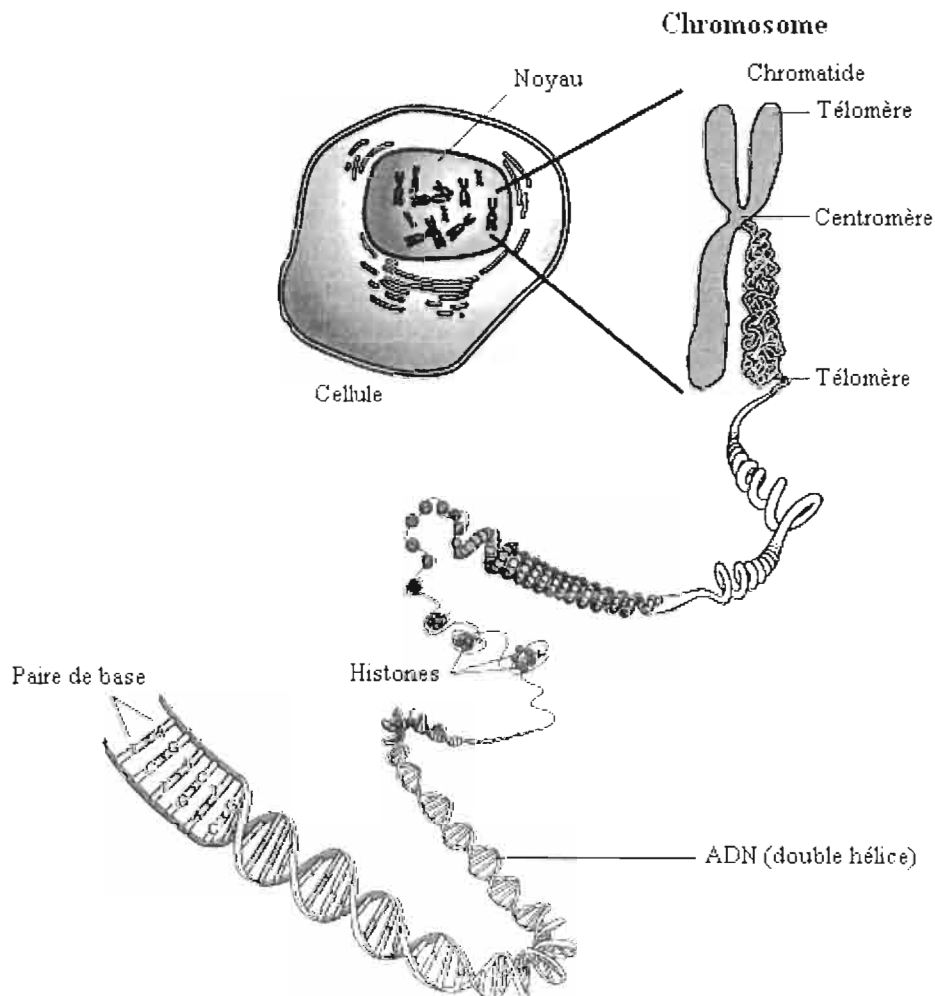
Ces comportements qui visent à trouver des ressources en eau et en nourriture (mais qui sont aussi des sources de perte en eau), jouent aussi un rôle clé sur la capacité des espèces à résister à des phases de restriction hydrique et/ou trophiques dans la nature (cf. introduction). Enfin, les suivis sur le terrain permettent de mieux comprendre l'intégration des stratégies d'adaptation à l'aridité au sein des autres stratégies développées pour survivre. Par exemple, le suivi réalisé sur la dune d'Oursi (Burkina-Faso) montre qu'en fin de période pré-estivale (janvier-février), lorsque les ressources diminuent ou s'assèchent et que les animaux parcourent des distances toujours plus importantes pour approvisionner leur terrier d'estivation, la balance hydrique présente un déficit hydrique d'environ -4% de la réserve par jour chez *G. nigeriae* et *T. petteri* (Sicard & Fuminier 1994). Les suivis ultérieurs ont montré, chez *T. petteri*, que ce déficit coïncide avec un emballement de la production des médiateurs antidiurétiques dans les structures nerveuses appropriées et avec l'apparition d'un signal dans l'horloge interne des individus ; des données qui renforcent l'hypothèse qu'un déficit passager de la balance hydrique peut être le *signal interne* du déclenchement de certains comportements et de leurs supports physiologiques (e.g. entrée en estivation) (Fuminier *et al.*, 1993).

**CHAPITRE V :****ANALYSES CYTOGENETIQUES ET MOLECULAIRES :**

- 1) REPARTITION ACTUELLE DES DEUX ESPECES DE *TATERILLUS***
- 2) ORIGINE DES GERBILLES ENVAHISSANTES AU SENEGAL**

## Introduction

La cytogénétique est la science ayant pour objet l'étude de l'organisation et du fonctionnement du matériel génétique d'une cellule, et en particulier de ses chromosomes. Chez les eucaryotes, ces derniers correspondent à des éléments microscopiques constitués chacun de deux molécules d'ADN identiques (aux erreurs de duplication près) et qui ne sont visibles que lors des divisions cellulaires, au moment où l'ADN se trouve dans son état le plus condensé pour être réparti de façon équilibrée dans les deux futures cellules filles. Ils prennent alors la forme de bâtonnets. Sur le caryotype, les chromosomes sont habituellement représentés par paires, en parallèle avec leur homologue. Les chromosomes sont en nombre variable suivant les espèces, voire suivant les individus d'une même espèce. Chaque chromatide est formée d'une molécule d'ADN (le nucléofilament) associée à des protéines appelées histones qui sont assemblées en nucléosomes (figure 27).

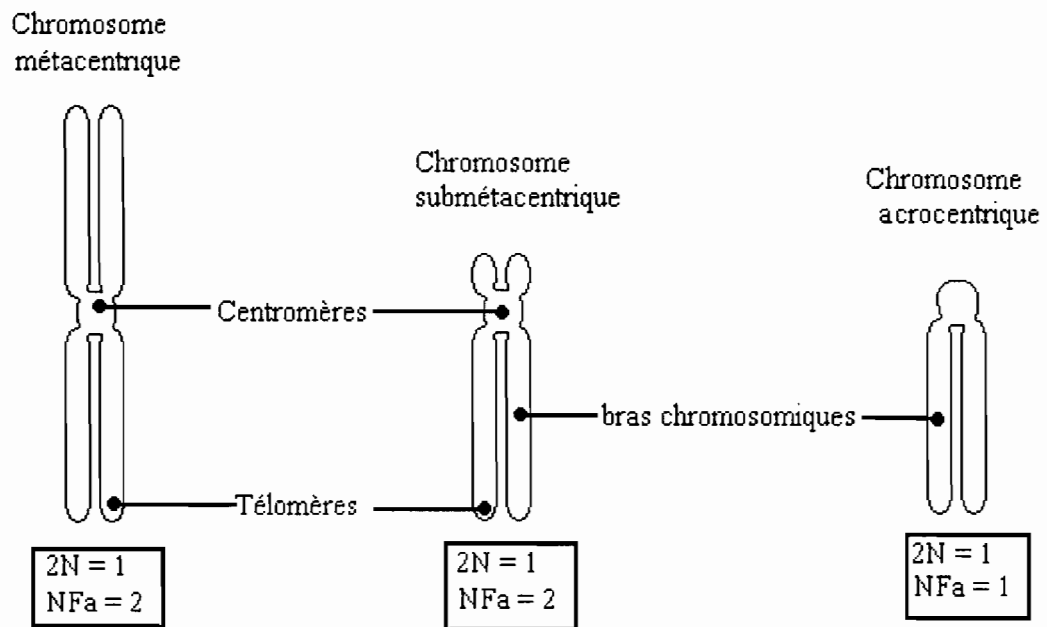


**Figure 27** : Dessin d'une cellule et détails de la structure d'un chromosome.

<http://fr.wikipedia.org/wiki/Image:Chromosome.>

Après leur réplication pendant l'interphase du cycle cellulaire, les chromosomes sont composés de deux copies identiques de chromatides, attachées entre-elles au niveau d'un centromère, et terminées par des télomères. En microscopie optique, on distingue sur les chromosomes des régions particulièrement condensées, formées d'hétérochromatine, et des régions davantage décondensées, formées d'euchromatine. D'une façon générale, les gènes codant se localisent au niveau des régions euchromatiques, tandis que les régions hétérochromatiques sont très largement non codantes. Notons que les télomères et le centromère sont principalement constitués de séquences répétées et constituent des régions hétérochromatiques.

C'est la position du centromère (excentré, centré ou apicale) par rapport aux bras chromatidiens qui confèrent aux chromosomes leur morphologie. Ainsi, les chromosomes méta- et submétacentriques ont deux bras (centromère centré et excentré, respectivement), alors que les chromosomes acrocentriques n'ont qu'un bras (centromère apical) (figure 28).



**Figure 28** : Schéma des trois types de chromosomes selon la position du centromère.

Dans le cadre de notre étude, la cytogénétique s'est avérée être un outil puissant. En effet, il existe des situations limites où la biométrie ne permet pas à elle seule de décider de l'appartenance d'un individu à telle ou telle espèce. Au Sénégal, c'est le cas des deux espèces de *Taterillus* (*T. gracilis* et *T. pygargus*) et des trois espèces gerbilles (*G. tarabuli*, *G.*

*nigeriae*, et *G. henleyi*) notamment pour les animaux juvéniles. Le recours à l'étude du caryotype est alors une alternative efficace pour une diagnose spécifique non ambiguë. Pour cela, il est nécessaire de déterminer la formule chromosomique des individus étudiés, c'est-à-dire le nombre diploïde de chromosomes (2N), le nombre fondamental de bras chromosomiques des autosomes (appelé nombre fondamental autosomal ou NFa), ainsi que la morphologie des chromosomes sexuels. A noter que le NFa permet de donner une indication grossière de la position des centromères sur les bras chromosomiques. Afin d'obtenir l'ensemble de ces données, il est nécessaire d'établir un caryotype de l'animal, c'est-à-dire le classement de tous les chromosomes d'une cellule somatique triés par paire d'homologues.

La cytogénétique a grandement participé à la description de nouvelles espèces de rongeurs, révélant ainsi une diversité caryologique inter- et intra-spécifique insoupçonnée, palliant ainsi à la faible différenciation morphologique. En Afrique de l'Ouest, Dobigny *et al.*, (2002, 2003) ont montré que le genre *Taterillus* renferme au moins sept espèces que ni la morphologie, ni la morphométrie n'ont permis de distinguer. De même, plusieurs espèces d'*Arvicanthis* ont été décrites sur la base de l'étude de leurs caryotypes (Volobouev *et al.*, 2002 ; Ducroz *et al.*, 1997, 1998). Le caryotype est en général fixe chez une espèce, surtout le nombre diploïde, ce qui permet de la distinguer sans ambiguïté des ses espèces jumelles. Tel n'est pas le cas chez *Gerbillus nigeriae* qui présente un polymorphisme chromosomique avec un nombre diploïde variable de 60 à 74 chromosomes (Volobouev *et al.*, 1988 ; Dobigny *et al.*, 2002)

Ce chapitre a pour but non seulement de déterminer la répartition actuelle des deux espèces jumelles de *Taterillus* au Sénégal, mais également de mieux connaître les caractéristiques cytogénétiques des populations sénégalaises de l'espèce *Gerbillus nigeriae*, et d'en rechercher l'origine géographique via l'analyse caryotypique d'individus capturés au Sénégal, ainsi que de spécimens provenant des pays voisins (Mali, Mauritanie, Burkina-Faso). Pour cela, nous avons eu recours aux méthodes de banding GTG (« G-bands using Trypsin and Giemsa ») et CBG (« C-bands using Baryum and Giemsa ») afin de mieux comprendre la nature du polymorphisme chez cette espèce de rongeur que des études antérieures suggèrent très polymorphes (e.g., Mali : Sicard *et al.*, 1988 ; Niger : Nomao, 2001 ; Volobouev *et al.*, 1988) et de détecter une signature chromosomique de l'origine des gerbilles du Sénégal.

Par ailleurs, nous avons mené une étude de phylogéographie moléculaire afin de déterminer l'origine génétique des gerbilles envahissantes du Sénégal en les comparant à celles des pays voisins, mais aussi du Niger et du Tchad.

## V.1 Matériel et Méthodes

### V.1.1 Piégeage des rongeurs

Les rongeurs sont des animaux discrets, souvent nocturnes, qu'il n'est généralement pas facile d'observer dans leur milieu naturel. Pour les manipuler, les étudier, il convient donc de les capturer à l'aide de pièges. Nous travaillons selon un protocole standardisé qui consiste en des lignes de 20 pièges, une distance inter-pièges de 10 mètres, le tout étant disposé durant 3 nuits consécutives. Les différents milieux (naturels ou cultivés) recensés dans chaque site sont échantillonnés. Chaque individu piégé est sacrifié, puis pesé et mesuré. Des prélèvements de tissus pour les analyses d'ADN et/ou les caryotypages sont effectués pour une détermination précise, notamment dans le cas de complexe d'espèces jumelles, mais aussi pour des études de génétique des populations. L'abondance relative des différentes espèces présentes sur chaque site est estimée par les rendements de piégeage (nombre de captures / nombre de nuits-pièges). Nous utilisons des pièges grillagés (figure 29) qui permettent de capturer les rongeurs vivants. La fermeture de la porte est déclenchée lorsque l'animal touche l'appât placé au bout d'une tige métallique jouant un rôle de fléau. Le grillage permet une diffusion de l'odeur de l'appât (pâte d'arachide), et facilite la capture de certains rongeurs présentant un comportement d'évitement des endroits clos (comme ceux représentés par certains pièges-boîtes fermés). Un autre avantage de ces pièges en grillage est qu'ils réduisent la mortalité des captures par coup de chaleur, par rapport aux pièges métalliques entièrement fermés.



**Figure 29** : Photo d'un piège grillagé armé de 25 cm de long (A. Sow / IRD)

Le contrôle des pièges s'effectue chaque matin, assorti de certaines observations techniques : position des captures, numéro des pièges ayant capturé, dénombrements des pièges fermés, détruits ou manquants. Les pièges sont ré-appâtés le soir en vue de la prochaine nuit.

### **V.1.2 Préparation des extraits de moelle osseuse :**

La veille de leur sacrifice, les rongeurs reçoivent dans le dos une injection de solution de levure (0,02 ml par gramme du poids corporel). Ceci provoque une infection bénigne, et donc stimule le système de défense immunitaire du rongeur, ce qui va engendrer une forte augmentation du nombre de cellules en division dans la moelle osseuse, siège de différenciation des globules blancs.

Un peu moins d'une heure avant la mise à mort, une injection intra-péritonéale d'une solution anti-mitotique (Sulfate de Vinblastine, ou Velbé) permet de bloquer les cellules qui se divisent en métaphase, stade de la mitose durant lequel les chromosomes sont les plus condensés, donc les plus facilement observables. Pendant ce temps, une certaine quantité de la solution hypotonique de KCl est placée dans des tubes numérotés maintenus dans un bain-marie à 37°C. Rapidement après leur sacrifice, le fémur de l'animal est dégagé et sectionné aux deux extrémités. On insère dans le canal médullaire l'aiguille d'une seringue hypodermique remplie de KCl pour en chasser la moelle. Dans le cas d'espèces de petite taille, on peut broyer les têtes du fémur pour recueillir plus de moelle. Le liquide hypotonique refoulant de cette cavité, et enrichi des cellules de la moelle osseuse, est recueilli dans le tube numéroté maintenu dans le bain-marie à 37°C. La solution hypotonique permet de rendre les cellules turgescentes.

Les tubes sont alors centrifugés à 1000-1200 tours par minute pendant une dizaine de minutes. Après cette centrifugation, le surnageant est éliminé en prenant bien soin de ne pas pipeter le culot cellulaire sédimenté au fond du tube conique. Un volume de fixateur (méthanol + acide acétique 3 :1 v/v) frais est alors ajouté et le culot cellulaire est remis en suspension. Cette série d'opérations [agitation, centrifugation, élimination de surnageant et rajout de fixateur] est répétée deux fois. Après la troisième centrifugation, on complète les tubes avec un petit volume de fixateur (environ 2 ml).

### **V.1.3 Préparation et observation des caryotypes standards**

Une lame neuve, propre, conservée au froid et sur laquelle les références de l'animal seront inscrites reçoit trois à quatre gouttes de cet extrait au moyen d'une pipette. Les lames sont ensuite rapidement chauffées au-dessus d'un bec-bunsen afin de provoquer l'évaporation

rapide du fixateur et l'accrochage des cellules à la surface du verre de la lame. La lame est ensuite plongée dans le bac à coloration contenant du Giemsa (4%) tamponné pendant environ 5 à 10 minutes. Ensuite, elle est rincée à l'eau distillée et séchée à l'air libre. La lame est maintenant prête pour l'observation microscopique.

Elle est placée sous le microscope, observée au faible grossissement pour repérer les meilleures divisions, dont on note les coordonnées verticales et horizontales. Les meilleures métaphases sont ainsi retenues pour une observation au fort grossissement. La détermination non ambiguë du nombre diploïde de l'individu étudié nécessite le comptage de plusieurs métaphases. Les métaphases les plus belles, c'est-à-dire dans lesquelles tous les bras des chromosomes sont bien visibles, sont sélectionnées pour établir un caryotype : les chromosomes sexuels sont identifiés, et les chromosomes non-sexuels, i.e. autosomaux, sont classés par paire d'homologues présumés (selon la morphologie et la taille) de taille décroissante.

Pour évaluer quantitativement l'importance de la variabilité des nombres diploïde et fondamental au sein d'une espèce, ces observations sont appliquées à un grand nombre d'individus.

#### **V.1.4 Les techniques de banding**

Les techniques de banding permettent l'apparition de bandes claires et sombres le long des chromosomes. Elles permettent la mise en évidence de différentes parties des chromosomes selon leurs propriétés biochimiques. De tels marquages sont indispensables à une reconnaissance individuelle des chromosomes, (et donc à l'appariement non ambiguë des homologues), ou encore pour distinguer les zones euchromatiques et hétérochromatiques. Dans le cadre de ce travail, nous avons utilisé la technique des bandes G afin de pouvoir comparer les profils de bandes euchromatiques, conservées au sein d'une espèce, entre chromosomes homologues d'un même individu (détection de paires hétérozygotes), mais aussi entre individus (polymorphisme à l'échelle des populations). De plus, nous avons appliqué la technique des bandes C afin d'étudier la distribution de l'hétérochromatine le long des chromosomes de *G. nigeriae*, mais aussi afin de comparer cette distribution entre individus.

Ces étapes sont fondamentales pour une description fine du type de polymorphisme chromosomique éventuellement responsable des variations de  $2N$  et de  $NFa$  au sein des populations étudiées.

Il devient alors possible de décrire avec précision les transformations chromosomiques (fusions / fissions robertsonniennes, fusions en tandem, inversions peri-centriques et paracentriques) qui sont en jeu.

#### **V.1.4.1 La technique des bandes C (Sumner, 1972)**

Les bandes « C » sont révélées après l'application successive des conditions acides, alcalines et salines à température élevée, puis une coloration au Giemsa. La technique a d'abord été décrite par Sumner (1972). Les traitements acido-basiques dénaturent l'ADN, et ne sont préservées que les régions les plus condensées et les plus résistantes, c'est à dire celles correspondant généralement l'hétérochromatine.

Après avoir centrifugé la suspension, il faut enlever le surnageant et y ajouter du fixateur 1.3 : (1 volume d'acide acétique pour 3 volumes de méthanol). Ensuite on place le tube dans un bac contenant de la glace. Projeter sur une lame fraîchement retirée du congélateur, trois à quatre gouttes de cette suspension et avant de flamber la lame y ajouter une à deux gouttes de fixateur 1 :1 (1 volume d'acide acétique pour un volume de méthanol). Les lames sont observées au microscope à contraste de phase pour bien repérer les meilleures métaphases. Placer ensuite les lames sur une plaque chauffante (environ 37°C) toute la nuit. Le lendemain, les lames sont incubées dans une solution d'acide chlorhydrique (0,2N) pendant une demi-heure, rincées à l'eau courante puis à l'eau distillée et séchées à l'air libre. Avant de les incuber dans une solution saturée d'hydroxyde de baryum ( $\text{Ba(OH)}_2$  à 5%) à 50°C pendant 2 minutes à 2 minutes et 15 secondes, il faut au préalable, enlever la pellicule qui se forme en surface du baryum. Les lames sont ensuite rincées rapidement dans de l'acide chlorhydrique (0,2N) puis à l'eau courante et à l'eau distillée. Les lames sont à nouveau séchées. Pendant ce temps, le bain de SSC 2X est dans le bain-Marie à 50°C dans lequel, il faut tremper les lames pendant environ une demi-heure. Après rinçage à l'eau distillée et séchage, les lames sont colorées au Giemsa (6%) pendant quelques minutes puis rincées à nouveau et séchées. A ce stade, elles sont prêtes à l'observation microscopique.

#### **V.1.4.2 La technique des bandes G (Seabright, 1971)**

Les bandes « G » sont révélées après l'action de la trypsine qui dénature préférentiellement les régions euchromatiques riches en GC et en gènes. Ces dernières davantage dénaturées seront moins colorées par le Giemsa. Autrement dit, les bandes G sont donc plutôt riches en AT et appauvris en gènes. Comme pour les bandes C, les lames sont vieillies sur la plaque chauffante à 37°C pendant une nuit. Le lendemain, elles sont incubées

dans un bain de SSC 2X à 60°C pendant 1 heure et 15 minutes. Elles sont ensuite rincées à l'eau de robinet et à l'eau distillée. Les lames subissent ensuite rapidement une réhydratation dans la saline (NaCl 0,08 pour mille) avant d'être trempées dans une solution de trypsine (0.025M) à 12°C pendant une durée très précise (1 minute et 15 secondes dans le cas de *G. nigeriae*). Après rinçage à l'eau distillée et séchage, les lames sont colorées au Giemsa (4%) tamponné pendant 6 à 7 minutes, et sont ensuite prêtes pour l'observation microscopique.

#### **V.1.4.3 Bandes G suivi de C ou « bandes GC »**

Pour les bandes G suivi des bandes C, après centrifugation de la suspension, on enlève le surnageant et on y ajoute du fixateur (3.1). Le tube est ensuite placé dans un bac contenant de la glace. Sur une lame fraîchement retirée du congélateur, on projette trois à quatre gouttes de cette suspension sur la lame. On y ajoute ensuite une à deux gouttes de fixateur (1.1) juste avant de la flamber. Les lames sont observées au microscope à contraste de phase avant d'être placées sur la plaque chauffante (environ 37°C) toute la nuit.

Le lendemain, elles sont incubées dans un bain de SSC 2X à 60°C pendant 1 heure et 15 minutes. Elles sont ensuite rincées à l'eau de robinet et à l'eau distillée. Les lames sont ensuite rapidement réhydratées dans la saline avant d'être trempées dans une solution de trypsine (0.025M) à 12°C pendant une durée très précise (1'15''). Après rinçage à l'eau distillée et séchage les lames les lames sont incubées respectivement dans une solution d'acide chlorhydrique (0,2N) pendant 30 minutes avant, dans une solution saturée d'hydroxyde de baryum ( $\text{Ba}(\text{OH})_2$  à 5%) à 50°C pendant 2 minutes à 2 minutes et 15 secondes. Ces deux phases d'incubation sont en fait séparées par une étape de rinçage et de séchage des lames. Pendant ce temps, on prépare le bain de SSC 2X à 50°C dans lequel il faut tremper les lames pendant environ une demi-heure. Après rinçage à l'eau distillée et séchage, les lames sont colorées au Giemsa (6%) pendant 6 à 7 minutes, puis rincées et séchées.

**Tableau XVII** : liste des individus de *G. nigeriae* du Sénégal, de la Mauritanie, du Mali et du Burkina-Faso que nous avons utilisé pour les banding G et C.

(\*) Spécimens fournis par L. Granjon (CBGP-IRD Montpellier)

Numéro échantillon	Nombre diploïde	Sexe	Pays	Localité de capture	Coordonnées GPS	Bandes C	Bandes G	Nombre de métas
KB3536	66	M	Sénégal	Pékh Tall	15°26'N; 16°24'W	Ok	Ok	8
KB3571	66	M	Sénégal	Pékh Tall	15°26'N; 16°24'W	Ok	Ok	6
JMD1014	68	F	Mauritanie	Keur Massene	16°33'N; 16°14'W	Ok	Passable	6
KB2682	68	M	Sénégal	Lampsar Peulh	16°05'N; 16°20'W	Ok	Passable	6
KB2702	68	F	Sénégal	Lampsar Peulh	16°05'N; 16°20'W	Ok	Passable	6
KB3291	68	M	Sénégal	Mbaye Mbaye	15°41'N; 16°22'W	Ok	Ok	6
KB3297	68	M	Sénégal	Diapal Sarr	15°38'N; 16°19'W	Ok	Passable	6
KB3301	68	F	Sénégal	Diapal Sarr	15°38'N; 16°19'W	Ok	Ok	6
KB3302	68	M	Sénégal	Diapal Sarr	15°38'N; 16°19'W	Ok	Passable	6
KB3630	68	M	Sénégal	Pékh Tall	15°26'N; 16°24'W	Ok	Ok	6
M5889	68	M	Sénégal	Mbarigo	15°26'N; 16°24'W	Ok	Passable	6
M6017	68	M	Sénégal	Gnite	16°12'N, 15°54'W	Ok	Passable	6
M5586*	69	M	Burkina	Djibo	14°06'N; 01°40'W	Ok	Ok	5
M4563*	70	F	Mali	Endé	14°10'N; 03°32'W	Ok	Passable	4
M4565*	70	F	Mali	Endé	14°10'N; 03°32'W	Ok	Passable	4
KB3285	70	M	Sénégal	Ndiambé Fall	15°42'N; 16°24'W	Ok	Passable	4
M5592*	71	F	Burkina	Oursi	14°40'N; 00°27'W	Ok	Non	3
M4078*	74	M	Mali	Gakou	15°07'N; 09°04'W	Ok	Passable	0
M4606*	74	F	Mali	Niodougou	15°59'N; 04°11'W	Ok	Non	0
M4628*	74	F	Mali	Ndoupa	15°17'N; 05°30'W	Ok	Non	0

### V.1.5 Technique de la phylogéographie moléculaire.

Pour connaître la provenance des gerbilles de l'espèce *G. nigeriae* du Sénégal, nous avons aussi utilisé une approche de biologie moléculaire. Pour cela, nous avons utilisé des tissus (bout de patte ou organes internes conservés dans l'éthanol) de 20 individus dont 2 du Sénégal, 7 du Mali, 3 de la Mauritanie, 7 du Niger et 1 du Tchad (tableau XVIII).

**Tableau XVIII :** Détail des *Gerbillus nigeriae* utilisées pour la phylogéographie des gerbilles du Sénégal. (\*) Échantillons fournis par M. Tranier du Muséum National d'histoire Naturelle de Paris. (\*\*) Échantillons fournis par L. Granjon (Mali, Tchad) et/ou G. Dobigny (Niger, Tchad) CBGP-IRD Montpellier

Numéro échantillon	Espèce	pays	Localité	2N	Coordonnées GPS
BLM1065*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mauritanie	Akchar	74	20°14'N ; 16°08'W
BLM540*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mauritanie	Tidra	72	21°04'N ; 16°16'W
BLM1108*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mauritanie	Dar el Salam	68	19°46'N ; 16°12'W
M4078**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Gakou	74	15°07'N ; 09°04'W
M4636**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Gathié Djirma	72	15°46'N ; 04°48'W
M4606**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Niodougou	74	15°59'N ; 04°11'W
M4561**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Endé	71	14°10'N ; 03°32'W
M4979**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Iréli	72	14°25'N ; 03°18'W
MNHN2002*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Oléléoua		14°30'N ; 08°37'E
N3174**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Bosso	63	13°41'N ; 13°17'E
N5238**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Bourém	68	16°56'N ; 00°20'E
KB3764	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Sénégal	Thieumbeul	68	15°09'N ; 16°36'W
KB3750	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Sénégal	Dakhar Ngogne	71	15°12'N ; 16°34'W
N2042**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Batchintoulou	73	14°22'N ; 03°23'E
M4946**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Azawad	72	15°35'N ; 03°23'E
N2068**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Toukounous	72	14°30'N ; 03°14'E
MNHN700*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Dogondoutchi		13°39'N ; 04°01'E
Lac27*	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Tchad	Baltram	74	13°36'N ; 14°51'E
N3156**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Niger	Gouré	62	14°03'N ; 10°13'E
M4628**	<i>Gerbillus nigeriae</i>	Mali	Ndoupa	74	15°17'N ; 05°30'W

**L'extraction** est une technique expérimentale permettant d'isoler l'ADN des tissus. Nous avons extrait l'ADN de 20 *Gerbillus nigeriae* du Sénégal, de la Mauritanie, du Mali, du Niger et enfin du Tchad (cf. tableau XVIII) à partir de tissus (bouts de pattes ou organes internes) initialement conservés dans l'éthanol 90° ou 100°. La digestion enzymatique de ce matériel a été faite dans un tampon contenant de la protéinase K, à une température de 55°C durant toute une nuit. La précipitation des protéines a été obtenue grâce à la *protein precipitation solution*, et celle de l'ADN grâce à une solution d'isopropanol. Après centrifugation, l'ADN est nettoyé avec de l'éthanol 75% puis 100%, et ensuite séché à la température ambiante. La solution est resuspendue dans de l'eau et est prête pour être amplifiée par PCR.

**La PCR (Polymerase Chain Reaction)** permet d'amplifier spécifiquement une région d'ADN double brin, afin d'en obtenir des millions de copies identiques. Pour le cytochrome B, un gène mitochondrial très fréquemment utilisé en phylogéographie chez les mammifères nous avons réussi à amplifier l'ADN de 11 gerbilles dont deux du Sénégal, deux du Niger, une du Tchad, quatre du Mali et enfin deux de la Mauritanie. Pour l'amplification de la partie 5' du cytochrome B, nous avons utilisé un seul couple d'amorces dont H15915 et L14723. Pour séparer l'ADN en simples brins, nous l'avons d'abord soumis à une température de dénaturation initiale de 94°C pendant 3 minutes. Puis, au cours de 37 cycles successifs, les températures de dénaturation de l'ADN, d'hybridation des amorces, et d'élongation des brins d'ADN, ont été respectivement fixées à 94°C (pendant 30 secondes), 56°C (45 secondes) et 72°C (1 minute). L'élongation finale a été effectuée à 72°C pendant 10 minutes.

**Le séquençage** d'un fragment d'ADN correspond à la détermination de la succession des nucléotides qui le composent. Ceci a été réalisé à l'aide d'un séquenceur automatique : l'automatisation et l'utilisation d'une chromatographie au lieu d'une électrophorèse permettent un gain de temps non négligeable. De plus, il permet de lire plusieurs centaines de nucléotides avec une très bonne qualité, jusqu'à plus de 1200 nucléotides. La correction et la vérification des séquences ont été faites manuellement. Pour l'alignement des séquences, nous avons utilisé le logiciel **BioEdit**. La reconstruction de l'arbre phylogénétique a été possible grâce à la méthode dite du **maximum de parcimonie** (Farris, 1970) : un arbre phylogénétique est optimal lorsque sa longueur totale est minimale. Les reconstitutions phylogénétiques ont été réalisées grâce au logiciel **PAUP 4.0b10** et, par soucis d'objectivité, notre arbre correspond au consensus strict des 66 arbres les plus parcimonieux (figure 49). Pour l'appréciation de la robustesse des nœuds internes, nous avons utilisé la méthode du **bootstrap** (qui correspond à plusieurs ré-échantillonnages de sous-échantillons au sein de notre jeu de données initial). Le

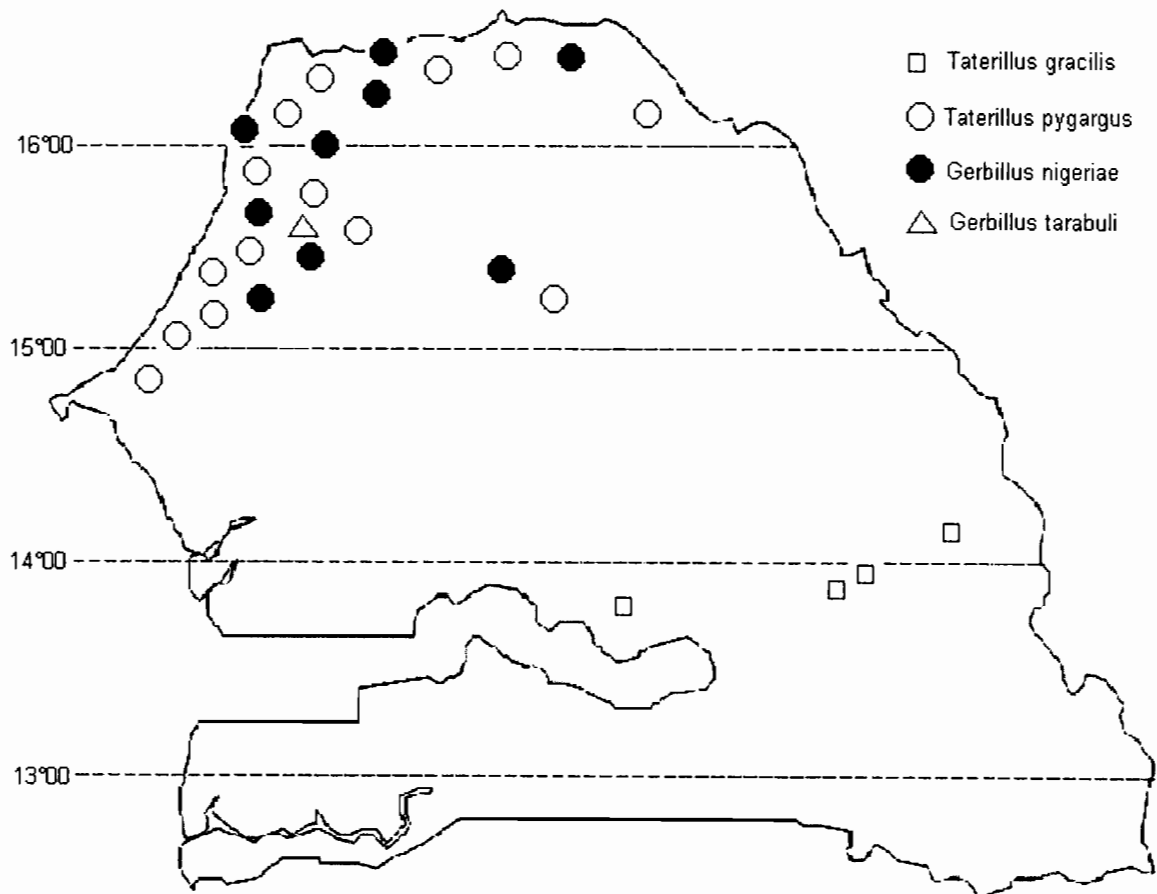
test du bootstrap a été proposé par Felsenstein (1985) pour apprécier la robustesse des branchements d'une topologie.

Nous avons utilisé d'autres espèces de gerbilles (notamment *G. andersoni* qui est l'espèce sœur de *G. nigeriae* au sein du genre ; Chevret & Dobigny, non publié) comme groupe externe afin de polariser les arbres obtenus.

## V.2 Résultats

### V.2.1 Résultats du piégeage des rongeurs

Nous avons réalisé plusieurs séries de piégeage dans les deux tiers nord du pays (au nord de la Gambie) pour déterminer la répartition actuelle des deux espèces de *Taterillus* à savoir *T. gracilis* et *T. pygargus*, mais aussi pour connaître la limite sud de progression des gerbilles au Sénégal. Ainsi, nous avons caryotypé pour les *Taterillus pygargus* et pour les *Gerbillus nigeriae* plus d'une centaine d'individus. Nous avons capturé près de 40 *T. gracilis* au sud (région de Tambacounda). Nous avons également capturé 3 *Gerbillus tarabuli* au nord du pays et aucune *Gerbillus henleyi* n'a été capturée (Figure 30). Tous ces individus ont été identifiés de façon non ambiguë par caryotypage.

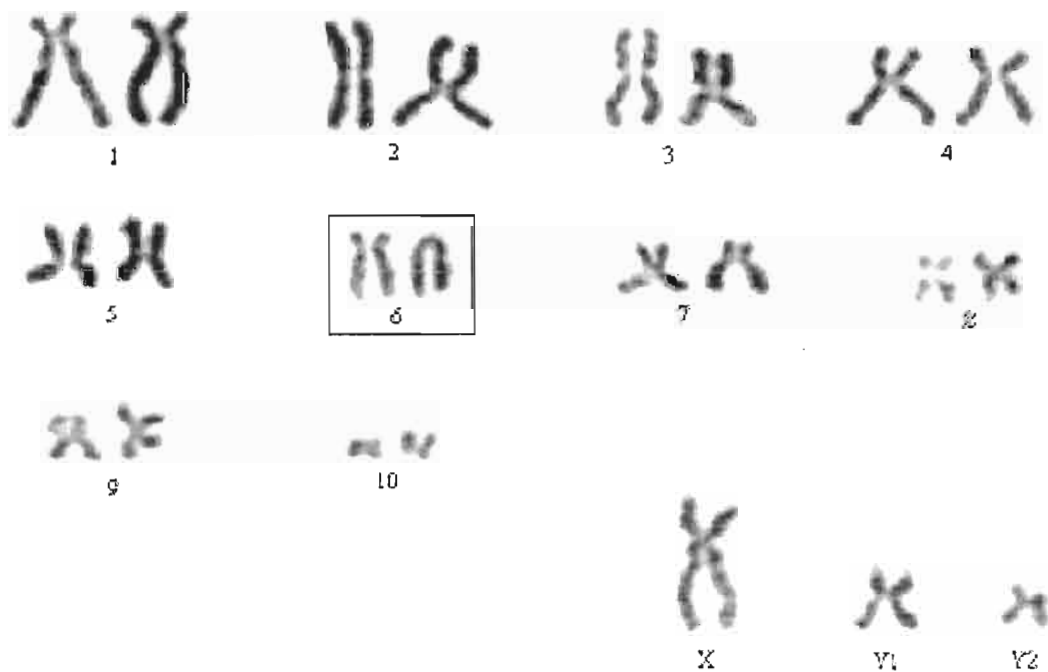


**Figure 30** : Distribution des différentes espèces du genre *Gerbillus* et de *Taterillus* que nous avons piégées et caryotypées entre 2004 et 2007 au Sénégal.

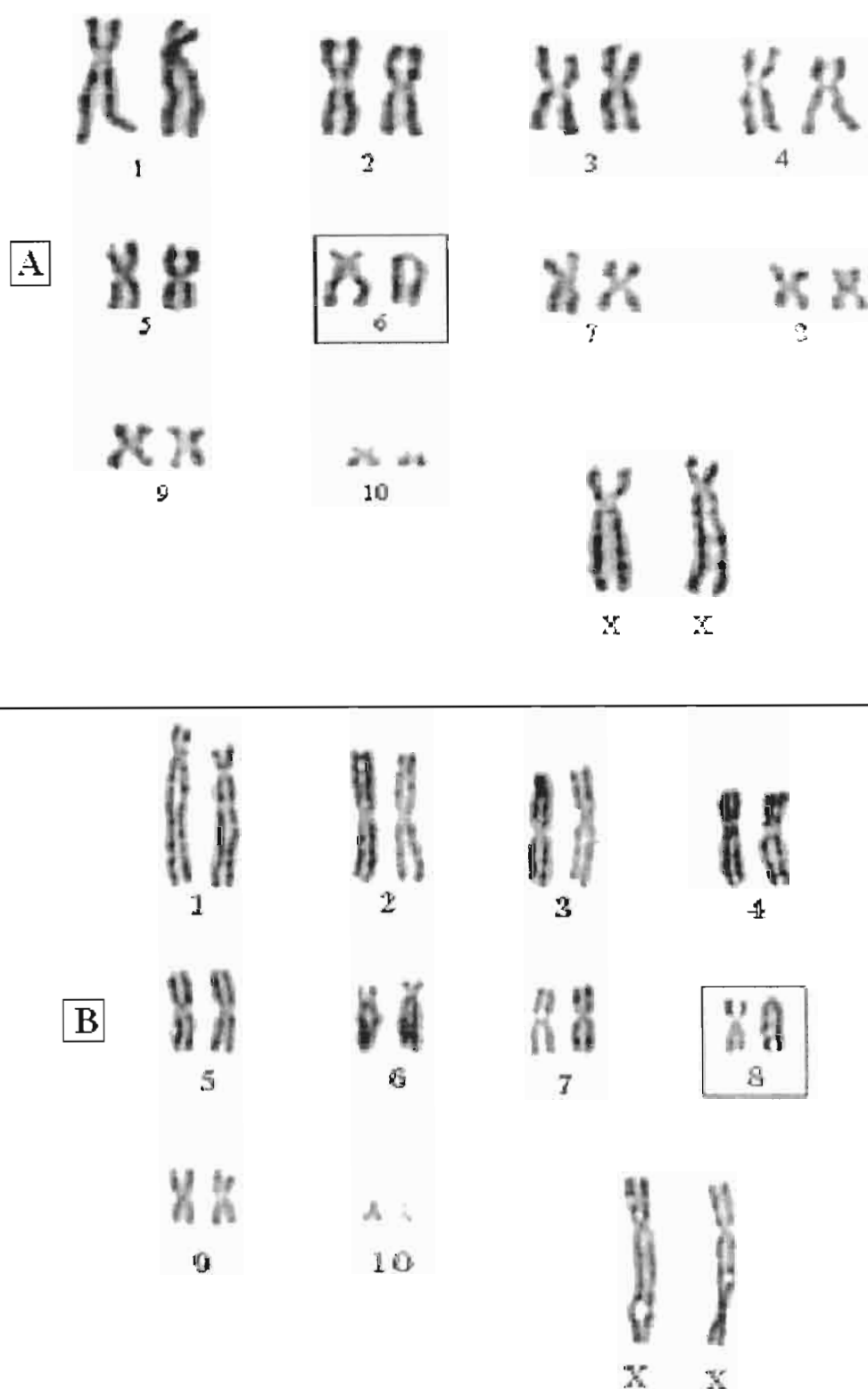
### V.2.2 Résultats de cytogénétique / cytotaxonomie

L'analyse chromosomique des gerbillinés que nous avons effectuée au cours de notre travail a montré que :

Chez *Taterillus pygargus*, le nombre diploïde est de  $2N = 22$  chromosomes chez la femelle, et  $2N=23$  chez le mâle. Le caryotype présente dix paires d'autosomes qui sont généralement toutes métacentriques ou submétacentriques, sauf la paire 6 qui est souvent hétérozygote avec un acrocentrique (Figures 31 et 32A). La paire 8 a été trouvée hétérozygote chez trois individus de Mbarigo-Lampsar mais avec la paire 6 homozygote sub-métacentrique (Figure 32B). Le nombre fondamental des autosomes (NFa) est donc égal à 39 chez tous les 116 individus caryotypés et provenant de 14 localités différentes (cf. figure 4). Les chromosomes sexuels sont tous des métacentriques et des sub-métacentriques et sont de type « XX » chez les femelles et de type «  $XY_1Y_2$  » chez les mâles, conformément aux données disponibles pour cette espèce (Dobigny, 2002). Donc le nombre fondamental (NF) est 45 chez le mâle, et 43 chez la femelle.

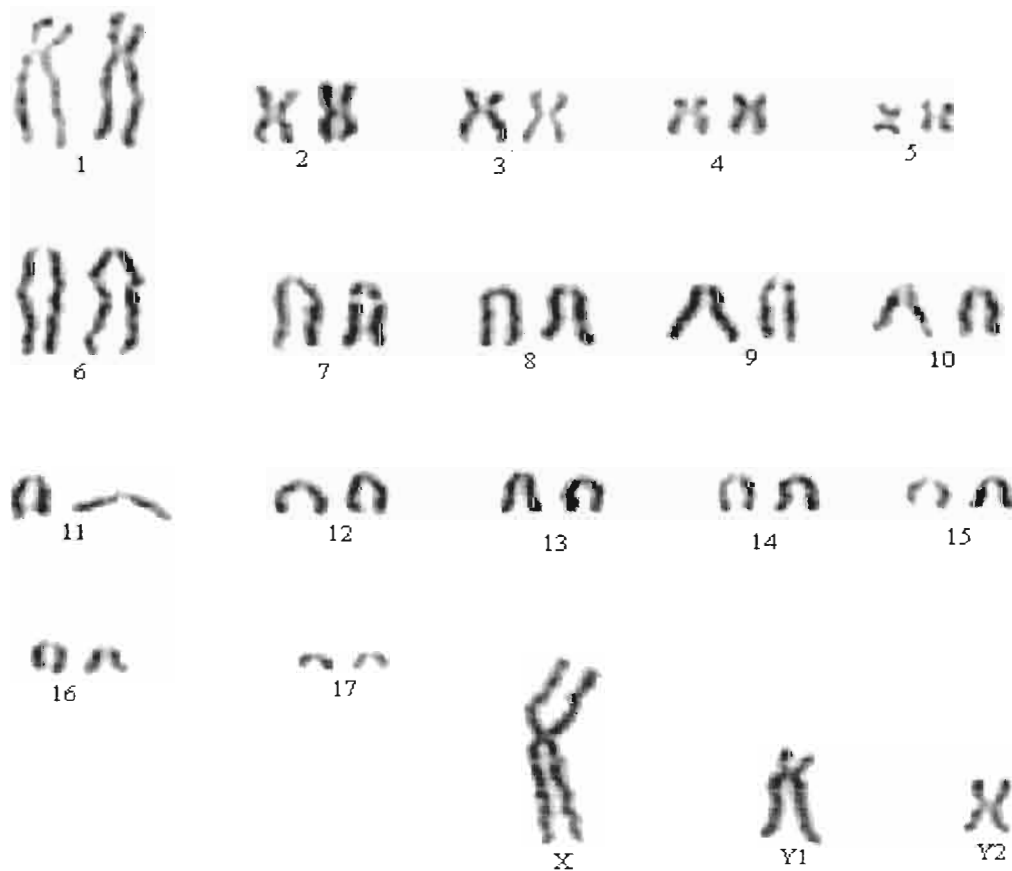


**Figure 31 :** Caryotype en coloration standard d'un *Taterillus pygargus* mâle ( $2N = 23$ ) de Richard-Toll (Sénégal). NFa = 39 et NF = 45 avec la paire 6 hétérozygote (encart).

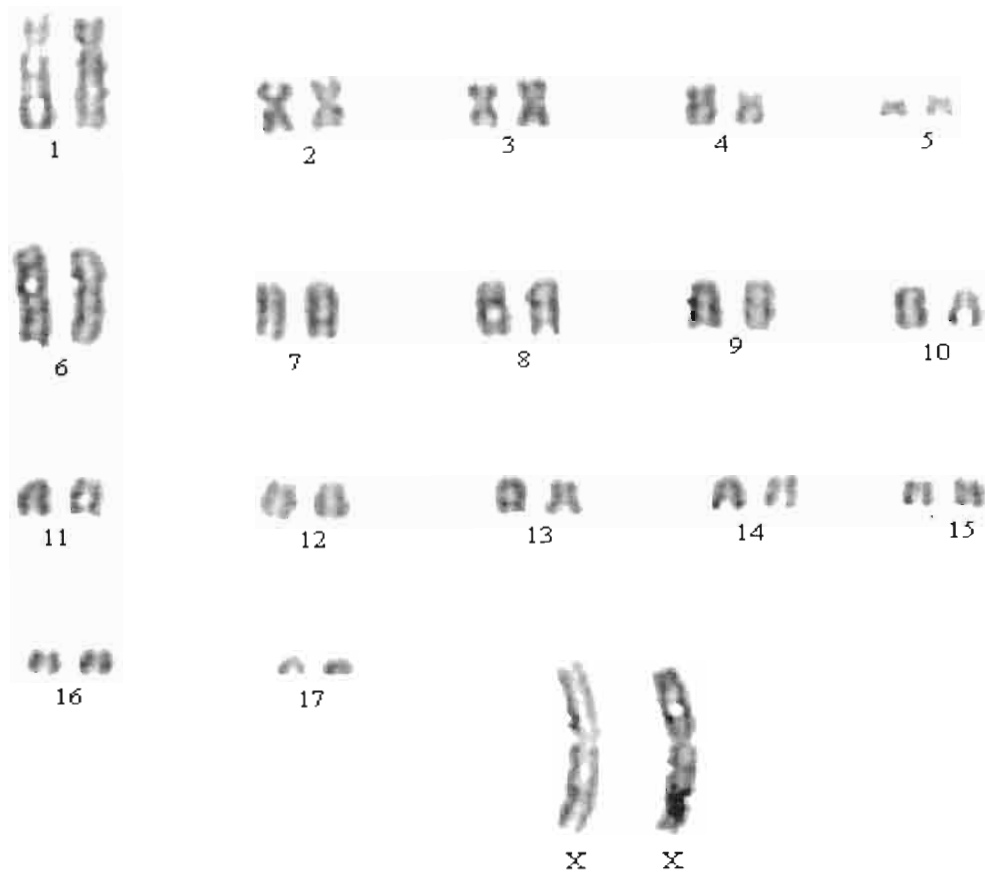


**Figure 32 :** Caryotype en coloration standard de *Taterillus pygargus* femelle (2N = 22)  
 A) de Mbarigo-Keur-Moctar (Sénégal) NFa = 39 et NF = 43 avec la paire 6 hétérozygote (encart). B) de Mbarigo-Lampsar (Sénégal) NFa = 39 et NF = 43 avec la paire 8 hétérozygote (encart)

Chez *Taterillus gracilis*, le nombre diploïde (2N) est de 36 chromosomes chez la femelle, et de 37 chez le mâle (figures 33 et 34). Comme chez les *T. pygargus*, les chromosomes sexuels sont tous méta ou sub-métacentriques, et sont de type « XX » chez les femelles et « XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub> » chez les mâles, en accord avec les études précédentes (Dobigny, 2002, Dobigny *et al.*, 2002). En ce qui concerne les autosomes, les cinq premières paires sont méta et sub-métacentriques tandis que les 12 autres paires sont toutes acrocentriques. Donc le nombre fondamental des autosomes (NFa) est égal à 44, soit NF=58 chez la femelle et 60 chez le mâle. Ceci est valable chez les 42 individus observés.



**Figure 33 :** Caryotype en coloration standard de *Taterillus gracilis* mâle (2N = 37) de Sinthiou-Doubbé (Sénégal). NFa = 44 et NF = 60.



**Figure 34 :** Caryotype en coloration standard de *Taterillus gracilis* femelle ( $2N = 36$ ) de Ndya (Sénégal). NFa = 44 et NF = 58.

Chez *Gerbillus tarabuli*, le nombre diploïde ( $2N$ ) est de 40 chromosomes (figure 35). Les males sont de type «XY» et les femelles sont «XX», le X étant le plus grand chromosome métacentrique, et le Y, un petit submetacentrique. Les autosomes sont constitués de 18 paires de méta et submetacentriques et d'une seule paire d'acrocentriques. Le nombre fondamental des autosomes (NFa) est donc de 74.

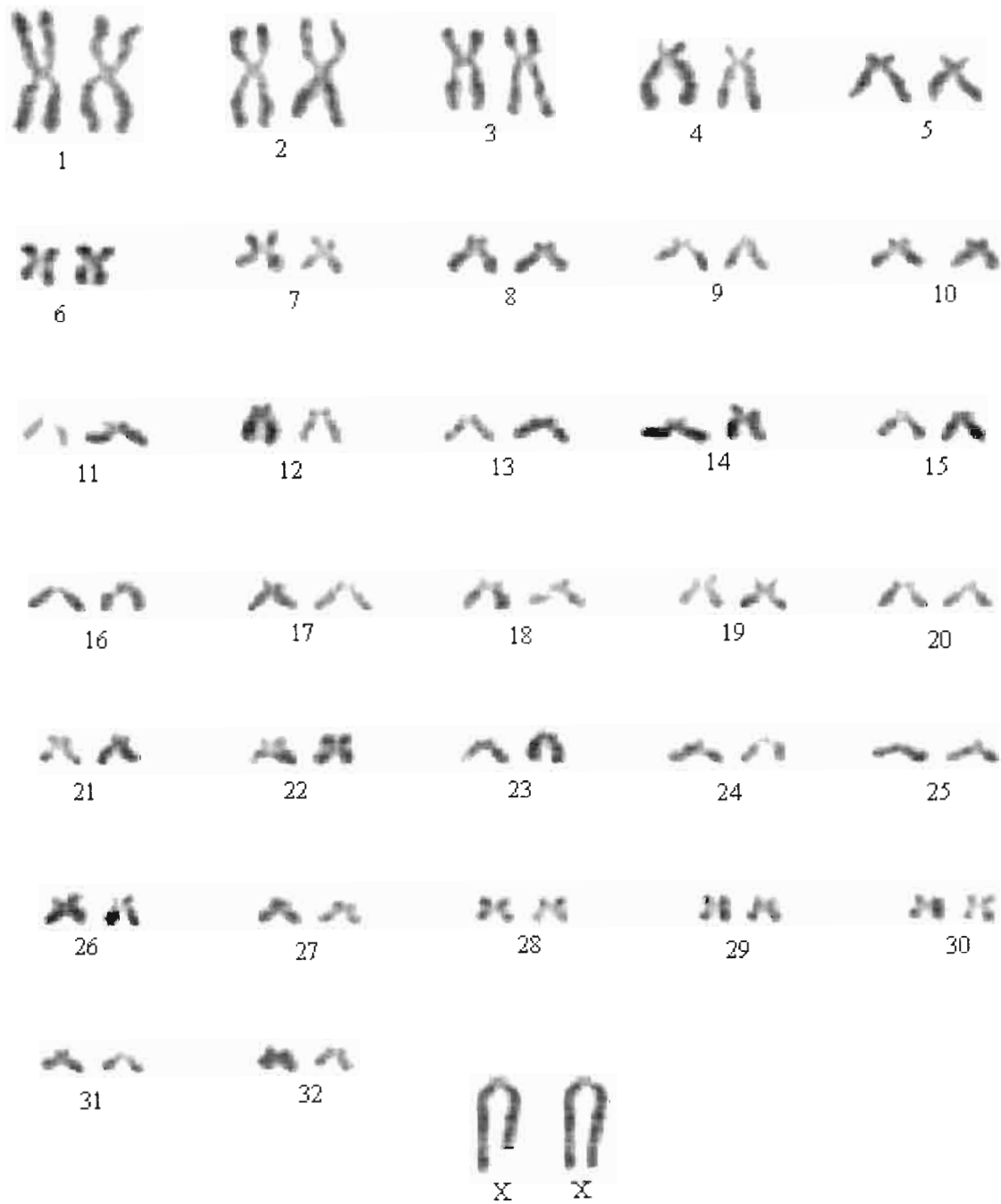


**Figure 35 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus tarabuli* femelle ( $2N = 40$ ) de Pékh-Tall (Sénégal). NFa = 74 et NF = 78.

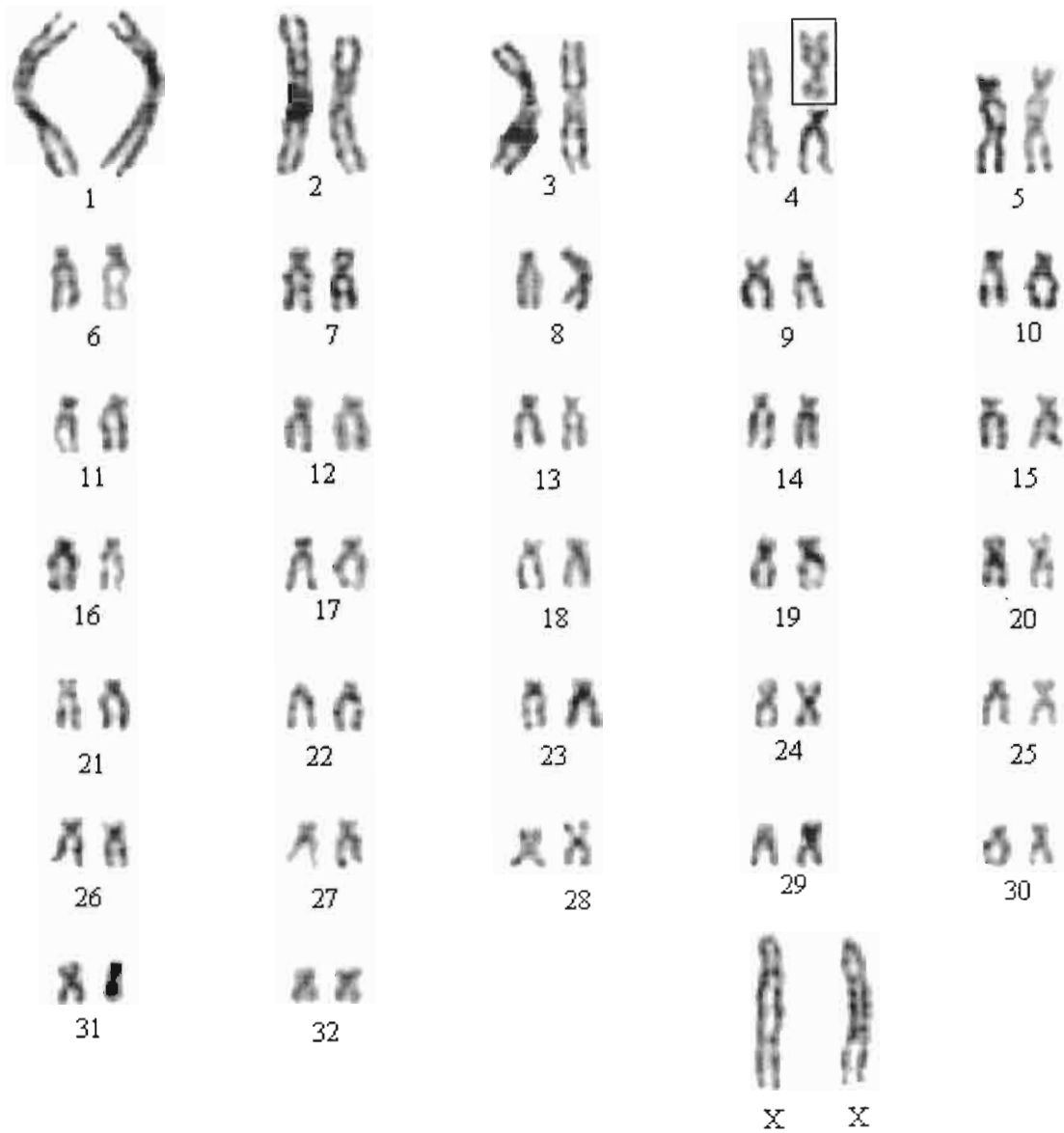
Chez *Gerbillus nigeriae*, le nombre diploïde (2N) varie de 66 à 71 chromosomes chez les individus que nous avons capturés au Sénégal (figures 36, 37, 38, 39, 40, 41 et tableau XVII). En parallèle de cette variation du nombre diploïde, le nombre fondamental des autosomes (NFa) varie de 128 (pour 2N = 66) à 138 (pour 2N = 71). Au niveau de la localité de Pékh-Tall, nous avons observé la coexistence des individus à 2N = 66 et à 2N = 70 chromosomes, ainsi tous les intermédiaires (2N = 67, 68 et 69). Pourtant, tous ces individus ont été capturés dans le même champ de mil. Sur l'ensemble des captures réalisées au Sénégal, les individus à 2N = 68 sont davantage représentés et constituent près de 60% des 107 spécimens caryotypés (Tableau XIX). Ils sont suivis par les gerbilles à 2N = 69 avec plus de 20%, puis par 10 individus qui sont à 2N = 70. Les spécimens à 2N = 67 et 66 sont représentés par 7 individus chacun. Le seul individu à 2N = 71 a été capturé à Dakhar-Ngogne. Les chromosomes sexuels sont toujours de type « XX » chez la femelle, et « XY » chez le mâle. Le X est le plus grand acrocentrique (c'est d'ailleurs un chromosome diagnostique non ambiguë de l'espèce), et le Y est un petit submétacentrique. En ce qui concerne les autosomes, ils apparaissent tous méta ou submétacentriques en coloration standard.

**Tableau XIX :** Répartition des différents caryotypes de *Gerbillus nigeriae* dans 13 localités du Sénégal situées entre les latitudes 16°30'N et 15°00'N.

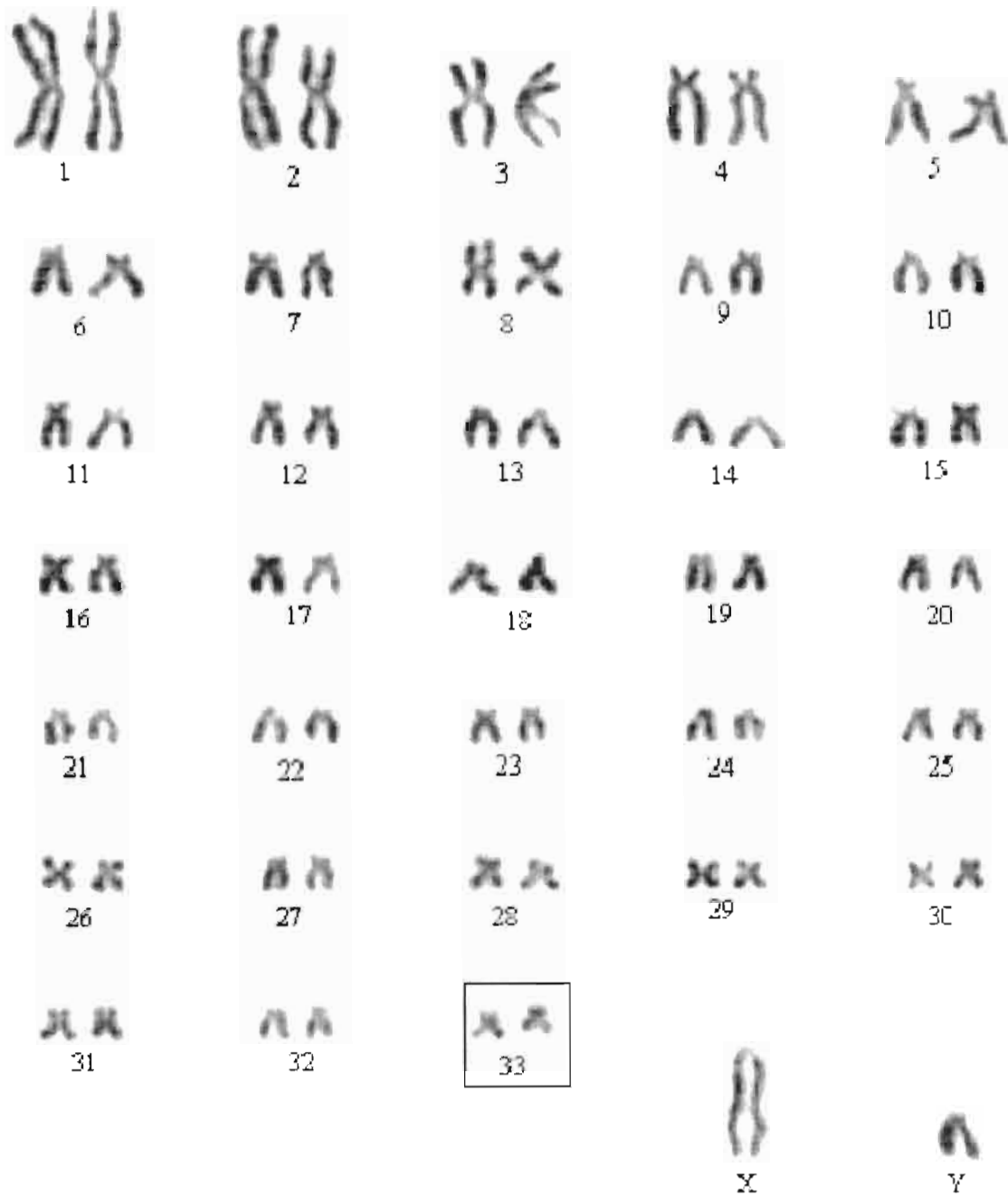
Localité	2N							Total individus
	GPS	66	67	68	69	70	71	
Tivaouane II	16°28'N ; 15°02'W	-	-	1	1	-	-	2
Gnite	16°12'N ; 15°54'W	-	-	2	-	-	-	2
Mbarigo	16°06'N ; 16°21'W	-	-	9	7	-	-	16
Lampsar Peulh	16°05'N ; 16°20'W	-	-	14	1	-	-	15
Ndiambé Fall	15°42'N ; 16°24'W	-	-	-	-	1	-	1
Mbaye Mbaye	15°41'N ; 16°22'W	-	1	-	-	-	-	1
Diapal Sarr	15°38'N ; 16°19'W	-	2	4	1	4	-	11
Ndiéye Ndiaye	15°27'N ; 16°25'W	-	-	2	-	-	-	2
Pékh Tall	15°26'N ; 16°24'W	7	2	17	12	4	-	42
Barkédji	15°17'N, 14°52'W	-	-	4	3	-	-	7
Dakhar Ngogne	15°12'N ; 16°34'W	-	2	2	-	-	1	5
Thieumbeul	15°09'N ; 16°36'W	-	-	1	-	1	-	2
Ndeukou Lamane	15°05'N ; 16°39'W	-	-	1	-	-	-	1
Total individus		7	7	57	25	10	1	107



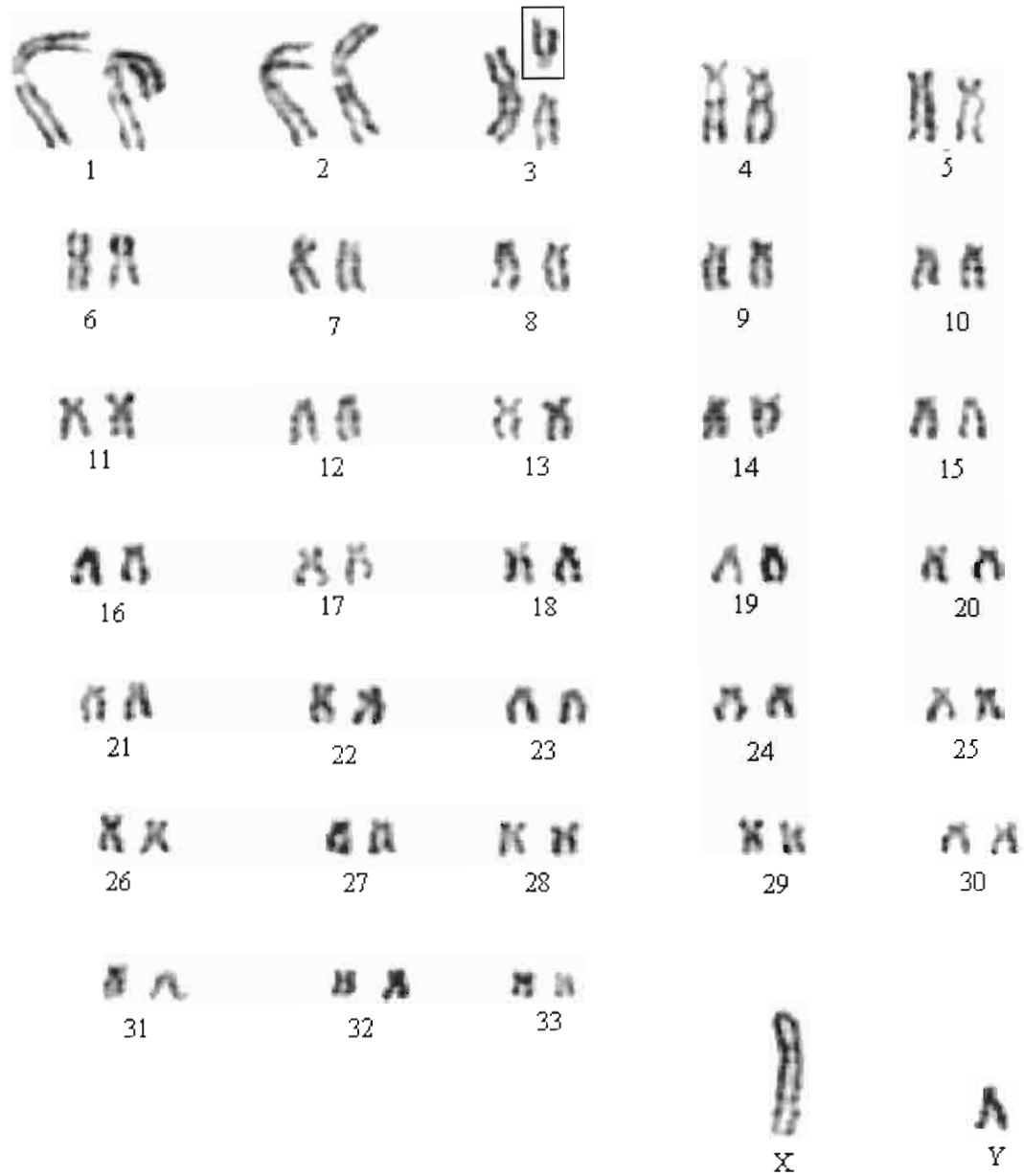
**Figure 36 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* femelle ( $2N = 66$ ) de Pékh-Tall (Sénégal). NFa = 128 et NF = 130.



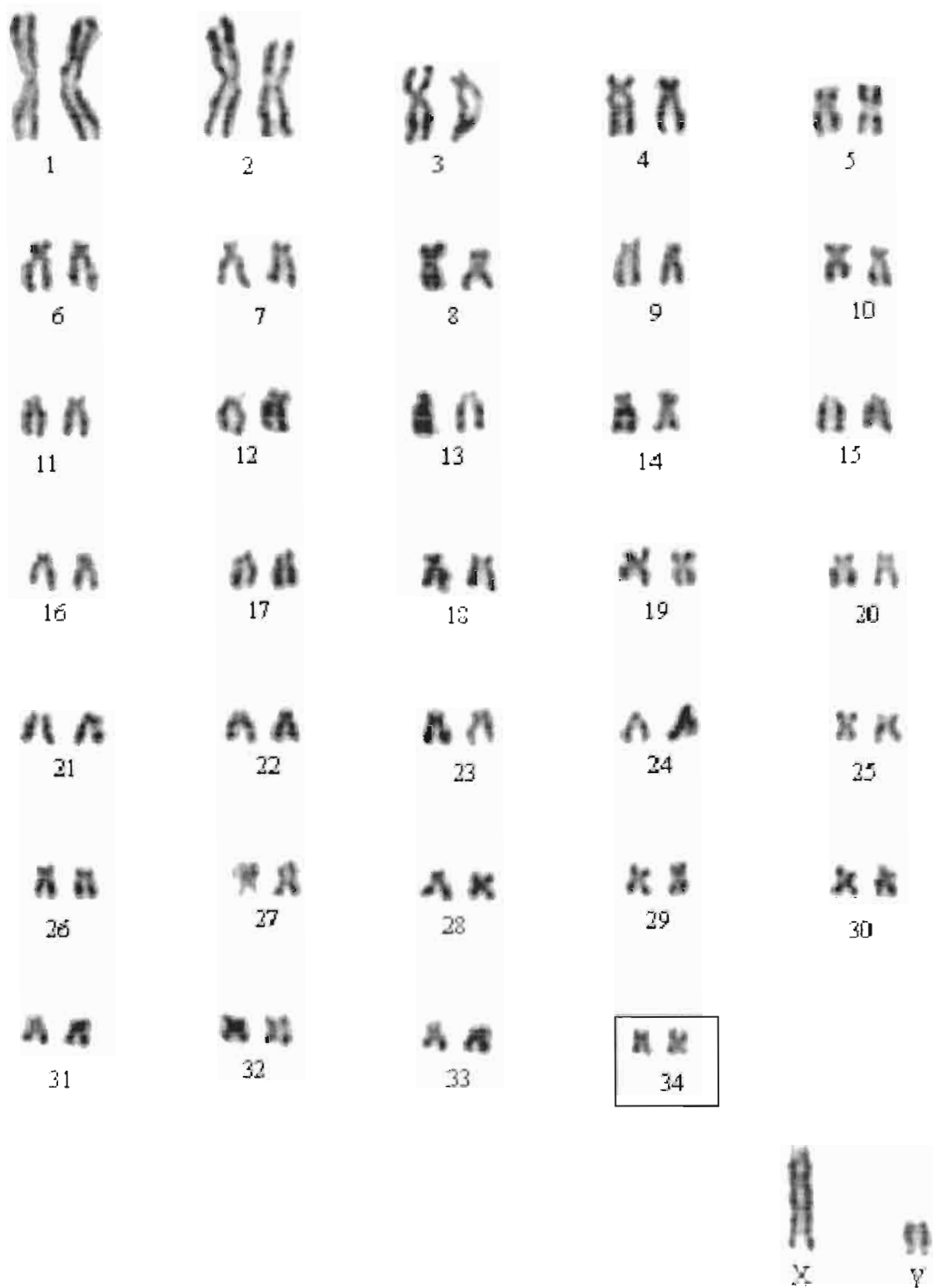
**Figure 37 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* femelle ( $2N = 67$ ) de Diapal-Sarr (Sénégal).  $NFa = 130$  et  $NF = 132$  avec le polymorphisme attribué ici (arbitrairement, en absence de bandes G) à la paire 4 (encart).



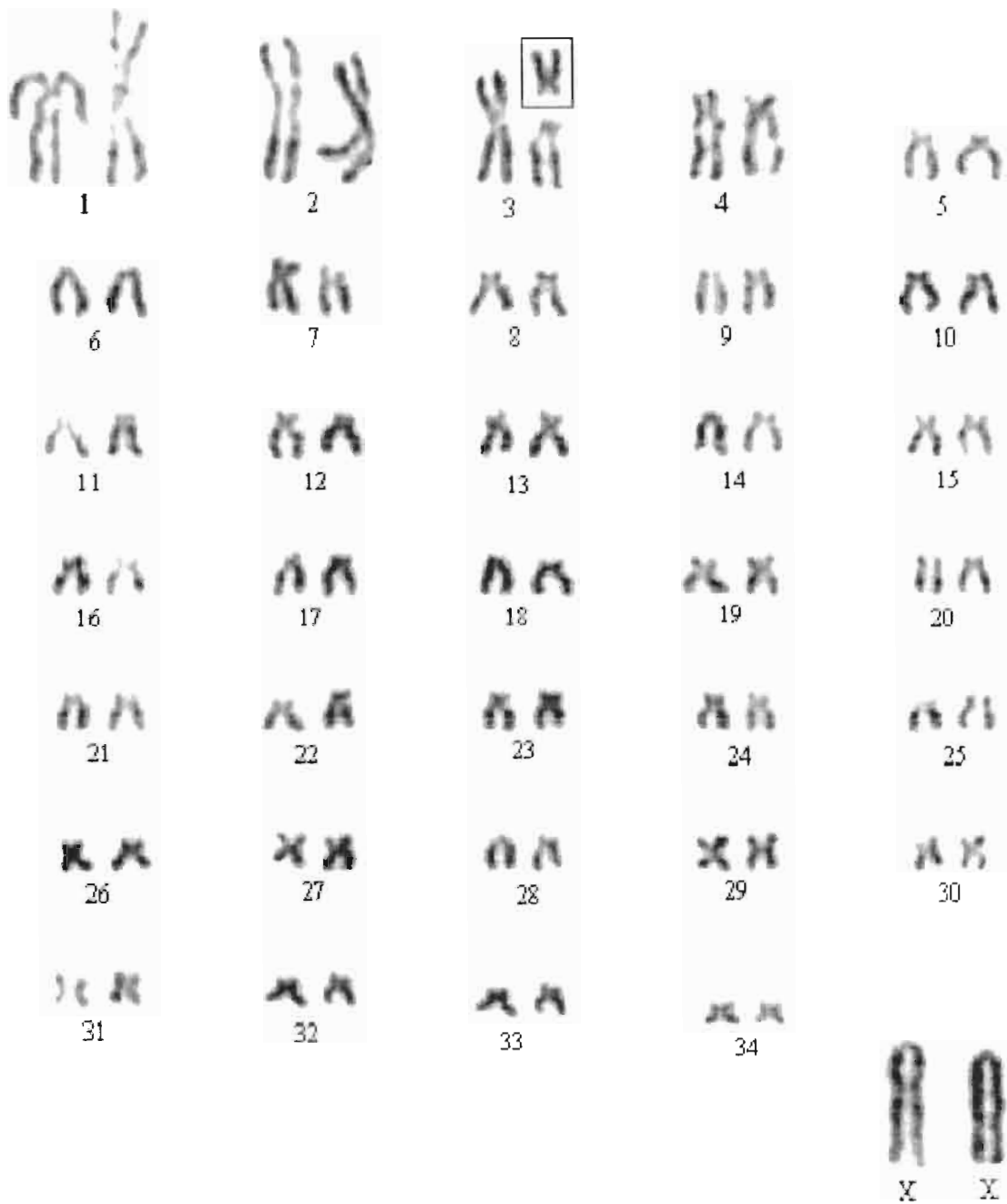
**Figure 38 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* mâle (2N = 68) de Pékh-Tall (Sénégal). NFa = 132 et NF = 135.



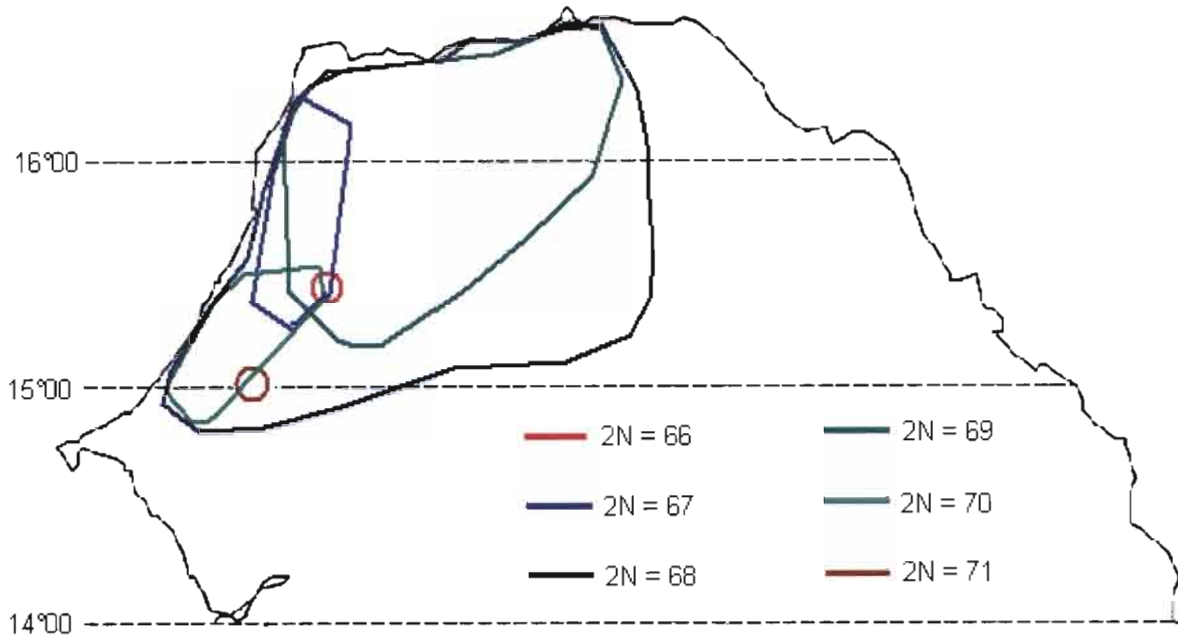
**Figure 39 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* mâle ( $2N = 69$ ) de Lampsar-Peulh (Sénégal). N<sub>Fa</sub> = 134 et N<sub>F</sub> = 137 avec le polymorphisme attribué ici (arbitrairement, en absence de bandes G) à la paire 3 (encart).



**Figure 40 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* mâle (2N = 70) de Thieumbeul (Sénégal). NFa = 136 et NF = 139.



**Figure 41 :** Caryotype en coloration standard de *Gerbillus nigeriae* femelle ( $2N = 71$ ) de Dakhar-Ngogne (Sénégal). NFa = 138 et NF = 140 avec le polymorphisme attribué ici (arbitrairement, en l'absence de bandes G) à la paire 3 (encart).



**Figure 42 :** Répartition des différents caryotypes de *Gerbillus nigeriae* dans le nord du Sénégal.

### V.2.3 Résultats du banding

Dans cette étude, nous avons appliqué les techniques de marquage chromosomique en bandes G et en bandes C sur 20 gerbilles de l'espèce *G. nigeriae* collectées au Sénégal, au Mali, en Mauritanie, et au Burkina Faso.

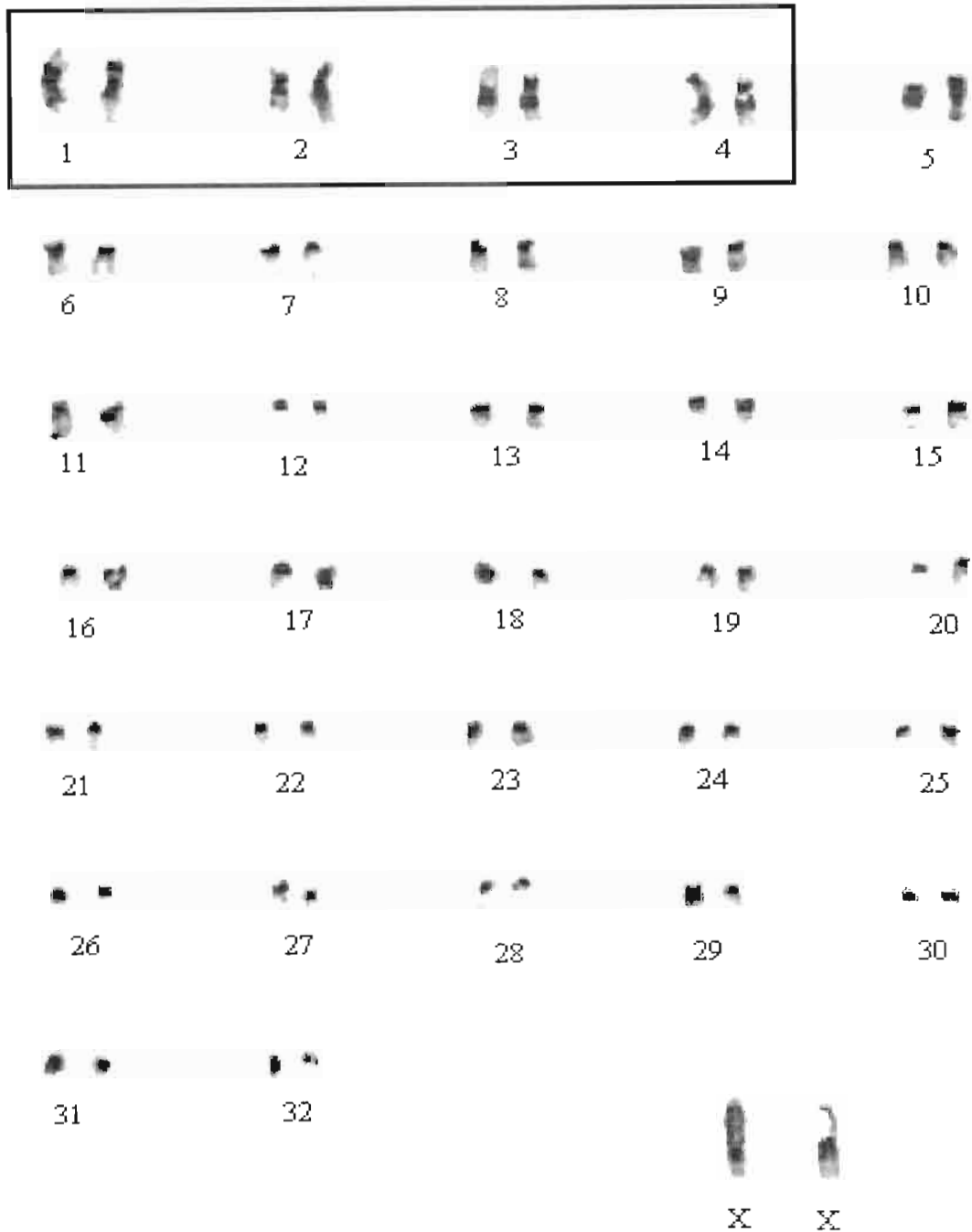
Malheureusement, le banding G n'a pu être obtenu avec une qualité suffisante que pour 6 individus. Pour ces derniers, le marquage a révélé des bandes exploitables surtout sur les chromosomes de grande taille (Tableau XVII et Figure 43). Ces bandes G nous ont permis d'apparier les chromosomes homologues des quatre premières paires qui sont de « vrais » métacentriques, sans petits bras hétérochromatiques, et ce pour deux individus du Sénégal, un individu du Mali, un individu du Burkina-Faso et pour l'unique individu de Mauritanie.

Avec le banding « C », nous avons réussi les expériences pour les 20 individus : les petits bras de tous les chromosomes ainsi qu'une partie des bras longs située à côté du centromère sont marqués C-positifs c'est-à-dire qu'ils sont allumés par les bandes « C ». Cette partie des chromosomes est donc composée d'hétérochromatine constitutive (Figures 44 à 48 et tableau XVII). Le banding C a également montré que les chromosomes métacentriques et submétacentriques (sans petits bras hétérochromatiques) ne sont pas nombreux dans les caryotypes de *Gerbillus nigeriae* et que leurs nombres varient d'un individu à l'autre. Plus le nombre diploïde est élevé, plus le nombre de chromosomes métacentriques diminue.

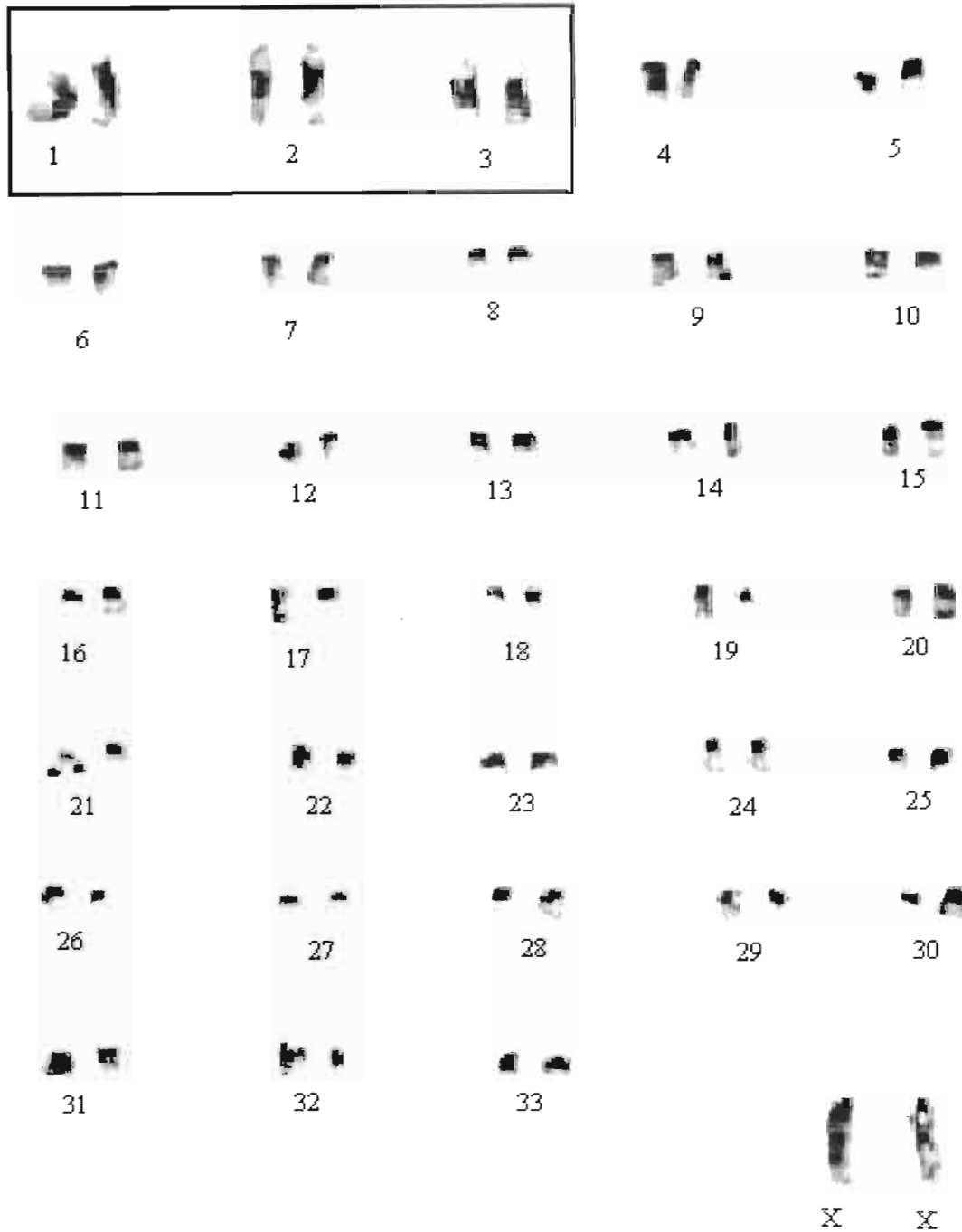
	Paire 1	Paire 2	Paire 3	Paire 4
* M5586 Djibo Burkina-faso 2N = 69				
KB3630 Pékh Tall Sénégal 2N = 68				
KB3301 Diapal Sarr Sénégal 2N = 68				
JMD1014 Keur Masséne Mauritanie 2N = 68				
* M4565 Endé Mali 2N = 70				

**Figure 43 :** Marquage en bandes GBG des quatre grandes premières paires de chromosomes des *Gerbillus nigeriae* du Burkina Faso, de Mauritanie, du Sénégal et du Mali.

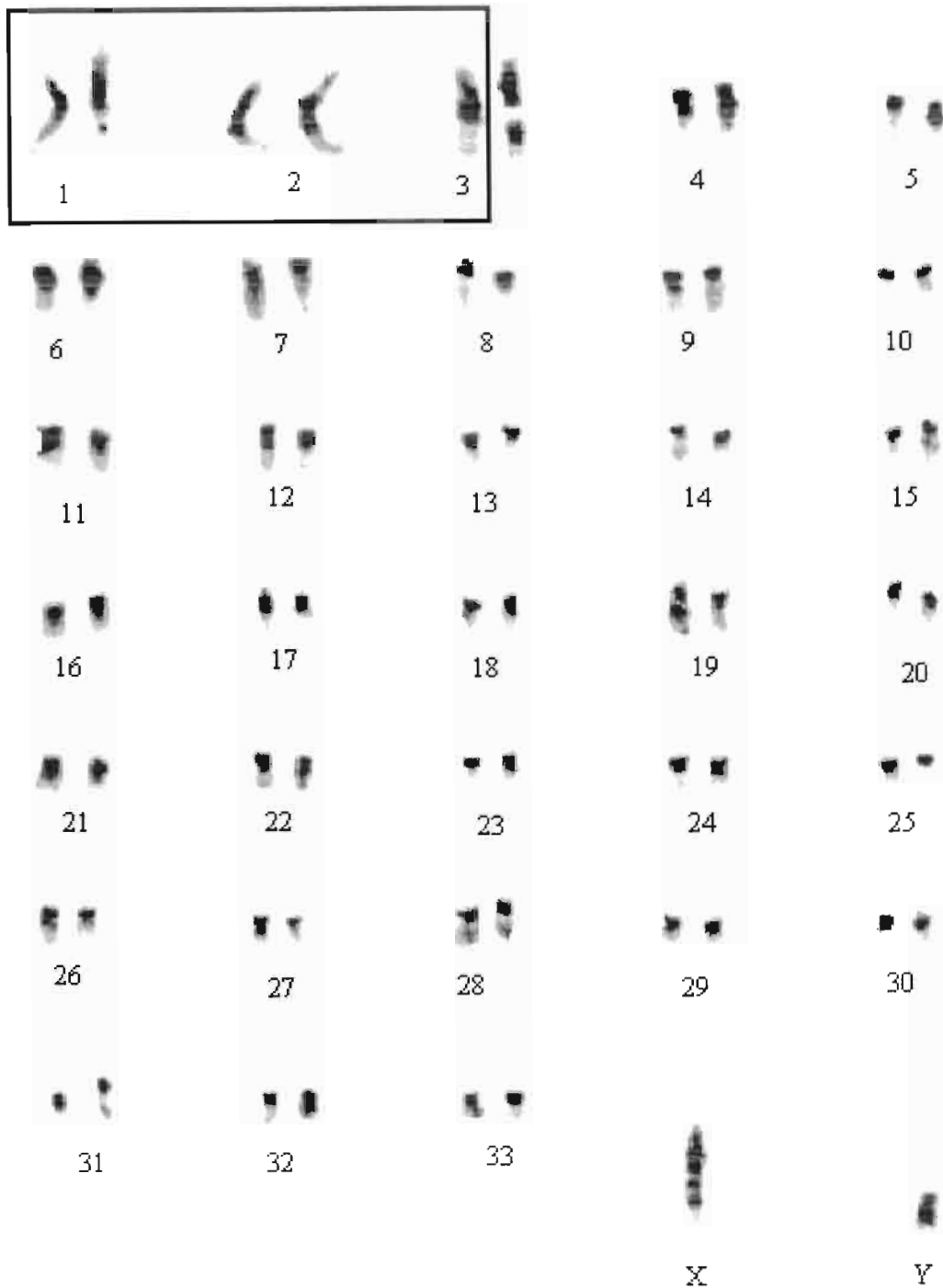
(\*) Spécimens fournis par L. Granjon (CBGP-IRD, Montpellier).



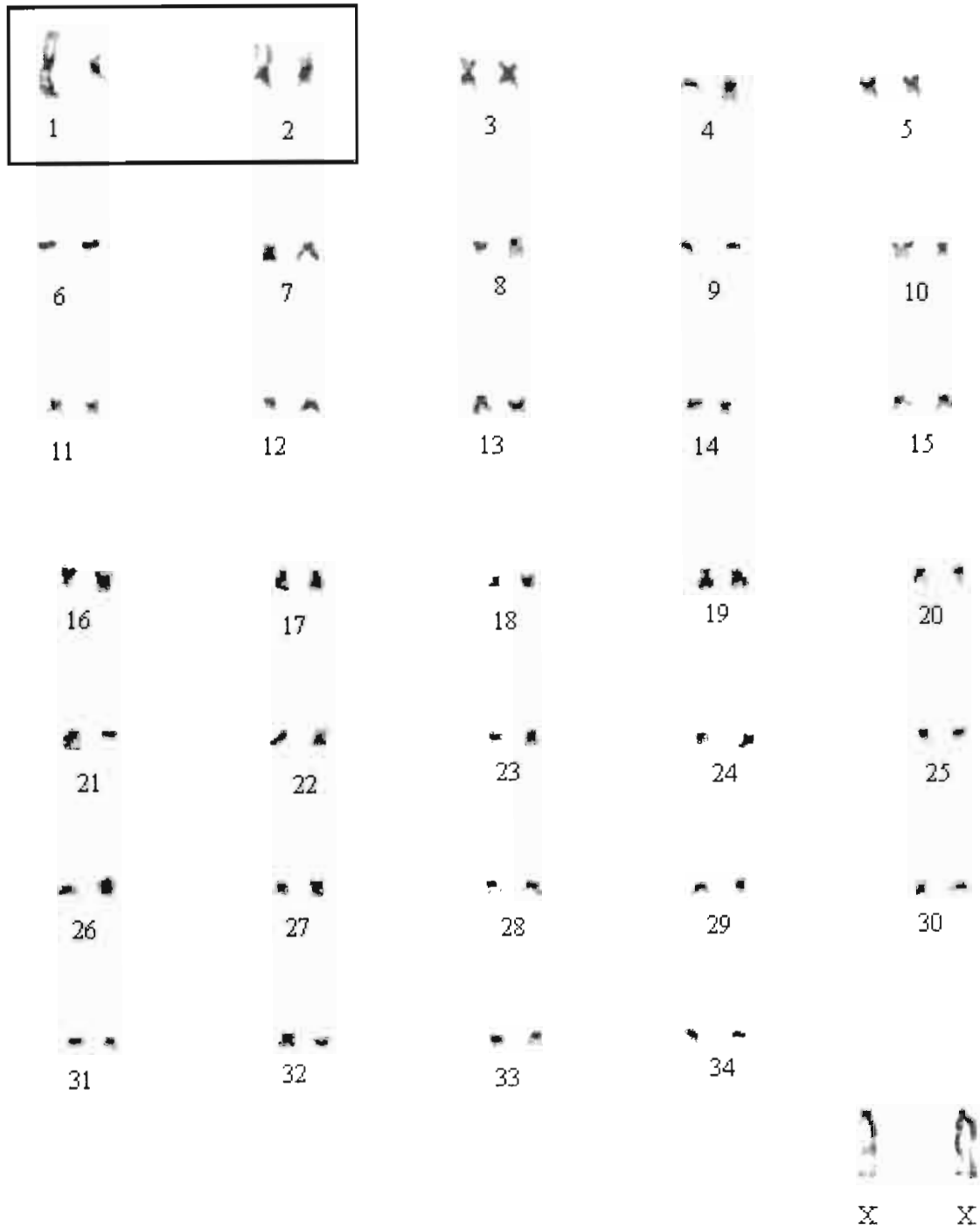
**Figure 44 :** Caryotype de *Gerbillus nigeriae* femelle ( $2N = 66$ ) en bandes CBG (Pékh-Tall, Sénégal) avec, en encadré, les quatre paires de chromosomes méta- et/ou submetacentriques dépourvus de petits bras hétérochromatiques.



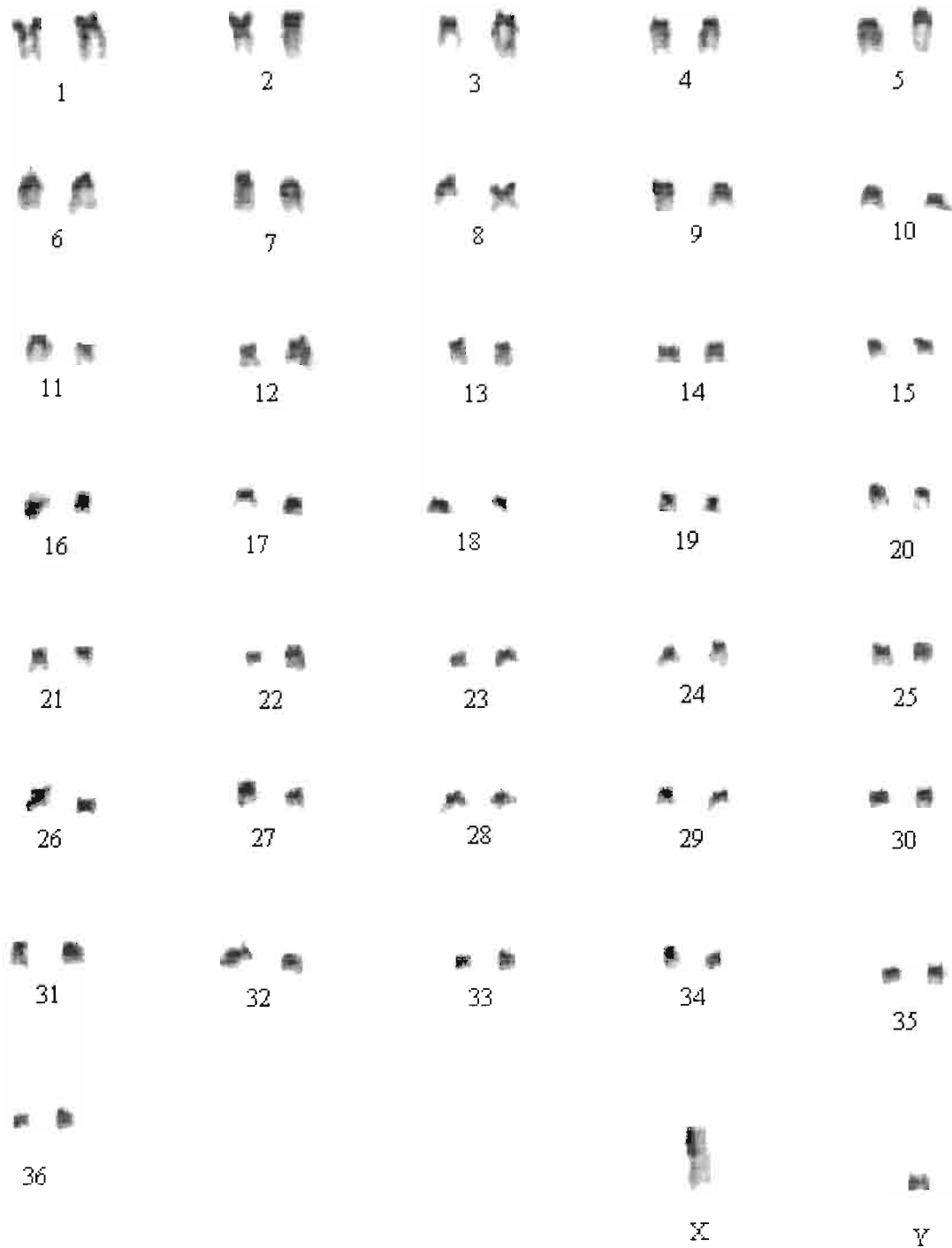
**Figure 45 :** Caryotype de *Gerbillus nigeriae* femelle ( $2N = 68$ ) en bandes CBG (Diapal-Sarr, Sénégal) avec, en encadré, les trois paires de chromosomes méta- et/ou submétacentriques dépourvus de petits bras hétérochromatiques.



**Figure 46 :** Caryotype de *Gerbillus nigeriae* mâle ( $2N = 69$ ) en bandes CBG (Djibo, Burkina) : en encadré, cinq chromosomes méta- et/ou submétacentriques dépourvus de petits bras hétérochromatiques, avec la troisième paire hétérozygote. Spécimen fourni L. Granjon (CBGP-IRD Montpellier).



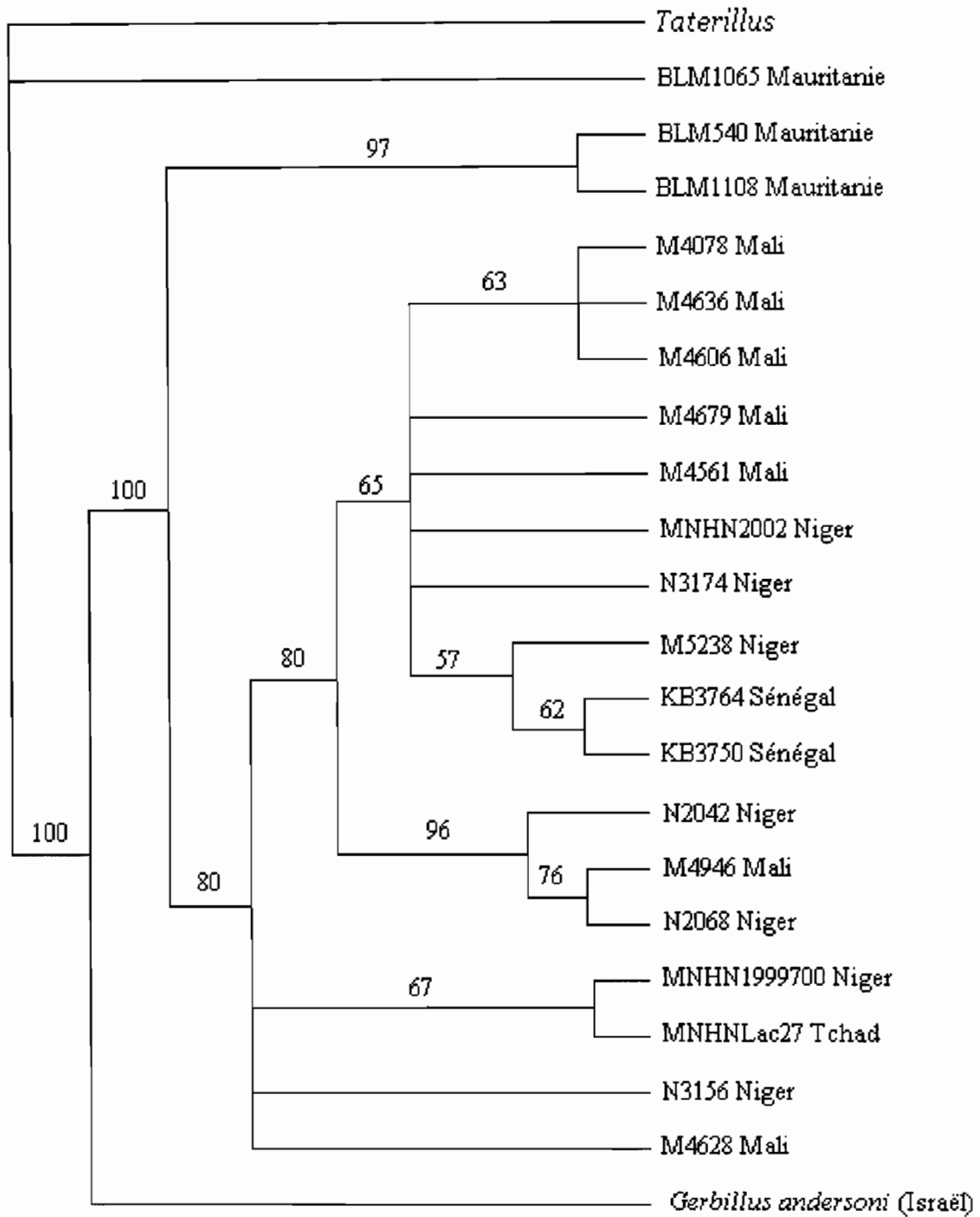
**Figure 47 :** Caryotype de *Gerbillus nigeriae* femelle (2N = 70) en bandes CBG (Ndiambé-Fall, Sénégal): seules les deux premières paires en encadré sont méta- et/ou submétacentriques dépourvus de petits bras hétérochromatiques.



**Figure 48 :** Caryotype de *Gerbillus nigeriae* mâle ( $2N = 74$ ) en bandes CBG (Gakou, Mali) : Tous les chromosomes sont « acrocentriques, méta- ou submétacentriques » mais avec des petits bras systématiquement hétérochromatiques . Spécimen fourni par L. Granjon (CBGP-IRD Montpellier).

#### V.2.4 Tentative de phylogéographie moléculaire

La topologie de l'arbre phylogénétique des 20 spécimens de *Gerbillus nigeriae* dont 2 de la Mauritanie, 2 du Sénégal, 7 du Mali, 7 du Niger et 1 du Tchad obtenu grâce au séquençage du cytochrome b, nous a montré que les individus des différents pays concernés sont aussi proches les uns des autres (Figure 49). Ici, nous avons choisi comme groupes externes un *Taterillus*, une *Gerbillus gerbillus* (BLM1065, de Mauritanie) et une *Gerbillus andersoni* (Israël) car les travaux antérieurs (Chevret & Dobigny, non publiés) sur la phylogénie du genre *Gerbillus* semble montrer que cette dernière espèce est la plus proche de *G. nigeriae*. La topologie obtenue montre clairement que les deux *G. nigeriae* provenant de la Mauritanie (BLM540 et BLM1108) sont à la base d'un ensemble regroupant tous les individus maliens, sénégalais, burkinabé et tchadiens. De façon très importante, les deux gerbilles sénégalaises étudiées ici (KB3764 et KB3750) se placent au sein d'individus nigériens mais, surtout, maliens (figure 49). Ceci étant, la robustesse des nœuds testée par la méthode des bootstraps montre que beaucoup d'entre eux sont modérément soutenus.



**Figure 49 :** Relations phylogénétiques entre les individus de *Gerbillus nigeriae* capturés au Sénégal, au Mali, en Mauritanie, au Tchad et au Niger pour comprendre l'origine des Gerbilles du Sénégal. Consensus strict des 66 arbres les plus parcimonieux, après analyse du cytochrome b.

### V.3 Discussion

L'analyse des pelotes de chouette (cf. chapitre II) nous avait permis de connaître la répartition du genre *Taterillus* au Sénégal, mais sans distinction des deux espèces jumelles (*T. gracilis* et *T. pygargus*). Les piégeages suivis de caryotypages que nous avons réalisés dans les deux tiers nord du Sénégal (au nord de la Gambie) nous ont permis de connaître la répartition actuelle précise de ces deux espèces de *Taterillus*. Poulet (1982) avait montré dans ces travaux que *Taterillus pygargus* était majoritaire dans le nord du Sénégal avec plus de 96% des spécimens capturés dans le genre. *T. gracilis* ne représentait alors que 4%. Ces mêmes travaux de Poulet, et ceux de Hubert (1977) avaient également montré que ces deux espèces vivaient en sympatrie à Richard-Toll au nord du Sénégal, ainsi qu'à Bandia au centre ouest du pays. Sur les différentes missions que nous avons effectuées aussi bien dans les parties nord que les parties sud de notre région d'étude, occasionnant ainsi la capture de plus d'une centaine de *T. pygargus* et d'une quarantaine de *T. gracilis*, nous n'avons jamais capturé de *T. gracilis* au dessus de la latitude 14°30. Nous n'avons également jamais eu l'occasion de capturer un seul *T. pygargus* en deçà de cette même latitude. Le concept d'espèces jumelles ou cryptiques qui selon Mayr (1963) est défini comme étant des populations morphologiquement identiques mais isolées du point de vue reproducteur, ce qui est le cas chez les deux espèces de *Taterillus* du Sénégal, mais à cela nous pouvons y ajouter aujourd'hui une séparation plus ou moins nette sur le plan écologique dans le cas des *Taterillus*. *T. pygargus* est plus résistant au manque d'eau que *T. gracilis* (cf. chapitre éco-physiologie). Confrontée aux mêmes conditions de restriction hydrique, l'espèce du nord se montre plus économe en eau que son congénère du sud. Il a déjà été souligné qu'une mauvaise détermination des espèces jumelles constitue un obstacle majeur à la bonne évaluation de la biodiversité (Dobigny *et al.*, 2003, Granjon & Dobigny 2003). Hubert & Adam (1975) confirmaient que ces deux espèces n'ont pas d'intermédiaire connu dans la nature mais des hybrides stériles avec un nombre diploïde égal à 30 chromosomes peuvent être obtenus en élevage. Ces espèces de *Taterillus* du Sénégal proviendraient vraisemblablement d'un ancêtre commun récent (Hubert & Adam, 1975 ; Dobigny *et al.*, 2005) mais leur différenciation morphologique n'est pas encore complète (Dobigny *et al.*, 2002 : étude morpho-géométrique). Mais nos résultats de piégeage et d'étude des bilans hydriques dans le chapitre précédent ont clairement montré qu'une différenciation écologique existe entre les deux espèces de *Taterillus*. Hubert (1977) et Poulet (1982) soulignent également que *T. pygargus* s'accommode mieux des zones sahéliennes sableuses et sèches à subdésertiques du nord du Sénégal, tandis que *T. gracilis*, plus exigeant en eau, se cantonne à

des sols humides et plus ou moins argileux de la zone soudanienne. Cette différence semble s'être accentuée aujourd'hui et leurs aires de répartition semblent désormais disjointes : *T. pygargus* au nord et *T. gracilis* au sud. Si l'aire de répartition de *T. pygargus* semble identique aux observations de Hubert (1977) et Poulet (1982), celle de *T. gracilis* semble avoir reculé vers le sud.

Par ailleurs, si tous les individus analysés chez les deux espèces de *Taterillus* présentent un caryotype quantitativement fixe, il n'en est pas de même chez *G. nigeriae*. En effet, l'étude cytogénétique que nous avons effectuée sur des spécimens capturés dans le tiers supérieur nord-ouest du Sénégal (cf. figure 42 et tableau XIX), a montré un nombre diploïde variant de  $2N = 66$  à  $2N = 71$ . Cette variation du nombre diploïde chez *G. nigeriae* du Sénégal est en accord avec les travaux de Volobouev *et al.*, (1988) et Dobigny *et al.*, (2002) sur le polymorphisme chromosomique intense chez cette espèce au Burkina-Faso et au Niger. Dans ce dernier pays par exemple, le nombre diploïde de cette espèce est très diversifié avec des localités, voire de vastes régions avec des « bas nombres » de  $2N=60$  à  $64$ , et d'autres avec « des hauts nombres » de  $2N=70$  à  $74$  (Nomao, 2001 ; Dobigny *et al.*, 2002). Au Mali, la majorité des spécimens de *G. nigeriae* capturés ont un nombre diploïde se situant dans la fourchette des hauts nombres (Sicard *et al.*, 1988 ; Granjon *et al.*, 1999 ; Granjon, non publié), et les individus capturés dans les localités les plus proches du Sénégal sont à  $2N = 74$  (Granjon, non publié). En Mauritanie, Meriguet (1999) a montré dans le cadre de son DEA que les deux individus capturés à Dar-es-salam (sud de la Mauritanie) possèdent respectivement  $2N = 66$  et  $68$  chromosomes, tandis que celui capturé dans l'île de Tidra (Mauritanie septentrionale) a un nombre diploïde égal à  $72$  chromosomes. L'unique capture de *G. nigeriae* que nous avons effectuée en Mauritanie en 2006 conforte les résultats de Meriguet (1999) puisque cet individu se caractérise par  $2N = 68$  chromosomes. De plus, il a été capturé au sud de la Mauritanie, à Keur-Massène, non loin de la frontière sénégalaise. Ainsi, comparativement aux deux pays voisins, nous pouvons dire que les individus qui sont capturés au Sénégal sont globalement dans le lot des spécimens à « nombre intermédiaire » compris entre  $2n = 66 - 70$ , le  $2N$  à  $68$  chromosomes étant le plus fréquent.

Sur le plan purement quantitatif (valeurs du  $2N$  et du  $NF$ ), les caryotypes des *G. nigeriae* du Sénégal sont donc plus proches de ceux observés en Mauritanie et au Mali. Autrement dit, les valeurs du nombre diploïde semblent écarter une invasion via le Mali parce que les localités mauritaniennes au sud (près de la frontière sénégalaise) abritent des individus avec des nombres diploïdes inscrits dans la fourchette des *G. nigeriae* sénégalaises.

Cependant, ce patron n'est pas nécessairement confirmé par nos analyses cytogénétiques qualitatives (banding G et C) préliminaires. En effet, les résultats que nous avons obtenus avec les bandes G (cf. figure 43) ne nous ont pas spécialement permis de désigner la Mauritanie comme l'unique pôle d'origine de l'invasion des gerbilles. Si nous considérons les paires de chromosomes fusionnées, aussi bien chez les individus de la Mauritanie, du Mali, du Burkina Faso et du Sénégal, les bandes claires et les bandes sombres sur chaque chromosome ont pratiquement la même disposition. Les bandes sombres sont à peu près de la même taille et sont pratiquement au même endroit sur les chromosomes. En ce qui concerne les bandes C chez *Gerbillus nigeriae*, tous les chromosomes sont allumés C positifs notamment au niveau des centromères. Les bandes C révèlent l'hétérochromatine constitutive. Volobouev *et al.*, (1988) indique que cette hétérochromatine révélée par les bandes C est une fraction de la chromatine qui ne se décondense pas durant l'interphase.

Le marquage GC que nous avons effectué sur quelques individus, même si les caryotypes n'étaient pas de très bonne qualité, nous a permis de conclure que les chromosomes métacentriques sont obtenus à partir de fusions entre chromosomes acrocentriques. Nous pouvons donc dire que nous sommes en présence de fusions de type Robertsoniennes (i.e. fusion par le centromère de deux chromosomes non-homologues acrocentriques résultant en un seul chromosome métacentrique), comme cela a déjà été suggéré pour les gerbilles du Burkina-Faso (Volobouev *et al.*, 1988). Cette fusion centrique ou Robertsonienne passe par un état hétérozygote qui explique la présence au Sénégal des individus hétérozygotes que nous avons détectés via les bandes G et qui ont des nombres diploïdes impaires ( $2N = 67, 69$  et  $71$ ). Ce type de fusion a déjà été observé chez *Mus musculus domesticus* où tous les autosomes peuvent être impliqués menant d'un nombre diploïde de 40 à un nombre diploïde de 22 chromosomes (Pialek *et al.*, 2005).

Le polymorphisme chromosomique observé chez les *G. nigeriae* du Sénégal avec le nombre diploïde qui varie de  $2N = 66$  à  $2N = 74$  est une résultante de ces fusions centriques révélées par les bandes G. Ces mêmes bandes G montrent que ce polymorphisme implique les grandes paires de chromosomes métacentriques observés sur le caryotype de *G. nigeriae*.

A l'inverse, les analyses d'ADN nous ont mené à l'obtention d'une phylogéographique qui suggère une toute autre hypothèse pour l'origine des *G. nigeriae* du Sénégal. En effet, la proximité génétique des gerbilles sénégalaises avec celles du Mali et du Niger, tandis que celles de Mauritanie sont bien plus distantes, suggère que les populations de *G. nigeriae* du Sénégal seraient arrivées par le Mali, plutôt que par la Mauritanie. Cette

hypothèse, à l'opposé des tendances observées par la cytogénétique, est relativement forte dans notre analyse phylogéographique.

Il nous est difficile de trancher définitivement quant à l'origine géographique du pôle d'invasion de *G. nigeriae* au Sénégal. D'autres prospections, couplées à d'autres à d'autres analyses plus poussées de cytogénétique (e.g., bandes G de meilleures qualités, et effectuées sur de plus grands échantillons) et de génétique (e.g., plus grand échantillonnage, analyse d'autres marqueurs moléculaires), seront nécessaires pour conclure sur ce point.

**CONCLUSIONS**

Les variations des conditions climatiques dans le Sahel, caractérisées au Sénégal par la persistance d'années pluviométriquement déficitaires depuis 1970, et par la répétitivité d'années exceptionnellement sèches, ont engendré une modification notable de la composition spécifique des rongeurs dans le pays. Au cours de ce travail, il apparaît clairement avec l'analyse des 5127 pelotes de Chouette effraie (*Tyto alba*) collectées dans 94 localités inscrites entre les latitudes 16°30'N et 13°00'N, que les gerbilles qui ne sont connues au Sénégal que depuis la fin des années 80 (*Gerbillus tarabuli* et *G. henleyi* en 1989 par Duplantier *et al.*, 1991 et *G. nigeriae* en 1999 par Bâ, 2002) représentent aujourd'hui près de 70% des rongeurs et plus de 80% Gerbillinés au nord de la latitude 15°00'N. Les mensurations que nous avons effectuées sur 400 mandibules de gerbilles retrouvées dans les pelotes et validées par d'autres mesures prises cette fois sur 100 mandibules de *G. nigeriae* caryotypés, nous ont montré que les trois espèces sont à peu près à égale abondance au nord de la latitude 15°30'N. Par contre les piégeages réalisés entre Kébémér (15°22'N, 16°06'W) et Tivaouane (14°57'N, 16°49'W) sur le front de migration de *G. nigeriae*, montrent que celle-ci y représente 98% des captures de gerbilles. Cette espèce est pourtant la plus récemment arrivée au Sénégal et se trouve déjà aujourd'hui à plus 150 Kms au sud de son premier lieu de capture. La mesure des mandibules de gerbilles retrouvées dans les pelotes collectées à Ndiosmone (14°24'N, 16°39'W ; limite sud des gerbilles), nous ont montré que *G. tarabuli* est l'espèce la plus au sud soit à plus de 200 Kms de son lieu d'apparition en moins d'une vingtaine d'année. Avec les pelotes nous n'avons pas pu décerner les deux espèces jumelles de *Taterillus*, mais les piégeages suivis de caryotypages que nous avons réalisés dans les deux tiers nord du Sénégal (au nord de la Gambie) nous ont permis de connaître la répartition actuelle précise des deux espèces, à savoir *T. gracilis* (2N = 36/37) et *T. pygargus* (2N = 22/23). Poulet (1982) avait montré dans ces travaux que *Taterillus pygargus* était majoritaire dans le nord du Sénégal avec plus de 96% des spécimens capturés dans le genre. *T. gracilis* ne représentant que 4%. Poulet (1982) et Hubert (1977) avaient montré que ces deux espèces vivaient en sympatrie dans la moitié nord du Sénégal. Si les changements climatiques et l'arrivée des gerbilles ont engendré une diminution de l'abondance de *T. pygargus* sans changement d'aire de répartition, ils ont réduit l'aire de répartition de *T. gracilis* qui aujourd'hui se trouve plus au sud de l'aire précédemment définie. L'arrivée au Sénégal de *G. nigeriae* est particulièrement inquiétante : contrairement aux deux autres espèces du genre *Gerbillus*, toujours peu abondantes, elle peut atteindre des densités importantes, et elle est connue au Niger par exemple (Nomao, 2001), pour être le principal ravageur des cultures de mil en zone sahélienne.

Le caryotypage de 104 *G. nigeriae* du Sénégal nous ont montré que les spécimens du Sénégal comme observé au Burkina-Faso (Sicard *et al.*, 1988), au Niger (Nomao, 2001;

Volobouev *et al.*, 1988) et au Mali (Granjon, non publié) sont très polymorphes avec des nombres diploïdes (2N) allant de 66 à 71 avec  $2N = 68$ , le plus fréquent. Sur le plan quantitatif (valeurs du 2N), les *G. nigeriae* du Sénégal sont plus proches de celles du sud de la Mauritanie ( $2N = 68$ ) que celles du Mali ( $2N = 74$ ) même si nous avons en Mauritanie un faible échantillonnage. Il serait très donc intéressant à l'avenir, d'échantillonner sur plusieurs localités sur la rive droite du fleuve Sénégal, au sud de la Mauritanie, et à l'ouest du Mali afin de pouvoir comparer de manière plus objective les *G. nigeriae* du Sénégal et ceux de potentiels pôles d'invasion. Cependant sur le plan structurel (Bandes G, C et GC) les chromosomes des gerbilles du Sénégal et des pays voisins présentent les mêmes propriétés.

Les tentatives de phylogéographie moléculaire via le cytochrome b que nous avons effectué au cours ce travail pour retracer l'origine géographique des *G. nigeriae* du Sénégal ne nous ont pas permis d'avoir les résultats escomptés. Le cytochrome b n'est peut être pas le bon marqueur à utiliser dans le cas des gerbilles et nous sommes en train d'essayer d'autres marqueurs nucléaires phylogéographiques pour pouvoir retracer de manière non ambiguë la phylogénie des *G. nigeriae* sénégalais.

Pour comprendre les causes de cet invasion du Sénégal par cette espèce en si peu de temps, les expériences que nous avons effectué en enclos, nous montrent que *T. pygargus* ne semble pas souffrir de la compétition directe avec *G. nigeriae*, le nombre de jeunes *Taterillus* nés en enclos dépasse largement celui des gerbilles. Ceci peut être un artefact de la captivité, mais il se peut que dans la nature, les *G. nigeriae* arrivent à mettre bas plus tôt que les *Taterillus* et réussissent à occuper le milieu et à diminuer par consommation et stockage les ressources disponibles. Dans la localité de Pékh-Tall, où nous avons capturé près de 50% des gerbilles, mettre en place un suivi saisonnier serait très intéressant et pourrait nous aider à comprendre la saisonnalité de la reproduction comparée entre les deux espèces.

L'étude des bilans hydriques chez les deux espèces de *Taterillus* et *G. nigeriae* montre, chez les trois espèces, qu'il existe des individus qui sont significativement plus économes en eau que les autres et que nous avons nommés « résistants » par opposition aux « non-résistants ». Toutefois, on constate que dans les deux catégories, *G. nigeriae* se révèle légèrement plus économe en eau que *T. pygargus*, et *T. gracilis* quant à lui se révèle beaucoup moins performant que les deux autres espèces. Ces marges adaptatives observées chez les résistants suggèrent que les mécanismes d'adaptation à l'aridité puissent contribuer aux mécanismes qui expliquent pourquoi l'invasion récente du Sénégal par *G. nigeriae* se fait au détriment de *T. pygargus*. Néanmoins, la littérature nous conduit à l'hypothèse que les individus résistants sont des « *stratégues sédentaires* » alors que les individus non-résistants (comprendre moins-résistants)

sont des « *stratèges disperseurs* ». Le lien entre l'adaptation à l'aridité et l'invasion d'une espèce le long d'un gradient d'aridification est donc plus complexe qu'on pouvait le penser à priori. Pour cela, nous devons développer des recherches dans plusieurs domaines.

Il est indispensable de développer des suivis écophysologiques sur le terrain pour confirmer nos observations en captivité et voir s'il existe des variations saisonnières. Mais nous devons aussi mieux comprendre quels sont les comportements qui optimisent les entrées d'eau, tamponnent les contraintes hydriques et/ou réduisent les pertes en eau. Pour cela nous devons acquérir des connaissances sur les comportements alimentaires, terrioles et territoriaux chez les trois espèces. Il serait important de cibler plusieurs points de connaissance:

-(i) savoir si ces espèces accumulent des réserves de graines (comme cela a été montré par Sicard *et al.*, 1988 chez les *G. nigeriae* d'Oursi) ou de graisse corporelle (*T. gracilis* est souvent assez gras ; Sicard, communication personnelle);

-(ii) savoir si ces trois espèces construisent des terriers différents au cours de l'année (i.e. des terriers rudimentaires pendant les phases de dispersion et de terriers élaborés pendant les phases de sédentarisation ; cf. Sicard 1987 pour la méthode d'étude) ;

-(iii) savoir si et dans quelles conditions les trois espèces sont capables d'entrer en torpeur, voire d'estiver (l'enregistrement du microclimat des terriers permettra de savoir si les conditions de température autorise le phénomène de torpeur).

Nous devons chercher à savoir (chez les 3 espèces) si les individus résistants baissent leur activité et si les individus non-résistants augmentent leur activité et/ou modifient leurs comportements moteurs. Pour cela, nous devons réaliser une expérience de restriction hydrique en enregistrant le rythme d'activité des animaux étudiés.

L'existence de cette dualité « *stratèges disperseurs* » vs « stratèges résidents » au sein des populations mérite absolument d'être approfondie car elle apporte un éclairage nouveau sur les scénarios que l'on peut imaginer pour expliquer les conséquences des changements climatiques sur la distribution des espèces. En effet, les « stratèges sédentaires » étant plus performants en matière d'économie d'eau que les « *stratèges disperseurs* », les mécanismes associés à un déplacement de populations suite une aridification du milieu sont obligatoirement plus complexes qu'un simple déplacement « des individus mieux adaptés à l'aridité que les autres » le long d'un gradient d'aridité. On peut penser qu'au sein d'une population, les individus « mieux adaptés à l'aridité » le soient assez pour tenter une stratégie d'affrontement sur place ; et que par conséquent, seule la fraction d'individus « les moins adaptés à l'aridité » n'a d'autre choix que de tenter de trouver ailleurs des conditions plus clémentes. Par conséquent, seulement certaines fenêtres d'aridification seraient favorables au phénomène d'invasion. L'aridification

doit en effet être à la fois assez prononcée pour déclencher l'expression de l'hyperactivité des « *stratégies disperseurs* » ; mais elle doit être aussi assez modérée pour permettre la survie de ces stratégies. On peut donc penser en prolongeant le raisonnement que les déplacements se produisent probablement à l'occasion des fluctuations plus clémentes qui accompagnent le processus général d'aridification.

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

- Aldaker, A.B., Abouzite, M., Fellat, S. & Baddouri, K. (1997). Développement post-natal du pouvoir de concentration rénale chez un rongeur des zones arides, *Jaculus orientalis*. *Reprod. Nutr. Dev.* 37 :207-211.
- Bâ, K., Thiam, M., Dobigny, G., Granjon, L., Mané, Y., Volobouev V. & Duplantier, JM., (2006). Hypotheses on the origin of the invasion of Senegal by *Gerbillus nigeriae* based on chromosomal data. *Mammalia* 303-305
- Bâ, K. (2002). *Systématique, écologie et dynamique de populations de petits rongeurs potentiellement réservoirs ou hôtes de virus au Sénégal. Mémoire de diplôme EPHE*, 126 p.
- Bâ, K., Granjon, L., Hutterer, R. & Duplantier, J.M. (2000). Les micromammifères du Djoudj (delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*. *Bonn. Zool. Beit.*, 49 : 31-38.
- Bonnet, A. (1977). *Etude systématique des espèces mauritaniennes du genre Gerbillus: Approche morphométrique et chromosomique*. Rapport DEA Biodiversité, Univ. Paris VI. 124p
- Bonvicino, C.R. & Bezerra, A.M.R. (2003). Use of regurgitated pellets of Barn Owl (*Tyto alba*) for inventorying Small Mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotrop. Fau. and Env.*, 38: 1-5.
- Bradshaw, D., Cheniti, T. & Lachiver, F. (1976). Taux de renouvellement d'eau et balance hydrique chez deux rongeurs désertiques, *Meriones shawi* et *Meriones libicus*, étudiés dans leur environnement naturel en Tunisie. *C.R. Acad. Sc. Paris (D)* 282 :481-484.
- Brown, J.H. & Bartholomew, G.A. (1997). Periodicity and energetics of torpor in the kangaroo mouse, *Microdipodops pallidus*. *Ecology* 50 : 705-709.
- Carey, C. & Alexander, M., (2003). Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, 9: 111-121.

Chaline, J. & Mein, P. (1979). Les rongeurs et l'évolution. Douin Ed., Paris : 180 p.

Cortes, A., Miranda, E., Rosenmann, M. & Rau, J.R. (2000). Thermal biology of the fossorial rodent *Ctenomys fulus* from the Atacama desert, northern Chile. *J. Thermal Biol.* 25 :425-430.

Davis, D.H.S. (1959). The Barn Owls contribution to ecology and paleoecology. *Ostrich. Suppl.*, 3: 144-153.

Delattre, M., Spierer, A., Tonka, C.H., & Spierer, P. (1991) The genomic silencing of position-effect variegation in *Drosophila melanogaster*: interaction between the heterochromatin-associated protein. *J. Cell. Science*, 113 : 4253-4261

Demeter, E. (1978). Food of a Barn owl *Tyto alba* in Nigeria. *Bull. Nigeria. Ornithol. soc.* , 41 (4): 9-13.

Denys, C., Chitaukali, W., Mfunne, J.K., Combexelle, M. & Cacciani, F. (1999). Diversity of small mammals in owl pellet assemblages of Karonga district, northern Malawi. *Acta zool. Cracov.* 42 (3): 393-396.

Dobigny, G., Yang, F., O'Brien, P.C.M., Volobouev, V., Kovacs, A., Pieczarka, J., Ferguson-Smith, M.A. & Robinson, T.J. (2005). Low rate of genomic repatterning in *Xenarthra* inferred from chromosome painting data. *Chromosome Research* 13: 651-663.

Dobigny, G., Granjon, L., Aniskin, V., Ba K., & Volobouev, V. (2003). A new sibling species of *Taterillus* (Muridae, Gerbillinae) from West Africa. *Mamm. Biol.* 68: 299-316.

Dobigny, G., Aniskin, V., & Volobouev, V. (2002). Explosive chromosome evolution and speciation in the gerbil genus *Taterillus* (Rodentia; Gerbillinae): a case of two new cryptic species. *Cytogenet. Genome Res.* 96: 117-124.

- Dobigny, G. (2002) *Spéciation chromosomique chez les espèces jumelles ouest africaines du genre Taterillus (Rodentia, Gerbillinae). Implication systématiques et biogéographiques. Hypothèses génomiques*. Thèse de doctorat. MNHN. 348 p.
- Dobigny, G., Bâ, K. & Petter, F. (2001) Cytogenétique et espèces jumelles de rongeurs: aspects fondamentaux et appliqués. *Bull. Acad. Vét. France*, 154: 319-330.
- Drapeau P, Leduc A, & Bergeron Y, (2003) Bird communities in old lichen-black spruce stands in the belt: problems and solutions regarding forest managements. *FORESTRY CHRONICLE* 79 (3): 531-540
- Ducroz, J., Granjon, L., Chevret P., Duplantier, J.M., Lombard, M., & Volobouev, V. (1997). Characterization of two distinct species of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. *J. Zool. Lond.* 241: 709-723.
- Ducroz, J.F., Volobouev, V., & Granjon, L. (1998). A molecular perspective on the systematics and evolution of the genus *Arvicanthis* (Rodentia: Muridae): inferences from complete cytochrome *b* gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 10: 104-117.
- Dukes, J.S. & Mooney, H.A., 1999. Does global changes increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 135-139.
- Duplantier, J.M., Orth, A., Catalan, J. & Bonhomme, F., 2002. Evidence for a mitochondrial lineage originating from the Arabian Peninsula in the Madagascar house mouse (*Mus musculus*). *Heredity* 89: 154 – 158.
- Duplantier, J.M. & Séné, M. (2000). Rodents as reservoir hosts in the transmission of *Schistosoma mansoni* in Richard-Toll, Senegal, West Africa. *J. of Helminthol.* 74, 129-135.
- Duplantier, J.M. & Granjon, L., 1992 - Liste révisée des Rongeurs du Sénégal. *Mammalia*, 56: 425-431

- Duplantier, J.M., Granjon, L. & Bâ, K. (1991). Découverte de trois espèces de rongeurs nouvelles pour le Sénégal : Un indicateur supplémentaire de la désertification dans le nord du pays. *Mamm.*, 55 (2) : 313-315.
- Duplantier, J. M. (1998). *Les rongeurs, indicateurs des modifications du climat, des milieux et des pratiques agricoles dans la vallée du fleuve Sénégal*. In « Aménagements hydro-agricoles et Santé », Brengues et Hervé eds, Orstom éditions. 23p
- Dutrillaux, B. (1986). Les méthodes cytogénétiques in “Evolution chromosomique chez les Primates, les Carnivores et les Rongeurs”. *Mammalia*, 50, 203p
- Ehrhardt, N., Heldmaier, G. & Exner, C. (2005). Adaptive mechanism during food restriction in *Acomys russatus* : the use of torpor for desert survival. *J. Comp. Physiol. B* 175: 193-200.
- Farris, J.S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 34: 21-34.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence of limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution*, 39 (4) : 783-791
- Fuminier, F., Sicard, B., Boissin-Agasse, L., & Boissin, J. (1993). Seasonal changes in the hypothalamic vasopressinergic system of a wild Sahelian Rodent *Taterillus petteri*. *Cells and Tissue Research* 271:309-316.
- Ganem, G., Granjon, L., Ba, K. & Duplantier, J.M. (1995). Body size variability and water balance: a comparison between mainland and island populations of *Mastomys huberti* (Rodentia: Muridae) in Sénégal. *Experientia* 51:402-410.
- Geiser, F. (2004). Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor *Annu. Rev. Physiol.* 66:239-274.
- Genest, H. & Petter, F. (1973) les *Taterillus* de République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*. 37 : 66-75

- Geroudet, P.(1965). *Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. 3<sup>ème</sup> édition, Del. et Nies., (Eds) Neuchatel / Suisse. 426 p.
- Ghobrial L.I & Hodieb A.S.K. (1982). Seasonal variations in the breeding of the Nile rat (*Arvicanthis niloticus*). *Mammalia* 49 319-333.
- Goetze D, Horsch B, & Porembski S. (2006) Dynamics of forest-savanna mosaics in north-eastern Ivory Coast from 1954 to 2002. *J. of Biogeography* 33 (4): 653-664
- Gonzalez, P., 2001. Desertification and a shift of forest species in the West African Sahel. *Climate Research*, 17: 217–228.
- Granjon, L. & Traoré, M., (2007). Prey selection by barn owls in relation to small-mammal community and population structure in a Sahelian agro-ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 199-208
- Granjon, L. & Dobigny, G. (2003). The importance of cytotaxonomy in understanding the biogeography of African rodents: Lake Chad murids as an example. *Mammal Review* 33: 77-91
- Granjon, L., Bruderer, C., Cosson, J.F., Dia, A.T. & Colas, F. (2001). The small mammal community of a coastal site of south-west Mauritania. *Af. J. of Eco.*, 40:10-17.
- Granjon L, Bonnet A, Hamdine W, & Volobouev V. (1999). "Reevaluation of the taxonomic status of north African gerbils usually referred to as *Gerbillus pyramidum* (Gerbillinae Rodentia) *chromosomal and biometrical data*." *Z. Säugetierkunde*, 64: 298-307.
- Granjon, L., Ganem, G., Ba, K., & Duplantier J.M. (1994). Water physiology and population dynamic in insular populations of *Mastomys huberti* (Rodentia, Muridae). *Polish Ecological Studies* 20:343-355.
- Granjon, L., 1987. *Evolution allopatrique chez les Muridés: mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez Mastomys et Rattus*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2.

- Grenot, C. & Serrano, V. (1979). Vitesses de renouvellement de l'eau chez cinq espèces de rongeurs sympatriques étudiés en saison sèche dans leur milieu naturel (Désert de Chihuahua, Mexique). *C. R. Acad. Sci. (Ser. D)* 288 : 1227-1230.
- Grenot, C. & Serrano, V. (1982). Distribution spatiale et structure des communautés de petits vertébrés du désert de Chihuahua. *C. R. Soc. Biogéo.* 58 :159-191.
- Grenot, C., Pascal, M. & Sellami, M. (1982). L'équilibre hydropondéral chez le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*). *C.R. Acad. Sci.* 294 :629-634.
- Gündüz, I., Auffray, J.C., Britton-Davidian, J., Catalan, J., Ganem, G., Ramalhinho, M.G., Mathias, M.L. & Searle, J.B., 2001. Molecular studies on the colonization of the Madeiran archipelago by house mice. *Molecular Ecology*, 10: 2023–2029.
- Gutman, R., Yosha, D., Choshniak, I. & Kronfeld-Schoret, N. (2007). Two strategies for coping with food shortage in desert golden spiny mice. *Physiology & Behavior* 90 :95-102.
- Happold, D.C.D. (1987) *The mammals of Nigeria*. Clarenton Press. Oxford, UK
- Hart, M.K., Calver, M.C. & Dickman, C.R. (2002). The index of relative importance: an alternative approach to reducing bias in descriptive studies of animal diets. *Wild. Res.*, 29: 415-421.
- 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.
- Heywood, M.R. & Pavey, C.R. (2002). Relative importance of plague rodents and dasyurids as prey of barn owls in central Australia. *Wild. Res.*, 29: 203-207.
- Hodkinson ID. (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80 (3): 489-513

- Holdar C., & Saxena N. (1988). Pineal gland and humidity effects on testicular function of the Indian palm squirrel (*Funambulus pennanti*). *J. Pin. Res.* 5: 411-418.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutierrez, J.R. & Mohren, G.M.J., 2001. El Nino effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 16 : 89-94.
- Hubert B, (1977). Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31 : 33-100.
- Hubert, B. & Baron, J.C. (1973). Determination of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood. Grps Biochem. Genet.* 4: 51-54
- Hubert, B. (1982). *Ecologie des populations de deux rongeurs sahélo-soudaniens à Bandia (Sénégal)*. Thèse Dr. d'Etat, Univ. Paris-Sud. pp
- Hubert, B., F. Adam, & Poulet A.R. (1973). Liste préliminaire des rongeurs du Sénégal. *Mammalia* 37(1): 76-87.
- Hubert, B. & Böhme, W., 1978. Karyotype of *Gerbillus pyramidum* I. Geoffroy (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal. *Buletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 6: 38-40.
- Hubert, B. & Adam, F. 1975. Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*. 39 : 57-73
- Hughes L, (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent ?. *TREE*, 15 (2): 56-61.
- Hulme, M. (1992). Rainfall changes in Africa: 1931-1960 to 1961-1990. *Internat. J. of Clim.*, 12: 685-699.
- Kovats, S., Menne, B., Mac Michael, A.J., Corvalan, C. & Bertolini, R.(2000). Climate

change and human health : impacts and adaptations. *Environment and Health Rome*. 45-57

Klein, J.M., Pouet, A.R. & Simonkovich, E. (1975) Observations écologiques dans une zone enzootique de peste en Mauritanie : les rongeurs et en particulier *Gerbillus gerbillus* Olivier, 1981. (Rodentia, gerbillinae). *Cach. ORSTOM, sér. Ent . Med. & Parasitol.* , XIII, 1:13-26

Lacas, S., Allevard, A.M., Ag'Atteinine, S., Gallo-Bona, N., Gauquelin-Koch, G., Hardin-Pouzet, H., Gharib, C., Sicard, B. & Maurel, D. (2000). Cardiac natriuretic peptide response to water restriction in the hormonal adaptation of two semi-desert rodents from West Africa, *Steatomys caurinus*, *Taterillus gracilis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 120 :176-189.

Lacas, S., Bentchickou, M., Gabrion, J., Gallo-Bona, N., Gauquelin-Kock, G., Garib, C. & Allevard, A.M. (1998). Presence of Atrial Natriuretic Peptides in two desert rodents: comparison with rat. *Peptide* 19: 715-726.

Lacas-Gervais, S., Maurel, D., Hubert, F., Allevard, A.M., Doukari, A., Maggi, V., Gharib, C., Siaud, P., Sicard, B., Calas, A. & Hardin-Pouzet, H. (2003). Vasopressin and Galanin expression in the hypothalamus of two African rodents, *Taterillus gracilis* and *Steatomys caurinus*, subjected to water-restriction. *Gen. Comp. Endocrinol.* 133 :132-145.

Laurie, W.A. (1971). The food of Barn Owl in Serengeti National park, Tanzanie. *J.EANHS Nat. Mus.*, 125: 1- 4.

Leblois, R., Rousset, F., Tikel, D., Moritz, C., & Estoup, A., 2000. Absence of evidence for isolation by distance in an expanding cane toad (*Bufo marinus*) population: an individual-based analysis of microsatellite genotypes. *Molecular Ecology*: 9, 1905–1909.

Leroux, M., 1983. Climat. In « Atlas du Sénégal » Editions Jeune Afrique, pp. 12-17

- Lima, M., Marquet, P.A. & Jaksic, F.M., 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semi-arid Chile. *Ecography*, 22: 213-218.
- Lifson N. & Mc Clintock R. (1966). Theory of use the turnover body water for measuring energy and material balance. *J. Theoret. Biol.*, 12 : 46 – 47
- Love, R.A., Webbon, C., Glue, D.E. & Harris, S. (2000). Changes in the food of British Barn Owls (*Tyto alba*) between 1974 and 1997. *Mamm. Rev.* 30: 107-129.
- Lyman, R.L., Power, E. & Lyman, R.J. (2001). Ontogeny of Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) and Montane Voles (*Microtus montanus*) as Owl prey. *Am. Midl. Nat.* 146: 72-79.
- Mac Donald, I.A.W. & Dean, W.R.J. (1984). Vertebrate prey of Barn Owl *Tyto alba*, in the Cape Province north of the Orange River. *Proc. V PanAfr. Ornithol. Congr.*: 517-541
- Maïga, M.S. (1984). Etude des bilans hydriques et énergétiques de quelques rongeurs africains en captivité. *Mammalia* 48 :124-135.
- Maleque MA, Ishii HT & Maeto K. (2006) The use of arthropods as indicators of ecosystem integrity in forest management. *J. of Forestry*. 104 (3): 113-117
- Mayr, E. (1963). Animal species and evolution, Harvard University Press, Cambridge.156-180
- Meriguet, B. (1999) *Polymorphisme chromosomique chez Gerbillus nigeriae (Rodentia, gerbillinae) et ses implications sur son statut systématique*. Mémoire de DEA. MNHN. 29p.
- Morel, G.J. & Ndao, B., 1978. Trois nouvelles espèces sahariennes pour le Sénégal. *L'oiseau et la Revue Française d'Ornithologie*, 48: 281-282.
- Moron, V. (1994). Guinean and Sahelian rainfall anomaly indices at annual and monthly scales (1933-1990). *Int. J. of Clim.* 14: 325-341.

- Morris, K.D. & Bradshaw, S.D. (1980). Water and sodium turnover in coastal and inland populations of the Ash-Grey mouse (*Pseudomys albocinereus*). *Aust. Wild. Res.* 29:519-533.
- Mullen R.K. (1971). Energy metabolism and body water turnover rates of two species of free-living kangaroo rats, *Dipodomys merriami* and *Dipodomys microps*. *Comp. Biochem. Physiol.* 39A :379-390.
- Musser G.G. & Carleton M.D. (2005) Superfamily Muroidea, in “Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference”, Wilson D.E. and Reeder D.A.M. eds, *The Johns Hopkins University Press, Baltimore*, vol. 2, pp 894-1531.
- Nagy ,K.A. & Costa, D.P. (1980). Water flux in animal. Analysis of potential errors in the tritiated water method. *Amer. J. Physiol.*, 238 : 454 – 465.
- Nagy, K.A. (1972). Water and electrolyte budgets of a free-living desert lizard, *Sauromalus obesus*. *J. Comp. Physiol.* 79:39-62.
- Nagy KA (2004). Water economy of free-living desert animals. *International Congress Series* 1275 :291-297.
- Neal B.R. (1986). Reproductive characteristic of African small mammals. *Cimbebasia*, Ser. A 113-127.
- Neal B.R. & Alibhai S.K. (1991). Reproductive response of *Tatera leucogoster* (Rodentia) to supplemental food and 6-méthoxybenzoxozolinone in Zimbabwe. *J. Zool. London* 223: 469-473.
- Nel, J.A.J. & Rautenbach, I.L. (1975). Habitat use and community structure of rodents in the southern Kalahari. *Mammalia*. 39: 9-29.

- Nicholson, S.E. (1978). Climatic variations in the Sahel and other African regions during the past five centuries. *J. of Arid env.* 1: 3-24.
- Nomao, A., (2001). *Contribution à la connaissance des rongeurs du Niger. Caractéristiques biologiques et écologiques d'une population de Gerbillus nigeriae (Rodentia, Gerbillinae), dans la ferme de Kolo (Niger)*. Thèse de 3<sup>o</sup> cycle, Université de Niamey, 215 p.
- Nomao, A. & Gautun J.C. (2001) Dynamique de l'abondance et reproduction de la population de *Gerbillus nigeriae* (Rodentia, Gerbillinae) dans la ferme de Kolo (Niger)
- Norman, F.I. & Baudinette, R.V. (1969). Water economy and salt balance of an insular population of *Rattus rattus linnaeus*. *J. Mammalogy*. 50(3) :487-493.
- Norris, C.E. (1972). *Barn owl pellets*. EANHS Bull. 29 p.
- Parmesan, C. (1996). Climate and Species' range. *Nature*, 382: 765-766.
- Patz, J.A & Reisen, W.K. (2001). Immunology, climate change and vector-borne disease. *TREE* 22: 171-172.
- Pearson, S. & Betancourt, J.L., 2002. Understanding arid environments using fossil rodent middens. *Journal of Arid Environments*, 50: 499-511.
- Peinke, D.M. & Brown, C.R. (1999). Osmoregulation and water balance in the springhare (*Pedetes capensis*). *J. Comp. Physiol. B* 169:1-10.
- Petter F. (1961). Répartition géographique et écologique des rongeurs désertiques (du Sahara occidental à l'Iran oriental), *Mammalia*, 25, N<sup>o</sup>spécial : 2-222
- Pialek J, Hauffe HC, & Searle JB. (2005). Chromosomal variation in the house mouse. *Biol. J. Linnean Soc.* 84: 535-563.

- Pickering, J. & Norris, C.A., 1996. New evidence concerning the extinction of the endemic murid *Rattus macleari* from Christmas Island, Indian Ocean. *Australian Mammalogy*, 19 : 19-25.
- Popov, G.B. (1996). Quelques effets de la sécheresse sahélienne sur la dynamique des populations acridiennes. *Séch.* 1996 ; 7 : 91-97.
- Poulet A.R. (1972). Caractéristiques spatiales de *Taterillus pygargus* dans le Sahel sénégalais. *Mammalia*, 36 (4) 579-606.
- Poulet, A.R. (1974). Rongeurs et insectivores dans les pelotes d'effraie en Mauritanie. *Mamm.* 38 : 10-11.
- Poulet, A.R. (1982). *Pullulation de rongeurs dans le Sahel. 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 de Doctorat d'Etat, Université Paris VI. 365 p.
- Poulet, A.R., 1984. Quelques observations sur la biologie de *Desmodilliscus braueri* Wettstein (Rodentia, Gerbillidae) dans le Sahel du Sénégal. *Mammalia*, 48 : 59-64.
- Richmond, C.R., Langham, W.H. & Truillo T.T. (1962). Comparative metabolism of tritiated water by mammals. *J. Cell. Comp. Physiol.* 59:45-53.
- Robbins C.B. (1977) A reviews of the African gerbils, *Taterillus* (Rodentia, Cricetidae). In: *Advances in modern theriology*. Sokolov, ed. *Nauka. Moscow*. 178-174.
- Roberts, M., 1991. Origin, dispersal routes, and geographic distribution of *Rattus exulans*, with special reference to New Zealand. *Pacific Science*, 45: 123-130.
- Rombke, J; Jansch, S; & Didden, W (2005) The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicol Environ Saf* 62 (2) : 249-265

- Rosevear, D.R. (1969). Rodents of West Africa. Trust. of the Brit. Mus. (Nat. Hist.), London. 604 p.
- Ruf, T., Stieglitz A., Steinlechner S., Blank, J.L. & Heldmaier, G. (1993). Cold exposure and food restriction facilitate physiological responses to short photoperiod in Djungarian hamsters (*Phodopus Sungorus*). *J. Exp. Zool.* 267: 104-112.
- Saint-Girons, M.C. & Spitz, F. (1966). A propos de l'étude des micromammifères par l'analyse des pelotes de rapaces : intérêt et limites de la méthode. *Terre & Vie*, 4: 3-17.
- Salvati L., Ranazzi L & Manganaro A. (2002). Habitat preferences, breeding success, and diet of the Barn Owl (*Tyto alba*) in Rome : urban versus rural territories. *J.Raptor Res.* 36 (3) : 224-228.
- Seabright, M. (1971) A rapid banding technique for human chromosome. *Lancet*, 2: 971-972
- Shea K, & Chesson P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE* 17: 170-176.
- Sherwin, C.M. (1998). Voluntary wheel-running : a review and novel interpretation. *Anim. Behav.* 56 :11-27.
- Schneider, S.S., DeGrandi-Hoffman, G. & Smith, D.R., 2004. The African honey bee: Factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review of Entomology*, 49: 351–376.
- Sicard B. (1987). *Mécanismes écologiques et physiologiques de régulation des variations régulières et irrégulières de l'abondance des rongeurs du Sahel (Burkina-Faso)*. Thèse d'Etat. Université. Montpellier II. 350 pages.
- Sicard, B., Tranier, M. & Gautun, J.C. (1988). Un rongeur nouveau du Burkina Faso: *Taterillus petteri* .sp.nov. (Rodentia-Gerbillidae). *Mammalia*, 52 (2) : 187-198.

- Sicard, B., Diarra W. & Cooper H.M. (1992) Ecophysiology et Chronobiology applied to Rodent Pest management in semi-arid agricultural areas in Sub-Saharan West Africa. *Ecologically-based Pest Management*. 409-440.
- Sicard B (1992). -*Influences de l'aridité sur la biologie des Rongeurs soudano-sahéliens* : 309-333 In *L'aridité une contrainte au développement: caractérisation, réponses biologiques et stratégies des sociétés*. LeFloc'h E, Grouzis M, Bille JC (eds), Coll. Didac. ORSTOM, Paris.
- Sicard, B. & Fuminier, F. (1994). Relations entre les variations saisonnières du métabolisme hydrique, l'estivation et la reproduction chez *Gerbillus nigeriae* et *Taterillus petteri* (Rodentia, Gerbillidae). *C.R. Acad. Sci. (III)* 317 :231-238.
- Streit, B. (1982). Water turnover rates and half-life times in animals studied by use of labelled and non-labelled water. *Comp. Biochem. Physiol.* 72A :445-454.
- Sumner, A.T. (1972) *Chromosome banding*. Cambridge University Press. Cambridge, UK
- Sutherst R.W. (2001). The vulnerability of animal and human health to parasites under global changes. *International Journal of Parasitology* 31: 933-948.
- Taylor, I (1994). *Barn Owls. Predator-prey relationship and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, 304pp.
- Temme, M. (2003). Food items in pellets of the barn owl *Tyto alba* from four sites of the Algarve, Portugal. *Bonn. Zoo. Beit.*, 50: 347-353.
- Thevenot, M. (1994). Données sur le régime alimentaire du grand-duc ascalaphe *Bubo bubo ascalaphus* en milieu steppique (Ain Ouessera, Algérie) *Alauda*. 62 (2) : 150-152.
- Thevenot, M., Beaubrun, P.C., & Schouten, J. (1988). Breeding birds of the Khnifiss-La'Youne region and its recent developments. In "The Khnifiss lagoon and its surrounding environment." Dakki, M. & Ligny, W. de (eds), Trav. Inst. Sci. Rabat, mém. p. 141-160.

- Thiam, M., Bâ, K., & Duplantier, J.M., (sous presse): Consequences of climatic changes on rodent communities in the Sahel (West Africa) as evidenced by owl pellet analysis. *African Zool.*
- Thomas, O. (1910) *Notes of Africn rodents*. Ann. Mag. Nat. 8:222.
- Tracy, R.L. & Walsberg, G.E. (2001). Developmental and acclamatory contributions to water loss in a desert rodent: estimating the time course of adaptative change. *J. Comp. Physiol. B* 171:669-679.
- Tracy R.L. & Walsberg G.E. (2002). Kangaroo rats revisited: re-evaluating a classic case of desert survival. *Oecologia* 133: 449-457.
- Tsuitsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A. & Case, T.J., 2000. Reduced genetic variation and success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 97: 5948-5953.
- Valverde, J.A. (1957). *Aves del Sahara espanol. Estudio ecologico del desierto. Instituto de Estudios Africanos, Consejo superior de Investigaciones cientificas, Madrid, 487 p.*
- Van Zyl, A.J. (1994). A comparison of the diet of the common Kestrel *Falco tinnunculus* in South Africa and Europe. *B. Stud.*, 41: 124-130.
- Vander Wall S.B. (1990). Food hoarding in animals. Chicago: University of Chicago Press. 251p
- Varuzza, P., Capizzi, D., Santini, L. & Appolinio, M. (2001). Barn Owl *Tyto alba* predation on small mammals in relation to the Mediterranean environment (Pisa Province, Italy). *Acta Ornithol.*, 36: 153-160.
- Volobouev, V., Viegas-Péquignot, E., Petter, F., Gautun, J.C., Sicard, B. & Dutrillaux, B. (1988). Complex chromosomal polymorphism in *Gerbillus nigeriae*. *Journal of Mammalogy* 69:131-134.

- Volobouev, V. & Granjon L. (1996) A finding of the XX/XY1Y2 sex-chromosome system in *Taterillus arenarius* (Gerbillinae, Rodentia) and its phylogenetic implications. *Cytogenet. Cell. Genet.* 75: 45-48
- Volobouev, V., Ducroz, J.F., Aniskin V.M., Britton-Davidian J., Castiglia R., Dobigny G., Granjon, L., Lombart, M, Corti, M, Sicard, B, & Capanna, E. (2002). Chromosomal characterization of *Arvicanthis* species (Rodentia, Murinae) from western and central Africa: implications for taxonomy. *Cytogenet. Genome Res.* 96: 250-260.
- Walker E.P. (1964). Mammals of the world. *Johns Hopkins Press, Baltimore. Volume 2* :647-1500.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoeg-Guldberg & Bairlein F., (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Whitfield A.K, & Elliott A (2002) Fishes as indicators of environmental and ecological changes within estuaries: a review of progress and some suggestions for the future. *J. of Fish biology.* 61: 229-250
- Williams T.D., Chambers, J.B. Henderson, R.P. Rashotte, M.E. & Overton J.M. (2002). Cardiovascular responses to caloric restriction and thermoneutrality in C57BL/6J mice. *Amer. J. Physiol.* 282: R1459-1467.
- Wilson, R.T. (1987). Le régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba* au Mali central. *L'oiseau et R.F.O.*, 57 (3) : 195-200.
- Wilson, V.J. (1970). Notes on breeding and feeding habits of a pair of Barn Owl, *Tyto alba* in Rhodesia. *Arnold.*, 4 (34) : 1-8.
- Yalden, D.W. (1994). A note on the diet of the Barn Owl *Tyto alba* at Djoudj, Senegal. *Malimbus* 16: 53-35

Yom-Tov, Y. & Wool, D., (1997). Do the content of Barn Owl pellets accurately represent the proportion of prey species in the field? *The Condor*, 99: 972-976.

**ANNEXES**

**Annexe 1 : Points de collecte des pelotes de chouette effraie (*Tyto alba*) et détail des rongeurs capturés pour chaque localité.**

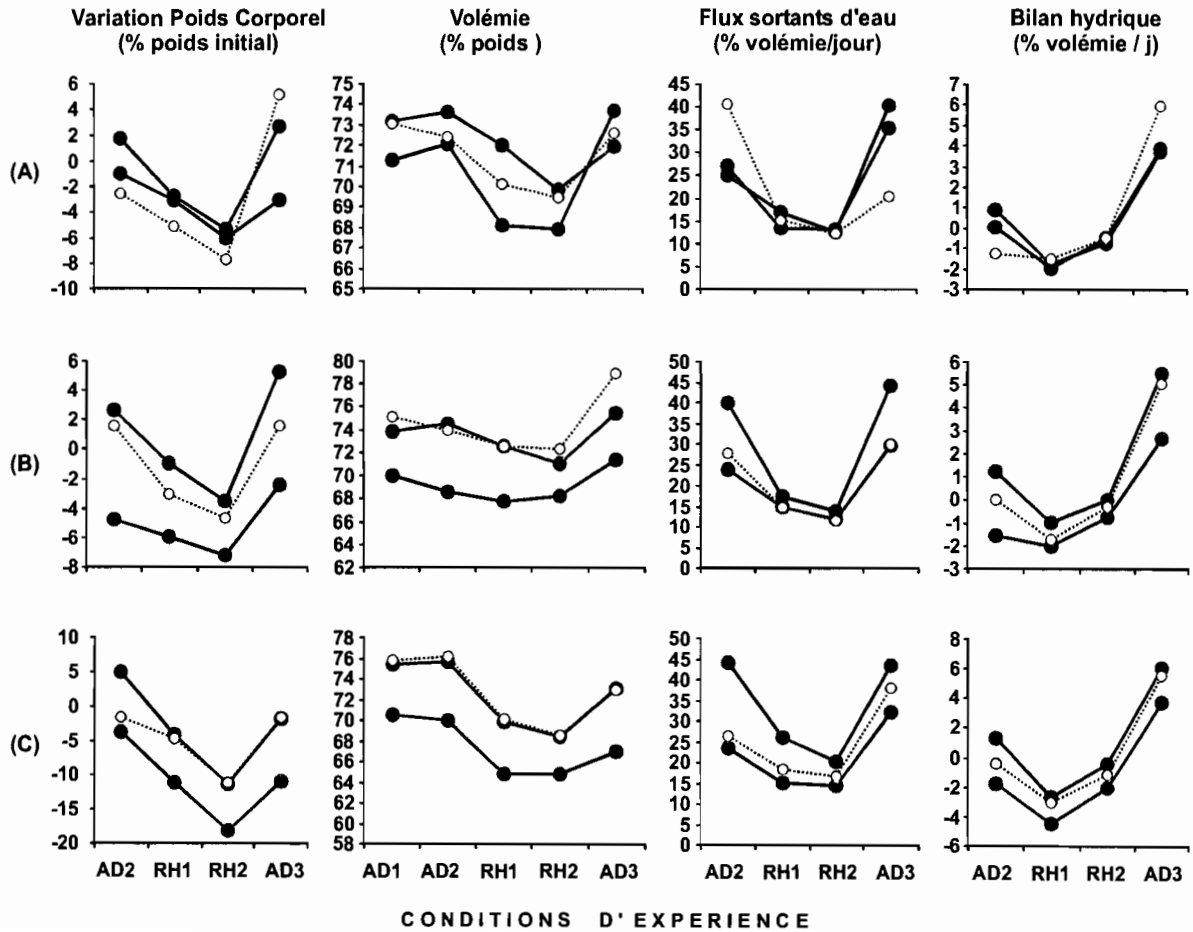
Localité	Nombre de pelotes	Date	Latitude Nord	Longitude Ouest	<i>Mastomys</i> spp.	<i>Arvicanthiss niloticus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mus (nannomys) spp.</i>	<i>Murinus ind.</i>	<i>Taterillus</i> spp.	<i>Gerbilliscus gambianus</i>	<i>Gerbillus</i> spp.	<i>Gerbillinés ind.</i>	<i>Desmodilliscus braueri</i>	Total Rongeurs
Agnam Toulel	13	juil-05	15°59	13°38	0	3	0	0	0	5	0	13	0	0	21
Amady Ounaré	72+ Vrac	juil-05	15°21	13°00	0	11	1	0	0	3	0	8	0	7	30
Bambey	33	juil-04	14°42	16°27	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
Barkédji	101+ Vrac	avr-06	15°16	14°51	17	3	23	0	0	13	0	31	0	5	92
Bayakh	vrac	aou-03	14°49	17°09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bélél	35	avr-06	15°10	13°45	0	0	0	0	0	26	0	41	0	0	67
Boulal	115+vrac	aou-04	15°23	15°39	0	12	0	31	0	64	0	224	0	8	339
Boussobé alto	1	aou-04	15°20	15°39	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
Colobane	14	juil-04	14°38	15°42	0	0	1	2	0	12	0	0	0	0	15
CPM Labor	39+ Vrac	juil-05	15°04	16°55	13	1	9	0	0	11	15	8	0	0	57
Dahra djolof	186+ Vrac	aou-04	15°21	15°28	3	3	4	9	0	31	0	219	0	0	269
Darou Mousty	317	juil-04	15°02	16°02	6	17	24	14	0	120	0	234	0	21	436
Deali	85	juil-04	15°02	15°42	0	0	17	0	0	39	0	140	0	5	201
Dendoudi	63+ Vrac	avr-06	15°23	13°31	0	0	0	0	0	9	0	147	0	1	157
Diaglé	115+ Vrac	avr-06	16°12	15°41	46	6	4	0	0	72	0	163	0	6	297
Dienthadi	91+ Vrac	avr-06	15°31	13°26	0	0	0	0	0	35	0	175	0	6	216
Diokoul	7	juil-05	15°22	16°30	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Diomandou	164+ Vrac	avr-06	16°30	14°20	37	20	0	0	0	97	0	269	0	9	432
Diouroup	17	avr-06	14°20	16°31	1	0	1	0	0	14	3	0	0	0	19
Doundé	65+ Vrac	avr-06	15°04	12°53	0	0	7	1	0	0	0	5	0	10	23
Dounga W. Alpha	73	juil-04	15°49	13°26	0	1	0	0	0	47	0	126	0	17	191
Fourdou	38+ Vrac	avr-06	15°12	14°09	0	0	0	4	0	36	0	72	0	0	112
Fumela	248+ Vrac	juil-04	14°07	19°39	100	3	40	2	0	78	26	0	0	0	249
Galloya	94	avr-06	16°04	13°51	0	0	0	0	0	20	0	172	0	1	193
Gassé Diaglé	55+ Vrac	avr-06	15°15	14°20	1	0	0	5	0	109	0	11	1	2	129
Gnite	120+ Vrac	avr-06	16°12	15°54	0	2	0	1	0	78	0	182	0	1	264
Gouniang	25	avr-06	14°49	12°26	0	14	3	0	0	0	0	0	0	7	24
Gueoul	52+ Vrac	avr-06	15°28	16°29	0	0	0	0	0	91	0	0	0	1	92
Hairé Lao	35	avr-06	16°24	14°18	0	0	1	0	0	27	0	36	0	0	64
Kaël	112	juil-04	14°42	15°54	0	0	7	2	0	127	0	3	0	0	139
Kaffrine	75+ Vrac	juil-04	14°06	15°33	2	0	0	0	0	14	2	0	0	0	18
Kebemer	17+ Vrac	juil-04	15°22	16°06	0	0	0	0	0	11	0	27	0	0	38

Localité	Nombre de pelotes	Date	Latitude Nord	Longitude Ouest	<i>Mastomys spp.</i>	<i>Arvicanthiss niloticus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mus (Nannomys) spp.</i>	<i>Murinus ind.</i>	<i>Taterillus spp.</i>	<i>Gerbilliscus gambianus</i>	<i>Gerbillus spp.</i>	<i>Gerbillinés ind.</i>	<i>Desmodilliscus braueri</i>	Total Rongeurs
Kelle	17+ Vrac	juil-06	15°12	16°33	0	0	0	0	0	5	0	10	0	0	15
Keur Dame	8	aou-04	15°34	16°07	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
Keur Mbouki	151+ Vrac	avr-06	14°08	15°49	4	0	2	0	0	2	0	0	0	0	8
Khombole	Vrac	aou-03	14°45	16°41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Khonk Yoye	45+ Vrac	avr-06	15°25	16°42	6	0	1	0	0	6	20	3	0	0	36
Koungueul	38+ Vrac	avr-06	13°58	14°49	3	0	17	0	0	1	0	0	0	0	21
Koussanar	42+ Vrac	avr-06	13°51	14°05	5	0	0	8	0	0	0	0	0	0	13
Linguère	50+ Vrac	aou-04	15°23	15°06	1	1	4	0	0	56	0	61	0	1	124
Louga	20+ vrac	aou-04	15°36	16°14	0	0	0	1	0	16	0	43	0	0	60
Loumbel Lana	31+ Vrac	avr-06	15°16	14°44	2	0	0	2	0	16	0	11	1	3	35
Loumbol	94+ Vrac	avr-06	15°19	13°44	0	0	0	0	0	93	0	94	0	2	189
Makhana	Vrac	juil-04	16°04	16°22	4	4	0	0	0	1	0	0	0	0	9
Makhana	35+ Vrac	avr-01	16°04	16°22	33	3	0	0	0	32	0	27	0	1	96
Malem Hodar	34+ Vrac	avr-06	14°05	15°17	2	0	4	19	0	0	0	0	0	5	30
Matam	4+ Vrac	juil-05	15°39	13°14	1	0	0	0	0	1	0	8	0	2	12
Mbambilor	10	juil-04	14°48	17°11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mbar	16	juil-04	14°32	15°45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mbar Toubab	102+ Vrac	avr-06	16°00	15°40	0	0	0	0	0	45	0	237	0	6	288
Mbirkilane	233+ Vrac	juil-04	14°07	15°52	13	0	6	0	0	126	0	0	0	1	146
Mboss	49	juil-04	14°21	14°44	0	0	6	0	0	5	0	0	0	0	11
Mbour	10+ Vrac	avr-01	14°25	16°57	17	0	2	0	0	10	0	0	0	0	29
Mékhé	1	juil-05	15°07	16°37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mérito	260+ Vrac	avr-06	13°50	14°30	45	0	55	0	1	5	1	0	0	0	107
Mouk Mouk	131+ vrac	aou-04	15°26	15°46	0	0	0	1	0	1	0	329	0	3	334
Nabadji Civol	49+ Vrac	avr-06	15°45	13°23	0	0	0	0	0	53	0	35	0	0	88
Nayé	Vrac	juil-04	14°24	12°12	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	4
Ndatte Fall	29	juil-04	15°20	16°21	3	0	1	0	0	8	0	23	0	0	35
Ndiabaye	Vrac	aou-03	14°49	17°01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ndiosmone	125+ Vrac	juil-04	14°24	16°39	23	5	4	0	0	46	26	4	0	0	108
Ndioum	27+ Vrac	avr-06	16°30	14°38	0	0	2	0	0	19	0	39	0	0	60
Ndoulo	24	juil-04	14°44	16°07	0	0	0	0	0	19	0	1	0	0	20
Nguith	272+ vrac	aou-04	15°24	15°09	0	0	1	1	0	0	0	483	0	8	493

localité	Nombre de pelotes	Date	Latitude Nord	Longitude Ouest	<i>Mastomys spp.</i>	<i>Arvicanthiss niloticus</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>Mus (Nannomys) spp.</i>	<i>Murinus ind.</i>	<i>Taterillus spp.</i>	<i>Gerbilliscus gambianus</i>	<i>Gerbillus spp.</i>	<i>Gerbillines ind.</i>	<i>Desmodilliscus braueri</i>	Total Rongeurs
Niandoul	vrac	aou-04	15°21	15°32	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4
Niomré Lo	7+ Vrac	juil-04	15°40	16°07	0	0	0	0	0	33	0	76	0	0	109
Notto	1	aou-03	14°59	17°01	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Ogo	20+ Vrac	fev 05	15°33	13°18	3	2	0	0	0	0	2	33	0	0	40
Oourossogui	55+ Vrac	avr-06	15°35	13°19	0	5	2	0	0	28	0	57	0	31	123
Patouki	41	avr-06	15°22	13°29	0	0	0	0	0	45	0	31	0	1	77
Potou	47+ Vrac	avr-06	15°43	16°31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranérou	42+ Vrac	avr-06	15°17	13°57	0	1	0	0	0	23	0	49	0	0	73
Richard-Toll	55+ Vrac	juil-05	16°27	15°41	12	2	0	0	0	18	0	68	0	11	111
Sagatta Djolof	34+ Vrac	juil-05	15°12	15°33	0	0	12	0	0	6	0	45	0	0	63
Sakal	4+ Vrac	juil-04	15°49	16°13	0	0	0	0	0	32	0	55	0	0	87
Sandiarra	2+ Vrac	juil-04	14°26	16°27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sangalcam	14	juil-04	14°47	17°11	5	0	11	0	0	3	0	1	0	0	20
Savoigne	52	avr-01	16°15	16°12	66	26	0	0	0	2	0	0	0	0	94
Semme	7	avr-06	15°11	12°57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Sew	Vrac	aou-03	15°01	16°59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sing-Sing	57+ Vrac	juil-04	14°09	16°06	10	0	3	0	0	59	3	0	0	1	76
Sinthiou Fissa	Vrac	avr-06	14°23	12°21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sinthiou Malem	Vrac	juil-04	13°48	13°55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Soutoure	3	avr-06	14°13	12°39	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Taiba Ndiaye	52+ Vrac	juil-05	15°07	16°45	13	3	3	2	0	31	21	46	0	0	119
Tambacounda	10+ Vrac	juil-04	13°46	13°40	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3
Thiadiaye	7+ Vrac	juil-04	14°25	16°41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thiaméne	78+vrac	aou-04	15°28	15°52	0	0	0	0	0	4	0	182	0	2	188
Thilé Boubacar	97+ Vrac	oct-04	16°30	15°05	6	2	1	0	0	7	0	88	1	15	120
Thilogne	30	avr-06	15°57	13°35	3	0	0	0	0	4	0	18	0	8	33
Thiodor	34	avr-06	15°02	14°18	0	0	0	0	0	23	0	24	0	0	47
Tivaouane	16+ Vrac	juil-04	14°57	16°49	0	0	4	0	0	5	2	0	0	0	11
Vidou Tiengouli	14+ Vrac	juil-05	15°59	15°19	0	0	0	0	0	5	0	18	0	3	26
Yonoféré	84+ Vrac	avr-06	15°15	14°27	1	0	0	5	0	62	0	117	0	1	186



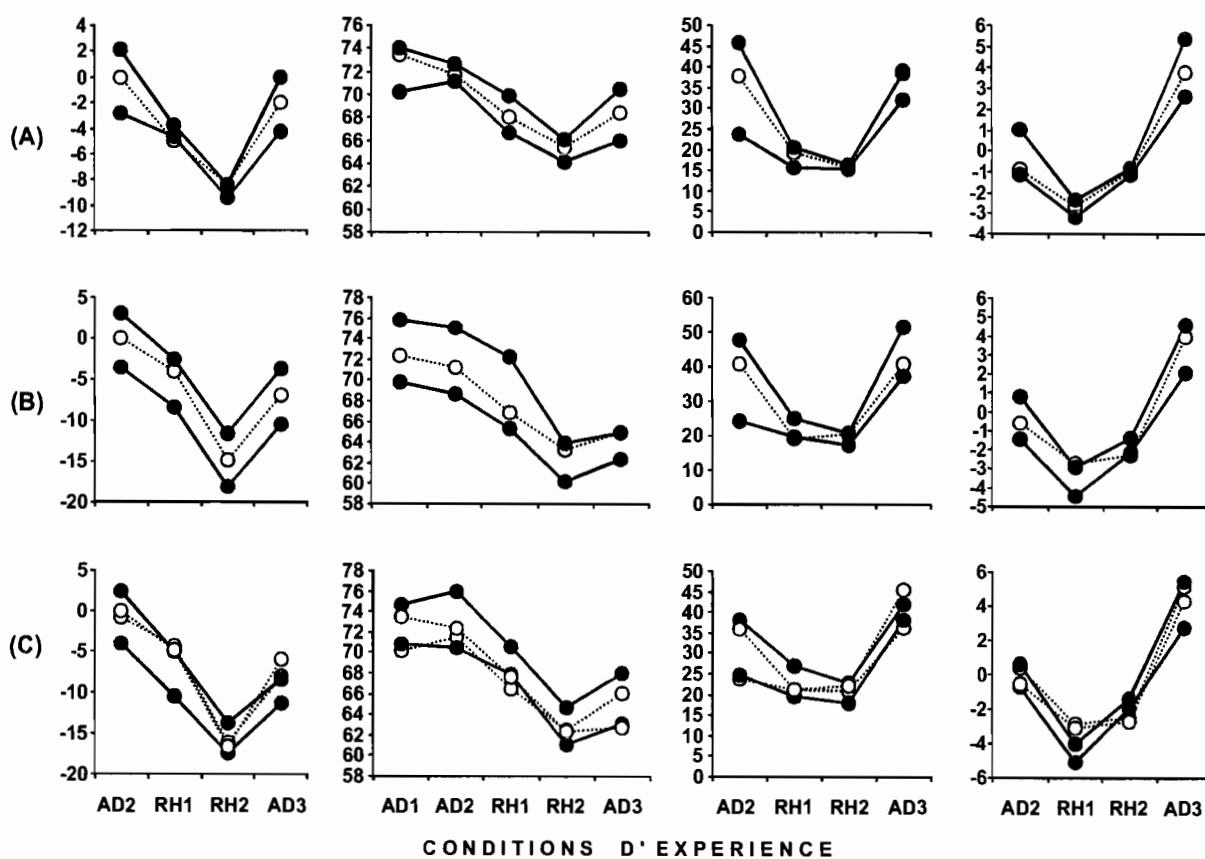
**Annexe 3 :** Les réponses métaboliques des 3 *T.pygargus* en limite jeune-adulte (courbes en pointillés) sont situées par rapport aux extrema des individus du même groupe. (A) Mâle n°KB919 comparé aux autres mâles résistants capturés en 2005 (n=2). (B) Femelle n°KB901 comparée aux autres femelles résistantes capturées en 2005 (n=7). (C) Femelle n°KB907 comparée aux autres femelles non-résistantes capturées en 2005 (n=10).



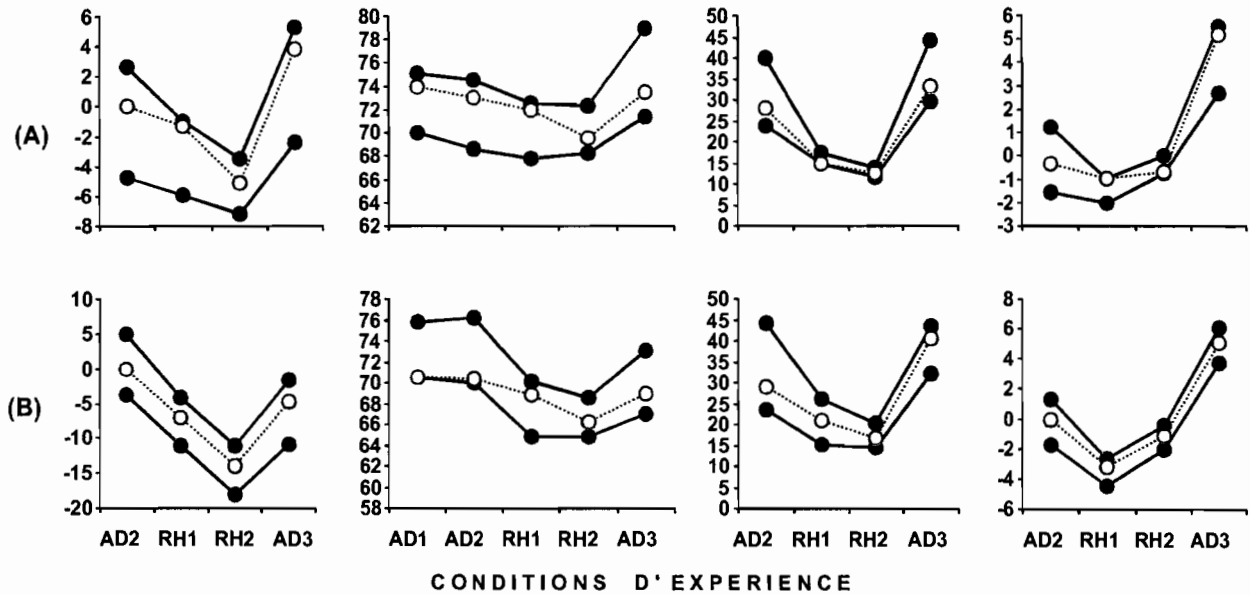
**Annexe 4 :** Analyse de l'effet de l'âge (Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance) chez *T. pygargus* par comparaison des individus supposés à la limite jeune-adulte (n=3) avec les autres individus (n=25). U= statistique du test U de Mann-Whitney.

<b>Variable Dépendante</b>	<b>Statistique du test U de Mann-Whitney</b>	<b>Probabilité</b>
P1 (*)	71.000	<b>0.013</b>
VP_AD2	47.000	0.480
VP_RH1	31.500	0.656
VP_RH2	23.000	0.281
VP_AD3	14.000	0.081
V_AD1	12.000	0.058
V_AD2	18.000	0.147
V_RH1 (*)	10.000	<b>0.041</b>
V_RH2 (*)	11.000	<b>0.049</b>
V_AD3	16.000	0.110
FS_AD2	37.000	0.970
FS_RH1	58.000	0.128
FS_RH2	57.000	0.147
FS_AD3 (*)	66.000	<b>0.034</b>
BH_AD2	47.000	0.480
BH_RH1	23.000	0.281
BH_RH2	23.000	0.281
BH_AD3	15.000	0.095

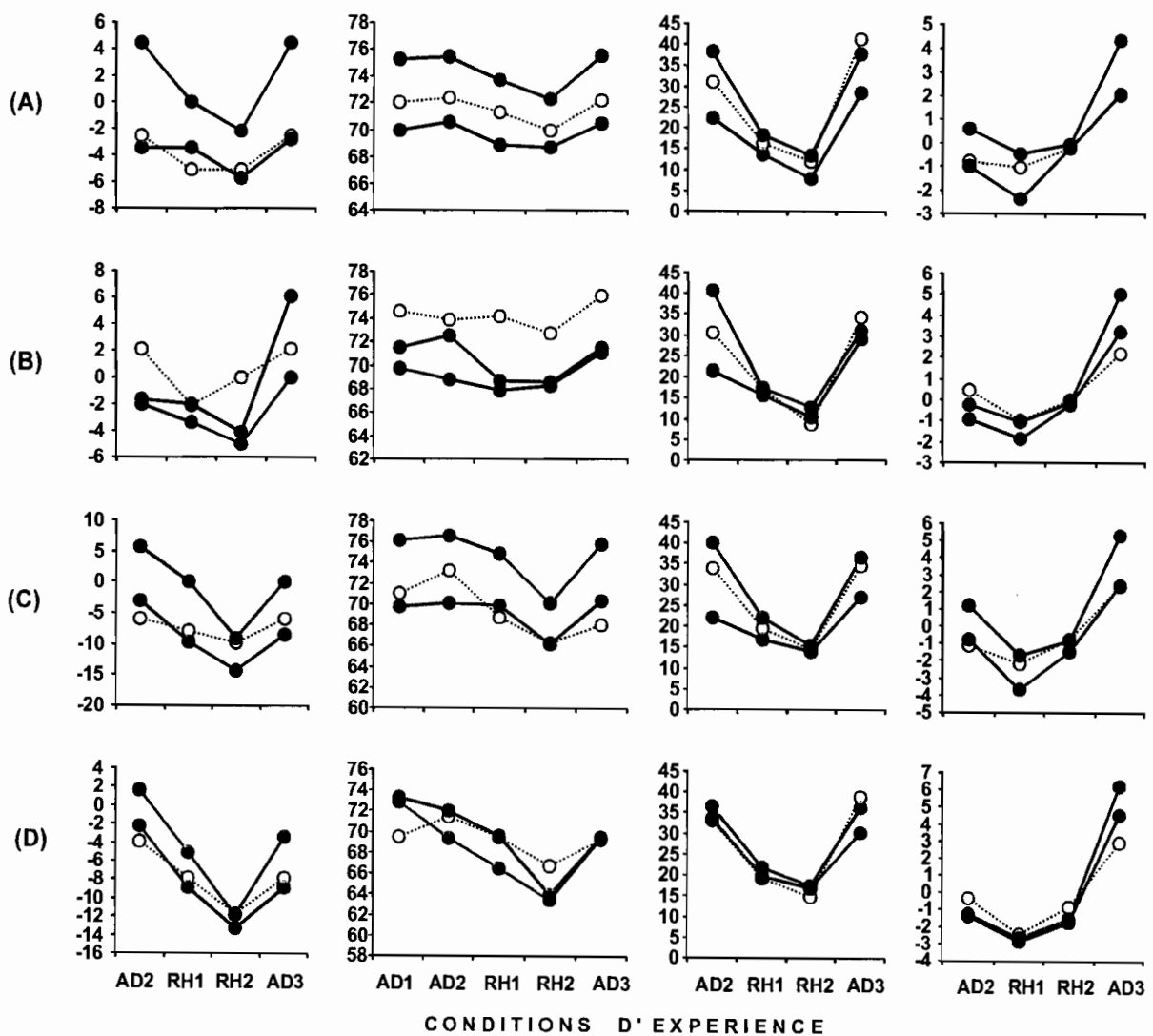
**Annexe 5 :** Étude graphique des effets de la date sur les réponses de *T. gracilis*. (A) Valeurs observées chez le mâle n°KB1876 étudié en 2006 (courbes pointillées) comparé aux extrema observés chez les autres mâles résistants étudiés en 2005 (courbes pleines ; n=3). (B) Valeurs observées chez la femelle n°KB1950 étudié en 2006 (courbes pointillées) comparée aux extrema observés chez les autres femelles non résistantes capturées en 2005 (n=9). (C) valeurs observées chez les mâles n°KB1899 et n°KB1899 (courbes pointillées), comparées aux extrema observés chez les autres mâles non-résistants capturées en 2005 (courbes pleines ; n=4).



**Annexe 6 :** Etude graphique des effets de la date sur les réponses de *T.pygargus*. (A) Valeurs observées chez la femelle n°KB2366 étudiée en 2006 (traits pointillés) et comparées aux extrema observés chez les autres femelles résistantes capturées en 2005 (traits pleins ; n=8). (B) Valeurs observées chez la femelle n°KB2367 étudiée en 2006 (traits pointillés) et comparées aux extrema observés chez les autres femelles non-résistantes capturées en 2005 (traits pleins ; n=11).



**Annexe 7 :** Etude graphique des effets de la date sur les réponses de *G.nigeriae*. (A) Valeurs observées chez la femelle n°KB894 étudiée en 2005 (traits pointillés) comparées aux extrema observés chez les autres femelles résistantes capturées en 2006 (n=5). (B) Valeurs observées chez le mâle n°KB906 étudiée en 2005 (traits pointillés) comparées aux extrema observés chez les autres mâles résistants capturés en 2006 (n=2). (C) Valeurs observées chez la femelle n°KB863 étudiée en 2005 (traits pointillés) comparées aux extrema observés chez les autres femelles non-résistantes capturées en 2006 (n=4). (C) Valeurs observées chez le mâle n°KB1241 étudiée en 2006 (traits pointillés) comparées aux extrema observés chez les autres mâles non-résistants capturés en 2005 (n=2).



**Annexe 8 :** Effet de la date d'expérience (2005 vs 2006) sur les 18 variables étudiées : Kruskal-Wallis O Whitney ; (p) = probabilité correspondante). Partie gauche : Influences du facteur date selon les sexes (n=11) ; **II** = Males *G. nigeriae* (n=6) ; **III** = Males *T. gracilis* (n=10) ; **IV** = Femelles *T. gracilis* (10 précisions qu'il n'y a pas de males *T. pygargus* capturés en 2005). Partie centrale : Influences du facteur date selon les espèces. **VI** = *G. nigeriae* non résistants (n=8) ; **VII** = *G. nigeriae* résistants (n=9) ; **VIII** = *T. gracilis* non résistants (n= 8) ; **X** = *T. pygargus* non résistants (n=16) ; **XI** = *T. pygargus* résistants (n= 12). Partie droite : **XII**: *G.nigeriae* (n=17); **XIII**: *T.pygargus* (n=28) et **XIV**: *T.gracilis* (n= 24).

	I U (p)	II U(p)	III U(p)	IV U(p)	V U(p)	VI U(p)	VII U(p)	VIII U(p)	IX U(p)	X U(p)
Pi	15 (0.155)	2 (0.275)	12 (0.732)	12 (0.170)	20 (0.905)	13.5 (0.072) 5 (0.456)	8 (0.769) 6 (0.736)	29.5 (0.177) 22 (0.508)	5 (0.508) 4 (0.661)	8 (0.914) 6 (0.828)
VP-AD2	2 (0.098)	7 (0.275)	15 (0.304)	7 (0.901)	19 (1.000)	5.5 (0.549) 5 (0.456)	6 (0.770) 5 (0.557)	33 (0.069) 12.5 (0.346)	0 (0.661) 5 (0.127)	11 (0.447) 8 (0.913)
VP-RH1	3 (0.155)	3 (0.513)	12 (0.648)	9 (0.535)	18 (0.905)	5 (0.456)	5 (0.557)	33 (0.069) 12.5 (0.346)	0 (0.661) 5 (0.127)	11 (0.447) 8 (0.913)
VP-RH2	7 (0.637)	3 (0.513)	9 (0.732)	4 (0.535)	19 (1.000)	8 (0.881)	8 (0.770)	28 (0.252) 17 (0.737)	5 (0.510) 4 (0.827)	8 (0.913) 4 (0.447)
VP-AD3	7 (0.637)	3 (0.513)	14 (0.832)	6 (0.901)	13 (0.510)	8 (0.881)	3 (0.242)	17 (0.737) 10 (0.737)	4 (0.827) 4 (0.827)	4 (0.447) 13 (0.233)
VL-AD1 (*)	6 (0.480)	9 (0.050)	11 (0.909)	6 (0.901)	22 (0.719)	6 (0.655)	10 (0.380)	17 (0.737) 11 (0.253)	4 (0.827) 2 (0.513)	13 (0.233) 11 (0.448)
VL-AD2	10 (0.814)	6 (0.513)	7 (0.425)	5 (0.710)	23 (0.632)	1 (0.053)	9 (0.558)	11 (0.253) 15 (0.545)	2 (0.513) 1 (0.275)	11 (0.448) 4 (0.448)
VL-RH1	4 (0.239)	6 (0.513)	4 (0.138)	4 (0.535)	11 (0.338)	1 (0.053)	11 (0.242)	15 (0.545) 27 (0.313)	1 (0.275) 3 (0.827)	4 (0.448) 7 (0.914)
VL-RH2	5 (0.346)	3 (0.513)	10 (0.909)	4 (0.535)	17 (0.811)	2 (0.101)	10 (0.380)	27 (0.313) 20 (0.946)	3 (0.827) 4 (0.827)	7 (0.914) 12 (0.329)
VL-AD3	4 (0.239)	5 (0.827)	9 (0.732)	9 (0.535)	22 (0.719)	12 (0.180)	10 (0.380)	20 (0.946) 8 (0.122)	4 (0.827) 3 (0.513)	12 (0.329) 9 (0.745)
FS-AD1	11 (0.637)	5 (0.827)	10 (0.909)	10 (0.385)	22 (0.719)	10 (0.456)	6 (0.770)	8 (0.122) 33 (0.069)	5 (0.513) 3 (0.827)	9 (0.745) 7 (0.914)
FS-AD2	9 (1.000)	7 (0.275)	9 (0.732)	2 (0.264)	21 (0.811)	12 (0.180)	7 (1.000)	33 (0.069) 13 (0.382)	3 (0.827) 4 (0.827)	7 (0.914) 11 (0.448)
FS-RH2	11 (0.637)	6 (0.513)	13 (0.569)	12 (0.172)	21 (0.811)	7 (0.881)	6 (0.770)	13 (0.382) 16 (0.638)	4 (0.827) 5 (0.513)	11 (0.448) 8 (0.914)
FS-AD3	16 (0.099)	5 (0.827)	13 (0.569)	6 (0.901)	24 (0.549)	0 (0.025)	12 (0.143)	16 (0.638) 38 (0.013)	5 (0.513) 3 (0.827)	8 (0.914) 6 (0.745)
BH-AD2	1 (0.059)	3 (0.513)	10 (0.909)	3 (0.385)	20 (0.905)	4 (0.297)	7 (1.000)	38 (0.013) 0 (0.009)	3 (0.827) 3 (0.827)	6 (0.745) 4 (0.448)
BH-RH1	9 (1.000)	3 (0.513)	17 (0.138)	10 (0.385)	12 (0.402)	5 (0.456)	10 (0.380)	0 (0.009) 31 (0.122)	3 (0.827) 5 (0.513)	4 (0.448) 4 (0.448)
BH-RH2	8 (0.814)	3 (0.513)	6 (0.305)	0 (0.107)	20 (0.905)	8 (0.881)	7 (1.000)	31 (0.122) 1 (0.079)	5 (0.513) 27 (0.234)	4 (0.448) 8 (0.914)
BH-AD3	2 (0.099)	5 (0.827)	13 (0.569)	9 (0.535)	13 (0.472)					

**Annexe 9 :** Influences du facteur sexe sur les 18 variables étudiées. Une première série d'analyses de variance croisant les facteurs sexe et type (résistants vs non-résistants) dans le détail des trois espèces (partie gauche vertical) : Tg-R = *T. gracilis* résistants (n=8) ; Tg-NR = *T. gracilis* non-résistants (n=16) ; Tp-R = *T. pygargus* résistants (n=9) ; Tp-NR = *T. pygargus* non résistants (n=9) ; Gn-R = *G. nigeriae* résistants (n=9) ; Gn-NR = *G. nigeriae* non résistants (n=9) (Kruskal-Wallis ; One-Way) teste le facteur sexe dans le détail des espèces (partie droite) chez *T. gracilis* (n=17). U= statistique du test U de Mann-Whitney. p= probabilité correspondante.

	(I) Tg-R		(II) Tg-NR		(iii) Tp-R		(IV) Tp-NR		(V) Gn-R		(VI) Gn-NR		(VII)
	U	p	U	p	U	p	U	p	U	p	U	p	U
Pi	0	<b>0.019</b>	17.5	0.174	7	0.226	8	0.052	0	<b>0.020</b>	1.5	0.072	26
VP-AD2	10.5	0.468	35	0.586	17	0.518	25	0.903	8	0.796	9	0.655	83
VP-RH1	10	0.564	35	0.588	22	0.116	35	0.163	6	0.437	9.5	0.549	76
VP-RH2	10	0.561	37.5	0.416	22	0.116	30.5	0.430	7	0.606	12	0.180	71
VP-AD3	8	1.000	42.5	0.175	13	0.926	28	0.627	8	0.796	10	0.456	75
VL-AD1	10	0.564	31	0.914	14	0.926	27	0.716	11	0.606	9	0.655	76
VL-AD2	12	0.248	21	0.329	13	0.926	30	0.467	9	1.000	11	0.297	63
VL-RH1	14	0.083	26	0.664	14	0.926	33	0.275	12	0.439	13	0.101	78
VL-RH2	12	0.248	40	0.278	16	0.644	39	0.069	12	0.439	13	0.101	76
VL-AD3	6	0.564	21	0.329	19	0.309	29	0.544	10	0.796	12	0.180	48
FS-AD1	5	0.386	40	0.278	15	0.782	29	0.544	10	0.796	5	0.456	76
FS-AD2	8	1.000	28	0.828	15	0.782	17	0.396	7	0.606	7	0.881	77
FS-RH2	8	1.000	11	<b>0.039</b>	9	0.405	21	0.716	11	0.606	2	0.101	59
FS-AD3	12	0.248	39	0.329	15	0.782	27	0.716	11	0.606	5	0.456	98
BH-AD2	11	0.386	23	0.448	14	0.926	28	0.628	10	0.796	12	0.180	70
BH-RH1	10	0.564	37	0.448	20	0.229	37	0.115	10	0.796	12	0.180	73
BH-RH2	4	0.248	41	0.233	19	0.309	24	1.000	3	0.121	11	0.297	69
BH-AD3		0.248	20	0.278	14	0.926	18	0.467	6	0.439	5	0.456	44

**Annexe 10 :** Analyse de variance (Kruskal-Wallis One-Way) caractérisant l'effet « type résistant vs non-résistant » sur les variables étudiées chez *T.gracilis* (Tg ; n=24), *T.pygargus* (Tp ; n=28) et *G.nigeriae* (Gn ; n=17). U= statistique de Mann-Whitney. p=probabilité.

	(Tg)		(Tp)		(Gn)	
	U	p	U	p	U	p
Pi	54	0.539	112.5	0.443	36.5	0.961
VP-AD2	62	0.902	89	0.745	31	0.630
VP-RH1	26	<b>0.020</b>	13	<b>0.000</b>	13.5	<b>0.030</b>
VP-RH2	0	<b>0.000</b>	0	<b>0.000</b>	0	<b>0.001</b>
VP-AD3	2	<b>0.000</b>	5	<b>0.000</b>	2.5	<b>0.001</b>
VL-AD1	54	0.540	103	0.745	33	0.773
VL-AD2	57	0.668	98	0.926	32	0.700
VL-RH1	36	0.086	34	<b>0.004</b>	32	0.700
VL-RH2	1	<b>0.000</b>	7	<b>0.000</b>	4	<b>0.002</b>
VL-AD3	5	<b>0.000</b>	16	<b>0.000</b>	9	<b>0.009</b>
FS-AD1	65	0.951	104	0.710	39	0.773
FS-AD2	109	<b>0.006</b>	186	<b>0.000</b>	68	<b>0.002</b>
FS-RH2	128	<b>0.000</b>	192	<b>0.000</b>	72	<b>0.001</b>
FS-AD3	98	<b>0.037</b>	147	<b>0.018</b>	42	0.564
BH-AD2	69	0.759	81	0.486	29	0.501
BH-RH1	11	<b>0.001</b>	0	<b>0.000</b>	5	<b>0.003</b>
BH-RH2	0	<b>0.000</b>	12	<b>0.000</b>	0	<b>0.001</b>
BH-AD3	60	0.806	125	0.178	54	0.083

**Annexe 11 :** Analyse de variance (Kruskal-Wallis One-Way) caractérisant les différences interspécifiques pour les 18 variables étudiées. Tg=*T.gracilis*, Tp= *T.pygargus*, Gn=*G.nigeriae*. Les espèces sont comparées ensembles (Tg, Tp, Gn : n=69) puis 2 par 2 (Gn,Tg : n=41 ; Gn,Tp : n=45 ; Tg,Tp : n=52). KW= Statistique de Kuskall-wallis. U= statistique de Mann-Whitney. p = probabilité.

	(Tg,Tp,Gn)		(Gn, Tg)		(Gn,Tp)		(Tg,Tp)	
	KW	P	U	p	U	p	U	p
Pi	38.071	0.000	0	0.000	0	0.000	363	0.620
VP-AD2	0.339	0.844	189	0.691	214	0.574	324	0.825
VP-RH1	2.398	0.301	263	0.118	281	0.314	303	0.551
VP-RH2 (*)	14.301	<b>0.001</b>	337.5	<b>0.000</b>	335	<b>0.023</b>	219	<b>0.032</b>
VP-AD3 (*)	8.427	<b>0.015</b>	300	<b>0.011</b>	260	0.606	205	<b>0.016</b>
VL-AD1	0.536	0.765	190	0.711	205	0.440	320	0.769
VL-AD2	0.702	0.704	200	0.916	207	0.468	299	0.497
VL-RH1	6.884	<b>0.032</b>	299	<b>0.012</b>	329	<b>0.033</b>	315	0.700
VL-RH2	36.091	<b>0.000</b>	385	<b>0.000</b>	291	0.215	45	<b>0.000</b>
VL-AD3	39.524	<b>0.000</b>	395	<b>0.000</b>	235	0.944	28	<b>0.000</b>
FS-AD1	3.198	0.202	159	0.234	265	0.527	427	0.095
FS-AD2	14.045	<b>0.001</b>	62	<b>0.000</b>	216	0.607	484	<b>0.007</b>
FS-RH2	25.849	<b>0.000</b>	25	<b>0.000</b>	139	<b>0.020</b>	523	<b>0.001</b>
FS-AD3	19.043	<b>0.000</b>	39	<b>0.000</b>	111	<b>0.003</b>	420	0.123
BH-AD2	0.324	0.851	197	0.853	215	0.590	315	0.700
BH-RH1	18.707	<b>0.000</b>	375	<b>0.000</b>	332	<b>0.028</b>	222	<b>0.036</b>
BH-RH2	22.096	<b>0.000</b>	355	<b>0.000</b>	311	0.087	130	<b>0.000</b>
BH-AD3	14.166	<b>0.001</b>	196	0.832	117	<b>0.005</b>	149	<b>0.001</b>

**Annexe 12 :** Comparaison interspécifiques (Kruskal-Wallis One-Way) des 18 variables étudiées chez les résistants. Tg= *T.gracilis*, Tp= *T.pygargus*, Gn =*G.nigeriae*. Comparaison multiple des trois espèces (Tg, Tp, Gn). Comparaison deux par deux (Gn,Tg : n= ), (Gn,Tp : n= ) et (Tg,Tp : n= ). KW = Statistique de Kruskal-Wallis. U= statistique de Mann-Whitney. p= probabilité.

	(Tg,Tp,Gn)		(Gn, Tg)		(Gn,Tp)		(Tg,Tp)	
	KW	P	U	p	U	p	U	p
Pi	18.43	<b>0.000</b>	0	<b>0.001</b>	0	<b>0.000</b>	59.5	0.373
VP-AD2	0.132	0.936	32	0.700	51	0.831	44	0.757
VP-RH1	6.004	<b>0.050</b>	60	<b>0.021</b>	55.5	0.915	22	<b>0.045</b>
VP-RH2	17.76	<b>0.000</b>	72	<b>0.001</b>	85.5	<b>0.025</b>	5.5	<b>0.001</b>
VP-AD3	8.306	<b>0.016</b>	61	<b>0.014</b>	55.5	0.915	14.5	<b>0.010</b>
VL-AD1	0.542	0.762	31	0.630	51	0.831	58	0.440
VL-AD2	0.385	0.825	34	0.847	48	0.670	40	0.537
VL-RH1	1.679	0.432	49	0.211	62	0.570	37	0.396
VL-RH2	17.669	<b>0.000</b>	72	<b>0.001</b>	72	0.201	0	<b>0.000</b>
VL-AD3	17.068	<b>0.000</b>	72	<b>0.001</b>	44	0.477	0	<b>0.000</b>
FS-AD1	1.477	0.478	26	0.336	60	0.670	62	0.280
FS-AD2	13.792	<b>0.001</b>	7	<b>0.005</b>	72	0.201	92	<b>0.001</b>
FS-RH2	19.223	<b>0.000</b>	0	<b>0.001</b>	22	<b>0.023</b>	95	<b>0.000</b>
FS-AD3	4.725	0.094	13	<b>0.027</b>	40	0.320	64	0.217
BH-AD2	0.422	0.810	40	0.700	46	0.570	42	0.643
BH-RH1	16.326	<b>0.000</b>	70	<b>0.001</b>	66	0.394	0	<b>0.000</b>
BH-RH2	21.992	<b>0.000</b>	72	<b>0.001</b>	98	<b>0.002</b>	0	<b>0.000</b>
BH-AD3	6.860	<b>0.032</b>	25	0.290	19	<b>0.013</b>	28	0.123

**Annexe 13 :** Comparaison interspécifiques des 18 variables étudiées chez les non-résistants. Tg= *T.gracilis*, Tp= *T.pygargus*, Gn =*G.nigeriae*. Comparaison multiple des trois espèces (Tg, Tp, Gn : n=69). Comparaison deux par deux (Gn,Tg : n= 24), (Gn,Tp : n=24 ) et (Tg,Tp : n=32 ). KW = Statistique de Kruskal-Wallis. U= statistique de Mann-Whitney. p= probabilité.

	(Tg,Tp,Gn)		(Gn, Tg)		(Gn,Tp)		(Tg,Tp)	
	KW	p	U	p	U	p	U	p
Pi	18.786	<b>0.000</b>	0	<b>0.000</b>	0	<b>0.000</b>	122.5	0.836
VP-AD2	0.301	0.860	58.5	0.736	54	0.540	125	0.910
VP-RH1	0.557	0.757	54	0.540	64	1.000	145	0.521
VP-RH2	12.62	<b>0.002</b>	118	<b>0.001</b>	105.5	<b>0.011</b>	85.5	0.109
VP-AD3	3.921	0.141	86	0.178	62	0.903	78.5	0.062
VL-AD1	0.788	0.674	62	0.903	53	0.501	107	0.429
VL-AD2	0.399	0.819	62	0.903	54	0.540	116	0.651
VL-RH1	5.397	0.067	95	0.058	101	<b>0.023</b>	136	0.763
VL-RH2	26.089	<b>0.000</b>	123	<b>0.000</b>	68	0.806	2	<b>0.000</b>
VL-AD3	26.969	<b>0.000</b>	127	<b>0.000</b>	59	0.759	3	<b>0.000</b>
FS-AD1	1.662	0.436	53	0.501	72	0.624	161	0.214
FS-AD2	6.535	<b>0.038</b>	22	<b>0.010</b>	42	0.178	163	0.187
FS-RH2	20.946	<b>0.000</b>	1	<b>0.000</b>	22	<b>0.010</b>	213	<b>0.001</b>
FS-AD3	14.891	<b>0.001</b>	6	<b>0.000</b>	12	<b>0.001</b>	159	0.243
BH-AD2	0.209	0.901	56	0.624	60	0.806	133	0.851
BH-RH1	13.154	<b>0.001</b>	118	<b>0.001</b>	115	<b>0.002</b>	105	0.386
BH-RH2	16.537	<b>0.000</b>	116	<b>0.001</b>	68	0.806	33	<b>0.000</b>
BH-AD3	9.826	<b>0.007</b>	81	0.298	42	0.178	44	<b>0.002</b>

**Annexe 14 :** Corrélation entre le poids initial (PI) et les variables étudiées aux différentes phases expérimentales. Cc = Coefficient de corrélation. Cd = Coefficient de détermination.

	<i>Taterillus gracilis</i>		<i>Taterillus pygargus</i>		<i>Gerbillus nigeriae</i>	
	Cc	Cd	Cc	Cd	Cc	Cd
VP-AD2	-0,1628	0,0265	-0,0713	0,0051	-0,1308	0,0171
VP-RH1	0,0761	0,0058	-0,0981	0,0096	-0,0683	0,0047
VP-RH2	-0,0177	0,0003	-0,1450	0,0210	-0,0589	0,0035
VP-AD3	-0,0250	0,0006	-0,2772	0,0768	-0,0274	0,0007
VL-AD1	-0,2428	0,0589	-0,3705	0,1372	-0,4789	0,2293
VL-AD2	0,0164	0,0003	-0,4832	0,2335	-0,5722	0,3274
VL-RH1	-0,1959	0,0384	-0,5651	0,3194	-0,6463	0,4178
VL-RH2	0,0059	0,0000	-0,4051	0,1641	-0,4251	0,1807
VL-AD3	0,3487	0,1216	-0,4927	0,2427	-0,4409	0,1944
FS-AD1	-0,0846	0,0072	0,1969	0,0388	0,1252	0,0157
FS-AD2	-0,1365	0,0186	0,2108	0,0444	0,0896	0,0080
FS-RH2	0,1358	0,0185	0,0987	0,0097	0,2350	0,0552
FS-AD3	-0,2393	0,0572	0,5017	0,2517	-0,0856	0,0073
BH-AD2	0,1081	0,0117	-0,2234	0,0499	-0,3015	0,0909
BH-RH1	0,1464	0,0214	-0,1357	0,0184	0,0567	0,0032
BH-RH2	-0,1075	0,0116	-0,0059	0,0000	-0,0347	0,0012
BH-AD3	0,4029	0,1623	-0,4370	0,1910	0,0706	0,0050

**Annexe 15 :** Corrélation entre la perte de poids en fin de restriction (VP-RH2 : i.e. la capacité de résistance pondérale à la déshydratation) et les flux sortants (FS) aux différentes phases expérimentales. Cc = Coefficient de corrélation. Cd = Coefficient de détermination.

VP-RH2 vs	<i>Taterillus gracilis</i>		<i>Taterillus pygargus</i>		<i>Gerbillus nigeriae</i>	
	Cc	Cd	Cc	Cd	Cc	Cd
FS-AD1	-0,0873	0,0076	-0,1195	0,0143	-0,0064	0,0000
FS-AD2	-0,4224	0,1784	-0,7593	0,5765	-0,6412	0,4112
FS-RH2	-0,8155	0,6650	-0,9090	0,8263	-0,8530	0,7277
FS-AD3	-0,2205	0,0486	-0,3944	0,1556	-0,2669	0,0712

**Annexe 16 :** Corrélation entre les flux sortants en fin de restriction (FS-RH2 : i.e. l'aptitude à réduire les flux sortants) et la balance hydrique (BH) aux différentes phases expérimentales. Cc = Coefficient de corrélation. Cd = Coefficient de détermination.

FS-RH2 <i>V<sub>s</sub></i>	<i>Taterillus gracilis</i>		<i>Taterillus pygargus</i>		<i>Gerbillus nigeriae</i>	
	Cc	Cd	Cc	Cd	Cc	Cd
BH-AD1	-0,0732	0,0054	0,1628	0,0265	-0,1947	0,0379
BH-AD2	-0,5075	0,2576	-0,8174	0,6682	-0,5860	0,3434
BH-RH2	-0,8788	0,7724	-0,9634	0,9281	-0,8872	0,7871
BH-AD3	0,1568	0,0246	0,2513	0,0631	0,4575	0,2093

**Annexe 17:** Moyennes ( $\pm$  sem) des paramètres étudiés au cours des différentes phases de l'expérience. Nous avons distingué les résultats obtenus chez les résistants (individus ayant perdu peu de poids corporel) et chez les non-résistants (individus ayant perdu plus de poids en fin de restriction hydrique).

		Variations du poids (% PI) Résistants vs Non-résistants	Volémie (% poids) Résistants vs Non-résistants	Flux sortants (% rése) Résistants vs Non-rés
<i>T. gracilis</i>	<i>Ad-libitum</i> (AD1)	-	72.8 $\pm$ 0.5 vs 72.4 $\pm$ 0.4	-
	<i>Ad-libitum</i> (AD2)	-0.3 $\pm$ 0.8 vs -0.4 $\pm$ 0.6	72.5 $\pm$ 0.7 vs 72.1 $\pm$ 0.5	34.4 $\pm$ 3.1 vs 34.3
	Restriction 3j (RH1)	-4.1 $\pm$ 0.4 vs -6.0 $\pm$ 0.5	69.5 $\pm$ 0.6 vs 68.2 $\pm$ 0.6	19.4 $\pm$ 0.8 vs 22.2 :
	Restriction 13j (RH2)	-8.4 $\pm$ 0.5 vs -15.1 $\pm$ 0.5	65.4 $\pm$ 0.3 vs 62.7 $\pm$ 0.3	15.7 $\pm$ 0.4 vs 19.7
	<i>Ad-libitum</i> 3j (AD3)	-2.1 $\pm$ 0.8 vs -7.8 $\pm$ 0.5	68.1 $\pm$ 0.6 vs 64.0 $\pm$ 0.4	39.2 $\pm$ 2.4 vs 43.0
<i>T. pygargus</i>	<i>Ad-libitum</i> (AD1)	-	72.5 $\pm$ 0.4 vs 72.9 $\pm$ 0.5	-
	<i>Ad-libitum</i> (AD2)	0.0 $\pm$ 0.7 vs -0.1 $\pm$ 0.7	72.5 $\pm$ 0.5 vs 72.5 $\pm$ 0.6	30.3 $\pm$ 1.7 vs 31.3
	Restriction 3j (RH1)	-2.7 $\pm$ 0.4 vs -6.7 $\pm$ 0.5	70.2 $\pm$ 0.5 vs 67.7 $\pm$ 0.5	15.5 $\pm$ 0.3 vs 21.1 :
	Restriction 13j (RH2)	-5.3 $\pm$ 0.4 vs -14.0 $\pm$ 0.5	69.5 $\pm$ 0.4 vs 66.3 $\pm$ 0.4	12.6 $\pm$ 0.2 vs 17.6
	<i>Ad-libitum</i> 3j (AD3)	1.6 $\pm$ 0.8 vs -6.1 $\pm$ 0.7	73.8 $\pm$ 0.6 vs 70.2 $\pm$ 0.5	34.9 $\pm$ 2.0 vs 40.6
<i>G.nigeriae</i>	<i>Ad-libitum</i> (AD1)	-	72.4 $\pm$ 0.7 vs 72.3 $\pm$ 0.9	-
	<i>Ad-libitum</i> (AD2)	-0.3 $\pm$ 1.0 vs -0.7 $\pm$ 1.4	72.2 $\pm$ 0.7 vs 72.1 $\pm$ 0.9	31.3 $\pm$ 2.4 vs 32.1
	Restriction 3j (RH1)	-2.6 $\pm$ 0.5 vs -6.0 $\pm$ 1.3	70.9 $\pm$ 0.8 vs 70.3 $\pm$ 1.0	16.2 $\pm$ 0.5 vs 19.7 :
	Restriction 13j (RH2)	-3.6 $\pm$ 0.6 vs -11.4 $\pm$ 0.7	70.5 $\pm$ 0.6 vs 66.5 $\pm$ 0.8	11.0 $\pm$ 0.6 vs 15.3
	<i>Ad-libitum</i> 3j (AD3)	1.7 $\pm$ 1.1 vs -6.0 $\pm$ 1.1	73.1 $\pm$ 0.7 vs 70.4 $\pm$ 0.9	33.0 $\pm$ 1.5 vs 33.9

## Annexe 18 : Alignement des séquences de cytochrome b utilisées dans cette étude.

	10	20	30	40	50	60
taterillus	gaaaaactca	cccattacta	aaaataatta	accactcatt	tattgatctt	cctactcccc
BLM1065	gAAAAATTCa	CCCCTACTA	AAAATAGTtA	ACCCTCATT	CATTGATCTT	CCCCTCCCC
BLM540	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	AeCACTCATT	CATTGACCTC	CCCACACCTC
BLM1108	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ACCCTCATT	CATTGACCTC	CCCACACCTC
M4078	GAAAAATCCn	CCCNTTACTA	AAAATAGTAA	AtCatTCATt	CaTTGACCTT	CCCACACCTC
M4636	GAAAAATCCA	nCCATTACTA	AAAATAGTAA	AtCACTCATT	CATTGACCTT	CCcACCCCTC
M4679	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	AtCACTCATT	CATTGACCTT	CCCACACCTT
M4561	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCATT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
MNHN199970	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ACCCTCATT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
MNHN2002	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCATT	nATTGACCTC	CCCACACCTC
LAC27	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ACCCTCATT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
N3156	GAAAAATCCA	CCCATTACTA	AAAATAGTAA	ACCCTCaTT	CaTTGACCTT	CCCACACCTC
N2042	GAAAAATCCA	CCCaTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCATT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
N3174	GAAAAATCCA	CCCNTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCNTT	TATTGACCTC	CCCACACCTC
M5238	GAAAAATCCA	CCCaTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCNTT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
M4946	GAAAAATCCa	CCCNTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCaTT	CaTTGACCTT	CCCACACCTC
M4628	GAAAAATCCA	CCCNTTACTA	AAAATAGTAA	ACCCTCNTT	CATTGACCTT	CCCACACCTC
M4606	GAAAAaTCCa	CCnTtACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCNTT	CATTGACCTT	CCCACACCCC
KB3764	GAAAAATCCa	CCCNTTACTA	AAAATAGTAA	ANCACNTT	CNTTGACCTC	CCCACaCCTC
KB3750	gAAAAATCCC	CCTnTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCATT	CNTTGACCTT	CCCACACCTC
N2068	gAAAAATCCn	CCCTTTACTA	AAAATAGTAA	ATCACTCNTT	CNTNGACCTT	CCCACACCTC

	120	130	140	150	160	170
taterillus	attatccaaa	ttactacagg	attgttccta	gcaatacact	atacagcaga	cacaataaca
BLM1065	ATtATtCAA	TTGCTACAGG	ACTtTTCTA	GCCATACatT	AtACAGCAGA	CACAACAACA
BLM540	GTAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTCTA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
BLM1108	gTAATTCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTCTA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4078	GTAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4636	GTAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTeCTTTFA	GCCATACAcT	ACACAGCAGA	CACaACAACA
M4679	GTAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4561	GTNATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
MNHN199970	GcAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
MNHN2002	GTAATCCAAA	TTGCTACAGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
LAC27	GCAATCCAAA	TTGctAcAGG	AcTeTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
N3156	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATGCACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
N2042	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
N3174	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M5238	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4946	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4628	GTAATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
M4606	GTaATCCAAA	TTGCTACaGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCAGA	CACAACAACA
KB3764	GNNATCCAAA	TTGctAcAGG	ANTCTTTTFA	GCCATACANT	ACACAGCAGA	CACaACaACN
KB3750	GTAATCCAAA	TTGCTACNGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCANA	CACAACAACA
N2068	GTAATCCAAA	TTGCTACNGG	ACTCTTTTFA	GCCATACACT	ACACAGCANA	CACAACAACA

	230	240	250	260	270	280
taterillus	cattcgatac	atacagcga	acggagcctc	aatattcctt	atctgtctat	ttattcacat
BLM1065	AATCCGCTAT	ATACATGCAA	ACGGAGCTTC	AATATTCTTT	ATTTGCCTAT	TCATTACAT
BLM540	AATCCGTTAT	ATACaCGCA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTT	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
BLM1108	gATCCGTTAT	ATACaCGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTT	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
M4078	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
M4636	AaTeCGTTAT	ATAcACGCAa	AcGgaGCctC	AATAtTCtTC	ATtTGctTAT	TcAtTCATAT
M4679	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
M4561	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
MNHN199970	AATCCGTTAC	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
MNHN2002	AATCCGTTAT	ATACGCGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT
LAC27	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTACAT

N3156	AATCCGTTAT	ATACATGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTT	ATTTGCTTAT	TCATTCACAT
N2042	AAtCCGTTAT	ATACACGCAA	AtGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT
N3174	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT
M5238	AAtCCGTTAT	ATACaCGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT
M4946	AAtCCGTTAT	ATACaCGCAA	AcGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT
M4628	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTT	ATTTGCCTAT	TCATTCACAT
M4606	AAtCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TTATTCATAT
KB3764	ANCCCGTTAT	ATACGCGCAA	GGGGANCCCTC	AATATTCTTC	NTNTGCTTAT	TCNTTCATNG
KB3750	AANCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCTC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT
N2068	AATCCGTTAT	ATACACGCAA	ACGGAGCCNC	AATATTCTTC	ATTTGCTTAT	TCATTCATAT

		340	350	360	370	380	390
taterillus	ttggagttct	actettattc	tctattatag	ccactgcttt	tataggatat	gtccttccat	
BLM1065	TtGGAGTAAT	TCTCTTATTt	GCCGTAATAG	CCACeGCATT	CATAGGATAT	GTACTTCCAT	
BLM540	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
BLM1108	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
M4078	TCGGTGTAAT	CCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
M4636	tcggTgtAat	CCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
M4679	TCGGTGTAAT	TCTCTTATTc	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
M4561	TCGGTGTAAT	TCTCTTATTc	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
MNHN199970	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
MNHN2002	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	
LAC27	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTcCTACCAT	
N3156	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTAATAG	CCActGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAt	
N2042	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAt	
N3174	TCGGtGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAt	
M5238	TCGGTGTAAT	TCTCTTATTc	GCTGtGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAt	
M4946	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGtGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTaCCAt	
M4628	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGtGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAC	GTTCTACCAT	
M4606	TCGGTGTAAt	CCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTaCCAT	
KB3764	TCGGTGTAAct	TCNCCTATTC	NCTGTGATAN	CCActGCATT	CATNGGATAT	GTTCTACCGG	
KB3750	TNGGGGTAAT	TCTCTTATTc	GCCGTAATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAG	
N2068	TCGGTGTAAT	TCTCCTATTC	GCTGTGATAG	CCACTGCATT	CATAGGATAT	GTTCTACCAT	

		450	460	470	480	490	500
taterillus	gcaatcccat	atatecgaac	aacaattgta	gagtgaattt	gaggtgatt	ctcagtagac	
BLM1065	GCTATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATCGTA	GAATGAATTT	GAGGAGGATT	TTCAGTGGAC	
BLM540	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATCGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGATT	CTCAGTAGAT	
BLM1108	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATCGTA	GAATGAATCT	GAGGGGGATT	CTCAGTAGAT	
M4078	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
M4636	GCAATTCCAT	AtATTGGCCC	AaCAAttGTa	GAAtgAatcT	GAGGAGGCTT	TTCaGTaGAT	
M4679	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
M4561	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
MNHN199970	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATtGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	CTCAGTAGAT	
MNHN2002	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
LAC27	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	CTCAGTAGAT	
N3156	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATCGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	CTCAGTAGAT	
N2042	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
N3174	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
M5238	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGTTT	TTCAGTAGAT	
M4946	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
M4628	GCAATTCCAT	AcATTGGCCC	AACAATCGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	CTCAGTAGAT	
M4606	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
KB3764	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAANGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
KB3750	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	
N2068	GCAATTCCAT	ATATTGGCCC	AACAATTGTA	GAATGAATCT	GAGGAGGCTT	TTCAGTAGAT	

	560	570	580	590	600	610
taterillus	catctcagct	ctagtttttag	tccacstttt	atthtttacac	gaaacaggat	ccaataatcc
BLM1065	TATCACAGCC	CTAGTCCTAG	TCCATCTTCT	ATTCCTACAC	GAAACGGGAT	CTAATAATCC
BLM540	TATCACAGCC	CTaGTCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTaCAC	GAAACgGGAT	CTAACAATCC
BLM1108	TATCACAGCC	CTAGTCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTACAC	GAAACGGGAT	CTAACAATCC
M4078	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4636	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4679	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4561	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
MNHN199970	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGGT	CTAACAATCC
MNHN2002	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
LAC27	TATCACAGCC	CTTGTCTTAg	TCCATCTCTT	ATTTCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
N3156	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
N2042	TATTACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
N3174	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M5238	TATCACAGCC	CTTGTCTTAg	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4946	TATTACAGCC	CTtGTCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4628	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
M4606	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
KB3764	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
KB3750	TATCACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC
N2068	TATTACAGCC	CTTGTCCCTAG	TCCATCTCTT	ATTCCTCCAC	GAAACTGGAT	CTAACAATCC

	670	680	690	700	710	720
taterillus	cagtaaaaga	ctatctagga	gttatcctat	taatectatt	atthttactt	atcgtacttt
BLM1065	CAGTAAAAGA	TTTTCTCGGA	GTAATTCTAC	TACTTCTATT	TTCACAATT	TTAGTCTCT
BLM540	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATcTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
BLM1108	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATCTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M4078	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTAcT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M4636	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M4679	CAATAAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M4561	CAATAAAAAGA	TTTTCTNGGA	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
MNHN199970	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
MNHN2002	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
LAC27	CAGTAAAAGA	TTTTCTCGGA	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
N3156	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
N2042	CGGTA AAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATCTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
N3174	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M5238	CAAGAAAAGA	TTTTCTNGGA	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
M4946	CGGTA AAAAGA	TTTTCTNGGA	GTAATCTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	CTAGTTCTCT
M4628	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTcTCT
M4606	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
KB3764	cAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATn	TnAGTTCTnT
KB3750	CAGTAAAAGA	TTTTCTTGGa	GTAATTTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT
N2068	CGGTA AAAAGA	TTTTCTGGGA	GTAATCTTAC	TACTTTTTATT	CTTTACAATC	TTAGTTCTCT

	780	790	800	810	820	830
taterillus	ctaaacactc	caccccatat	taaacctgaa	tgatattttc	tatttgctta	cgctatttta
BLM1065	CTTAACACTC	CCCCCACAT	TAAACCCGAA	TGATATTTCT	TATTTGCCTA	TGCTATCCTA
BLM540	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATaTTTcC	TATTTGCCTA	CGCTATTCTc
BLM1108	CTCAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATATTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTC
M4078	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATATTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT
M4636	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATATTTCT	TATTTGCcTA	CGCTATTCTT
M4679	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT
M4561	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT
MNHN199970	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT
MNHN2002	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT
LAC27	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCGGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTC
N3156	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTC
N2042	CTTAACACCC	CTCCTCATAT	TAAACCTGAA	TGATACTTCT	TATTTGCCTA	CGCTATTCTT

N3174 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTCTT  
M5238 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTNNT  
M4946 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTNNT  
M4628 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTCTT  
M4606 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTCTT  
KB3764 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTNNT  
KB3750 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTCTT  
N2068 CTTAACACCC CTCCTCATAT TAAACCTGAA TGATACTTCT TATTTGCCTA CGCTATTCTT

	890	900	910	920	930	940
taterillus	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
BLM1065	tcttataccta	atactccttc	cactaaccca	cacatcaaaa	caacgaagtc	ttatatttcg
BLM540	CTTTATCCTA	ATTTTCTTAC	CACTCATTCA	CACATCAAAA	CAACGAAGCC	TAATATTCCG
BLM1108	TCTTATtTTA	ATTTTtTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4078	TCTTATTTTA	ATTTTTTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4636	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4679	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4561	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
MNHN199970	TCTTATTTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
MNHN2002	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	NACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
LAC27	TCTTATTTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
N3156	TCTTATTTTA	ATTTTCTTGC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
N2042	TCTTATTTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
N3174	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M5238	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4946	TCTTATTTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4628	TCTTATtTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
M4606	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
KB3764	TCTTATCTTA	ATTTTAtTaC	CACTAATCCA	tACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
KB3750	TCTTATCTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG
N2068	TCTTATTTTA	ATTTTCTTAC	CACTAATCCA	TACATCAAAA	CAACGAAGTC	TAATATTCCG

	1000	1010	1020	1030	1040	1050
taterillus	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
BLM1065	ttacatgaat	tgaggccaa	ccagtagagc	atccctttat	tattattggt	caattagcct
BLM540	TCACATGAAT	CGGAGGCCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTTAT	TATCATTGGC	CAACTAGCCT
BLM1108	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGC	CAACTAGCCT
M4078	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGC	CAACTAGCCT
M4636	nnACATGAAT	TGGAGGtCAA	CCAGTAGAAC	AnCCATTCAT	CATcATCGGt	CAACTAGCCT
M4679	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
M4561	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
MNHN199970	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
MNHN2002	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATNATCGGT	CAACTAGCCT
LAC27	TCACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
N3156	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
N2042	TTACATGAAT	TGGAGGACAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGC	CAACTAGCCT
N3174	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
M5238	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
M4946	TTACATGAAT	TGGAGGACAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGC	CAACTAGCCT
M4628	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
M4606	TTACATGAAT	TGGAGGACAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
KB3764	ttACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATnATCGGT	CAACTAGCCT
KB3750	TTACATGAAT	TGGAGGGCAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGT	CAACTAGCCT
N2068	TTACATGAAT	TGGAGGACAA	CCAGTAGAAC	ACCCATTCAT	CATTATCGGC	CAACTAGCCT

	1110	1120
taterillus	.... ....	.... ....
BLM1065	attgaagaca	atgtattaa atgat
BLM1065	ATTGAAGATA	ATATATTAAT ATGATAT

BLM540	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGgTAT
BLM1108	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGTAT
M4078	ATCGAAGACA	AAAtaTTaaa	atGGTAT
M4636	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	aTGaTAT
M4679	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
M4561	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
MNHN199970	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGTAT
MNHN2002	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
LAC27	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGTAT
N3156	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGtAt
N2042	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGTAT
N3174	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
M5238	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
M4946	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGGtAt
M4628	ATCGAAGACA	ATATAttaaa	atggtaa
M4606	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
KB3764	ATCGAAGACA	ATATATTAAA	ATGATAT
KB3750	ATCGAAGACA	ATATA-----	-----
N2068	ATCGAAGACA	ATATATAAAA	-----

**Annexe 19: Préparation des chromosomes à partir des cellules de la moelle osseuse**

- Injecter 24 H avant, une solution de levure (0,02 ml/g d'animal) dans le dos.
- Le lendemain, une injection intraperitonéale contenant une solution de Velbé est opéré sur l'animal. Laisser agir 45 minutes.
- Pendant ce temps, mettre à incuber à 37°C un récipient contenant 8 ml d'une solution hypotonique de KCl (0,75M).
- Au bout des ¾ d'heure, tuer l'animal, prélever le fémur (le col ne doit pas être cassé) et une partie du tibia. Chaque os est dégagé des restes du muscle. Couper avec des ciseaux les bouts extrêmes du fémur et avec une seringue, prélever un peu de solution hypotonique et rincer l'os pour en extraire la moelle. Avec une pince à écraser, écraser les col des fémurs et les tibias.
- Remettre à l'étuve pendant 15 minutes.
- Transférer le liquide contenant la moelle dans un tube à centrifuger, rajouter du fixateur jusqu'à 10 ml. remuer doucement avec une pipette.
- Centrifuger 10 minutes à 1000 tours par minutes.
- Prélever et jeter le surnageant et suspendre le culot en rajoutant du fixateur jusqu'à 4 à 5 ml, remuer avec la pipette.
- Centrifuger 10 minutes à 1000 tours par minutes.
- Refaire une fois cette opération.
- Après la troisième centrifugation, prélever et jeter le surnageant. Rajouter du fixateur selon le culot (0,5 à 1 ml). Remuer. La préparation est prête pour l'étalement qui se fait sur des lames propres ayant séjourné 30 minutes dans un congélateur (- 20°C).
- Mettre quelques gouttes (3 ou 4) de la préparation sur lame, et le sécher sur un bec bunsen. La lame est prête lorsqu'elle est sèche.

**Coloration des lames**

- Rincer les lames avec le tampon phosphate (pH 6,88).
- Préparer la solution de Giemsa à 3%. Elle doit être filtrée deux fois.
- Faire tremper les lames 15 minutes dans cette solution.
- Rincer les lames à l'eau distillée.
- Une fois sèches, les couvrir de Baume de Canada et d'une lamelle.

**Solutions**

- 1) Levure : levure de boulanger (0,5g)  
a-D-glucose (1,1g)  
eau tiède (5 ml)  
laisser incuber 20 à 40 minutes dans une étuve à 40°C
- 2) Velbé = sulfate de vinblastine : 5 mg dans 20 ml de solution physiologique (NaCl à 8,5 p. mille). Injecter 0,01 ml de cette solution par g d'animal.
- 3) KCl (0,075 M) : 0,56 g de KCl dans 100ml d'eau desionisée.
- 4) Fixateur : 25 ml acide acétique glaciale / 75 ml de méthanol.
- 5) Giemsa 3% : 3 ml de Giemsa R dans 97 ml de tampon phosphate pH 6,88.

**Annexe 20: Banding C (Sumner, 1972) non relu**

**PRODUITS ET SOLUTIONS**

**HCl 0.2N :** 1,657 ml HCl concentré / 100 ml H<sub>2</sub>O

**Ba(OH)<sub>2</sub> :** 5% préparer la veille, laisser sous agitation toute la nuit.

**2xSSC :** 0,3M NaCl (soit 17,53g)  
0,003M Trisodium citrate. 2H<sub>2</sub>O (soit 8,82g)  
1 litre H<sub>2</sub>O  
Ajuster pH 7,0 avec NaOH 10N

**PROTOCOLE**

**Placer les lames fraîchement étalées sur une platine chauffante (40°C) toute la nuit.**

*Le lendemain :*

- **Plonger les lames 30' dans HCl 0,2N** (sécher les lames au séchoir après de temps)
- **Bain de Barium : Ba(OH)<sub>2</sub>, 5%, 50°C**  
Avant de tremper, enlever la pillicule qui se forme en surface avec une baguette en verre,  
Plonger la lame 2' à 2'15''  
Rincer rapidement mais efficacement dans HCl 0,2N  
Rincer à l'eau  
Sécher la lame  
(Si au séchage, il y'a des traces de précipité de sel, rincer à nouveau dans HCl, puis H<sub>2</sub>O)
- **Bain de 2xSSC à 50°C** pendant 25' puis rincer à l'eau et sécher la lame.
- **Giemsa 6% 5 à 10'**

**Annexe 21: Banding G (Seabright, 1971) non relu****PRODUITS ET SOLUTIONS**

**2xSSC :** 0,3M NaCl (soit 17,53g)  
0,003M Trisodium citrate. 2H<sub>2</sub>O (soit 8,82g)  
1 litre H<sub>2</sub>O  
Ajuster pH 7,0

**Saline :** NaCl 8,5 p.mille

**Trypsine :** DIFCO 1 :250 ; réf. 0152-13-1 (aliquoter dès réception et conserver au frigo)

**Solution de trypsine :** à préparer au moment de l'emploi  
300 mg de trypsine / 50 ml de saline(\*)  
25 ml de H<sub>2</sub>O  
pH 7,0 (éviter NaOH et utiliser une solution NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>/acide ou Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>/bade )  
La solution doit être à 11- 12°C  
Placer le bûcher dans le compartiment congélation

(\*) Pour une trypsine fraîche, il est prudent de diluer la solution de moitié : 125 mg / 100ml de saline + 25 ml de H<sub>2</sub>O

**PROTOCOLE**

**Placer les lames fraîchement étalées sur une platine chauffante (40°C) toute la nuit.**

*Le lendemain :*

Dans le bain marie à 60° : 1 godet de porcelaine contenant le 2xSSC pH 7

- **Plonger les lames encore chaudes dans le 2xSSC à 60°C (1heure).**  
(Pendant ce temps, préparer la trypsine)
- **Rincer les lames** (directement bac en porcelaine sous le robinet jet moyen) suivi de H<sub>2</sub>O distillée. Disposer les lames inclinées sur un support pour égouttage  
Placer 3 godet en verre :  
Godet 1 : saline  
Godet 2 : trypsine  
Godet 3 : H<sub>2</sub>O
- **Trypsine** (vérifier la température 11-12)  
Humidifier la lame dans la saline, égoutter  
Tremper la lame humide dans la trypsine (1'15'')  
Rincer rapidement dans l'eau, puis à la pissette, laisser égoutter.
- **Colorer Giemsa filtré 5%** 5-6' (penser à enlever « le film » qui se forme en surface pour éviter des traces sur la lame. Tremper une lame ou un tige en verre dans le bûcher puis aussitôt après déposer les lames à colorer. Au moment de sortir les lames, agiter un peu le bûcher pour évacuer le film sur les bords du bûcher)

**Annexe 22: Protocole d'extraction Puregene rongeurs non relu**

Principe	Etapes	Matériel
	1) 5mm de tissu (oreilles, doigt, foie....) dans un tube	ciseaux, pinces
Lyse des cellules	2) ajouter 75µL d'une solution de lyse	pipette 100µL
Dégradation des protéines	3) ajouter 1,5µL de protéinase K	pipette 10µL
	4) vortexer	vortex
	5) incuber une nuit à 55°C	Bain-marie
Précipitation des protéines	6) ajouter 25µL de <i>protein precipitation solution</i>	pipette 100µL
	7) vortexer	vortex
Séparation protéines, ADN	8) centrifuger à 15000 g pendant 3 minutes	centrifugeuse à tubes
Récupération de l'ADN	9) récupérer le surnagent dans un nouveau tube	tube/pipette
Précipitation de l'ADN	10) ajouter 75µL d'isopropanol	pipette 100µL
	11) agiter par retournement	
	12) centrifuger à 15000 g pendant 3 minutes	
Nettoyage de l'ADN	13) ajouter 100 éthanol 70%	
	14) enlever le surnagent	
	15) sécher le culot d'ADN 1 h a température ambiante	
	16) resuspendre l'ADN dans 100 à 200µL d'eau	

### **Annexe 23 : Extraction-purification d'AND à l'aide du kit Puregene DNA Purification**

#### **Lyse des cellules :**

- 1- Disséquer 5 à 10 mg de tissus, les couper en petits morceaux et les placer dans un tube 1,5 ml.
- 2- Ajouter 15 µl de *Cell lysis Solution* et vortexer vigoureusement.
- 3- Ajouter 5 à 10 µl de protéinase K (20 mg/ml), mélanger par retournement (25 fois) puis incuber à 55°C toute la nuit.

#### **Préparation des protéines :**

- 4- Laisser l'échantillon refroidir à température ambiante.
- 5- Ajouter 50 µl de *Protein Precipitation Solution*.
- 6- Vortexer vigoureusement pendant 20 secondes.
- 7- Centrifuger à 13000 tours / minute pendant 3 minutes. Un précipité de protéines doit apparaître. Si ce n'est pas le cas, recommencer l'étape 6 suivie d'une incubation de 5 minutes sur la glace puis centrifuger à nouveau à 13000 tours pendant 3 minutes.

#### **Précipitation de l'ADN**

- 8- Transférer à l'aide d'une pipette, le surnageant obtenu à l'étape 7 dans un nouveau tube 1,5 ml en prenant soin de ne pas prendre les protéines précipitées.
- 9- Ajouter 150 µl d'isopropanol 100% froid (2-propanol) au surnageant.
- 10- Mélanger en retournant délicatement 50 fois le tube.
- 11- Centrifuger à 13000 tours/minutes pendant 5 minutes. Un culot blanc d'ADN doit apparaître.
- 12- Pipeter le surnageant et jeter-le en prenant soin de ne pas décrocher le culot d'ADN ;
- 13- Ajouter 150 µl d'éthanol 70% au culot, et retourner le tube plusieurs fois pour laver l'ADN.
- 14- Centrifuger à 13000 tours/minute pendant 1 minute.
- 15- Pipeter le surnageant et jeter-le en prenant soin de ne pas décrocher le culot d'ADN ;
- 16- Retourner le tube sur du papier absorbant et laisser l'éthanol s'évaporer complètement pour accélérer l'évaporation, le tube peut être placé à 37°C dans une étuve.

#### **Resuspension de l'ADN :**

- 17- Ajouter 50 à 200 µl d'eau sur le culot en fonction de la concentration d'ADN voulue ;
- 18- Laisser l'ADN se resuspendre durant 1 h à 65°C ou toute la nuit à température ambiante. Si possible, agiter le tube de temps en temps pour aider à la resuspension de l'ADN ;
- 19- Stocker à 4°C. Pour un stockage à long terme, stocker à -20°C.

**Titre :** Les changements climatiques et l'invasion des Gerbilles (Rongeur, Muridé) au Sénégal : Importance et causes du phénomène, compétition avec les espèces résidentes.

**Nom du candidat :** Massamba THIAM

**Nature du mémoire :** Thèse de Doctorat de Troisième Cycle de BIOLOGIE ANIMALE

<b>Jury:</b> President:	Mr	Bhen Sikina	TOGUEBAYE	Professeur, UCAD
Membres :	MM	Cheikh Tidiane	BA	Professeur, UCAD
		Jean-Marc	DUPLANTIER	Chargé de Recherche, IRD
		Bruno	SICARD	Directeur de Recherche, IRD
		Mbacké	SEMBENE	Maître de Conférences, UCAD

**Résumé:** Afin d'évaluer l'importance de l'invasion des Gerbilles au Sénégal, leur impact sur les autres espèces de Gerbillinae endémiques en particulier les *Taterillus*, ainsi que leurs raisons d'apparition et les potentiels pôles d'invasion, nous avons : **i)** utilisé les pelotes de chouette effraie (*Tyto alba*) pour évaluer l'avancée des gerbilles et l'abondance respective des *Gerbillus* et des *Taterillus*, **ii)** testé l'hypothèse d'une inadaptation des résidents aux nouvelles conditions climatiques par mesure des bilans hydriques, **iii)** comparé les capacités de reproduction et de colonisation des envahisseurs et des résidents et enfin, **iv)** étudié par analyses ADN et caryotypes les populations sénégalaises de *Gerbillus nigeriae* et celles des pays voisins qui sont les sources potentielles.

L'analyse des 5127 pelotes de Chouette effraie (*Tyto alba*) collectées dans 94 localités situées dans les 2/3 nord du pays nous a montré que le genre *Gerbillus* qui n'est connu au Sénégal que depuis la fin des années 80 représente aujourd'hui près de 70% des rongeurs et plus de 80% Gerbillinés au nord de la latitude 15°00'N. Les mensurations effectuées sur 400 mandibules de gerbilles retrouvées dans les pelotes ont montré que les trois espèces (*G. henleyi*, *G. nigeriae* et *G. tarabuli*) sont à peu près à égale abondance au nord de la latitude 15°30'N. Par contre les piégeages réalisés sur le front de migration de *G. nigeriae*, montrent que celle-ci y représente 98% des captures de gerbilles. Cette espèce est pourtant la plus récemment arrivée au Sénégal et se trouve déjà aujourd'hui à plus 150 Kms au sud de Richard-Toll (premier point de capture). *G. tarabuli* est l'espèce trouvée la plus au sud (14°24'N, 16°39'W), soit à plus de 200 Kms de son lieu d'apparition en moins d'une vingtaine d'années. Si Poulet (1982) et Hubert (1977) avaient montré que les deux espèces jumelles de *Taterillus* (*T. pygargus* et *T. gracilis*) vivaient en sympatrie dans la moitié nord du Sénégal, aujourd'hui nous constatons une diminution de l'abondance de *T. pygargus* sans changement d'aire de répartition et l'aire de répartition de *T. gracilis* qui se trouve maintenant plus au sud de l'aire précédemment définie.

Les expériences que nous avons effectuées en enclos montrent que *T. pygargus* ne semble pas souffrir de la compétition directe avec *G. nigeriae* ; le nombre de jeunes *Taterillus* nés en enclos dépasse largement celui des gerbilles.

L'étude des bilans hydriques chez les deux espèces de *Taterillus* et *G. nigeriae* montre qu'il existe chez les 3 espèces, des individus qui sont significativement plus économes en eau que les autres et que nous avons nommés « résistants » par opposition aux « non-résistants ». Toutefois, on constate que dans les deux catégories, *G. nigeriae* se révèle légèrement plus économe en eau que *T. pygargus*, et *T. gracilis* quant à lui se révèle beaucoup moins performant que les deux autres espèces.

Le caryotypage de 104 *G. nigeriae* du Sénégal nous ont montré que les spécimens du Sénégal sont très polymorphes avec des nombres diploïdes (2N) allant de 66 à 71. Le 2N = 68 étant le plus fréquent. Si l'on considère ce nombre diploïde, les *G. nigeriae* du Sénégal sont plus proches de celles du sud de la Mauritanie (2N = 68) que celles du Mali (2N = 74). Les Banding G, C et GC montrent que les chromosomes des gerbilles du Sénégal et ceux des pays voisins ont le même profil. Les tentatives de phylogéographie moléculaire via le cytochrome b effectuées au cours ce travail pour retracer l'origine géographique des *G. nigeriae* du Sénégal ne sont pas satisfaisantes et de nouveaux marqueurs doivent être recherchés.

**Mots-clés :** *Gerbillus nigeriae*, changements climatiques, invasion, *Taterillus*, Sénégal, *Tyto alba*. Sahel