

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

II. LE CAS DE *TATERILLUS PYGARGUS*
EN ZONE SAHELIENNE *

A.R. POULET, G. COUTURIER, B. HUBERT et F. ADAM
Laboratoire de Zoologie Appliquée de l'O.R.ST.O.M.
B.P. 1386 Dakar, Sénégal

Dans le but de préciser le rôle du facteur « alimentaire » dans la dynamique des populations de rongeurs sahéliens, nous avons entrepris de modifier les conditions naturelles rencontrées par une population de *Taterillus pygargus*, en mettant à la disposition de celle-ci un surplus alimentaire permanent.

Les observations se sont poursuivies pendant un cycle annuel complet, de novembre 1976 à novembre 1977, mais la distribution de l'aliment artificiel s'est limitée à la saison sèche, d'octobre 1976 à juin 1977.

Les observations ont porté sur d'éventuelles modifications du cycle de reproduction et sur les variations de densités. La saison de reproduction des *Taterillus* commençant avec la fin des pluies en octobre, l'expérience a touché la génération parentale 1976 et la cohorte annuelle 1976-1977.

La savane sahélienne de Fété-Olé a été choisie comme lieu de l'expérience, car elle supporte sur la majorité de sa surface (90 % à 92 %) un peuplement monospécifique de rongeurs de l'espèce *Taterillus pygargus*; les autres espèces (*Arvicanthis niloticus*, *Mastomys erythroleucus* et *Taterillus gracilis*) sont à la fois rares, exceptionnelles et cantonnées dans les bas-fonds arbustifs qui ne couvrent que 8 à 10 % du milieu choisi [milieu mixte du km² de référence PBI de Fété-Olé, décrit par Bille *et al.* (1972) et Poulet (1972)]. *Taterillus pygargus* n'est pas discernable de *Taterillus*

* Ce travail 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).

gracilis sur des animaux vivants (Petter *et al.*, 1972), mais les deux espèces ne sont sympatriques qu'au niveau des dépressions dont les sols ont des tendances hydromorphes (Hubert *et al.*, 1977) ; hors de celles-ci, sur les dunes à sols sableux portant une savane ouverte à dominante de graminées annuelles, seule l'espèce *T. pygargus* peut vivre. Le choix de surfaces d'études sur les dunes exclut donc a priori la seconde espèce et il n'est pas nécessaire d'effectuer sur chaque individu du genre *Taterillus*, capturé en dune, la difficile et lente identification spécifique à partir des chromosomes (Matthey et Jotterand, 1972) ou des séro-protéines (Hubert et Baron, 1973) ; on peut être sûr qu'il s'agit, avec une très faible probabilité d'erreur, d'un *T. pygargus*.

MATERIEL ET METHODES

— Localisation : Deux surfaces, identiques aux yeux de l'observateur, furent choisies à 500 m l'une de l'autre sur des pentes de dunes à 2 %, orientées vers le sud et aboutissant vers le bas à de petites dépressions fermées. Deux carrés concentriques de 150 et 100 m de côtés furent matérialisés sur chacune d'elles par des bornes ; l'une des surfaces, le « quadrat Alimentation » (QA), fut approvisionnée d'octobre 1976 à juin 1977 avec un aliment artificiel, tandis que l'autre, le « quadrat témoin » (TQ), restait à l'état naturel.

— Végétation : Les pentes dunaires portent une végétation herbacée à *Aristida mutabilis*, *Blepharis linariifolia*, *Schoenefeldia gracilis* et *Polycarpea linearifolia*, groupement décrit par Bille et Poupon (1972).

— Protocole d'expérimentation : Les populations de rongeurs vivant sur ces surfaces furent étudiées à l'aide de piégeages, marquages et recaptures multiples, destinées à suivre les individus piégeables dans l'espace et le temps. Les piégeages eurent lieu chaque mois pendant la première partie de la saison de reproduction des rongeurs sahéliens, puis tous les deux mois pendant la seconde partie de la saison sèche de février à juin ; un contrôle fut effectué en novembre 1977 après la saison des pluies.

Chaque opération de piégeage, d'une durée de six nuits (cinq à sept selon les circonstances) fut réalisée avec un dispositif de 100 pièges type « ratière Manufrance » en grille carrée de 10 sur 10 à maille 10 m, posé sur l'hectare central de chacun des deux quadrats ; les pièges appâtés au beurre d'arachide chaque soir, étaient relevés tôt le matin ; les rongeurs capturés durant la nuit étaient examinés pour noter le sexe, le poids et l'état physiologique apparent ; après marquage individuel par amputation de doigts selon un code, ou contrôle du marquage préexistant, les animaux étaient relâchés sur place.

L'aliment artificiel qui fut distribué sur le quadrat approvisionné est un aliment pour animaux d'élevage, constitué de plusieurs céréales et complété pour obtenir une formule équilibrée ; cet aliment, utilisé de longue date dans nos élevages de rongeurs du Sénégal, permet une bonne croissance des jeunes et une excellente reproduction ; son appétence peut être considérée comme très satisfaisante ; il se présente sous la forme de petits cylindres de 3 cm sur 0,5 et il fut distribué à la volée sur l'ensemble du carré de 150 m de côté (2,25 ha) ; la zone approvisionnée recouvrait donc l'hectare piégé et une bande périphérique de 25 m de largeur, soit deux fois la bande périphérique supposée suffire pour contenir tous les domaines vitaux des individus sédentaires identifiés sur la surface piégée (12,5 m chez *T. pygargus*, Poulet, 1972).

La distribution fut de 3 kg tous les deux jours, sauf pendant les périodes de piégeages où elle fut interrompue ; la disponibilité journalière moyenne fut donc de 670 g par ha et l'apport total d'environ 150 kg par ha ; cette quantité, suffisante pour nourrir en élevage plus d'une centaine de *Taterillus* pendant neuf mois, fut au moins équivalente à la population naturelle de graines en 1976.

— Evaluation des densités : La densité « instantanée » est définie comme le nombre moyen d'individus exploitant chaque nuit une surface déterminée, pendant le temps nécessaire au piégeage (ici, une semaine) ; il faut donc séparer les individus « résidents », présents en permanence, au moins pendant le temps du piégeage, des individus qui ne font que traverser la surface et dont le nombre observé dépend de la durée du piégeage. Le calcul des densités, basé sur l'observation de la mobilité de chaque individu, n'a été effectué qu'après la fin de l'expérience afin d'intégrer le complément d'informations fourni par la comparaison entre piégeages successifs ; il a consisté d'abord à classer chaque individu selon son caractère « sédentaire » ou « erratique » au moment d'un piégeage donné ; les catégories suivantes furent ainsi déterminées :

a) *Les individus sédentaires ou « résidents » :*

— un individu pris deux fois ou plus au cours du même piégeage fut classé d'office comme sédentaire à l'échelle du piégeage et qualifié de « résident notoire » ;

— l'ensemble des individus pris une seule fois au cours d'un piégeage donné regroupe des individus mobiles et des sédentaires peu piégeables ou « résidents discrets » ; ceux-ci peuvent être détectés par l'examen des résultats des piégeages précédant et suivant le piégeage considéré ; à la limite certains individus peuvent ne pas apparaître un certain mois et être présents de manière discrète dans les piégeages précédents et suivants, toujours dans le même groupe de pièges. Inversement, certains individus apparaissent épisodiquement aux bords du dispositif de piégeage et sont en fait des sédentaires voisins qui ne sont pas réellement

impliqués dans l'exploitation de la surface et ne doivent pas être pris à part entière dans l'établissement de la densité. La liste des « résidents discrets » résulte donc d'une interprétation des faits observés et non d'un simple décompte.

b) *Les individus mobiles :*

— les qualificatifs de « passagers », « erratiques », « migrants »... recouvrent l'instabilité spatiale d'individus dont la caractéristique commune est l'exploitation, toujours brève et très inférieure à la durée du piégeage, des ressources de la surface étudiée ;

— le « flux journalier » se définit comme le nombre moyen d'individus qui traversent chaque jour la surface et l'exploitent au passage ; sa valeur se déduit du nombre d'individus capturés une seule fois et n'ayant jamais été identifiés ni avant, ni après le piégeage ; le chiffre obtenu est encore une estimation puisque, par exemple, il inclut des résidents discrets nouvellement installés et morts avant le piégeage suivant.

Au total, la somme « résidents apparents » + « résidents discrets » + « flux journalier » constitue la « charge » de la surface sur laquelle fonctionne le dispositif de piégeage. L'établissement de la charge dépend directement des résultats des piégeages et de l'interprétation de ceux-ci, tandis que la détermination de la surface concernée dépend de la connaissance des caractéristiques spatiales de l'espèce étudiée : la densité est le rapport de la charge à cette surface.

RESULTATS

1. — DENSITÉS

Le tableau I donne le détail du calcul des densités sur les deux quadrats « Approvisionné » (QA) et « Témoin » (QT). Pour favoriser les comparaisons, les chiffres obtenus ont été rapportés à une base 100 caractérisant arbitrairement les niveaux de densités du mois de novembre 1976 ; en effet, bien que les deux quadrats aient semblé identiques au moment de leur création en octobre, la densité de départ était plus importante sur le témoin : les variations de densité et de structures de populations présentent naturellement plus d'intérêt que les valeurs absolues trop représentatives des conditions locales.

Les courbes de la figure 1 montrent que l'évolution des densités fut très différente sur les deux quadrats :

— Sur le quadrat témoin, censé fournir une image des phénomènes naturels, les densités stagnèrent de novembre à février, pour ensuite chuter très brutalement jusqu'en juin, la décroissance se poursuivant pendant toute la saison des pluies 1977, avec, toutefois, une intensité moindre.

TABLEAU I

Evolution comparée des densités de Taterillus pygargus sur le quadrat approvisionné (QA) et le quadrat témoin (QT), de novembre 1976 à novembre 1977.

| Mois | N | D | J | F | A | J | N |
|------------------------------|------|------|------|------|------|------|-----|
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Résidents | 31 | 48 | 67 | 58 | 33 | 11 | 7 |
| Flux journalier | 1,0 | 1,0 | 1,7 | 1,4 | 1,2 | 0,7 | 0,3 |
| Charge totale | 32,0 | 49,0 | 68,7 | 59,4 | 34,2 | 11,7 | 7,3 |
| Densité (ind./ha) | 24,2 | 37,1 | 52,0 | 45,0 | 25,9 | 8,9 | 5,5 |
| Densité relative | 100 | 153 | 215 | 186 | 107 | 37 | 23 |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Résidents | 41 | 45 | 41 | 44 | 35 | 12 | 4 |
| Flux journalier | 2,4 | 0,8 | 1,7 | 2,3 | 2,2 | 1,3 | 0,2 |
| Charge totale | 43,4 | 45,8 | 42,7 | 46,3 | 37,2 | 13,3 | 4,2 |
| Densité (ind./ha) | 32,8 | 34,6 | 32,3 | 35,0 | 28,1 | 10,1 | 3,2 |
| Densité relative | 100 | 106 | 99 | 107 | 86 | 31 | 10 |

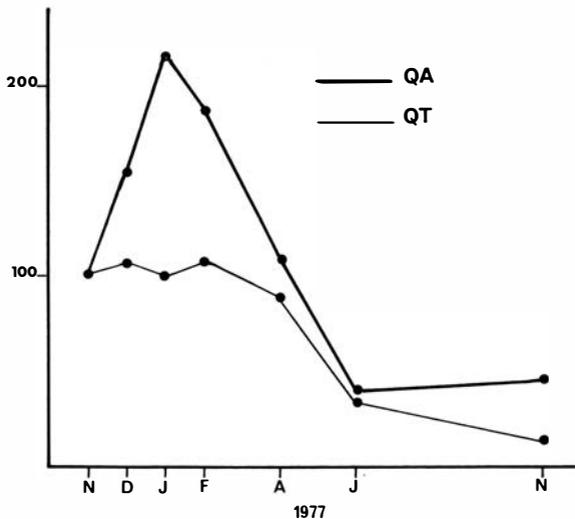


Figure 1. — Variations des densités relatives sur les deux quadrats. La base 100 correspond à la densité en novembre 1976. QA = quadrat approvisionné ; QT = quadrat témoin.

Du minimum annuel d'octobre 1976 au minimum annuel d'octobre 1977, la réduction de densités a été ainsi de 79 % (de 22,4 ind./ha à 4,8, un an plus tard) ; de novembre à février, malgré une reproduction potentiellement bonne (saison de reproduction de plus de quatre mois, taux d'activité reproductrice élevé, bonne fécondité, et même début de reproduction de la première sous-cohorte 1976), la natalité a à peine équilibré la mortalité ; de février à juin, période d'arrêt de la reproduction, la diminution des densités due à la seule mortalité a atteint 71 % en quatre mois, soit un taux moyen de mortalité mensuelle de 27 % sur les individus piégeables ; ce taux qui a culminé à 40 % entre avril et juin est revenu à 22 % pendant la saison des pluies 1977.

— Sur le quadrat « Approvisionné », l'évolution fut toute différente ; une augmentation spectaculaire des densités eut lieu de novembre à janvier, suivie d'une chute non moins spectaculaire après cette date : après un doublement des densités en moins de deux mois, une décroissance de cinq mois réduisit de 83 % le maximum de janvier. Le taux mensuel moyen de disparition (= mortalité ?) entre janvier et juin fut de 30 % avec une pointe de 41 % entre avril et juin ; pendant les pluies, la disparition tomba à 10 % par mois.

2. — STRUCTURE DES POPULATIONS

Ces premières courbes traduisent les variations de densité, mais n'apportent pas d'informations sur leur nature. Dans le contexte d'une expérimentation par marquages-recaptures multiples, on ne peut pas connaître avec précision l'âge réel des animaux capturés : une étude démographique est donc a fortiori exclue ; il faut se contenter d'examiner les variations de structure en fonction de la mobilité des individus (résidents ou passagers), de leur sexe et de leur âge physiologique (juvéniles ou adultes).

Les graphiques de la figure 2 expriment les variations de taux de juvéniles dans différentes parties des populations étudiées.

Dans presque tous les cas, le nombre de juvéniles croît de décembre à avril, puis décroît ensuite : ceci traduit le rajeunissement de la population à la suite de la reproduction, puis son vieillissement en fin de saison sèche, les juvéniles disparaissant évidemment au début de la saison de reproduction suivante. La distinction « passagers-résidents » montre que les juvéniles constituent l'essentiel du « flux journalier » et que leur proportion dans cette catégorie d'individus est significativement plus importante que chez les résidents : 20 ± 6 % chez les résidents du témoin, 58 ± 13 % chez les passagers du même quadrat. Le flux journalier a pratiquement la même composition sur les deux quadrats mais il est cependant plus dense sur le quadrat témoin (en moyenne 1,8 individus par ha contre 1,2 sur quadrat approvisionné).

Chez les individus résidents, les juvéniles sont significative-

ment plus nombreux en novembre sur le quadrat approvisionné que sur le témoin ; mais les sexes étant séparés, les juvéniles sont ensuite, de février à juin, proportionnellement moins nombreux sur le quadrat approvisionné et ce phénomène est plus marqué chez les mâles que chez les femelles, même si on remplace les femelles classées juvéniles par les femelles de poids inférieur à 34 g.

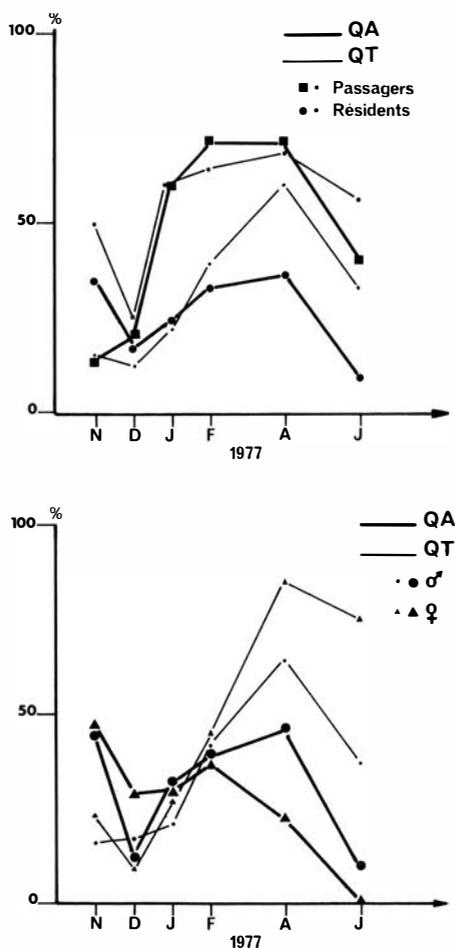


Figure 2. — En haut : évolution des pourcentages de juvéniles parmi les « résidents » et parmi les « passagers » des deux quadrats ;
En bas : évolution par sexe chez les seuls « résidents » (les jeunes mâles sont les individus de poids inférieur à 39 g ; les jeunes femelles sont les individus de poids inférieur à 34 g).

3. — SÉDENTARISATION DES INDIVIDUS

Les divergences constatées entre l'intensité des flux journaliers sur les deux quadrats et entre les taux de juvéniles, amènent naturellement à s'interroger sur les différences possibles dans l'installation de nouveaux résidents et l'âge physiologique de ces derniers.

Le graphique de la figure 3 porte sur la variation mensuelle, en densités relatives, du nombre de nouveaux individus résidents, et du nombre de juvéniles parmi ceux-ci, sur les deux quadrats. Sur le témoin, le nombre de nouveaux résidents diminue constamment à travers la saison sèche, et leur proportion parmi les résidents diminue aussi ; sur le quadrat approvisionné, par contre, le nombre de nouveaux résidents augmente jusqu'en janvier, alors que pendant la même période les juvéniles deviennent moins nombreux parmi ceux-ci.

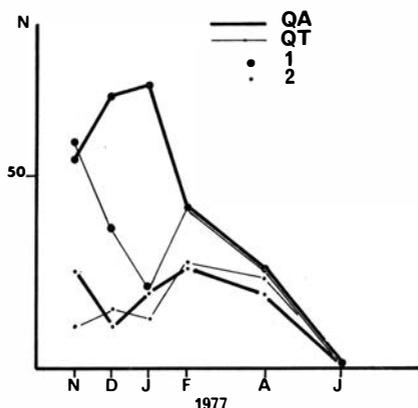


Figure 3. — Variations relatives du nombre (N) de nouveaux résidents (1) et du nombre de nouveaux résidents classés juvéniles (2).

L'explication de ce fait est que l'installation de nouveaux individus résidents sur la surface approvisionnée est due en décembre-janvier à des adultes et non à des juvéniles comme sur le témoin : il y a donc une nette concentration d'adultes et non simple fixation de juvéniles en dispersion.

4. — TABLES DE PRÉSENCE

De l'observation de la présence des résidents à partir de leur installation, il est possible de tirer des tables de présence mois sur mois, de calculer des taux de présence et des temps moyens de résidence ; de telles tables, dont le détail est donné au tableau II,

et qui sont résumées au tableau III, ne sont pas exactement des tables de survie, car, il n'est pas possible de distinguer les morts des émigrants ; cependant, les renseignements obtenus donnent une idée de la vitesse de disparition des individus ; celle-ci est pratiquement constante de novembre à avril sur le quadrat témoin, avec un taux moyen mensuel de 24 % ; d'avril à juin, la disparition s'accélère et atteint 37 %, pour ensuite se ralentir à 30 % durant les pluies ; sur le quadrat approvisionné, la vitesse de disparition est d'abord très faible, 16 à 8 % en novembre et décembre, puis il y a une amplification du phénomène, et la vitesse atteint 30 % par mois de janvier à avril ; d'avril à juin, la disparition se fait comme sur la surface témoin, soit 37 % par mois ; enfin cette disparition se limite à 23 % pendant les pluies. En fait, étant donné la faiblesse des effectifs permettant les calculs, les différences enregistrées ne sont significatives ($p < 0,05$) qu'entre décembre et janvier, où le taux de présence sur la surface approvisionnée a été particulièrement élevé ; bien que les taux de disparition ne varient pas de manière statistiquement significative sur le quadrat témoin au fil du temps, l'augmentation de ces taux en fin de saison sèche, constatée sur les deux quadrats, ne semble pas due au seul hasard ; il y a probablement soit augmentation de la mortalité, soit mobilité accrue des individus. Les courbes de la figure 4 montrent l'évolution de la présence des résidents à partir de leur installation entre novembre et avril. Des différences importantes apparaissent pour les individus installés en novembre ; les taux de présence sont très élevés sur le quadrat approvisionné de janvier à avril, et les temps moyens de présence ou d'espérance de résidence sont plus élevés sur la surface approvisionnée que dans le milieu naturel. Le tableau IV donne une image globale de la présence des résidents à partir de leur installation, ainsi que leurs espérances de résidence.

5. — DOMAINES VITAEUX

La mobilité semble plutôt se ralentir sur le quadrat approvisionné, comme en témoignent d'une part la réduction progressive du flux journalier en fin de saison sèche, et d'autre part la réduction de la taille des domaines vitaux exprimée par la moyenne des distances maximum de recaptures des résidents notoires ; les valeurs trouvées sont portées sur le tableau V. Bien que les variations constatées ne soient pas statistiquement significatives la tendance est à la réduction des domaines vitaux avec des valeurs plus importantes en novembre-décembre, puis moins importantes de janvier à juin sur le quadrat approvisionné, comparativement au témoin.

6. — POIDS MOYEN ET COURBES DE CROISSANCE

Les conséquences de la mise à disposition d'un supplément nutritionnel ont aussi été recherchées au niveau des poids corpo-

TABLEAU

Tables de présence des nouveaux résidents avec les variations de résidence

| Mois | N | D | J | F | A | J | N |
|-----------------------|-----|-------------|-------------|------------|-------------|-----|-----|
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Novembre | | | | | | | |
| — Effectifs | 24 | 20 (— 1) | 13 (— 2) | 8 | 3 | 2 | 1 |
| — % | 100 | 84 | 57 | 38 | 14 | 10 | 5 |
| — Temps moyen | 3,4 | 3,0 | 3,1 | 2,3 | 5,4 | 5,6 | 5,7 |
| Décembre | | | | | | | |
| — Effectifs | | 15 | 12 (— 1) | 8 | 3 | 1 | 0 |
| — % | | 100 | 80 | 57 | 21 | 7 | 0 |
| — Temps moyen | | 2,8 | 2,4 | 2,2 | 2,2 | 2,5 | — |
| Janvier | | | | | | | |
| — Effectifs | | | 7 | 7 (— 2) | 4 | 1 | 0 |
| — % | | | 100 | 100 | 80 | 20 | 0 |
| — Temps moyen | | | 4,3 | 3,3 | 1,9 | 2,5 | — |
| Février | | | | | | | |
| — Effectifs | | | | 17 | 12 (— 2) | 2 | 1 |
| — % | | | | 100 | 71 | 13 | 7 |
| — Temps moyen | | | | 3,3 | 2,2 | 5,6 | 3,7 |
| Avril | | | | | | | |
| — Effectifs | | | | | 10 | 7 | 0 |
| — % | | | | | 100 | 70 | 0 |
| — Temps moyen | | | | | 3,5 | 2,5 | — |

rels ; les poids moyens des individus adultes résidents ont été rassemblés au tableau VI et traduits graphiquement sur la figure V. Dans l'ensemble les poids des mâles du quadrat approvisionné sont supérieurs à ceux des mâles du quadrat témoin, mais cette différence n'apparaît pour les femelles qu'en fin de saison sèche.

En observant les variations de poids des individus résidents classés juvéniles à leur première capture et en estimant leur âge à cette époque, il a été possible de construire des courbes de crois-

[I

d'effectifs et de pourcentage, ainsi que la durée moyenne en mois.

| MOIS | N | D | J | F | A | J | N |
|------------------------------|-----|-----|-------------|-------------|------------|-----|-----|
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Novembre | | | | | | | |
| — Effectifs | 17 | 15 | 15 (— 2) | 9 (— 1) | 6 | 1 | 1 |
| — % | 100 | 88 | 88 | 60 | 43 | 7 | 7 |
| — Temps moyen | 4,7 | 4,3 | 3,3 | 3,6 | 2,6 | 8,7 | 3,7 |
| Décembre | | | | | | | |
| — Effectifs | | 22 | 22 (— 1) | 13 (— 2) | 3 (— 1) | 1 | 0 |
| — % | | 100 | 100 | 62 | 16 | 6 | 0 |
| — Temps moyen | | 2,9 | 1,9 | 1,8 | 2,2 | 2,5 | — |
| Janvier | | | | | | | |
| — Effectifs | | | 23 | 19 (— 3) | 7 (— 3) | 3 | 2 |
| — % | | | 100 | 83 | 35 | 18 | 12 |
| — Temps moyen | | | 3,8 | 3,5 | 4,8 | 6,6 | 3,7 |
| Février | | | | | | | |
| — Effectifs | | | | 11 | 9 | 2 | 0 |
| — % | | | | 100 | 82 | 18 | 0 |
| — Temps moyen | | | | 3,3 | 1,8 | 2,5 | — |
| Avril | | | | | | | |
| — Effectifs | | | | | 7 | 4 | 0 |
| — % | | | | | 100 | 57 | 0 |
| — Temps moyen | | | | | 3,0 | 2,5 | — |

sance moyenne par sexe et par quadrat : les résultats obtenus sont portés au tableau VII et sur la figure 6 ; il n'apparaît pas de différence de croissance entre les femelles des deux quadrats, mais les mâles du quadrat approvisionné semblent grandir plus, et plus vite, que ceux du quadrat témoin. On remarque, au passage, que la limite du poids adulte est atteinte vers trois mois pour les femelles, et vers cinq mois et plus chez les mâles : cette différence explique qu'en l'absence de critères d'âge objectifs, les mâles

TABLEAU III

Taux de présence de l'ensemble des résidents d'un mois sur l'autre, sur les deux quadrats.

| Mois | N | D | J | F | A | J | N |
|-------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---|
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Effectifs mois/mois | (41-30) | (44-33) | (35-27) | (41-24) | (31-12) | (12-2) | |
| % présence mois/mois | 73 % | 75 % | 77 % | 77 % | 62 % | 70 % | |
| Sécurité | /57-86/ | /59-87/ | /59-89/ | /65-85/ | /48-76/ | /47-87/ | |
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Effectifs mois/mois | (31-26) | (48-44) | (64-45) | (50-25) | (28-11) | (11-3) | |
| % présence mois/mois | 84 % | 92 % | 70 % | 71 % | 63 % | 77 % | |

juvéniles semblent toujours nettement plus nombreux que les femelles.

7. — ACTIVITÉ REPRODUCTRICE

Le dernier point, sur lequel l'effet de supplément alimentaire a été examiné, est l'activité reproductrice. Le tableau VIII donne les pourcentages d'adultes sexuellement actifs parmi les adultes résidents des deux sexes sur les deux quadrats. Les différences observées ne semblent pas significatives, mais cela peut être dû à la faiblesse des effectifs. L'élément important est la présence de femelles gestantes en février et surtout en avril sur le quadrat approvisionné, alors que sur le témoin, comme d'ailleurs dans toute la zone, il n'y avait plus aucune femelle pleine depuis la fin janvier. Au total, en janvier, février et avril, six gestations ont été observées sur le quadrat approvisionné pour une seule sur le témoin.

DISCUSSION

Taterillus pygargus est un rongeur granivore, qui complète son régime avec des insectes et, pendant la courte saison des pluies, avec de jeunes pousses d'herbe.

La période de reproduction commence dès septembre-octobre, à la fin de la saison des pluies, au moment de la production des graines ; la quantité de nourriture disponible pendant les neuf mois de la saison sèche se trouve donc fixée dès cette époque.

TABLEAU IV

Présence globale des nouveaux résidents à partir de leur installation : décroissance des effectifs, taux de présence d'un mois sur l'autre, et espérance de résidence ou temps moyen de présence à partir de l'installation au temps $T = 0$, ou de tout autre temps exprimé en mois.

| Temps de résidence (en mois) | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 12 |
|---------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | | | |
| Effectifs | 100 | 84 | 64 | 44 | 22 | 15 | 9 | 8 | 2 |
| % présence mois /mois | 84 | 76 | 68 | 50 | 69 | 57 | 96 | 75 | |
| Espérance de résidence | 3,2 | 2,8 | 2,5 | 2,4 | 3,3 | 3,6 | 4,8 | 4,0 | 3,7 |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | | | |
| Effectifs | 100 | 89 | 70 | 45 | 25 | 20 | 16 | 8 | 8 |
| % présence mois /mois | 89 | 79 | 64 | 55 | 83 | 76 | 51 | 78 | |
| Espérance de résidence | 3,5 | 2,9 | 2,6 | 2,7 | 3,5 | 3,1 | 2,9 | 4,3 | 3,7 |

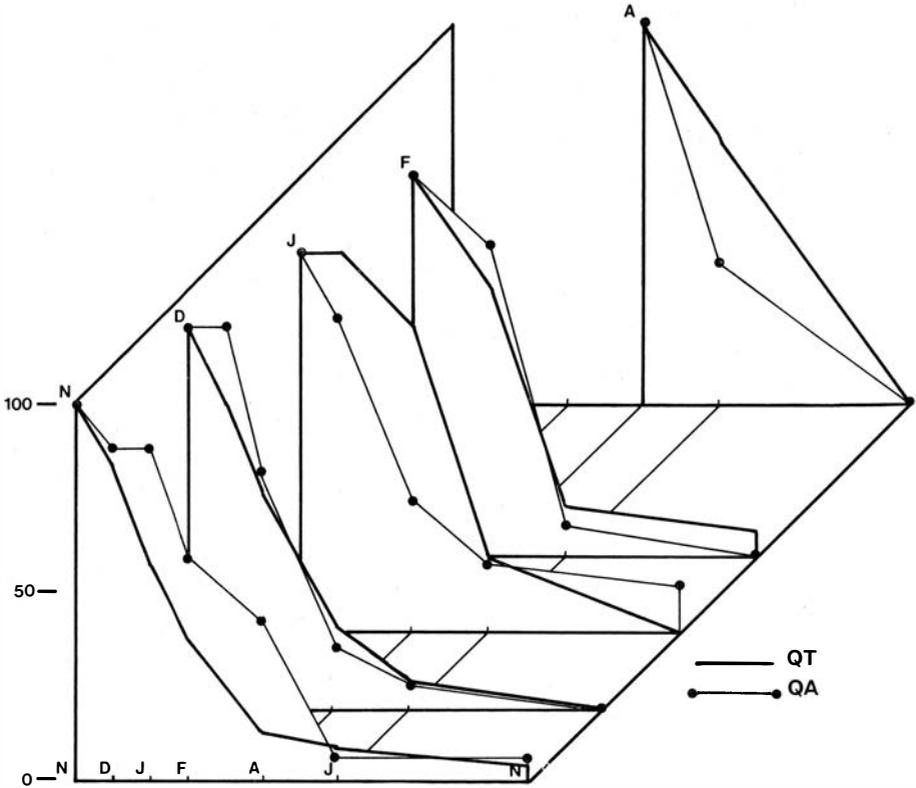


Figure 4. — Courbes de présence des résidents à partir de leur installation sur les quadrats, de novembre (N) à avril (A).

D'une année à l'autre les caractéristiques de la saison de reproduction varient beaucoup, il est donc légitime de se demander quelle est l'influence des disponibilités alimentaires sur les relations natalité-mortalité qui régissent la dynamique des populations.

L'expérience dont nous avons donné plus haut les résultats, montre qu'en présence d'un supplément nutritionnel les *Taterillus* sont capables de prolonger leur saison de reproduction d'au moins deux mois, mais il n'a pas été possible de mettre en évidence un accroissement de l'intensité reproductrice. Des expériences similaires ont été tentées de longue date ; Bendell (1959) n'a pas constaté d'augmentation de la longueur de la saison de reproduction chez *Peromyscus leucopus*, alors que Watts (1970) remarquait le contraire chez *Apodemus sylvaticus* et chez *Clethrionomys glareolus* ; Bujalska (1975) pour cette dernière espèce observait un déclenchement précoce de la reproduction, un abaissement de l'âge des premières gestations, mais aucune différence dans les taux de femelles gestantes. Plus récemment Hansen et Batzli

TABLEAU V

Evolution des moyennes des \overline{DMR} (distances maximum de recaptures) exprimées en mètres, sur les deux quadrats.

| Mois | N | D | J | F | A | J | N |
|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------|
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Nombre | 17 | 18 | 48 | 34 | 16 | 2 | 7 |
| \overline{DMR} | 19,5 | 16,5 | 15,4 | 12,6 | 8,4 | 0 | 16,6 |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Nombre | 13 | 16 | 22 | 26 | 15 | 5 | 1 |
| \overline{DMR} | 14,2 | 13,6 | 16,6 | 14,4 | 8,9 | 5,6 | 20,0 |
| Sécu-) max. | (21,2) | (17,8) | (21,3) | (18,7) | (15,4) | (16,3) | — |
| rité { min. | (7,2) | (9,4) | (11,9) | (10,1) | (2,4) | (0,0) | — |

TABLEAU VI

Evolution des poids moyens des individus de chaque sexe classés « résidents adultes » sur les deux quadrats.

| Mois | N | D | J | F | A | J | N |
|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| MALES | | | | | | | |
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Nombre | 8 | 19 | 25 | 19 | 11 | 9 | 4 |
| Poids moyen | 59,9 g | 51,3 g | 51,4 g | 49,7 g | 46,3 g | 47,0 g | 45,8 g |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Nombre | 16 | 19 | 13 | 13 | 8 | 5 | — |
| Poids moyen | 55,6 g | 52,5 g | 48,3 g | 46,5 g | 43,8 g | 45,6 g | — |
| Sécu-) max. | (59,8) | (56,5) | (51,6) | (49,6) | (46,7) | (51,9) | — |
| rité { min. | (51,4) | (48,5) | (45,0) | (43,4) | (40,9) | (39,3) | — |
| FEMELLES | | | | | | | |
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | | | |
| Nombre | 10 | 17 | 26 | 20 | 8 | 0 | 3 |
| Poids moyen | 43,9 g | 42,9 g | 38,7 g | 37,4 g | 37,1 g | — | 35,7 g |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | | | |
| Nombre | 18 | 17 | 14 | 14 | 6 | 3 | 4 |
| Poids moyen | 43,2 g | 47,1 g | 43,2 g | 39,9 g | 33,5 g | 32,0 g | 37,3 g |
| Sécu-) max. | (47,5) | (50,4) | (47,1) | (43,2) | (38,6) | (38,1) | (49,4) |
| rité { min. | (38,9) | (43,8) | (39,3) | (36,6) | (28,4) | (25,9) | (25,2) |

Les valeurs obtenues sur le quadrat approvisionné qui apparaissent statistiquement différentes de leurs homologues du quadrat témoin, sont en *italiques*.

(1979) ne détectaient comme unique effet d'un supplément de nourriture sur une population de *Peromyscus*, qu'un début plus précoce de la reproduction au printemps.

Taylor et Green (1976), après avoir mis du blé à la disposition d'*Arvicanthis niloticus* et de *Mastomys natalensis*, sont parvenus à maintenir la reproduction de la première espèce, mais ont échoué avec la seconde, bien que celle-ci ait largement profité de

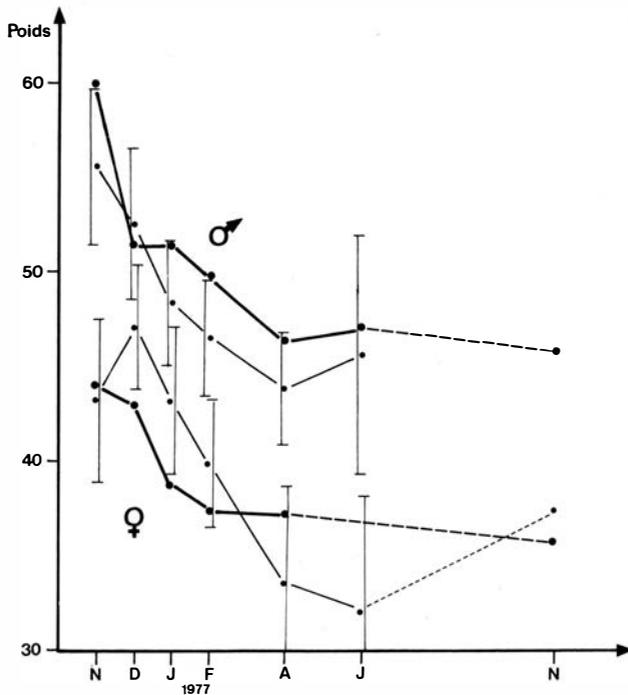


Figure 5. — Evolution des poids moyens (g) des résidents adultes, selon les sexes et les quadrats.

la distribution de blé comme en témoignaient les contenus stomacaux. Ces auteurs ont émis l'hypothèse que la reproduction des *Mastomys* n'avait pu être prolongée pour des raisons tenant à la qualité de la nourriture disponible, indépendamment de sa quantité qui avait été modifiée par le supplément fourni.

Dans le cas des *Taterillus* le supplément nutritionnel joue bien un rôle quantitatif, puisque les animaux du quadrat approvisionné sont généralement plus lourds en fin de saison sèche, au moment où les disponibilités d'aliments naturels sont à leur minimum. La même chose a été constatée par Flowerdew (1972)

TABLEAU VII

Evolution des poids moyens des individus classés « juvéniles » à leur première capture.

| ESTIMATION DE L'AGE PAR MOIS | 1 (0-1) | 2 (1-2) | 3 (2-3) | 4 (3-4) | 5 (4-5) |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| MALES | | | | | |
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | |
| Effectifs | 3 | 7 | 16 | 9 | 11 |
| Poids moyens | 15,3 g | 24,0 g | 33,5 g | 40,2 g | 39,7 g |
| Sécurité | (3,7-26,9) | (22,7-25,3) | (29,0-35,0) | (37,9-42,5) | (36,9-42,5) |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | |
| Effectifs | 1 | 8 | 12 | 8 | 10 |
| Poids moyens | 19,0 g | 24,3 g | 35,5 g | 34,3 g | 36,3 g |
| Sécurité | (—) | (22,2-26,4) | (32,9-38,1) | (27,5-41,1) | (33,1-39,5) |
| FEMELLES | | | | | |
| QUADRAT APPROVISIONNE | | | | | |
| Effectifs | 5 | 8 | 7 | 4 | 5 |
| Poids moyens | 17,6 g | 25,6 g | 31,3 g | 34,8 g | 36,8 g |
| Sécurité | (16,8-18,4) | (23,6-27,6) | (29,4-33,2) | (29,7-39,9) | (30,8-42,8) |
| QUADRAT TEMOIN | | | | | |
| Effectifs | 4 | 12 | 11 | 3 | 7 |
| Poids moyens | 17,8 g | 24,8 g | 30,1 g | 37,3 g | 36,4 g |
| Sécurité | (16,9-18,7) | (22,5-27,1) | (26,3-33,9) | (23,3-51,3) | (32,3-40,5) |

TABLEAU VIII

Taux d'activité reproductrice (pourcentage d'individus sexuellement actifs parmi les adultes) et nombre de femelles gestantes détectées sur les deux quadrats.

| MOIS | N | D | J | F | A | J | N |
|------------------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|--------|
| MALES | | | | | | | |
| Témoin | 88 % | 84 % | 85 % | 54 % | 0 % | 40 % | — |
| Sécurité | /59-98/ | /59-96/ | /52-98/ | /22-78/ | /0-37/ | /5-85/ | |
| Approvisionné | 100 % | 79 % | 92 % | 92 % | 0 % | 22 % | 25 % |
| FEMELLES | | | | | | | |
| Témoin | 72 % | 67 % | 21 % | 14 % | 0 % | 0 % | 0 % |
| Sécurité | /44-89/ | /39-85/ | /5-54/ | /2-46/ | /0-46/ | / — / | /1-81/ |
| Approvisionné | 80 % | 53 % | 31 % | 15 % | 25 % | — | 0 % |
| Gestation | | | | | | | |
| Témoin | 5 | 8 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Approvisionné | 5 | 4 | 2 | 2 | 2 | — | 0 |

qui vit des *Apodemus* augmenter leur poids de 20 % ; chez les *Arvicanthis* et les *Mastomys* du Kenya, dont il a été question plus haut, l'augmentation de poids s'accompagnant de la constitution d'abondantes réserves de graisse.

Krebs et Delong (1965) ont constaté aussi qu'un supplément alimentaire provoquait chez *Microtus californicus* une améliora-

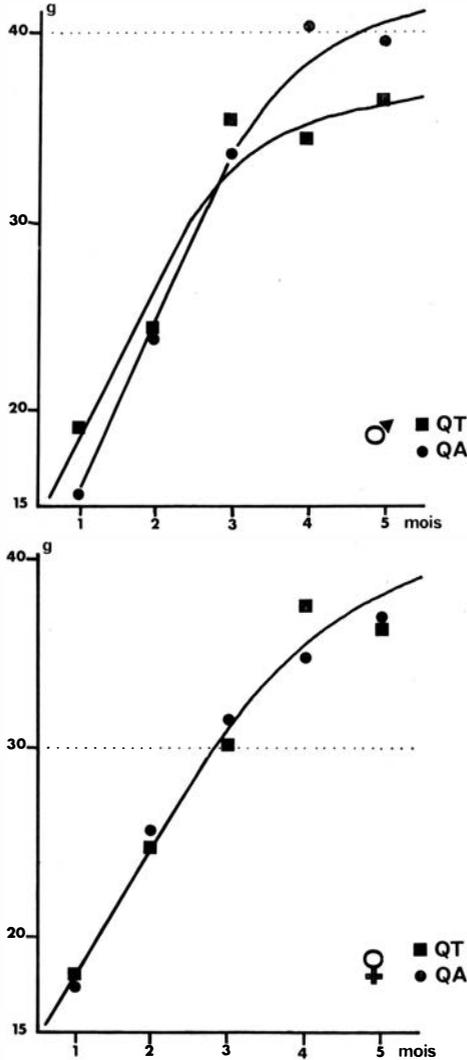


Figure 6. — Courbes de croissance pondérale des mâles et des femelles sur les deux quadrats. Les pointillés représentent les limites de poids des adultes dans les deux sexes.

tion des courbes de croissance : cela semble être également le cas pour les *Taterillus*, mais uniquement chez les mâles.

En l'absence de différences dans l'intensité de l'activité reproductrice, les raisons de l'augmentation spectaculaire des densités sur le quadrat approvisionné ne peuvent être recherchées que dans une concentration d'individus venus d'ailleurs : c'est l'immigration qui est en cause et non la natalité.

L'examen des structures de population a montré que la présence du supplément alimentaire provoquait une sédentarisation importante des individus mobiles, l'avantage allant aux adultes sur les juvéniles et aux mâles sur les femelles ; une telle influence du comportement sur les variations de densités a été discutée par Fordham (1971), qui a observé chez *Peromyscus maniculatus* une augmentation de densité imputable surtout aux femelles ; l'auteur mettait en cause l'agressivité des mâles et suggérait que les conséquences du supplément alimentaire devaient être très différentes sur chaque sexe.

Après avoir examiné les facteurs de croissance de la population — natalité et immigration — il faut maintenant envisager les facteurs de réduction, c'est-à-dire la mortalité et l'émigration. Ayant mis en évidence que l'apport alimentaire induisait une concentration d'individus, il est logique de penser que l'émigration ne peut qu'être inférieure ou, au pire, égale sur le quadrat approvisionné que sur le témoin. La mortalité est responsable de la diminution des densités ; l'établissement de tables de présence montre que si les individus du quadrat approvisionné disparaissent beaucoup moins vite au début, jusqu'en janvier, il n'y a plus après cette date de différences avec le témoin. La disparition des animaux due presque exclusivement à la mortalité est très rapide : le facteur de mortalité est donc ici indépendant des disponibilités alimentaires. Chitty et Phipps (1966), à la suite de Krebs et Delong (1965), avaient déjà attiré l'attention sur l'impossibilité d'arrêter le déclin des populations de *Microtus californicus* en fournissant un supplément nutritionnel, ce qui impliquait que la principale cause de mortalité n'était pas d'ordre alimentaire.

La chute spectaculaire des densités de *Taterillus* dans le Sahel sénégalais en 1976-1977, malgré une bonne saison de reproduction, ne peut pas être imputée à une famine ; catastrophe climatique et prédation excessive étant à exclure, l'hypothèse d'une épizootie ne saurait être écartée pour expliquer la mortalité.

CONCLUSIONS

Les conclusions à tirer de cette expérience sont les suivantes :
— la quantité de nourriture disponible joue un rôle important dans la sédentarisation des jeunes *Taterillus* ; il existe une concurrence entre individus, qui joue en faveur des mâles ;

— la nourriture ne semble pas constituer un facteur limitant de l'intensité de la reproduction au début de la saison sèche lorsque les disponibilités alimentaires du milieu sont à leur maximum, mais la longueur de la saison de reproduction est sous la dépendance de la quantité de nourriture disponible puisqu'il est possible de prolonger celle-ci en ajoutant un supplément nutritionnel ;

— l'état physique des individus encore vivants en fin de saison sèche dépend de ce qui reste comme aliments disponibles à cette époque ;

— la mortalité intense qui a réduit très fortement la population de *Taterillus* en 1976-1977 n'a pas été causée par une limitation de la nourriture disponible.

RESUME

Un aliment artificiel à base de céréales fut distribué pendant les neuf mois de la saison sèche 1976-1977 sur 2,25 ha d'une savane sahélienne du Nord-Sénégal, qui supporte une population du Gerbillidé *Taterillus pygargus*.

Les résultats d'une série de piégeages avec marquages et recaptures multiples sur la surface approvisionnée et sur une surface témoin montrent que les conséquences du supplément nutritionnel furent d'une part une prolongation de la saison de reproduction, d'autre part une concentration d'individus pendant la première partie de la saison sèche, de novembre à janvier ; mais, le très fort déclin qui affecta la population de *Taterillus* dès le mois de décembre 1976 ne fut pas modifié par la présence du supplément alimentaire : l'origine de la mortalité ne pouvait donc être une raréfaction de la nourriture disponible.

SUMMARY

A food supplement was provided every second day during the nine months of the dry season to a population of the gerbil *Taterillus pygargus* on the former IBP study site of Fété-Olé, Northern Senegal. The effects of this supplementary food were assessed by comparison with the population of a control quadrat set up in the same dry bush savanna.

During the first three months of food provisioning, a spectacular increase of *Taterillus pygargus* numbers was noticed on the provisioned quadrat (QA), as compared to the control area (QT). This was entirely due to a concentration of mature individuals, mostly adult males. Food provisioning also had a beneficial effect upon the growth curve of young individuals, and on the adult body weight, in both sexes. The breeding season of the females was

also lengthened on the provisioned quadrat, but the production of young was not significantly different on the two quadrats.

However, food provisioning during the lean part of the year was unable to prevent or slow down the sharp population decline of this species which took place from January to June 1977, at Fété-Olé as well as all over Northern Senegal. Such a population crash cannot therefore be ascribed to a mere shortage of food.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C., LEPAGE, M., MOREL, G. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahéenne du Ferlo septentrional, Sénégal : Présentation de la région. *Terre et Vie*, 26 : 332-350.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahéenne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *Terre et Vie*, 26 : 351-365.
- BENDELL, J.F. (1959). — Food as a control of a population of White-footed mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fisher). *Can. J. Zool.*, 37 : 173-209.
- BUJALSKA, G. (1975). — The effect of supplementary food on some parameters in a island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Bull. Acad. Pol. Sci., Sér. Sci. Biol. Cl. II*, 23-27.
- CHITTY, D. et PHIPPS, E. (1966). — Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole. *J. Anim. Ecol.*, 35 : 313-331.
- FLOWERDEW, J.R. (1972). — The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *J. Anim. Ecol.*, 41 : 553-566.
- FORDHAM, R.A. (1971). — Field population of deer mice with supplemental food. *Ecology*, 52 : 137-146.
- HANSEN, L.P. et BATZLI, G.O. (1979). — Influence of supplemental food on local populations of *Peromyscus leucopus*. *J. Mamm.*, 60 : 335-342.
- HUBERT, B. et BARON, J.C. (1972). — Détermination de *Taterillus* (Rodentia, Gerbillidae) from Senegal by serum electrophoresis. *Anim. Blood. Grps. Biochem. Genet.*, 4 : 51-54.
- HUBERT, B., LEPRUN, J.C. et POULET, A.R. (1977). — Importance écologique des facteurs édaphiques dans la répartition spatiale de quelques rongeurs au Sénégal. *Mammalia*, 41 : 36-59.
- KREBS, C.J. et DELONG, K.T. (1965). — A *Microtus* population with supplemental food. *J. Mamm.*, 46 : 566-573.
- MATTHEY R. et JOTTERAND, M. (1972). — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Th. (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- PETTER, F., POULET, A.R., HUBERT, B. et ADAM, F. (1972). — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal. *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A.R. (1972 a). — Recherches écologiques sur une savane sahéenne du Ferlo septentrional, Sénégal : Les mammifères. *Terre et Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A.R. (1972 b). — Caractéristiques spatiales de *Taterillus pugargus* dans le Sahel sénégalais. *Mammalia*, 36 : 579-606.
- 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 : 367-390.
- WATTS, C.H.S. (1970). — Effect of supplementary food on breeding in woodland rodents. *J. Mamm.*, 51 : 169-171.