

LES CONSEQUENCES D'UN SUPPLEMENT ALIMENTAIRE  
SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE RONGEURS  
AU SENEGAL

I. LE CAS DE *MASTOMYS ERYTHROLEUCUS*  
EN ZONE SAHELO-SOUDANIENNE

B. HUBERT \*, G. COUTURIER, A. POULET et F. ADAM  
*Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre O.R.S.T.O.M.,  
B.P. 1386, Dakar, Sénégal*

Les mécanismes de régulation des populations animales ont fait l'objet de théories parfois contradictoires (Hairston, Smith et Slobodkin, 1960 ; Odum, Connell et Davenport, 1962 ; Ehrlich et Birch, 1967 ; Slobodkin, Smith et Hairston, 1967). Parmi les hypothèses avancées certaines considèrent les populations de granivores comme étant limitées par leurs ressources alimentaires et plus sensibles que les autres consommateurs primaires aux variations du milieu.

Les populations de rongeurs au Sahel sont sujettes à de très fortes variations, pouvant aller jusqu'à de véritables explosions démographiques prenant la forme de pullulations et causant d'importants dommages à l'agriculture ; il nous a paru intéressant de tester ces hypothèses concernant la régulation naturelle sur ces populations de rongeurs, dans le but d'établir un modèle prévisionnel de leurs variations démographiques.

Nous avons procédé à une expérimentation de « supplémentation » alimentaire dans la nature afin de voir de quelle manière le contrôle du facteur « ressources alimentaire disponibles » est susceptible d'entraîner des modifications de la dynamique de populations : densités, recrutement de jeunes, taux de survie, dimension des domaines vitaux, etc.

Plusieurs auteurs ont déjà effectué ce genre d'expérience en zone tempérée sur des granivores (Bendell, 1959 ; Fordham, 1971 ; Smith, 1971 ; Flowerdew, 1972 et 1973 ; Andrzejewski et Mazur-

---

\* Adresse actuelle : Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue de Buffon, F 75005 Paris.

kiewicz, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978 et 1979) et sur des herbivores (Krebs et DeLong, 1965 ; Chitty, Pimentel et Krebs, 1962) avec des résultats variables. A notre connaissance, seuls Taylor et Green (1976) ont réalisé une expérimentation semblable en zone tropicale, au Kenya, en fournissant du blé à un peuplement de *Mastomys natalensis* et d'*Arvicanthis niloticus*.

La présente expérimentation a été réalisée dans deux zones climatiques distinctes : l'une en région sahélo-soudanienne, à Bandia, porte sur un peuplement de plusieurs espèces de rongeurs omnivores, en fait surtout granivores (Hubert, Gillon et Adam, 1981). C'est cette expérience qui fait l'objet du présent article, les résultats présentés concernant essentiellement un Muridé *Mastomys erythroleucus*, les autres espèces présentes dans le milieu étant, à l'époque de ce travail et à la suite des très fortes baisses d'effectifs en 1976-77, beaucoup trop rares pour pouvoir faire l'objet d'une étude. Une seconde expérimentation a été réalisée en région sahélienne, à Fété-Olé, sur une population de *Taterillus pygargus* ; elle fait l'objet d'une autre publication (Poulet *et al.*, 1981).

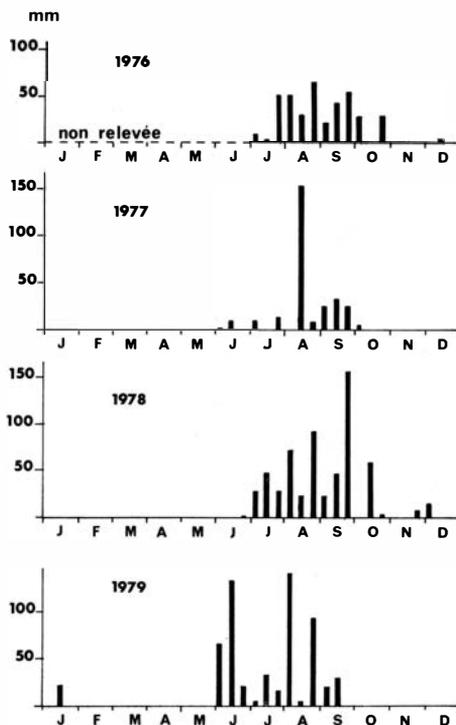


Fig. 1. — Précipitations décadaires en millimètres.

## LE MILIEU

L'emplacement choisi pour ce travail se situe en zone sahélo-soudanienne à 70 km au S.-E. de Dakar, au Sénégal. Le milieu est constitué de champs cultivés de manière traditionnelle pendant les pluies (mil et arachide) et d'une « forêt classée », la forêt de Bandia, soumise à des coupes tous les dix-huit ans pour la fabrication de charbon de bois. C'est dans cette région boisée que se situent les deux surfaces qui font l'objet de cette étude comparée. La description détaillée du milieu physique a été donnée dans Hubert (1977) et Hubert, Leprun et Poulet (1977) ; nous rappellerons ici brièvement que le climat est caractérisé par une longue saison sèche (de novembre à juin) et par une brève et unique saison des pluies de juillet à octobre ; les précipitations sont variables d'une année sur l'autre, aussi bien pour les quantités que pour la répartition (fig. 1), bien que la région soit traversée par l'isohyète de 550 mm.

Le milieu végétal est constitué d'une strate arborée assez basse (3 à 4 m), composée pour l'essentiel de Mimosées (*Acacia seyal*, *Acacia ataxacantha*, *Acacia sieberiana*, *Dichrostachys glomerata*) et Combrétacées (*Combretum glutinosum*, *Combretum micranthum*), ainsi que d'une strate herbacée, dont la composition floristique et la densité sont très variables d'une année à l'autre ; certaines espèces sont toutefois toujours présentes, on peut ainsi citer des Graminées (*Dactyloctenium aegyptium*, *Echinochloa colona*, *Eragrostis tremula*, *Panicum laetum*, *Cenchrus biflorus*, etc.), des Légumineuses (*Cassia tora*, *Indigofera hirsuta*, *I. suffruticosa*, *Desmodium tortuosum*, etc.), des Malvacées (*Sida alba*, *Abutilon ramosum*), des Convolvulacées (*Merremia aegyptiaca*, *Ipomea eriocarpa*, *I. pilosa*, etc.) et une Amaranthacée (*Achyranthes aspera*).

Les populations de rongeurs y font l'objet d'études depuis 1971 ; celle-ci s'intègrent depuis 1978, dans un programme plus vaste de recherches sur les relations entre la production de graines de la strate herbacée et les populations des principaux granivores (fourmis, oiseaux, rongeurs) : c'est-à-dire que la production grainière est estimée chaque année, que la disponibilité en graines est suivie au cours des saisons, ainsi que la consommation par les populations de granivores dont les effectifs et l'activité sont mesurés. La végétation herbacée se reproduit exclusivement par graines, et celles-ci représentent les seuls aliments végétaux vivants à ce niveau trophique pendant la longue saison sèche.

## METHODES

Depuis août 1976, deux zones voisines ont été soumises à un piégeage régulier, tous les mois ou tous les deux mois, par marquage-recapture, à l'aide d'une grille de pièges métalliques, du

type « Manufrance », placés tous les 10 m sur l'ensemble de la surface : il s'agit du quadrat « Alimentation » (QA) d'une surface de 2,5 ha et du quadrat témoin ou « Contrôle » (QC) de 4 ha ; ces deux zones sont situées dans le secteur de la forêt qui a fait l'objet d'une coupe en 1973 ; le QC correspond grossièrement à la zone appelée « quadrat forêt » dans un travail antérieur (Hubert, 1977).

Le quadrat « Alimentation » est équipé en permanence de 361 boîtes métalliques, qui sont garnies depuis septembre 1976 deux fois par semaine de 10 g environ de granulés d'aliments complets du commerce à base de céréales et destinés aux rongeurs ; ces boîtes sont disposées, elles aussi, tous les 10 m, mais elles recouvrent une surface plus grande, dépassant de 20 m dans toutes les directions la surface piégée. Le premier piégeage a fonctionné en calendrier de capture et les piégeages suivants ont duré cinq nuits de suite, une fois par mois si possible, sinon tous les deux mois. Le supplément alimentaire a donc été de 120 kg par hectare et par an.

Les « densités » représentent en fait le nombre d'animaux vivants par hectare sur chaque quadrat au moment de chaque piégeage ; elles sont calculées de la même manière que par Poulet *et al.* (1981) en faisant la somme des éléments suivants :

$$d = (n + r_1 + r_2 + p) / S$$

ou  $n$  = nombre d'animaux capturés plus de deux fois au cours des cinq jours consécutifs de piégeage ; il s'agit des résidents « notoires ».

$r_1$  = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage, mais déjà marqués au cours d'un piégeage précédent ou recapturés ultérieurement ; il s'agit là des résidents « discrets ».

$r_2$  = nombre d'animaux non capturés au cours de cinq jours de piégeage, mais marqués antérieurement et recapturés ultérieurement : ce sont des résidents, non capturés au cours de ce piégeage.

$p$  = nombre d'animaux capturés une fois seulement au cours des cinq jours de piégeage et jamais recapturés, divisé par le nombre de nuits de piégeage (cinq en général) ; c'est une estimation des animaux de passage (« flux journalier »).

$S$  = surface en ha.

Les courbes de survie, calculées selon la méthode de Leslie *et al.* (1955) sont données pour deux catégories d'animaux :

— les animaux immigrants apparus sur le quadrat à l'âge adulte pour la première fois ; ce n'est donc pas un taux de survie, mais uniquement un taux de résidence ;

— les jeunes animaux capturés pour la première fois, pesant moins de 25 g pour les femelles et moins de 30 g pour les mâles ;

ces animaux sont considérés comme nés sur la surface étudiée ; le calcul de leur taux de résidence s'apparente plus à un taux de survie, bien qu'il confonde mortalité et émigration.

En fait, aussi bien dans un cas que dans l'autre, la comparaison des taux de résidence entre deux surfaces, l'une supplémentée et l'autre non, est intéressante en soi, même si ce n'est pas un taux de survie proprement dit.

## RESULTATS

### 1°) LE NOMBRE D'ANIMAUX VIVANTS PAR HECTARE.

Les « densités » ainsi établies sont présentées au tableau I et à la figure 2 : sur le QA, elles sont toujours plus élevées que sur le QC. La chute de population observée pendant les derniers mois de 1976 a suivi une période de pullulation constatée sur l'ensemble des régions septentrionales du Sénégal, y compris à Bandia. Les densités sont très faibles en 1976 et 1977, et elles commencent seulement à remonter à partir de la saison des pluies 1978, de façon beaucoup plus marquée sur le QA que sur le QC. En 1979, cette augmentation est très nette sur les deux quadrats, les densités étant toujours plus élevées sur le QA. Les maximums atteints sur ce quadrat en 1976, 1978 et 1979 sont du même ordre de grandeur (35-40 animaux/ha).

Par hectare, les nombres d'individus capturés une fois seulement (animaux dits de « passage ») ne sont jamais très différents ; il semble donc qu'il y ait autant d'animaux de passage sur les deux zones et que, par conséquent, les différences de densité observées soient bien dues à des différences du nombre d'individus résidents. Une légère différence se note en fin de saison des pluies 1976 et 1978 ; elle est due à un plus grand nombre de jeunes animaux sur le QA (fig. 2 B).

### 2°) LE RECRUTEMENT DES JEUNES.

La figure 2 A représente le nombre, par hectare, de jeunes animaux nouvellement marqués à chaque piégeage. Ces jeunes sont supposés être nés sur chacune des deux surfaces : ils sont plus nombreux et apparaissent plus tôt sur le QA (tableaux I et II).

### 3°) TAUX DE SURVIE OU DE RÉSIDENCE.

#### a) *Des jeunes animaux nés sur le quadrat.*

Les figures 3 A, B et C montrent les différences entre les « courbes de survie » en 1976-1977, 1977-1978 et 1978-1979 : la survie est toujours meilleure sur le QA que sur le QC, ainsi que le confirme l'espérance de vie pour la première classe d'âge,  $e_0$  (tableau II). La différence est surtout sensible sur la survie des animaux entre deux et trois mois ; par contre, à partir du huitième mois, les cour-

TABLEAU I

*Nombre de résidents, d'animaux de passage et de nouveaux jeunes par hectare.  
Calcul des densités en tenant compte du flux journalier.*

		Quadrat "Contrôle"				Quadrat "Alimentation"			
		Résidents /ha.	Passagers /ha.	d/ha.	Nouveaux jeunes	Résidents /ha.	Passagers /ha.	d/ha.	Nouveaux jeunes
août	1976	17.5	2.3	17.7					
septembre						37.8	8.0	39.4	
octobre		9.8	1.4	10.0		20.9	1.8	21.3	
novembre						11.1	4.4	12.0	4.9
décembre		3.6	1.6	3.9	2.7	8.4	2.2	8.9	3.6
janvier	1977	2.5	2.0	2.9	2.7	7.6	2.7	8.1	4.4
février						6.7		6.7	0.4
mars		2.0	1.6	2.3	1.8	8.0	0.9	8.1	0.9
avril						8.9	2.2	9.4	
mai		3.6	1.4	3.9					
juin		3.2		3.2		7.1	0.4	7.2	0.4
juillet						5.3		5.3	
août		1.8	1.1	2.0		3.1		3.1	
septembre						4.9	0.9	5.1	
octobre		0.9	0.2	1.0	0.2				
novembre						4.9	1.3	5.2	3.6
décembre		2.3	1.8	2.6	3.4				
janvier	1978					4.4	2.2	4.9	2.7
février									
mars		1.6	0.2	1.7	0.5	4.4	0.9	4.6	1.8
avril									
mai		1.1	0.2	1.2		5.8	1.3	6.0	0.9
juin									
juillet		0.9	0.2	0.9					
août						5.8	0.9	5.7	
septembre									
octobre		6.8	3.8	7.6	1.8	18.7	8.9	20.4	8.9
novembre									
décembre		7.5	6.1	8.7	6.3	32.9	10.7	35.0	13.3
janvier	1979	6.6	1.1	6.8	1.1	28.4	0.9	28.6	5.3
février		7.5	0.9	7.7	2.3	28.4	2.2	28.9	3.1
mars						21.8	0.4	21.9	0.9
avril		6.6	0.2	6.7		20.0		20.0	0.9
mai						16.4	0.9	16.6	
juin		8.2	1.4	8.4		24.9	2.2	25.3	
juillet		11.8	1.8	12.2		24.4	3.5	25.1	1.3
août		19.6	6.1	20.7	7.0				
septembre		14.1	14.1	19.2	7.0	35.6		35.6	10.7
octobre		22.9		22.9	15.7				

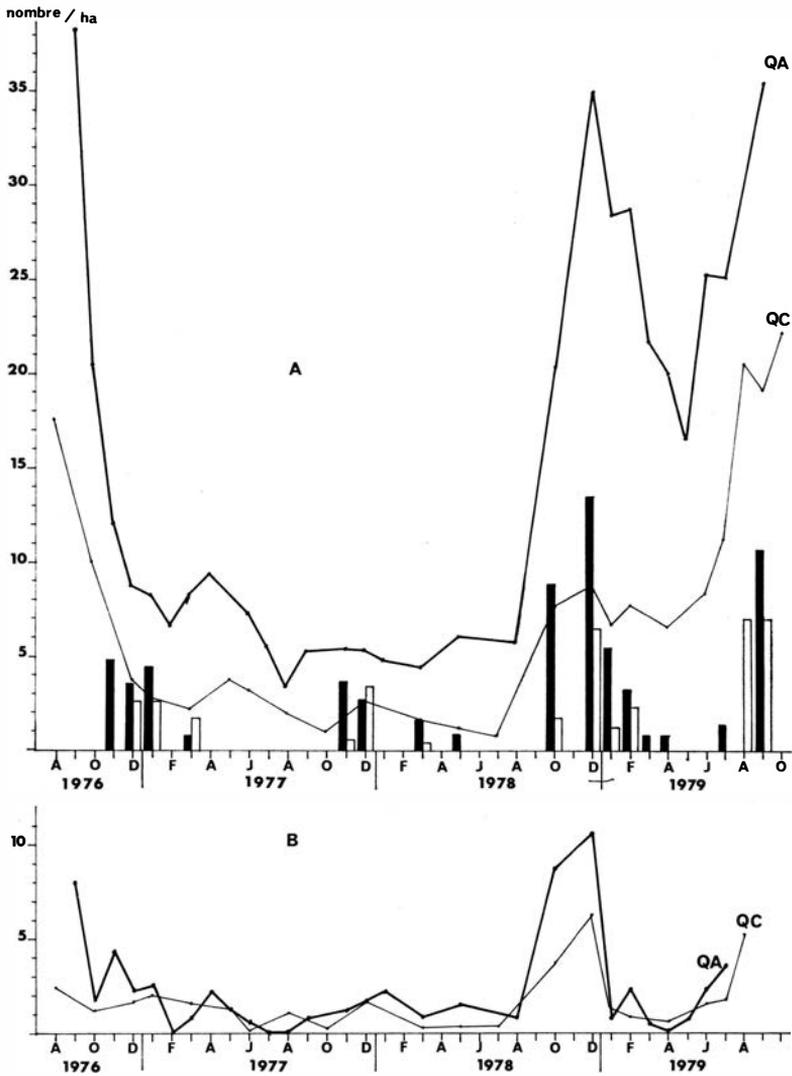
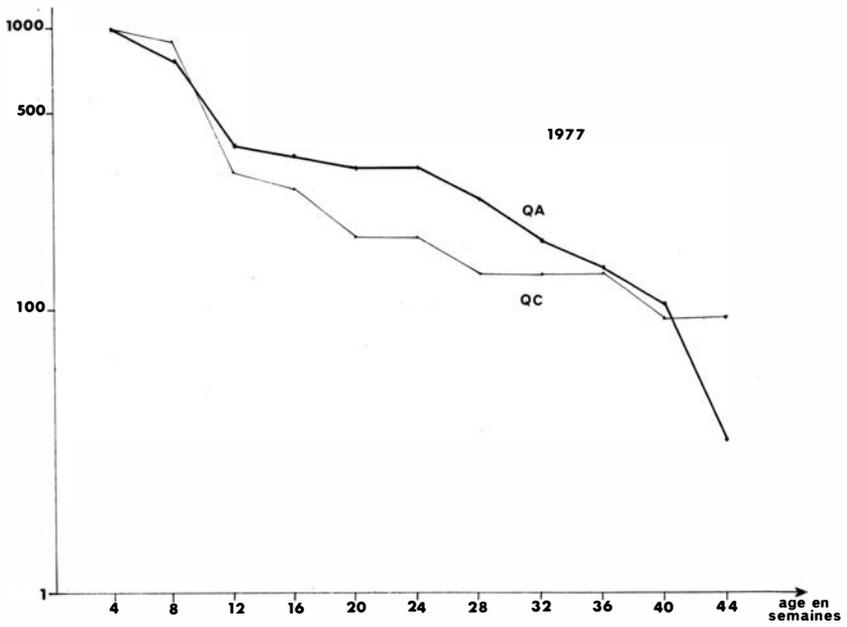
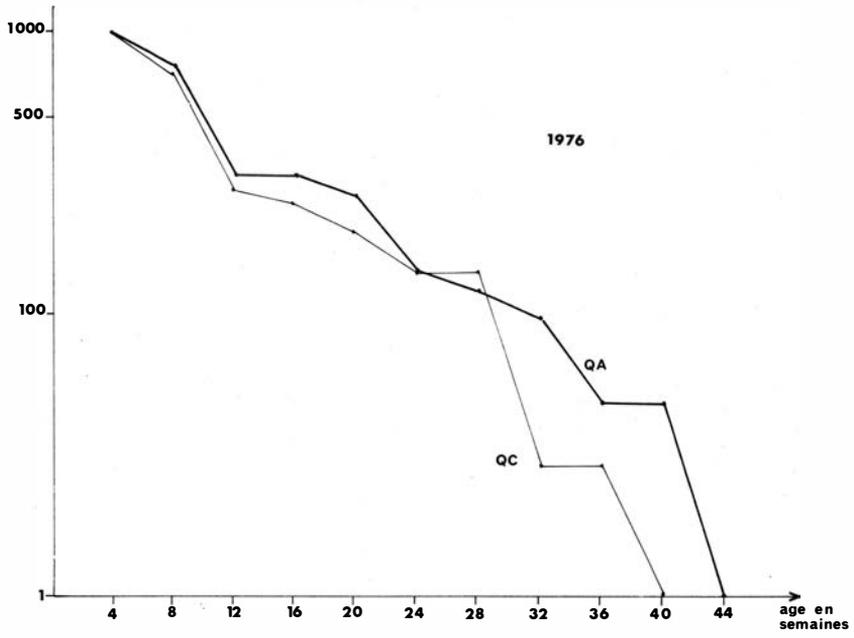


Fig. 2. — A. Evolution mensuelle des densités absolues, en nombre d'individus par hectare, sur les deux quadrats ; les histogrammes représentent le nombre de jeunes animaux nouveaux par hectare au cours de chaque piégeage sur chacun des deux quadrats : en noir, le quadrat avec supplément alimentaire ; en blanc, le quadrat témoin.

B. Evolution mensuelle du nombre d'animaux de « passage » par hectare sur chacun des deux quadrats.



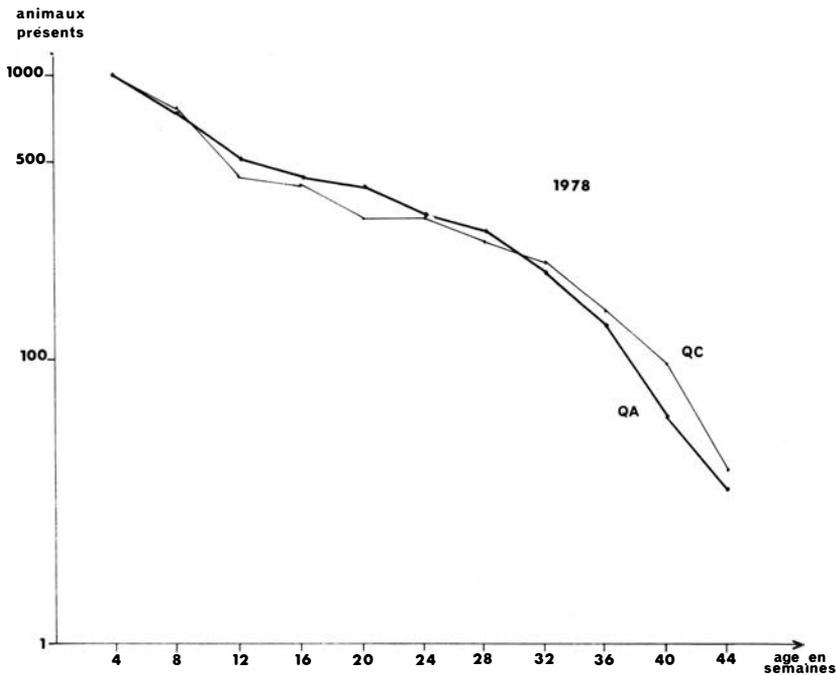


Fig. 3. — Courbes de survie (ou de résidence) des jeunes animaux nés sur les deux quadrats en 1976, 1977, 1978. Les nombres de survivants sont ramenés à 1 000 à l'âge de quatre semaines.

bes sont très voisines, sauf en 1976, où la disparition a été très forte sur les deux zones, mais là encore, plus forte sur le QC.

b) *Des animaux adultes « immigrants ».*

Les figures 4 A et B confirment les différences entre les « taux de résidence » sur les deux quadrats, comme l'exprime la durée moyenne de résidence espérée pour les animaux à leur première capture (e').

Le nombre « d'immigrants » par hectare est à peine plus élevé sur le QA que sur le QC en 1976-1977 et 1978-1979 respectivement 9,8 et 38,2 par hectare sur le QA et 7,7 et 30,0 par hectare sur le QC ; il peut être considéré comme négligeable pour les deux en 1977-1978 (tableau II).

4°) LE POIDS VIF DES MALES.

Seuls les poids des individus mâles ont été pris en considération, celui des femelles étant sujet à trop de variations incontrôlables en période de reproduction (tableau VI). Pour chaque piègeage, les animaux sont répartis en trois classes d'âge (juvéniles,

subadultes et adultes) ; bien entendu certaines de ces classes peuvent ne pas être représentées au cours d'un piégeage.

Quelle que soit la classe d'âge à laquelle ils appartiennent, le poids des animaux est, à quelques exceptions près, toujours plus élevé sur le QA que sur le QC (fig. 5).

#### 5°) L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE.

Comme le montre le tableau V, le nombre de femelles gestantes est un peu plus élevé sur le QA que sur le QC ; mais surtout, en 1978-1979, la saison de reproduction s'est maintenue plus longtemps sur le QA que sur le QC, puisqu'il y a encore des femelles gestantes en janvier et février (d'où la présence de jeunes animaux nouveaux jusqu'en avril 1979, fig. 2). D'autre part, la saison des pluies précoce en 1979 (dès juin) s'accompagne de l'avancée de l'entrée en reproduction.

TABLEAU II

*Tables de survie (ou de résidence) des jeunes animaux nés sur chacun des deux quadrats en 1976-1977, 1977-1978 et 1978-1979.*

âge en semaines	Quadrat "Contrôle"			Quadrat "Alimentation"		
	1976-77	1977-78	1978-79	1976-77	1977-78	1978-79
2- 4	55	22	74	41	28	113
5- 8	25	20	57	32	21	82
9-12	10	7	34	13	11	58
13-16	9	6	30	13	10	51
17-20	7	4	23	11	9	46
21-24	5	4	23	6	9	37
25-28	5	3	19	5	7	32
29-32	1	3	16	4	5	23
33-36	1	3	11	2	4	15
37-40	0	2	7	2	3	7
41-44	0	2	3	0	1	4
45-48	0	2	0	0	1	1
$e_0$	9.15	11.99	13.97	10.49	13.49.	18.07

$e_0$  indique l'espérance de vie (ou de résidence) en semaines pour les animaux apparus entre deux et quatre semaines.

#### 6°) LES DOMAINES VITAUX.

##### a) *Domaine vital instantané.*

Les moyennes des « Distances Maximales de Recaptures » (DMR) et les moyennes des « Distances de Recaptures Successi-

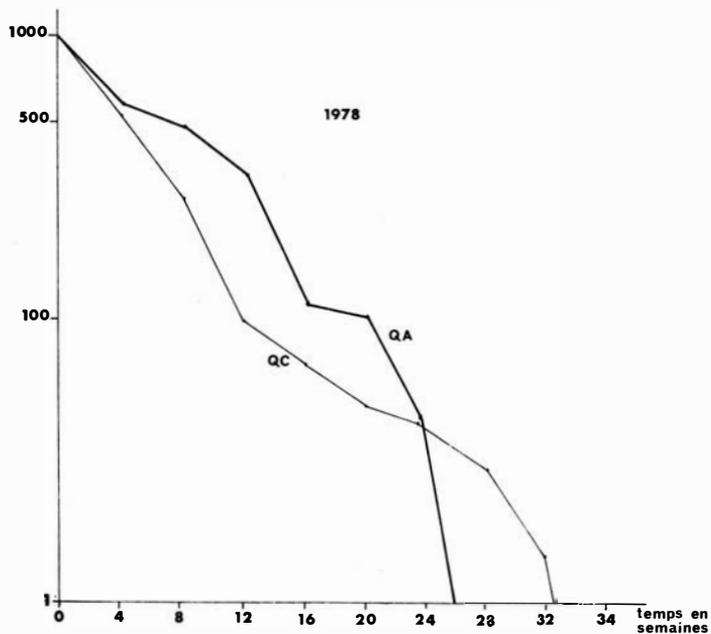
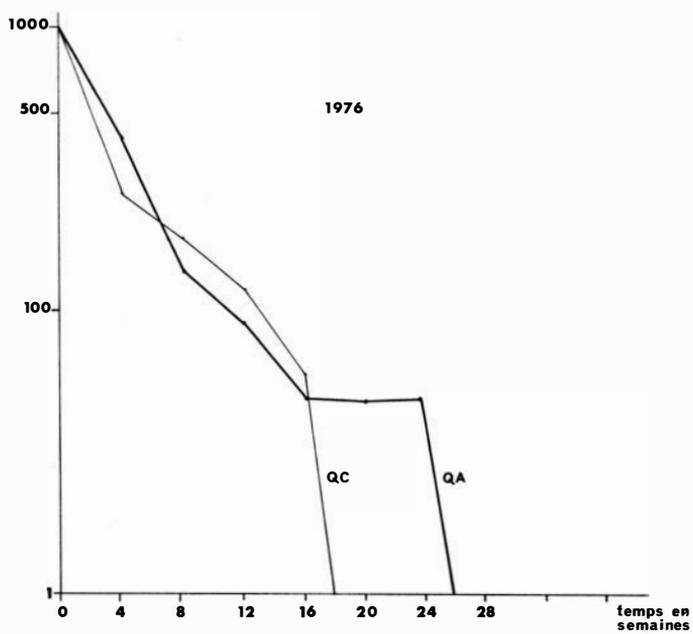


Fig. 4. — Courbe de résidence des animaux s'étant installés à l'âge adulte sur chacun des deux quadrats ; les nombres ont été rapportés à 1000 à l'origine.

TABLEAU III

Tables de résidence des adultes migrants sur chacun des deux quadrats en 1976-1977 et 1978-1979.

Temps de résidence en semaines	Quadrat "Contrôle"		Quadrat "Alimentation"	
	1976-1977	1978-79	1976-77	1978-79
0- 4	34	132	22	86
5- 8	9	70	9	50
9-12	6	35	3	42
13-16	4	13	2	29
17-10	2	9	1	10
21-24	0	7	1	9
25-28	0	6	1	4
29-32	0	4	0	0
33-36	0	2	0	0
$e'_0$	4.36	6.41	5.06	8.6

$e'_0$ , indique l'espérance de résidence en semaines pour les animaux à leur arrivée.

ves » ( $\overline{DRS}$ ) sont comparées pour chaque piégeage sur les deux quadrats (tableau VI, figures 6 et 7). La  $\overline{DMR}$  et la  $\overline{DRS}$  des mâles varient au cours de l'année, c'est-à-dire que leur domaine vital, de dimension voisine de celui des femelles en saison sèche, augmente pendant la période de reproduction pour doubler ou tripler, avec d'assez fortes variations individuelles ; ceci correspond, en fait, à une augmentation du domaine au cours de la vie des animaux, comme cela a été remarqué chez *Clethrionomys glareolus* par Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976). Le domaine vital des femelles semble par contre très stable tout au long de l'année, et il est plus grand sur le QC que sur le QA ; il est stable, malgré les variations de densité qui, on l'a vu, évolue au cours de l'année, ainsi que d'une année sur l'autre. Les moyennes générales des  $\overline{DMR}$  et des  $\overline{DRS}$  des femelles sont significativement toujours plus grandes sur le QC que sur le QA (au risque de 0.05), confirmant ainsi les observations de Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976).

#### b) Déplacement du domaine vital.

Le tableau VII présente la moyenne générale pour chaque sexe des déplacements des centres de gravité des domaines vitaux d'un mois sur l'autre pour tous les animaux marqués et recapturés entre octobre 1976 et octobre 1979. La différence entre les moyennes des

TABLEAU IV

*Poids vifs en grammes des adultes mâles et femelles sur les deux quadrats, avec leur erreur standard si le nombre de données le permet.*

		Quadrat "Contrôle"	Quadrat "Alimentation"
		Poids vif en g.	Poids vif en g.
		mâles	femelles
août	1976	47.4 ± 0.9	34.7 ± 0.7
septembre			60.1 ± 1.2
octobre		65.6 ± 2.1	59.7 ± 1.6
novembre			56.7 ± 1.3
décembre		55.8 ± 3.1	54.0 ± 1.1
janvier	1977	56.0	55.0
février			60.5
mars			40.0
avril			46.5
mai		35.3 ± 1.2	31.6 ± 0.7
juin		35.6 ± 2.2	27.4 ± 0.8
juillet			41.0 ± 5.0
août		60.6 ± 4.5	49.3 ± 5.9
septembre			58.0
octobre			82.7 ± 8.7
novembre		73.0	75.6 ± 6.3
décembre		63.0	62.0
janvier	1978		65.0
février			57.0
mars			40.0
avril			50.0
mai		34.7 ± 0.5	27.0
juin			34.6 ± 3.7
juillet		52.0 ± 4.9	34.0
août			69.9 ± 2.1
septembre			59.8 ± 3.8
octobre		57.8 ± 4.8	67.5 ± 9.3
novembre			74.0
décembre		57.6 ± 2.5	58.3 ± 5.7
janvier	1979	53.2 ± 6.0	52.0
février		46.0 ± 3.4	36.0
mars			49.3 ± 3.9
avril		35.2 ± 2.2	26.0 ± 09
mai			48.7 ± 2.4
juin		43.9 ± 1.8	34.2 ± 1.4
juillet		55.1 ± 1.7	45.5 ± 1.5
août		73.6 ± 1.8	60.9 ± 2.0
septembre		73.5 ± 1.6	70.1 ± 2.5
octobre		69.9 ± 1.7	62.7 ± 2.2

déplacements du domaine vital des femelles sur les deux quadrats est significativement différente, celle des mâles ne l'est pas : c'est-à-dire que le domaine vital des femelles du QC se déplace de manière plus importante que celui des femelles du QA. D'une manière absolue, ces déplacements sont faibles, si on se souvient que les pièges sont écartés de 10 m.

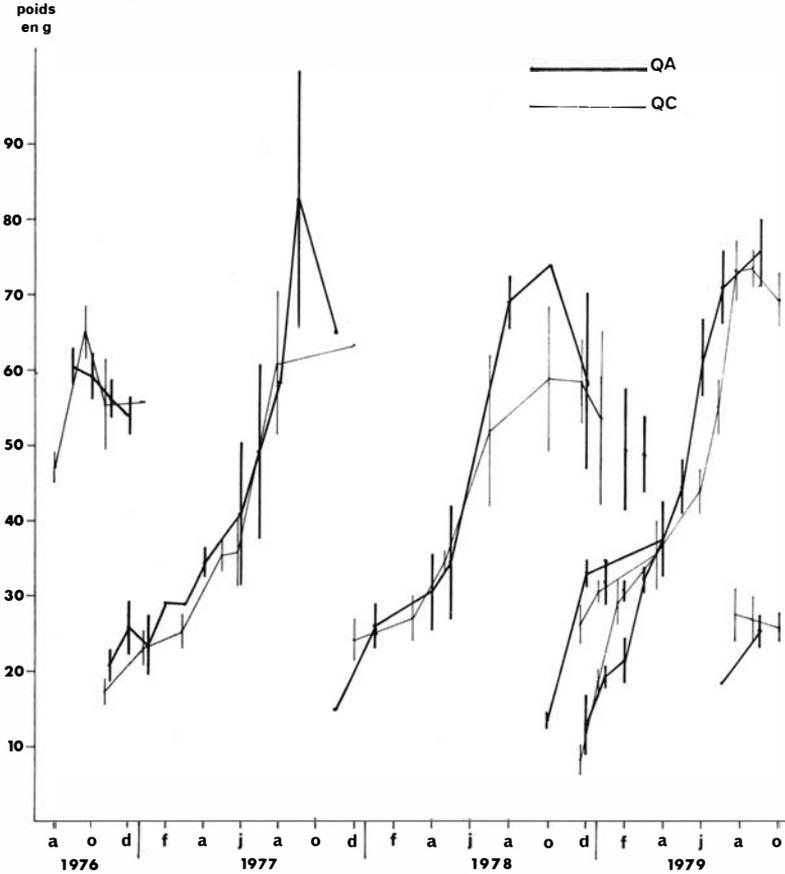


Fig. 5. — Poids vifs en grammes des mâles ; chaque classe d'âge est représentée par son intervalle de variation égal à quatre fois l'erreur standard. Des courbes de croissance sont évoquées en reliant les classes d'âge entre elles pour chaque année.

### DISCUSSION

Il semble donc y avoir un effet très net de la supplémentation de nourriture sur les populations de rongeurs : les densités sont plus élevées, le nombre de jeunes produits par la population est

plus important et leur survie s'améliore ; le nombre d'animaux immigrants, est lui, à peine différent, mais ils résident plus longtemps. Enfin le domaine vital des femelles est plus restreint.

1°) Les densités plus élevées résultent des modifications qui concernent le nombre et la survie des jeunes et des adultes immigrants, de même que la restriction du domaine vital.

C'est, d'une manière générale, l'effet qui a été le plus fréquemment obtenu par les auteurs qui ont fait le même type d'expé-

TABLEAU V

*Activité reproductrice, indiquée par le nombre de femelles gestantes comparé au nombre total de femelles adultes.*

	Quadrat "Contrôle"			Quadrat "Alimentation"		
	femelles gestantes	femelles adultes	%	femelles gestantes	femelles adultes	%
août	1976	30	0.0			
septembre					47	0.0
octobre	11	28	39.3	17	26	65.4
novembre				3	10	30.0
décembre	3	5	60.0	1	2	(50.0)
janvier	1977	4	0.0	2	4	(50.0)
février					1	0.0
mars					4	0.0
avril					9	
mai		14	0.0			
juin		8	0.0		6	0.0
juillet					7	0.0
août		5	0.0		3	0.0
septembre				8	8	100.0
octobre	2	2	(100.0)			
novembre				2	2	(100.0)
décembre	1	1	(100.0)			
janvier	1978				2	0.0
février						
mars						
avril						
mai		1	0.0		3	0.0
juin						
juillet		1	0.0			
août					9	
septembre						
octobre	5	6	83.3	14	20	70.0
novembre						
décembre	4	9	44.4	13	23	56.5
janvier	1979	4	0.0	1	9	11.1
février		5	0.0	6	13	46.2
mars					7	0.0
avril		4	0.0		7	0.0
mai					10	0.0
juin	3	9	33.3	20	21	95.2
juillet	17	18	94.4	19	28	67.8
août	26	28	92.8			
septembre	25	51	49.0	16	32	50.0
octobre	22	50	44.0			

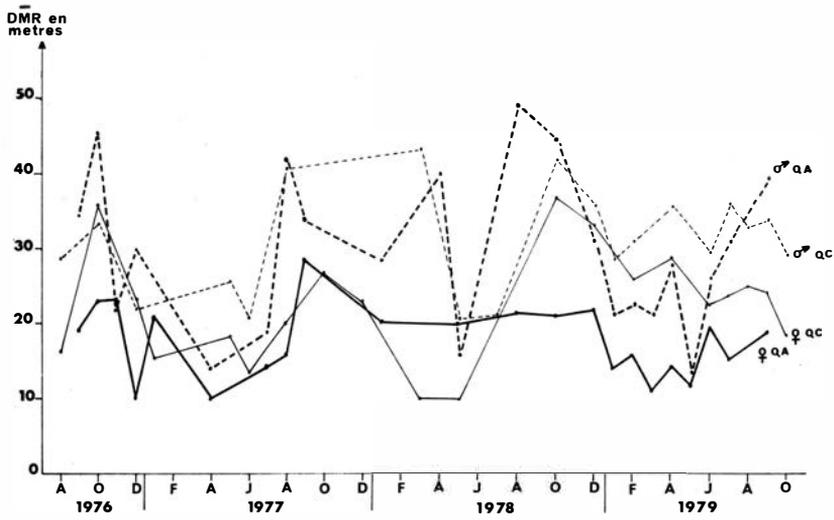


Fig. 6. — Evolution mensuelle des  $\overline{\text{DMR}}$  pour les animaux des deux sexes sur chacun des deux quadrats.

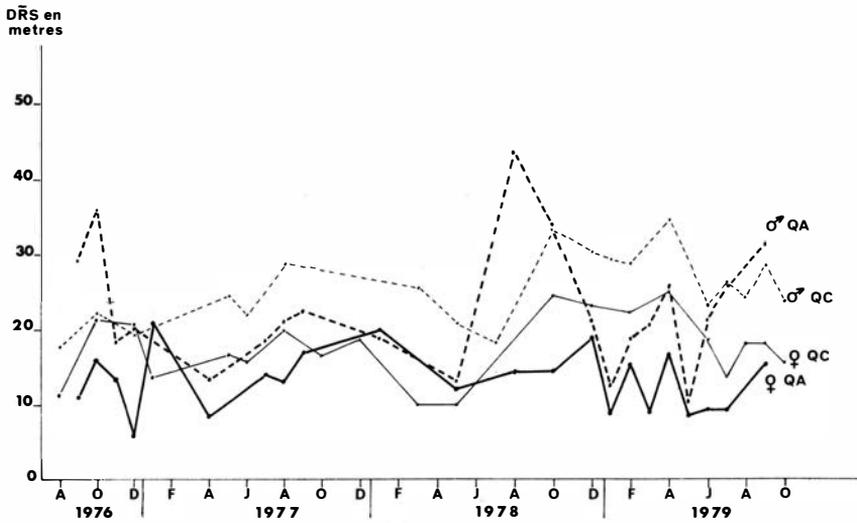


Fig. 7. — Evolution mensuelle des  $\overline{\text{DRS}}$  pour les animaux des deux sexes sur chacun des deux quadrats.

TABLEAU VI

*Moyennes des distances maximum de recapture et des distances de recapture successives des mâles et femelles sur les deux quadrats.*

	Quadrat "Contrôle"				Quadrat "Alimentation"				
	DMR		DRS		DMR		DRS		
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles	
août	1976	29.3 ± 4.0	16.4 ± 1.7	17.6 ± 1.9	11.7 ± 1.2				
septembre						34.8 ± 2.5	19.9 ± 2.4	20.9 ± 1.6	11.0 ± 1.3
octobre		33.4 ± 5.5	35.1 ± 6.2	22.4 ± 3.2	22.1 ± 4.7	45.4 ± 8.5	22.9 ± 3.3	36.0 ± 7.4	16.7 ± 2.0
novembre						22.0	22.7	18.0	13.2
décembre		22.2	22.7	19.7 ± 4.5	20.5	30.0	10.0	20.0	6.6
janvier	1977		15.3		13.8		21.0		21.0
février									
mars									
avril						14.5	10.0	13.6 ± 2.0	8.7
mai		26.5	18.0	24.7 ± 5.8	17.1 ± 5.8				
juin		21.0	13.2	22.0	15.5				
juillet						18.0	14.0	18.0	14.0
août		40.5	20.0	28.5	20.0	42.0	16.0	21.0	13.0
septembre						34.0	28.0 ± 7.8	22.5	17.2 ± 5.5
octobre			27.0		16.6				
novembre									
décembre			23.0		18.3				
janvier	1978					28.0	20.0	19.0	20.0
février									
mars		43.0	10.0	25.2 ± 3.9	10.0				
avril						40.0			
mai		21.0	10.0	21.0	10.0	16.0	20.0	13.0	12.5
juin									
juillet		28.0		18.0					
août						48.8 ± 9.6	21.3	43.2 ± 11.4	14.7 ± 0.4
septembre									
octobre		41.9 ± 6.6	37.0 ± 6.5	32.9 ± 4.7	24.6 ± 3.5	44.3 ± 7.9	20.4 ± 2.6	32.9 ± 4.5	14.8 ± 1.6
novembre									
décembre		35.8 ± 6.6	32.7 ± 7.6	30.1 ± 5.4	22.8 ± 4.9	30.5 ± 4.8	22.1 ± 2.5	21.2 ± 2.7	19.3 ± 2.5
janvier	1979	28.5 ± 5.4		29.2 ± 5.4		21.7 ± 7.4	14.0	12.5 ± 1.8	9.1 ± 2.7
février		30.5	26.2 ± 6.4	28.2 ± 7.6	22.4 ± 7.6	22.5	16.0	18.5 ± 4.6	15.4 ± 2.0
mars						21.6 ± 2.6	11.0	20.4 ± 3.3	9.7 ± 2.1
avril		35.3	28.0	34.5 ± 8.6	25.3	27.7	14.0	25.7	17.0
mai						13.4 ± 1.7	12.0	10.5 ± 0.9	9.0
juin		29.8 ± 6.7	22.5	22.8 ± 4.7	18.7 ± 2.5	26.8 ± 4.3	19.5 ± 3.0	21.7 ± 3.7	9.7 ± 3.1
Juillet		36.8 ± 4.9	23.4	26.3 ± 3.2	13.9 ± 4.6	30.5 ± 5.2	15.1 ± 2.4	25.9 ± 4.5	9.7 ± 1.5
août		32.6 ± 3.4	24.9 ± 2.8	24.1 ± 2.2	17.9 ± 2.7				
septembre		34.1 ± 3.8	23.6 ± 2.1	27.8 ± 2.8	17.8 ± 1.7	39.9 ± 4.0	18.6 ± 2.2	31.8 ± 3.7	15.4 ± 2.1
octobre		28.5 ± 3.7	17.9 ± 1.9	23.8 ± 3.0	15.5 ± 1.9				
Moyenne générale			23.5 ± 1.6		18.7 ± 1.1		17.7 ± 4.0		14.0 ± 0.9

TABLEAU VII

*Moyennes et erreurs standards des déplacements (en mètres) des centres de gravité des domaines vitaux des individus mâles et femelles des deux quadrats.*

	Quadrat "Contrôle"	Quadrat "Alimentation"
mâles	29.2 ± 2.6	25.2 ± 2.2
femelles	26.1 ± 2.7	19.2 ± 2.0

rience sur les rongeurs omnivores-granivores tempérés (Bendell, 1959 ; Smith, 1971 ; Flowerdew, 1972, 1973 ; Taylor et Green, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978), contrairement à ceux qui ont fait la même type d'expérience sur des rongeurs herbivores stricts (Krebs et Delong, 1965 ; Chitty, Pimentel et Krebs, 1968). Cependant Hansen et Batzli (1979) obtiennent ultérieurement des résultats contradictoires avec ceux de leurs premières expériences (Hansen et Batzli, 1978), qu'ils expliquent par le fait qu'un supplément alimentaire a toutes chances d'être inefficace si les ressources naturelles disponibles sont très importantes, comme c'est le cas pour la production de glands dans leur deuxième expérience.

Nos résultats confirment donc que la disponibilité alimentaire est un facteur du contrôle des densités des populations de rongeurs granivores, ainsi que l'ont écrit Slobodkin, Smith et Hairston (1967).

2°) La plus grande précocité des naissances, leur nombre plus élevé, ainsi que le meilleur taux de survie que nous avons observé, confirment aussi les résultats d'autres auteurs (Bendell, 1959 ; Fordham, 1971 ; Flowerdew, 1972 ; Hansen et Batzli, 1978) ; une meilleure alimentation des mères gestantes, puis allaitantes, de même que des jeunes eux-mêmes peut en être la raison. Hubert et Demarne (1981) ont montré que les jeunes *Mastomys* acquièrent rapidement des réserves de graisse aux dépens de la protéinogénèse que l'on supposerait prioritaire chez un animal en croissance. L'augmentation de poids dans la nature se fait d'ailleurs en deux temps, comme cela apparaît sur la figure 6, si on suit l'évolution de chaque classe d'âge. Pendant la saison sèche (de janvier à juin) le poids des animaux augmente de 15 à 20 g environ en six mois ; ensuite, dès le début de la saison des pluies, le poids augmente très vite, et double en trois mois (25 à 40 g ou plus, de juillet à septembre). Cette croissance diphasique est très différente de la croissance régulière observée en élevage (Hubert et Adam, 1975).

Il est vraisemblable que la réserve de graisse constituée en début de saison sèche, période de nourriture abondante, permet la

production d'eau métabolique et de l'énergie nécessaires à la survie et à la lente protéinogénèse de la saison sèche ; les animaux sont ainsi préparés à la forte croissance pondérale de la saison des pluies suivantes, période où des insectes et de nouvelles graines apparaissent dans le régime alimentaire (Hubert, Gillon et Adam, 1981). La constitution d'importantes réserves de graisse a été aussi constatée chez *Arvicanthis niloticus* et *Mastomys natalensis* par Taylor et Green (1976), qui observent, en outre, une très nette augmentation de la durée de la période de reproduction de la première espèce. *Mastomys natalensis* semble moins sensible à cet effet sur la reproduction ; ces auteurs l'interprètent comme une insuffisance qualitative des graines de blé, la consommation de blé germé étant, elle, suivie d'effet chez cette espèce.

La supplémentation par un aliment composé sec, sans bouleverser cette stratégie adaptée à la disponibilité alimentaire du milieu, favorise sa réalisation dans de bonnes conditions.

3°) Il y a à peu près autant d'animaux adultes immigrants sur les deux surfaces, ce qui semble logique, étant donné le flux moyen d'animaux sur l'ensemble d'une zone supposée homogène ; mais ceux qui se fixent sur le QA y résident plus longtemps, ce qui avait déjà été observé par Flowerdew (1972) chez le Mulot.

4°) L'augmentation du poids des animaux vivant sur le quadrat supplémenté en nourriture est une constante de ce type d'expériences (Fordham, 1971 ; Flowerdew, 1972 et 1973 ; Taylor et Green, 1976 ; Hansen et Batzli, 1978). Malheureusement, nous ne disposons pas de données sur la composition corporelle des animaux et nous ne pouvons pas savoir quels sont les éléments qui ont varié et provoqué cet engraissement (lipides, protéides ou eau ?) Nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses sur les relations entre cette augmentation du poids et celle du taux de survie, en attendant des expériences plus précises dans le cadre d'une étude sur l'adaptation de la physiologie nutritionnelle aux variations saisonnières (disponibilité alimentaire, eau, reproduction, etc.).

5°) La diminution de la taille du domaine vital a aussi été constatée par Smith (1971) chez *Peromyscus polionotus* et Andrzejewski et Mazurkiewicz (1976) chez *Clethrionomys glareolus*. Le domaine vital des mâles évolue au cours des saisons et augmente avec l'âge des individus ; en période de reproduction, il peut être le double, ou le triple de celui des femelles. Par contre, celui de ces dernières semble être pratiquement constant quels que soient l'activité physiologique, les densités ou le climat ; il devient plus petit si la disponibilité alimentaire augmente. Cela confirme l'hypothèse que la taille du domaine vital des mâles est fortement influencée par des facteurs comportementaux (compétition, agressivité, dominance, reproduction, etc.). A l'opposé, celui des femelles serait plus sensible à la richesse du milieu et aux difficultés que rencontre l'animal pour s'y nourrir : il serait donc plus stable

par rapport aux variations de la population et varierait surtout en fonction de la disponibilité alimentaire, jusqu'à un minimum établi pour l'espèce à partir de facteurs plus complexes (comportement, etc.). Les chiffres fournis dans le tableau VI concordent avec ceux trouvés en 1972 (Hubert, 1977) dans le quadrat « forêt » et sont différents de ceux du quadrat « champ » situé dans un autre milieu.

Selon Stickel (1946) on peut assimiler la surface du domaine vital à celle d'un cercle de diamètre égal à la moyenne des  $\overline{DMR}$ , ce qui donne ici 276 m<sup>2</sup>, soit 0,07 acre, pour les femelles du QA. Ce chiffre (le plus petit pour les deux sexes, sur les deux surfaces) place nettement *Mastomys erythroleucus* parmi les « hunters » du tableau publié par Mac Nab (1963) pour les animaux de cette taille (0,05 kg pour un adulte), confirmant ainsi sa classification à partir du régime alimentaire, le genre *Mastomys* étant granivore-omnivore (Field, 1975 ; Hubert, Gillon et Adam, 1981).

La différence ainsi constatée entre les dimensions du domaine vital des femelles des deux quadrats tend à confirmer l'opinion de Odum, Connell et Davenport (1972), selon laquelle les granivores sont plus sensibles que les herbivores aux variations de la « richesse » du milieu, et susceptibles d'y adapter leurs déplacements. D'autre part, d'après Mac Nab (1963), les animaux de faible poids, ayant un comportement alimentaire du type « chasseur omnivore », et un domaine vital assez réduit, seraient dans l'impossibilité de maintenir des densités de population élevées : l'absence de comportement social complexe, corollaire de ces trois données, ne leur permettant pas d'assumer la très forte compétition qui se produirait alors pour exploiter les ressources finies du milieu.

6°) Les récentes études sur la production de graines dans les deux habitats ont montré des différences entre les deux zones (Kahlem, comm. pers.) : le QC est composé de deux types de milieux, l'un est assez boisé, avec une moyenne pour janvier à avril 1979 de 8 350 graines/m<sup>2</sup> (soit 305 kg/ha) et l'autre plus « découvert » avec 2 860 graines/m<sup>2</sup> (soit 370 kg/ha, car il s'agit d'espèces différentes) ; le QA est globalement plus homogène et plus riche : 9 240 graines/m<sup>2</sup> (soit 441 kg/ha). Ces précisions ne modifient pas les conclusions de l'expérience de supplémentation alimentaire ; elles renforcent au contraire la différence de disponibilité des ressources entre les deux zones comparées.

## CONCLUSION

L'augmentation artificielle des disponibilités alimentaires a élevé les densités d'une population de *Mastomys erythroleucus* en augmentant le nombre de jeunes et leur survie, en favorisant l'ins-

tallation des animaux migrants et en diminuant les dimensions du domaine vital. Les ressources alimentaires du milieu paraissent donc bien être l'un des facteurs limitants, peut-être le principal.

Cette population est d'autre part sujette à des explosions démographiques relativement brutales, dont le mécanisme s'est développé au Sénégal sur deux années (Poulet, Hubert et Adam, 1979). Une hypothèse de travail concerne la relation entre les variations de la production végétale (grainière en particulier) et l'évolution de ces populations animales. Seule une surveillance à long terme de ces variations réciproques pourrait permettre de comprendre comment les variations de la production végétale, plus ou moins dépendantes de variations climatiques, permettent l'augmentation des densités par l'élévation de la « limite » des disponibilités alimentaires, sans toutefois être la cause unique de ces pullulations. En retour, la population se déstabilise-t-elle en fonction de l'utilisation de ces mêmes ressources, ainsi que cela est envisagé par Mac Nab (1963), ou au contraire indépendamment des disponibilités alimentaires, comme le suggère la chute démographique observée dans notre cas et qui fut aussi forte que la population reçoive ou non un supplément alimentaire.

#### SUMMARY

The *Mastomys erythroleucus* population of a sahelo-sudanian woodland has been studied from August 1976 to October 1979 on two quadrats : a control quadrat (QC) 2.5 ha in size, and a provisioned quadrat (QA) 4 ha in size, where food pellets were regularly provided twice a week since September 1976 (yearly food supplement : 120 kg/ha/yr).

The following changes were observed on the provisioned quadrat : (1) an increased population density, (2) an increased production of young, and (3) an improvement of their survival rate. Two further changes were also noticed : (4) while the number of immigrants was not significantly different on the two quadrats during the experiment, the duration of their stay was greater on the provisioned area than on the control area, and (5) the size of the resident females home ranges was decreased.

Whereas the experimental increase in food availability and predictability triggered in this case an increase in *Mastomys erythroleucus* population density through a better recruitment, it was not influential in preventing the population decline which took place at a similar rate on both quadrats in 1977.

## REMERCIEMENTS

Ce programme a été réalisé dans le cadre du laboratoire de zoologie appliquée de l'O.R.S.T.O.M. à Dakar, avec une aide financière des contrats d'A.T.P. du C.N.R.S. n° 2294 (Dynamique des populations) et n° 3851 (Fonctionnement et contrôle des écosystèmes).

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKI, R. and MAZURKIEWICZ, M. (1976). — Abundance of food supply and size of the Bank Vole's home range. *Acta Theriol.*, 21 : 237-254.
- BENDELL, J.F. (1959). — Food as a control of a population of white-footed mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fischer). *Canadian J. Zool.*, 37 : 173-209.
- CHITTY, D., PIMENTEL, D. and KREBS, C.J. (1968). — Food supply of overwintered voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.
- EHRlich, P.R. and BIRCH, L.L. (1967). — The "balance of nature" and "population control". *Amer. Natur.*, 101 : 97-107.
- FIELD, A.C. (1975). — Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. *E. Afr. Wildl. J.*, 13 : 221-235.
- FLOWERDEW, J.R. (1972). — The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Anim. Ecol.*, 42 : 553-566.
- FLOWERDEW, J.R. (1973). — The effect of natural and artificial changes in food supply on breeding in woodland mice and voles. *J. Reprod. Fert. (Suppl.)*, 19 : 259-269.
- FORDHAM, R.A. (1971). — Field populations of deermice with supplemental food. *Ecology*, 52 : 138-146.
- HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. and SLOBODKIN, L.B. (1960). — Community structure population control, and competition. *Amer. Natur.*, 94 : 421-425.
- HANSEN, L.P. and BATZLI, G.O. (1978). — The influence of food availability on the White Footed Mouse : populations in isolated woodlots. *Canadian J. Zool.*, 56 : 2530-2541.
- HANSEN, L.P. and BATZLI, G.O. (1979). — Influence of supplemental food on local populations of *Peromyscus leucopus*. *J. Mamm.*, 60 : 335-342.
- HUBERT, B. (1977). — Ecologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie*, 31 : 33-100.
- HUBERT, B. et ADAM, F. (1975). — Reproduction et croissance en élevage de quatre espèces de rongeurs sénégalais. *Mammalia*, 39 : 57-73.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET, A. (1977). — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- HUBERT, B., ADAM, F. et POULET, A. (1978). — Modeling the population cycles of two rodents in Senegal. *Bull. Carnegie Mus.*, 6 : 88-91.
- HUBERT, B. et DEMARNE, Y. (1981). — Le cycle saisonnier des lipides de réserve chez deux espèces de rongeurs du Sénégal (*Rodentia*, *Muridae* et *Gerbillidae*). *Terre et Vie*, 35 : 55-72.
- HUBERT, B., GILLON, D. et ADAM, F. (1981). — Cycle annuel du régime alimentaire de quatre espèces de rongeurs d'une savane sahélo-soudanienne à Bandia (Sénégal). *Mammalia*, 45 (sous presse).
- KREBS, C.J. and DELONG, K.T. (1965). — A *Microtus* population with supplemental food. *J. Mammal.*, 46 : 566-573.

- LESLIE, P.H., TENER, J.S., VIZOSO, M. and CHITTY, H. (1955). — The longevity and fertility of the Orkney Vole, *Microtus orcadensis*, as observed in the laboratory. *J. Zool. (Lond)*, 125 : 115-126.
- MAC NAB, B.K. (1963). — Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Natur.*, 97 : 133-140.
- ODUM, E.P., CONNELL, C.E. and DAVENPORT, L.B. (1962). — Population energy flow of three primary consumers components of old-field ecosystems. *Ecology*, 43 : 88-96.
- POULET, A., HUBERT, B. et ADAM, F. (1979). — Dynamique des populations de rongeurs et développement de l'agriculture dans la zone sahélienne. *Congrès sur la lutte contre les insectes en milieu tropical*. 1. *Cultures tropicales*. Marseille, 13-16 mars 1979 : 773-799.
- SLOBODKIN, L.B., SMITH, F.E. and HAIRSTON, N.G. (1967). — Regulation in terrestrial ecosystems and the implied balance of nature. *Amer. Natur.*, 101 : 109-124.
- SMITH, M.H. (1971). — Food as a limiting factor in the population ecology of *Peromyscus polionotus* (Wagner). *Ann. Zool. Fennici*, 8 : 109-112.
- TAYLOR, K.D. et GREEN, M.G. (1976). — The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J. Zool. (Lond.)*, 180 : 367-389.