

Université Abdou Moumouni de Niamey



THESE

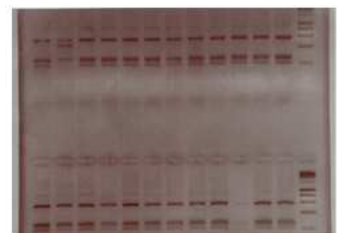
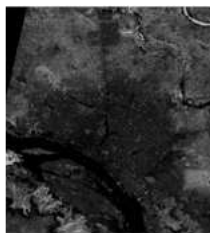
Pour obtenir le grade de docteur de l'Université Abdou Moumouni
Spécialité : Génétique et Biologie Moléculaire

Présentée et soutenue publiquement par

Madougou GARBA

le vendredi 21 décembre 2012

**Rongeurs urbains et invasion biologique
dans le sud ouest du Niger :
écologie des communautés et génétique des populations**



Devant le jury composé de :

- M. A. YENIKOYE**, Professeur, UAM – Président de Jury
Mme. R. SIDIKOU, Maître de Conférences, UAM – Directrice de thèse
M. J. SIMPORE, Professeur, Université de Ouagadougou – Rapporteur
M. M. SEMBENE, Professeur, UCAD de Dakar – Rapporteur
M. S. ATTA, Maître de Conférences, CRA – Rapporteur
M. A. HAUGUI, Chargé de Recherches, INRAN – Examineur
M. G. DOBIGNY, Chargé de Recherches IRD – Superviseur scientifique

REMERCIEMENTS

Les responsables nigériens chargés de l'agriculture sont conscients des problèmes posés par les rongeurs, dans les champs mais également dans les habitations. C'est une des raisons qui a justifié ma mise en position de stage par le Ministère de l'Agriculture afin de me permettre de réaliser cette thèse. Je tiens ici à remercier chaleureusement les services du Ministère de l'Agriculture, en particulier la Direction Générale de la Protection des Végétaux (DGPV) et son directeur, Monsieur Abdou CHAIBOU, qui m'ont offert cette opportunité.

C'est également pour moi l'occasion de remercier celles et ceux qui ont contribué d'une manière directe ou indirecte à sa mise en œuvre et sa réalisation.

Je remercie en premier lieu Mme Ramatou SIDIKOU, Maître de Conférences à l'Université Abdou Moumouni de Niamey, qui a bien voulu diriger mes travaux de thèse.

De même, je remercie vivement le Directeur général du Centre Régional Agrhymet (CRA) et ses collaborateurs, en particulier Messieurs Etienne SARR (responsable du Département Formation et Recherche, DFR), Sanoussi ATTA (responsable de la formation de base, DFR) et Mbaye N'DIAYE (responsable de la filière Protection des Végétaux, DFR) pour m'avoir accueilli dans leurs locaux pendant ces trois années, et m'avoir accordé l'accès à leurs infrastructures de recherche.

Je souhaite adresser ici ma profonde gratitude au Service de Renforcement des Capacités (SRC) de la Direction des Programmes de Recherche et de la Formation au Sud de l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) pour m'avoir octroyé une bourse BEST sans laquelle mes deux séjours à Montpellier (France) n'auraient pas été envisageables. Par ailleurs, j'ai largement bénéficié de l'appui des programmes « rongeurs » de l'IRD en cours au Niger lors de la réalisation de mes travaux de terrain et de laboratoire.

J'exprime solennellement ici ma gratitude à Gauthier DOBIGNY. Les débuts ont parfois été difficiles et je me suis souvent demandé où cet « anasara » voulait m'emmener ! A l'arrivée, j'ai compris que ce parcours du combattant valait la peine, tant pour le goût à la recherche

qu'il m'a donné, que pour la rigueur scientifique finalement acquise et nécessaire à la bonne conduite de tout projet de recherche. Merci pour ta disponibilité permanente, les discussions et les conseils. Merci également pour toutes les facilités « extra » accordées. Même si tu n'apprécies pas le mot « chef », je te le redis quand même ici : « un grand merci, chef ! ». Je saisis également l'occasion pour m'excuser auprès de ta famille, en particulier de ton épouse Taiana, car je l'ai souvent privée de son mari. Combien de fois ai-je été témoin des conversations téléphoniques disant « je suis avec Madougou, on est en retard, mais on arrive ». Merci donc à Taiana ... et merci aussi pour mes acquis sociaux !

Je voudrai également exprimer ma profonde reconnaissance envers les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail :

- le Professeur Alassane YENIKOYE, UAM, président de jury,
- le Professeur Ramatou SIDIKOU, UAM, directrice de thèse,
- le Professeur Jacques SIMPORE, Université de Ouagadougou , rapporteur,
- Le Professeur M'Backé SEMBENE, UCAD de Dakar, rapporteur
- le Professeur Sanoussi ATTA, CRA Niamey, rapporteur,
- le Docteur Adamou HAOUGUI, Chargé de Recherche à l'Institut National de la Recherche Agronomique du Niger (INRAN), examinateur,
- et le Docteur Gauthier DOBIGNY, IRD, tuteur scientifique et examinateur.

Je tiens à remercier Messieurs Mbacké SEMBENE, Professeur à l'Université Cheick Anta Diop de Dakar, et Laurent GRANJON, chercheur IRD au Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP), pour m'avoir accueilli dans le laboratoire BIOPASS afin que j'y réalise les déterminations moléculaires des rongeurs capturés à Niamey. J'en profite pour remercier toute l'équipe de BIOPASS Bel Air, en particulier l'infatigable Monsieur Mamadou KANE !

Je salue ici l'ensemble des chercheurs du CBGP de Montpellier, à commencer par sa Directrice, Madame Flavie VANLERBERGHE, pour l'accueil, l'encadrement, les encouragements, le soutien et les nombreux conseils pratiques qu'ils m'ont fournis. Merci à :

- Monsieur Jean-Marc DUPLANTIER, chercheur IRD, pour toutes les facilités administratives et documentaires ;

- Monsieur Jean-Pierre ROSSI, chercheur INRA, pour le « kit de protection contre le froid » dont j'ai vraiment souffert, mais aussi pour les nombreuses cartes qu'il a produites dans le cadre de ma thèse et l'appui statistique qu'il m'a fourni ;
- Mademoiselle Caroline TATARD, dite « Caro nationale », technicienne INRA, pour avoir dirigé mes premiers pas à la paillasse : j'ai tremblé au début, j'ai commis quelques bêtises, mais tu as toujours su me remonter le moral afin de faire toujours mieux !
- Madame Carine BROUAT et Monsieur Ambroise DALECKY, Chercheurs IRD, ainsi que Mademoiselle Karine BERTHIER, Chercheur INRA, qui m'ont permis de découvrir les concepts, les méthodes et les logiciels de génétique des populations : je vous ai pris beaucoup de votre temps, tant à Montpellier à vos côtés, que loin de vous à Niamey.
- Monsieur Philippe GAUTHIER, Ingénieur IRD, qui m'a patiemment –et longuement– accompagné pour les analyses de cytogénétique.
- Madame Sylvie HART, responsable des ressources humaines, pour m'avoir grandement facilité les démarches administratives lors de mes séjours français.

Merci aussi du fond du cœur à tous les autres membres du CBGP de Montpellier, les « Annes », Armelle, Christine, Denis, Gaël, Jean, Sylvie, Yannick, les doctorants, etc ... et toutes celles et ceux que je n'ai pas cités : tout ce beau monde s'est vivement intéressé à mes travaux et a passé beaucoup de temps à mes côtés, chacun dans sa sphère de compétence.

Je voudrais adresser mes plus sincères remerciements à mes collègues du CRA, notamment Monsieur Sama GAGARE que j'ai entraîné dans plusieurs sessions de piégeage et qui m'a beaucoup assisté pendant les dissections, parfois à des heures indues ! Ma gratitude va également vers Karmadine HIMA, Tahirou DJIMA IDRISOU, Baba SIDIKI, sans oublier « la grande patronne du DFR », Madame Amina BEIDARI. Merci également à tout le personnel et aux stagiaires du CRA, Issaka LONA, Zakaria OUAMBAMA, Idrissa MAIGA HALIDOU, Bazié PIBGNINA (qui m'a surnommé « le cambodgien ») et tous les autres, pour leur disponibilité et leur gentillesse.

Je remercie Monsieur Hamidou SIDIKOU, Professeur à l'UAM, de m'avoir fait bénéficier de ses connaissances quant à l'histoire de Niamey, et Monsieur Ali DOUMMA, Maître de Conférences à l'UAM, pour son soutien et ses encouragements.

Je tiens à adresser ici une mention spéciale à tous les chefs de quartier et de familles, et les jardiniers qui nous ont autorisés à travailler à Banifandou II, Boukoki, Corniche Gamkalleye, Corniche Yantala, Dar-es-Salam, Karadjé, Koira Tégui, Koubia, Gamkalleye, Gnalga, Grand Marché, Lamordé, Nogaré, Pont Kennedy, Route Filingué, Tchangarey, Yantala Bas, Yantala Haut et Wadata, ainsi qu'à toutes celles et tous ceux qui nous ont ouvert la porte de leurs maisons ou de leurs lieux de travail afin que nous puissions y piéger les rongeurs. Sans eux, rien de tout cela n'aurait été possible.

Enfin, un grand merci à tous les collègues et amis de la DGPV, de l'IRD et de notre fada de Yantala pour leur soutien moral tout au long de cette thèse.

Je remercie ma famille nucléaire à Niamey, ma femme Saratou et mes enfants Salim, Naritou, Mohamed et Nadira, ainsi que ma famille élargie, notamment à Tondibia, pour leur patience et les nombreux sacrifices consentis.

SOMMAIRE

LISTE DES TABLEAUX	i – ii
LISTE DES FIGURES	iii – v
LISTE DES ANNEXES	vi – vii
LISTE DES ACRONYMES	viii
INTRODUCTION	1 – 43
1.) Les invasions biologiques	1
1.1.) Définitions	1
1.2.) Les différents types d'invasions biologiques	2
1.3.) Quelles sont les conditions du succès d'une invasion biologique	5
1.4.) Conséquences des invasions biologiques	10
2.) Les rongeurs	14
2.1.) Généralités sur les rongeurs	14
2.2.) Nuisances dues aux rongeurs	17
2.2.1.) Dégâts sur les cultures et les stocks	17
2.2.2.) Problèmes de santé publique	19
2.3.) Quelques rongeurs d'Afrique de l'Ouest	21
2.3.1.) Espèces natives	21
2.3.2.) Les principaux rongeurs invasifs en Afrique de l'Ouest	28
3.) Le milieu urbain sahélien : le cas de Niamey, Niger	31
3.1.) Urbanisation dans le Sahel	31
3.2.) Le cas de Niamey, capitale du Niger	33
3.2.1.) Histoire de Niamey	33
3.2.2.) Description actuelle de la ville	35
3.2.3.) Histoire du peuplement et de la démographie de Niamey	41
4.) Problématique générale	42
PREMIERE PARTIE : COMMUNAUTES DE RONGEURS DE LA VILLE DE NIAMEY	44 – 133
1.) Problématique	44
2.) Matériel et Méthodes	45
2.1.) Piégeages	45
2.1.1.) Pièges et appâts	45
2.1.2.) Protocoles standardisés	46
2.1.3.) Piégeages opportunistes	52
2.2.) Dissections et prélèvements	54
2.3.) Identification espèce-spécifique des rongeurs	57
2.3.1.) Morphologie générale	57
2.3.2.) Cytogénétique	58

2.3.3.) Identification moléculaire espèce-spécifique des <i>Mastomys</i>	59
2.3.4.) Séquençage de l'ADN	61
2.4.) Enquêtes	61
2.5.) Analyses statistiques des données	63
2.5.1.) Les variables disponibles	63
2.5.2.) Analyses bivariées	65
2.5.3.) Analyses multivariées (ACM)	67
2.5.4.) Analyses de co-occurrence	71
2.5.5.) Cartographie des résultats	72
3.) Résultats	73
3.1.) Description de la diversité des sites de piégeages (ACM 1 à 3)	73
3.2.) Identification et distribution spatiale des espèces de rongeurs	75
3.3.) Analyse des rendements par localité, type de piège et/ou espèce	84
3.4.) Analyse de l'effet de la lutte sur les rendements de piégeages	87
3.5.) Relations entre rongeurs et musaraignes	88
3.6.) Relations entre rongeurs et caractéristiques anthropo-écologiques du milieu	89
3.7.) Analyses multivariées (ACM 4 à 18)	91
3.8.) Analyses de co-occurrence	94
3.9.) Données de reproduction	96
3.10.) Perception des dégâts par les habitants	99
4.) Discussion	100
4.1.) Ecologie des communautés de rongeurs urbains : originalité de notre étude	100
4.2.) Diversité spécifique, assemblages d'espèces et degré d'urbanisation	102
4.2.1.) Diversité spécifique à Niamey	102
4.2.2.) Communautés d'espèces « champêtres » vs. citadines »	103
4.2.3.) Degré d'urbanisation et structure des assemblages champêtre et citadin	105
4.3.) Déterminants de la distribution des rongeurs urbains à Niamey	107
4.3.1.) Aspects géographiques de l'abondance des rongeurs dans la ville de Niamey	107
4.3.2.) Aspects socio-écologiques de l'abondance des rongeurs	108
4.4.) Interactions entre rongeurs natifs et invasifs	116
4.4.1.) <i>Mastomys natalensis</i> et <i>Rattus rattus</i>	117
4.4.2.) Le cas de <i>Mus musculus</i>	121
4.4.3.) Interactions entre rongeurs invasifs	122
4.5.) Conséquences pour la lutte contre les rongeurs en milieu urbain	124
4.5.1.) Tentative de calcul des densités de rongeurs citadins	124
4.5.2.) Problèmes associés aux rongeurs à Niamey	126
4.5.3.) Eléments de lutte contre les rongeurs domestiques	129
DEUXIEME PARTIE :	
INVASION DU RAT NOIR DANS LA MOYENNE VALLEE DU NIGER	134 – 182
1.) Problématique	134
2.) Matériel et Méthodes	136
2.1.) Campagnes de piégeages et interviews	136
2.1.1.) Gaya	138
2.1.2.) Boumba	139
2.1.3.) Dosso	140

2.1.4.) Say et Hamma Dendi	141
2.1.5.) Tillabéri	142
2.2.) Dissections et prélèvements	144
2.3.) Génotypage microsatellites	144
2.3.1.) Principe	144
2.3.2.) Echantillonnage et extraction d'ADN	146
2.3.3.) Génotypage	146
2.4.) Analyse des données génétiques	149
2.4.1.) Analyses intra-populationnelles	149
2.4.2.) Analyses inter-populationnelles	150
3.) Résultats	154
3.1.) Distribution du rat noir dans la vallée du fleuve	154
3.1.1.) Gaya	154
3.1.2.) Boumba	154
3.1.3.) Dosso	155
3.1.4.) Say et Hamma Dendi	156
3.1.5.) Tillabéri	157
3.2.) Analyse de génétique des populations	158
3.2.1.) Diversité génétique au sein des populations	159
3.2.2.) Structure génétique globale	160
3.2.3.) Comparaison entre Niamey et les populations périphériques	163
3.2.4.) Voies de colonisation	164
4.) Discussion	166
4.1.) Présence et maintien du rat noir dans le sud ouest nigérien	166
4.2.) Structure des populations	173
4.3.) Modalités d'invasion du rat noir dans le sud ouest nigérien	175
4.4.) Conséquences pour le contrôle des populations invasives de rat noir	180
CONCLUSION GENERALE	183 – 186
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	187 – 205
ANNEXES	206 – 259
RESUME	260
SUMMARY	261

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 - Localités échantillonnées au cours des protocoles de piégeage standardisé (S) et/ou opportuniste (O), et effort de piégeage associé. Pour chaque localité, le type de milieu est indiqué (Q : quartier d'habitation, J : jardins et/ou jachères, E : entrepôts, M : marché et BP : bâtiment publique). Dans le cas du standardisé, le nombre de sites (quartiers d'habitation) ou de lignes (jardins), de nuit-pièges avec des pièges grillagés (G), Sherman (S) ou total, ainsi que les dates (mois/année) de piégeage sont mentionnés. Dans le cas des piégeages opportunistes, le nombre total ou minimal de nuit-pièges (NP) et les dates de piégeages sont fournis. Les points GPS sont exprimés en degrés décimaux (pages 47-48).

Tableau 2 - Objectifs et variables utilisées (+) dans les 18 différentes ACM réalisées dans le cadre de notre étude. Les variables sont les suivantes : "Cro" pour les crocidures (musaraignes) ; ; "L" pour la "lutte" ; "S" pour la superficie ; "B" pour le bétail (ovins, caprins, bovins) ; "Vol" pour les volailles ; "type" pour le type de sites ; "Vég" pour la végétation ; "Chats" et "Chiens" pour les chats et les chiens, "Eau" pour la source d'eau ; "Cuis" pour le nombre de cuisines ; "Dens" pour la densité de l'habitat ; et "Mat" pour le type de matériau majoritaire. Voir le texte pour les détails (page 70).

Tableau 3 - Récapitulatif des captures par localités, par espèce, par type de protocoles (St : standardisé ; Opp : opportuniste) ou totales. Les localités sont désignées par leur sigle (se rapporter au tableau 1 pour leur nom complet et les informations qui les caractérisent). Pour des raisons de taille, les noms des espèces ont été abrégés : Mna pour *M. natalensis*, Rra pour *R. rattus*, Mmu pour *M. musculus*, Ani pour *A. niloticus*, Cga pour *C. gambianus*, Tgr pour *T. gracilis* et Nha pour *N. haussa* (pages 81-82).

Tableau 4 - Rendements de capture (rdt) globaux, par type de pièges (G : grillagés ; S : Sherman) et/ou par espèces (Rra : *R. rattus* ; Mna : *M. natalensis* ; Mmu : *M. musculus*) dans chacune des localités échantillonnées au cours du protocole standardisé (page 84).

Tableau 5 - Résultats des analyses de co-occurrence réalisées avec EcoSim v.7. Pour chaque couple testé, le C-score et la probabilité associée sont fournis avec et sans les localités atypiques ABA et KIR prises en compte. Les ségrégations (C-score > 0) ou agrégations (C-score < 0) significatives et hautement significatives sont respectivement en gras et en gras+italique (page 95).

Tableau 6 - Nombre (et pourcentage) mensuel(s) de juvéniles (Juv), de femelles gestantes ou allaitantes (Fem g/a), de mâles actifs (M act) ou d'individus au statut sexuel ambigu (i.e. autres, A) au sein de nos captures d'*A. niloticus*, de *R. rattus* et de *M. natalensis* à Niamey (page 96).

Tableau 7 - Densités (nombre d'individus / hectare) calculées par espèce ou pour tous les rongeurs, ainsi que par quartier ou pour l'ensemble de notre dispositif standardisé (i.e. Niamey) (page 125).

Tableau 8 - Pourcentages de sites par localité du protocole standardisé où les personnes interrogées déclarent avoir recours aux raticides et/ou aux pièges tapettes, ou qui mentionnent la présence de chats domestiques ou errants (page 130).

Tableau 9 - Nombre d'individus (N), richesse allélique corrigée (Ar), hétérozygoties attendue (He) et observée (Ho), indice de structuration intra-populationnelle (Fis) et probabilité de rejet de l'hypothèse de l'équilibre de Hardy-Weinberg [p(HW)] associée à chacune des 11 populations étudiées au cours de nos analyses de génétique des populations (page 160).

Tableau 10 - Valeurs de Fst calculées à partir des 17 loci et pour toutes les paires de populations (page 160).

Tableau 11 - Test d'assignation fourni par la méthode DAPC : le nombre d'individus affectés aux k populations génétiques inférées (en colonne) est indiqué pour chaque population d'origine (en ligne). La situation géographique (i.e. quartiers de Niamey, localités sous influence du fleuve et/ou de la route) de chaque population est précisée. Les cases correspondant aux individus effectivement assignés à leur population d'origine sont surlignées en gris (page 165).

LISTE DES FIGURES

Figure 1 - Photos des principales espèces rencontrées à Niamey au cours de cette étude : (a) *Arvicanthis niloticus*, (b) *Mastomys natalensis*, (c) *Rattus rattus* et (d) *Mus musculus* (page 22).

Figure 2 - Carte de Niamey (Google Earth ©) sur laquelle ont été superposés l'âge approximatif des différentes zones d'habitations, et indiqués quelques noms de quartiers et de sites mentionnés dans le texte. Les zones en bleu, en vert, en marron, en violet, en orange et en rouge correspondent respectivement à la période coloniale, la décennie 1960-1970, la décennie 1970-1980, la décennie 1980-1990, la décennie 1990-2000 et la période après 2000. Données d'après le PUR de Niamey (2009), Motcho (1991), Sidikou (1980), Bernus (1969) et le SDAU (1984), compilées et reprises par Adamou (2012) (page 36).

Figure 3 - Exemples d'habitations trouvées à Niamey : (a) hutte en séko, ou paillotte, (b) maison en banco, (c) maison en matériau définitif, (d) maison en semi-dur, (e) exemple de co-existence des différents types d'habitations, ici à Koirra Tégui, et (f) cour commune et cours individuelles (page 38).

Figure 4 - Vues de quartiers (a, b) lotis, (c, d) non lotis, en zone inondable (e) et de jardins maraîchers le long du Fleuve Niger (f) (page 39).

Figure 5 - Vues (a) d'un piège Sherman et (b) d'un piège grillagé (page 45).

Figure 6 - Deux exemples de sites de piégeages : (a) concession sur la Corniche Gamkalleye, et (b) concession à Yantala Haut (page 46).

Figure 7 - Localités de piégeage dans la ville de Niamey (Image Google Earth ©) représentés selon (a) le type de protocole utilisé (i.e. rond rouge pour le protocole standardisé ; triangle bleu pour le protocole opportuniste et croix verte pour un mélange des deux – cf. texte pour des détails), et (b) selon le type de milieu échantillonné (i.e. Q pour les quartiers d'habitation, J pour les jardins et les jachères et E pour les sites de type industriel – entrepôts, usines, marchés, etc ; cf. texte pour des détails). Seules les localités du protocole standardisé sont représentées sur la carte (c) et symbolisées par leur code individuel (cf. texte pour des détails) (page 51).

Figure 8 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l'ACM 1 (description du milieu). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-k) ou la localité à laquelle ils appartiennent (l). Le centre de gravité de chaque modalité (a-k) ou chaque localité (l) est représenté dans un rectangle (page 74).

Figure 9 - Exemples d'identification espèce-spécifique de (a) *Mus musculus* (mâle, 2N=40), (b) *Taterillus gracilis* (mâle, 2N=37), (c) *Arvicanthis niloticus* (femelle, 2N=62) et (d) *Mastomys natalensis* (femelle, 2N=32), par le caryotype ; et de *M. natalensis* par une approche PCR-RFLP (e). Dans ce dernier cas, les puits 1, 3 et 4 correspondent à des animaux de références appartenant respectivement aux espèces *M. huberti*, *M. erythroleucus* et *M. natalensis* ; l'ensemble des puits numérotés ici 5 et 7 correspondent à 20 individus de Niamey identifiés comme des *M. natalensis* sur la base de leurs profils de restriction. Le puit 2

correspond à un individu au profil atypique identifié ensuite comme un *M. natalensis* par séquençage du cytochrome b complet (cf. texte pour des détails). Les puits 6 et 8 contiennent le marqueur de taille (page 77).

Figure 10 - Résultats de l'ensemble des piégeages réalisés dans la ville de Niamey (image Google Earth ©). Chaque espèce est symbolisée par une couleur (cf. légende incluse). La taille des camemberts est proportionnelle aux nombres de captures (page 83).

Figure 11 - Graphes permettant de comparer les rendements de capture obtenus dans chaque type de compartiments (banco ; hutte ; MD : matériau définitif ; SD : semi-dur ; cour ; autre) à une distribution théorique obtenue par randomisation (cf. texte pour détails). Les lignes pointillées indiquent les limites de significativité ($p=0.05$) supérieures et inférieures, tandis que les flèches indiquent la probabilité associée à chaque type de compartiment (page 90).

Figure 12 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l'ACM 4 (description du milieu et variables micro-mammifères, en considérant le rendement global en rongeurs). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-n) ou la localité à laquelle ils appartiennent (o). Le centre de gravité de chaque modalité (a-n) ou chaque localité (o) est représenté dans un rectangle (page 93).

Figure 13 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures d'*Arvicanthis niloticus* à Niamey (N=66) (page 97).

Figure 14 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures de *Rattus rattus* à Niamey (N=161) (page 98).

Figure 15 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures de *Mastomys natalensis* à Niamey (N=614) (page 98).

Figure 16 - Zone d'étude : (a) localisation du Niger à et des pays frontaliers l'échelle du sous-continent ; (b) principales villes et axes routiers connectant Niamey à ses environs ; (c) villes, villages et routes goudronnées du sud ouest nigérien. Les routes sont indiquées en rouge, le fleuve est tracé en bleu. Les principales villes et les villages mentionnés dans le texte sont symbolisés par des points gris. Le Parc National du W est représenté par la surface hachurée (page 135).

Figure 17 - Exemple de spectrogrammes obtenus après une PCR simplexe : deux individus (ici, a : NIA-86 ; b : NIA-87) sont ici génotypés pour un même locus (ici RR67). Les flèches noires indiquent les pics de fluorescence correspondant à la taille des allèles détectés. L'individu NIA-86 (a) est donc hétérozygote (avec un allèle de taille 177, et un autre de taille 187), tandis que l'individu NIA-87 (b) est homozygote (avec deux allèles identiques de taille 185) (page 148).

Figure 18 - Graphe de la différenciation génétique entre paires de populations (en ordonnée) en fonction de la distance géographique euclidienne (en abscisse). Le coefficient de corrélation (R) et la probabilité associée (p) sont indiqués sur le graphe (test de Mantel) (page 161).

Figure 19 - Projection sur la carte du sud ouest nigérien et de la ville de Niamey (Google Earth ©) des résultats de l'analyse DAPC. Chaque barre représente le génome d'un individu, et chaque couleur correspond à un des k=12 clusters génétiques identifiés par la méthode BIC. Ainsi, la proportion de chaque cluster à la constitution de chaque génome individuel peut être visualisée. Par souci de clarté, les individus ont été regroupés selon leur localité d'origine (page 162).

Figure 20 - Localités du sud ouest nigérien (Google Earth ©) pour lesquelles des informations concernant le rat noir ont été collectées. Comme indiqué sur la figure, les ronds et les carrés correspondent respectivement à des données datant des années 2001-2012 et 1991-2000, tandis que les triangles correspondent à des mentions non datées avec précision. La couleur blanche indique l'absence présumée du rat noir, tandis que la couleur noire indique sa présence non ambiguë ou très vraisemblable. Cf. texte pour des détails (page 167).

Figure 21 - Hypothèses pour expliquer la différenciation génétique observée actuellement entre les populations invasives de rats noirs dans le sud ouest nigérien. L'hypothèse 1 correspond à celle des sources multiples. L'hypothèse 2 met en avant le rôle des effets de fondation à partir d'une population source unique. L'hypothèse 3 stipule desensemencements successifs à partir d'une population source unique mais qui se différencie dans le temps. L'hypothèse 4 suppose un rôle majeur de la dérive génétique après les événements de fondation à partir d'une population unique. Les couleurs (noir, gris et blanc) symbolisent des génotypes différents. La composition génétique des populations sources et nigériennes sont précisées respectivement sous les mentions « source » et « Niger ». Les nombres dans les rectangles indiquent le nombre d'événements de colonisation que chaque hypothèse implique (page 176).

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 – Eléments de phylogénie chez les rongeurs (Ordre des Rodentia) (page 206).

Annexe 2 - Article “Local perception of rodent-associated problems in Sahelian urban areas: a survey in Niamey, Niger”, par M. Garba et collaborateurs, soumis à *International Journal of Biological and Chemical Sciences* (page 207).

Annexe 3 - Article “Toxoplasmosis seroprevalence in urban rodents: a survey in Niamey, Niger”, par A. Mercier, M. Garba et collaborateurs, soumis à *Parasitological Research* (page 217).

Annexe 4 - Exemple de fiche de terrain décrivant l’organisation d’un site du protocole standardisé (ici, le site C-KOT-5 de la localité KOT) et le dispositif de piégeage qui y a été déployé (page 236).

Annexe 5 - Exemple de fiche de terrain décrivant les caractéristiques d’un site du protocole standardisé (ici, le site C-KOU-11 de la localité Koubia, KOU) et les réponses à l’interview qui y a été mené (page 237).

Annexe 6 - Protocole de cytogénétique : caryotypage en coloration conventionnelle (page 236).

Annexe 7 - Protocole d’identification moléculaire espèce-spécifique chez *Mastomys* (page 240).

Annexe 8 - Nombre de *Mastomys* identifiés par PCR-RFLP (BM) et/ou par caryotypage (Cyto) pour chacun des bâtiments, des sites et/ou des localités où des *Mastomys* ont été capturés au cours des protocoles standardisés et opportunistes (page 242).

Annexe 9 - Résultats de piégeage (rendements total et spécifiques) et données brutes des enquêtes réalisées dans les 172 sites explorés lors du protocole standardisé. Chaque site issu des 18 quartiers d’habitation (N=170) est désigné par un code de type “C-XXX-N” où XXX désigne la localité. ABA et KIR correspondent aux deux sites industriels. “Rra”, “Mna”, “Mmu” et “Cro” correspondent respectivement à *R. rattus*, *M. natalensis*, *M. musculus* et *Crocidura* sp. La variable Surface (Surf) est fournie en mètres carrés. Le type de site est indiqué comme une habitation (H), un atelier (A), une boutique (B) ou une usine (U). Les variables Végétation (Vég), Volailles (Vol), Bovins (Bov), Ovins et/ou Caprins (Ov/Cap), Chats et Chiens sont de type présence (O) ou absence (N). La source d’eau (Eau) est soit extérieure (ext ; robinet du quartier) soit intérieure (int ; robinet privatif). Le nombre de cuisine (N cuis), ainsi que le nombre de bâtiments habités (Hab), non habités (N.Hab), jointifs (Join) et isolés (Isol) sont indiqués (page 246).

Annexe 10 - Récapitulatif des ratios de corrélation entre les variables et les 3 premiers axes (i.e. poids de chaque variable) des ACM 1 à 18 (page 253).

Annexe 11 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l’ACM 16 (description du milieu + variables micro-mammifères, en considérant les trois rendements spécifiques en *M. natalensis*, *R. rattus* et *M. musculus*). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y

sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-o) ou la localité à laquelle ils appartiennent (p). Le centre de gravité de chaque modalité (a-o) ou chaque localité (p) est représenté dans un rectangle (page 255).

Annexe 12 – Protocole de génotypage (exemple de 17 loci microsatellites pour *R. rattus*) (page 257).

LISTE DES ACRONYMES

2N	Nombre diploïde
ACP	Analyse en Composante Principale
ADN	Acide Désoxyribonucléique
Ar	Richesse allélique
ARN	Acide Ribonucléique
BET	Bromure d'Ethidium
CBGP	Centre de Biologie pour la Gestion des Population
CRA	Centre Régional Agrhymet
DAPC	Discriminant Analysis of Principal Components
FAO	Food and Agriculture Organisation
Fis	Statistique F mesurant l'écart à la structure de Hardy-Weinberg à l'intérieur d'une sous population (IS = individus dans sous-populations)
Fit	Statistique F mesurant l'écart global à la structure de Hardy-Weinberg dans l'ensemble (IT = individus dans total)
Fst	Statistique F mesurant le déficit d'hétérozygotes dû à la différenciation entre sous populations (ST = sous-populations dans total)
GPS	Global Position System
IBD	Isolation By Distance
INRAN	Institut National de Recherche Agronomique du Niger
IRD	Institut de Recherche pour le Développement
LTC	Longueur Tête +Corps
NFa	Nombre Fondamental Autosomal
OMS	Organisation Mondiale de la Santé
ONAHA	Office National des Aménagements Hydro Agricoles
Or	Longueur de l'Oreille
PCR	Polymerase Chain Reaction
PNW	Parc National du W
Pp	Longueur du Pied postérieur
Q	Longueur de la Queue
RFLP	Restricted Fragment Length Polymorphism
UAM	Université Abdou Moumouni
UCAD	Université Cheick Anta Diop de Dakar

INTRODUCTION

1.) Les invasions biologiques

1.1.) Définition(s)

En 1958, C.S. Elton fut l'un des premiers à se focaliser de manière scientifique sur les invasions biologiques dans son livre intitulé « Ecology of invasions by animals and plants ». Depuis cet ouvrage pionnier, la biologie de l'invasion est devenue un champ disciplinaire à part entière (revue dans Richardson et al., 2007). Pourtant, malgré leurs conséquences écologiques, épidémiologiques et socio-économiques majeures (cf. plus bas), il existe encore de nos jours un débat animé autour de la définition même des invasions biologiques. Plusieurs terminologies utilisées dans la littérature pour définir une espèce invasive ont été rapportées par Valery et al. (2008) : espèce étrangère, exotique, non indigène, importée, introduite, non native, immigrante, colonisatrice, naturalisée, etc. Cette diversité sémantique traduit la complexité des patrons et des processus d'invasion, et, par voie de conséquence, la difficulté d'en donner une définition satisfaisante qui puisse s'appliquer à toutes les situations présumées d'invasion biologique (Valéry et al., 2008).

Searle (2008) considère que la simple introduction d'individus d'une espèce dans une zone non occupée initialement par cette espèce peut être considérée comme une invasion par un nouvel organisme. L'auteur va même jusqu'à proposer qu'une introduction d'individus génétiquement divergents au sein d'une population conspécifique pré-existante constitue une invasion d'ordre génétique. Néanmoins, il est fréquent que la notion de succès (i.e. de pérennisation) de l'invasion (ce qui implique reproduction et/ou dispersion) soit centrale à sa définition. Ainsi, Valery et al. (2008) proposent qu'une invasion biologique « consiste en l'acquisition par une espèce d'un avantage compétitif à la suite de la disparition d'obstacles naturels à sa prolifération, avantage qui lui permet de se multiplier rapidement et de conquérir de nouvelles aires au sein d'écosystèmes dans lesquels elle devient une population dominante. ». Autrement dit, et en termes plus simples, nous considérerons ici qu'une invasion biologique correspond au succès que présente une espèce à s'installer et proliférer hors de sa zone d'origine (Facon et al., 2006).

1.2.) Les différents types d'invasions biologiques

Les invasions biologiques semblent pouvoir suivre des modalités et des dynamiques spatio-temporelles extrêmement variées. De très nombreux cas de figure sont possibles dans la nature : ils dépendent de multiples paramètres géographiques, historiques, environnementaux et évolutifs qui interagissent et qui, de plus, varient au cours des différentes phases de l'invasion (Facon et al., 2006). Néanmoins, Facon et al. (2006) proposent de classifier ces différents scénarios d'invasion biologique en trois catégories théoriques (et extrêmes) principales, basées sur le processus à l'origine de l'invasion (voir aussi Wilson et al., 2009) :

- **Scénario 1** : un changement dans la capacité de migration de l'espèce invasive.

Cette catégorie regroupe les situations où un événement permet à une espèce d'avoir accès à une aire de distribution qui lui était physiquement interdite auparavant. L'exemple le plus simple est celui de l'introduction, volontaire ou non, d'un organisme dans une région ou dans un milieu où il était absent (ex. colonisation d'une île, transports par l'homme, etc ; cf. plus bas les exemples du lapin introduit en Australie, ou de la fourmi de feu puis du crapaud de la canne à sucre importés en Jamaïque).

- **Scénario 2** : des modifications environnementales favorables à l'espèce invasive.

Ici, des changements du milieu permettent à une espèce de le coloniser parce qu'il est devenu favorable à son installation, sa prolifération et son éventuelle dispersion. Des exemples bien documentés concernent l'expansion vers le nord des espèces animales et végétales européennes à partir de régions refuges situées au sud du continent après les glaciations du Pléistocène (Hewitt, 2001, 2004). Les invasions biologiques entraînées par les changements climatiques actuels sont vraisemblablement à placer aussi dans cette catégorie (Ricciardi, 2007 ; cf. plus bas).

- **Scénario 3** : des changements génétiques induisant de nouvelles capacités évolutives favorables à l'adaptation à de nouveaux milieux.

Dans ce cas, une espèce initialement incapable de s'adapter à un certain environnement, et donc de le coloniser, subit des modifications génétiques (ou mobilise des génotypes adaptés à ce milieu donné) qui lui ouvre alors la possibilité de l'envahir. Cette situation est plus difficile

à démontrer. Un exemple est celui des plantes du genre *Rhododendron* chez qui une hybridation interspécifique a permis l'acquisition d'une tolérance au froid, et la colonisation subséquente de régions plus boréales en Europe (Abbott et al., 2003). Le même auteur fait cas d'une hybridation entre des espèces de plantes natives (*Senecio vulgaris*) et introduites (*Senecio squadilus*) qui a conduit à l'obtention d'une variété hybride (*S. vulgaris* var. *hibernicus*). Cette dernière produit davantage de graines avec un temps de dormance plus long, ce qui leur confère un avantage dans des conditions écologiques à haute mortalité de semences et explique vraisemblablement leur succès dans la colonisation des îles britanniques (Abbott et al., 2003).

Bien évidemment, ces scénarios ne sont pas nécessairement exclusifs (Roura-Pascual et al., 2011). A titre d'illustration, il est aisé d'envisager qu'une espèce soit transportée (modification de sa capacité de migration, donc scénario 1) vers une zone qui vient d'être modifiée par l'homme en un milieu qui désormais lui convient (modification environnementale, donc scénario 2). Le cas des ravageurs des cultures importés lors des échanges commerciaux liés aux grandes exploitations agricoles est éloquent, telle la cochenille du manioc (*Phenacoccus manihoti*) signalée pour la première fois au Congo en 1973 alors que sa zone d'origine se situe en Amérique du Sud (Fabres & Boussiengue, 1981), comme celle de sa plante hôte (Olsen, 2004) qui a été importée en Afrique au XVIème siècle (Jones, 1959). Par ailleurs, malgré ce cadre théorique, la réalité du terrain est souvent bien plus complexe et il est parfois très difficile d'identifier les mécanismes qui permettent aux organismes invasifs de devenir abondants dans les paysages nouvellement colonisés (Seastedt, 2009).

Une question récurrente en biologie de l'invasion est celle du rôle de l'homme (revue dans Wilson et al., 2009). Force est de constater que ce dernier peut en effet être impliqué dans de nombreuses introductions, qu'elles soient volontaires ou involontaires (revue dans Searle, 2008, pour les mammifères). Un exemple bien documenté d'introduction délibérée est celle du lapin européen (*Oryctolagus cuniculus*) en Australie (revue dans Fenner, 2010). Après 80 ans, la population de lapins est aujourd'hui estimée à ~600 millions d'individus, et entraîne la dévastation des pâturages, la désertification et une menace supplémentaire sur la survie des marsupiaux (revue dans Genton, 2005). Un autre cas bien connu est celui des introductions successives en Jamaïque de la fourmi de feu (*Wasmannia auropunctata*) pour lutter contre les rongeurs ravageurs des plantations de canne à sucre, puis du crapaud buffle (*Bufo marinus*)

pour pallier l'inefficacité voire lutter contre les effets néfastes de la fourmi introduite (revue dans Courchamp & Caut, 2005).

Ces exemples d'invasions correspondent à des cas d'introductions volontaires qui ne sont pas maîtrisées et qui s'avèrent généralement néfastes par la suite. Néanmoins, certaines introductions volontaires et maîtrisées ont rendu des services socio-économiques à l'homme à une échelle quasi planétaire. C'est le cas notamment de la dissémination de plantes alimentaires (ex. céréales, légumineuses, etc ...) et d'animaux domestiques (ex. ovins, caprins, bovins, volailles, etc ; revue dans Vigne, 2011) qui sont d'une importance capitale au cours de l'histoire de l'homme. Quelques exemples seront détaillés un peu plus bas.

Néanmoins, les introductions volontaires s'accompagnent parfois d'autres introductions qui sont, cette fois, involontaires. Ainsi, le trypanosome *Trypanosoma nabiasi* est désormais largement présent en Australie suite à l'introduction volontaire sur ce continent en 1960 de la puce *Spilopsyllus cuniculi*, vecteur potentiel du virus *Myxoma*, dans le cadre d'une tentative de lutte contre les lapins européens (Hamilton et al., 2005 ; Kerr, 2012). Bien sûr, certaines introductions involontaires surviennent aussi indépendamment de toute autre tentative d'introduction volontaire, généralement au gré des déplacements et des transports humains. A titre d'exemple, citons le cas du commerce trans-Atlantique du bois à partir du XVIème siècle et de l'importation involontaire du termite américain (*Reticulitermes flavipes*) en France qu'il a aujourd'hui largement colonisé (revue dans Perdereau, 2010). De même, certains pathogènes majeurs ont également colonisé de vastes aires géographiques à la suite des populations humaines, comme les virus de la dengue et de la fièvre jaune exportés de l'Afrique vers l'Amérique (Gaunt et al., 2001).

Enfin, certaines invasions biologiques ne font jamais intervenir l'action de l'Homme, ni directement, ni indirectement. En fait, elles sont même très nombreuses et ont jalonné l'histoire évolutive des espèces vivantes. Par exemple, les grands cycles éco-climatiques du passé se sont traduits par des variations à grande échelle des aires de distribution de beaucoup d'espèces. A titre d'exemple, les forêts et les savanes d'Afrique centrale ont subi des cycles importants de contraction / expansion au cours des derniers millénaires suite aux perturbations climatiques (Maley, 2002) : pendant les phases les plus sèches, les forêts pouvaient presque disparaître, cédant la place à une expansion majeure des savanes, tandis que le phénomène inverse (expansion des forêts au détriment des savanes) se produisait pendant les phases humides. De la même façon, certains événements géologiques majeurs ont permis la

colonisation d'îles, voire de continents entiers par des faunes variées. Par exemple, la fermeture du corridor arabe a favorisé les passages successifs de diverses faunes de rongeurs entre l'Afrique et l'Asie (ex. Gerbillinae : Chevret & Dobigny, 2005 ; Murinae : Lecompte et al., 2008). Plus récemment, l'assèchement local de la Mer Rouge pendant le Maximum Glaciaire, il y a moins de 10 000 ans, semble avoir autorisé le passage des babouins de l'Afrique vers la Péninsule Arabique (Winney et al., 2004).

Ces derniers exemples correspondent cependant à des pas de temps très grands (échelle des temps géologiques ou préhistoriques). Néanmoins, à la faveur des changements anthropiques et/ou climatiques en cours, des cas récents d'invasions biologiques ont également été identifiés. C'est le cas du nord du Sénégal où *Gerbillus nigeriae*, un rongeur inféodé aux milieux sableux semi-arides, a fait son apparition à la fin des années 1990s puis a gagné près de 150 kms vers le sud du pays en 15 ans (Thiam et al., 2008). Le cas de la fourmi argentine *Linepithaema humile* constitue un autre exemple où l'action de l'homme sur le milieu intervient directement dans le succès de l'invasion. En effet, malgré une capacité limitée de dispersion, cette espèce a colonisé les six continents et de nombreuses îles à travers le Monde où elle est responsable de nombreux dégâts (revues dans Suarez et al., 2001, et Silverman & Brightwell, 2008). Dans les milieux envahis, elle occupe généralement des micro-habitats proches des habitations humaines (Roura-Pascual et al., 2011). Certaines communautés natives de fourmis peuvent résister à son installation, mais des travaux récents ont clairement montré que la modification de l'environnement par l'homme favorise fortement la fourmi argentine qui devenait alors capable d'éliminer les espèces locales (Roura-Pascual et al., 2011 ; Fitzgerald & Gordon, 2012).

1.3.) Quelles sont les conditions du succès d'une invasion biologique ?

Certaines espèces qui ont l'opportunité de coloniser de nouvelles aires géographiques n'y parviennent pas, soit qu'elles n'y survivent pas, soit qu'elles ne s'y reproduisent pas assez, soit qu'elles n'y dispersent pas. D'autres, au contraire, montrent une étonnante capacité à s'implanter dans des régions voire des milieux nouveaux dès qu'elles en ont l'occasion. On pourrait imaginer de prime abord que les premières correspondent à des espèces très spécialisées, donc peu adaptables, tandis que les secondes correspondent à des espèces peu ou pas spécialisées, voire ubiquistes. Mais la situation est vraisemblablement bien plus complexe

que cela, et plusieurs facteurs, éventuellement non exclusifs, semblent pouvoir participer aux succès ou non des invasions biologiques (Wilson et al., 2009 ; Roura-Pascual et al., 2011).

Tout d'abord, pour pouvoir envahir de nouvelles zones, une espèce doit pouvoir s'y rendre physiquement, autrement dit, y disperser. Bien évidemment, les modes de dispersion peuvent être variés (mouvements tectoniques, déplacements actifs, transports par l'eau ou le vent, rôle de l'homme, qu'il soit volontaire ou involontaire, etc ; cf. Wilson et al., 2009). Par ailleurs, le nombre d'individus qui atteindra la nouvelle région d'invasion est un facteur clé des possibilités et du succès éventuel des invasions : il dépend à la fois du nombre de zones d'origine ainsi que de zones envahies possibles, tout autant que du nombre et du volume d'événements de dispersion (i.e. combien d'individus dispersent, et combien de fois, hors de leur milieu natif). Ceci est appelé la « pression de propagules » qui dépend de nombreux paramètres spécifiques au contexte historique, à l'espèce invasive, aux communautés natives et aux milieux concernés (revue dans Wilson et al., 2009). Parmi ces paramètres, le mode de dispersion des propagules (i.e. les individus invasifs *sensu stricto*) est fondamental. Dans leur revue, Wilson et al. (2009) en catégorisent six :

- (i) la dispersion de bordure (« leading-edge dispersal ») où une espèce envahit graduellement son environnement immédiat à partir du bord de son aire de distribution native (ex. espèces de milieux ouverts et le défrichement d'une forêt) ;
- (ii) la dispersion par corridor (« corridor dispersal ») où une connexion physique nouvelle permet de relier deux milieux déjà favorables, à savoir l'aire native et l'aire à envahir (ex. un pont sur un cours d'eau) ;
- (iii) la dispersion par saut (« jump dispersal ») où les propagules parviennent dans une ou plusieurs nouvelles régions par des déplacements discontinues, mais où une connection entre zone(s) d'origine et zone(s) envahie(s) reste possible (ex. la jacinthe d'eau, *Eichornia grassipes*, le long d'un réseau hydrographique) ;
- (iv) la dispersion à très longue distance (« extreme long-distance dispersal ») où le transport des individus colonisateurs s'effectue par de grands sauts bien supérieurs à leur habituelle capacité de dispersion écologique (ex. transports transocéaniques par l'homme) ;
- (v) la dispersion de masse (« mass dispersal ») où l'ouverture de nouvelles routes de colonisation permet d'un seul coup à des individus originaires de nombreux territoires sources de disperser abondamment vers de nombreuses zones nouvelles (ex. le développement du transport maritime ou aérien) ;

(vi) et la dispersion agricole (« cultivation dispersal ») où l'introduction volontaire d'organismes dans de nombreuses régions nouvelles est favorisée voire permis à grande échelle par l'homme.

Bien entendu, à chacun de ces modes de dispersion correspond des caractéristiques propres : fréquence des événements de dispersion, nombre de zones d'origine et d'implantation concernées, distances parcourues, persistance de la connexion entre les populations natives et colonisatrices de l'espèce invasive, etc (revue dans Wilson et al., 2009).

Après les phases de dispersion, un paramètre important de l'installation durable d'un invasif dans une nouvelle région et/ou un nouveau milieu correspond à sa capacité à entrer en compétition avec les espèces natives. Pour cela, afin de compenser l'adaptation a priori plus forte de ces dernières au milieu qu'elle envahit, des capacités accrues d'occupation des niches disponibles doivent constituer un atout majeur de l'espèce allochtone. Autrement dit, une invasion réussie est probablement souvent associée à d'importantes capacités de croissance et de reproduction. Ainsi, Seastedt (2009) note que les invasions réussies parmi les 243 plantes européennes ayant envahi les Etats-Unis correspondent à des espèces présentant des taux de croissance rapides. De même, le lapin européen désormais amplement installé en Australie présente une maturité sexuelle précoce et une descendance nombreuse (Hamilton et al., 2005). Néanmoins, il arrive que certains organismes connus pour être de redoutables invasifs ne parviennent pas localement à être suffisamment compétitifs vis-à-vis des espèces natives pour les supplanter ni même persister. Ainsi, dans certaines conditions, la fourmi hivernale (*Prenolepis imparis*) résiste efficacement à l'implantation de la fourmi argentine (*Linepithema humile*) (Fitzgerald & Gordon, 2012), pourtant connue pour être une espèce invasive redoutable (cf. au-dessus).

Bien évidemment, une forte adaptabilité doit être favorable à la conquête d'un nouveau milieu, notamment lorsque celui-ci est différent du milieu d'origine (ex. implantations volontaires ou involontaires à l'extérieur de l'aire initiale). Autrement dit, il est nécessaire que la diversité génétique des individus fondateurs soit en mesure de produire des phénotypes compatibles avec les nouvelles conditions du milieu envahi. Ceci sera favorisé par une diversité originelle forte, par l'introduction de très nombreux individus fondateurs qui, ensemble, présentent une forte diversité génétique, et/ou des ensemencements multiples : dans tous les cas, cela augmentera la probabilité d'introduire des génotypes variés dont certains

seront adaptés aux nouvelles conditions (Lavergne & Molofsky, 2007 ; Miura, 2007). Cette adaptabilité des organismes invasifs qui réussissent est illustrée par la capacité commune des plantes allochtones du Massachusetts, aux Etats-Unis, à ajuster leur période de floraison aux récents changements climatiques (Willis et al., 2010). Une autre illustration de l'importance de la plasticité donc la diversité génétique pour qu'une espèce réussisse une invasion est celle de *Senecio vulgaris hibernicus*, plante invasive au Royaume-Uni : cette dernière est en fait un hybride d'introgession entre l'espèce *S. vulgaris* locale et l'espèce *S. squalidus* introduite à partir de la Sicile (Abbott et al., 2003). Contrairement à la variété parentale native *S. vulgaris*, la variété hybride *S. vulgaris hibernicus* porte au locus Ray un allèle provenant de *S. squalidus* qui induit la production de fleurs radiées. Ces dernières ayant une attractivité supérieure pour les pollinisateurs, la variété hybride produit plus de graines et, grâce à cet avantage compétitif, a pu envahir le milieu au dépend des deux variétés parentales (Abbott et al., 2003). Une acquisition génétique à travers l'hybridation apparaît ici comme la clé du succès de l'invasion (Facon et al., 2006).

Un autre facteur est souvent mis en en avant dans le succès ou non des invasions biologiques : le parasitisme. En effet, un individu invasif est susceptible de porter des parasites inconnus ou légèrement différents de ceux qui existent dans l'espace nouvellement colonisé. A l'inverse, il rencontrera dans son nouveau milieu des parasites qu'il n'a jamais croisés auparavant. Ces nouvelles interactions entre hôtes et parasites, natifs et invasifs, semblent pouvoir jouer un rôle majeur dans le devenir des communautés ainsi mises en contact. Trois modèles principaux tentent de décrire ces interactions.

Le modèle « enemy release » (que l'on pourrait traduire par « relâchement de la pression ennemie ») propose que le succès des espèces invasives s'explique par le fait que ces dernières échappent à des ennemis naturels (parasites, mais aussi prédateurs) qui leur sont inféodés dans leur zone d'origine (Colautti et al., 2004). Par exemple, Reinhardt et al. (2003) ont constaté que les graines du cerisier noir (*Prunus serotina*) sont endommagées par des pathogènes du sol dans sa zone d'origine, mais pas dans sa zone d'introduction. En parallèle, deux fois plus de plantules se développent en zone d'introduction. Autrement dit, les pathogènes du sol de la zone d'origine pourraient augmenter la mortalité des plantules dans la zone d'origine (Colautti et al., 2004). La fourmi argentine (*Linepithaema humile* ; cf. ci-dessus) peut à nouveau être citée ici : dans sa zone d'origine, ses populations sont contrôlées par ses ennemis naturels et co-existent avec d'autres espèces de fourmis ; en revanche, celles introduites en Amérique du Nord ne sont plus soumises à ce contrôle, elles prolifèrent et

tendent à éliminer les communautés natives de fourmis (Silverman & Brightwell, 2008 ; Fitzgerald & Gordon, 2012). Autrement dit, le modèle « enemy release » suggère également que les organismes invasifs ont peu ou pas d'ennemis dans leur nouvel habitat, et donc dépensent moins de ressources en matière de lutte contre les pathogènes (ou les prédateurs). De ce fait, ils peuvent accroître leurs capacités de reproduction et ainsi mieux s'implanter dans les milieux envahis.

Le modèle « spill over » (qui signifie « débordement », et pourrait se traduire par « introduction de parasites ») met en avant les parasites spécifiques de l'organisme invasif et inconnus pour les espèces du milieu nouvellement colonisé. Si ces derniers infectent de manière significative les espèces natives, il est possible qu'ils en diminuent la valeur sélective (diminution de la survie, de la reproduction, etc ...) au bénéfice de l'invasif (Daszak et al., 2000). Un exemple pourrait concerner *Rattus rattus* et sa colonisation de l'Ile de Christmas suite à l'introduction, via ses puces, d'un de ses parasites, *Trypanosoma lewisi* à l'origine de l'extinction de son compétiteur potentiel, à savoir l'espèce endémique *Rattus macleari* (Pickering & Norris, 1996 ; Wyatt et al., 2008).

Enfin, un troisième modèle visant à expliquer le succès de certaines invasions via les aspects parasitologiques est désigné par « spill back » (qui, par opposition à la notion de spill over, correspond ici à la celle de « renforcement de la dynamique des parasites natifs »). Ce dernier, à l'inverse du spill over » suggère qu'un organisme invasif pourrait servir de nouvel hôte aux parasites natifs, augmentant de ce fait leur prévalence dans la zone envahie. Si ce parasite est virulent pour les espèces natives, l'augmentation du risque d'infection induite par la présence du nouvel hôte peut défavoriser les natifs au profit des invasifs (Kelly et al., 2009). Malgré son caractère séduisant et potentiellement important, ce modèle est rarement considéré dans la littérature, probablement parce qu'il est délicat à démontrer, et sa contribution dans le succès réel des invasions mériterait d'être davantage étudiée (Kelly et al., 2009).

Capacité de colonisation du nouveau milieu (reproduction, dispersion) et d'adaptation à ce milieu (plasticité écologique, a priori favorisée par une diversité génétique suffisante), interactions hôtes-parasites, autant de paramètres qui semblent devoir jouer un rôle prépondérant dans les processus d'invasions biologiques. Néanmoins, il est évident que beaucoup reste encore à découvrir et à comprendre. Ainsi, certains facteurs sont encore

parfois trop souvent ignorés par les biologistes qui perdent de vue par exemple l'impact des croyances religieuses dans le succès des invasions biologiques. A Taiwan, par exemple, 93% de la population pratique le Bouddhisme ou le Taïisme : des offrandes vivantes sont obligatoires, et plus 6 millions de dollars US sont dépensés chaque année pour libérer près de 200 millions d'insectes, poissons, oiseaux, reptiles et mammifères exotiques dans la nature (Agoramoorthy & Hsu, 2007).

Incontestablement, la biologie de l'invasion et donc notre compréhension de ses mécanismes n'en sont qu'à leurs balbutiements tant les facteurs historiques, biotiques et abiotiques qui interagissent sont nombreux et complexes (ex. Roura-Pascual et al., 2011 ; Fitzgerald & Gordon, 2012).

1.4.) Conséquences des invasions biologiques

Une conséquence récurrente des invasions biologiques est l'appauvrissement voire l'extinction de toute ou partie des communautés natives (revue dans Courchamp et al., 2008). Mais les modifications subies par ces dernières peuvent être diverses et variées (Simon & Townsend, 2003), et les mécanismes à l'origine de ces modifications, tout comme l'ampleur de leurs conséquences, dépendent vraisemblablement de caractéristiques propres à chaque situation. Néanmoins, certains cas de figure permettent d'illustrer simplement plusieurs des effets possibles des invasions biologiques.

L'introduction d'un nouveau prédateur dans un écosystème peut avoir des conséquences désastreuses sur les espèces locales devenues proies. En effet, une forte pression de prédation, a fortiori par un prédateur que les proies natives ne connaissent pas, peut amener à une réduction importante des effectifs des populations locales, voire mener à leur disparition totale. Lorsque cette pression s'exerce massivement, elle peut même revêtir des allures catastrophiques. A titre d'exemple, l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*) dans le Lac Victoria entre 1950 et 1960 serait responsable de la disparition, par prédation, de plus de 50% des 600 espèces endémiques de poissons Cichlidés, engendrant en cascade une série de drames environnementaux et socio-économiques pour les pêcheurs riverains (Balirwa et al., 2003). De même, l'introduction de la couleuvre d'origine australienne *Boiga irregularis* a profondément modifié la faune de l'île de Guam dans le Pacifique (revue dans Fritts & Rodda, 1998). Savidge (1987) signale l'extinction de 12 à 25 espèces d'oiseaux, tandis que 8

autres espèces ont subi une réduction de 90% de leurs effectifs et que 2 espèces sont signalées en danger. Les lézards ne sont pas non plus épargnés par ce serpent puisque 11 espèces sont considérées comme étant elles aussi menacées (Savidge 1987). D'une façon plus générale, les espèces insulaires semblent particulièrement vulnérables aux bioinvasions, probablement parce qu'elles évoluent dans des conditions de compétition, de parasitisme ou de prédation très particulières (Courchamp et al., 2003). C'est d'ailleurs probablement la raison pour laquelle les îles sont particulièrement surveillées, et étudiées puisqu'elles constituent souvent de véritables laboratoires grandeur nature (environnement clos). A titre d'exemple, 80% des introductions connues d'oiseaux et de mammifères concernent des milieux insulaires (Courchamp et al., 2003). De même, 80% des îles du Monde semblent avoir déjà été envahies par une ou plusieurs espèces de rongeur du genre *Rattus*, tandis qu'au moins 65 grandes îles l'ont été par le chat domestique (revue dans Courchamp & Sugihara, 1999). Les invasions des milieux insulaires sont ainsi considérées comme une des plus importantes sources de perte de biodiversité.

Outre la prédation, l'induction de perturbations environnementales par l'organisme invasif est parfois responsable des dégâts directs ou indirects observés sur les communautés envahies (Simon & Townsend, 2003). L'exemple de l'algue *Caulerpa taxifolia*, dite « algue tueuse », en est un cas concret (revues dans Padila & Williams, 2004 ; Streftaris & Zenetos, 2006). Dotée d'une grande résistance et d'une croissance rapide, elle a été introduite pour la première fois en 1984 par l'aquarium de Monaco en mer Méditerranée sur 1 m². Elle s'est ensuite rapidement étendue (ex. 6 000 hectares en 1996 puis 13 000 hectares en 2000 ; 77 km² à 122 km² entre 2000 et 2004 ; revue dans Streftaris & Zenetos, 2006) et elle continue aujourd'hui à s'y répandre sans aucun contrôle. En 2000, elle fut découverte et identifiée en Californie (USA) et à Sydney (Australie). Là où elle envahit, cette algue entraîne l'appauvrissement drastique des communautés algales locales et une réduction de la densité de nombreux autres organismes marins. Cette baisse de diversité locale s'explique au moins pour partie par la production par *C. taxifolia* de toxines, notamment de terpènes, qui limiteraient la croissance de ses compétiteurs (revue dans Streftaris & Zenetos, 2006).

Comme déjà suggéré avec les modèles « spill over » et « spill back » (cf. ci-dessus), l'impact des invasions biologiques sur les assemblages d'espèces natives peut également être très important du point de vue parasitologique. Outre l'exemple de l'élimination des rongeurs endémiques de l'île Christmas par des parasites importés avec les rats noirs débarqués des

bateaux (cf. ci-dessus), citons l'introduction de la souris domestique sur l'île Marion, dans l'Antarctique, qui a été accompagnée de celle d'une nouvelle bactérie du genre *Streptococcus* : en 1988, cette dernière aurait provoqué la mort d'environ 200 000 otaries à fourrure (De Bruyn et al., 2008). Parfois ces pathogènes peuvent toucher directement l'homme et induire des effets négatifs sur lui et ses activités économiques. En effet, l'introduction de *Rattus rattus* sur presque tous les continents (cf. plus bas) a eu des conséquences parfois dramatiques, dont la plus célèbre est probablement l'épisode de peste noire de 1347-1351, causée par la bactérie *Yersinia pestis* qui décima entre 30% et 50 % de la population européenne en 5 ans (Stoneking & Krause, 2010). L'introduction du rat noir à Madagascar a elle aussi engendré la mise en place de foyers de peste devenus endémiques (Duplantier et al., 2003 ; Tollenaere et al., 2010). Les alertes récurrentes portant sur certains risques de pandémies virales nous rappellent régulièrement que le risque sanitaire lié aux déplacements de pathogènes, viraux notamment (ex. SARS, grippe aviaire, HIV), avec les populations humaines reste d'actualité. Citons enfin un cas particulier au Niger où *Trypanosoma lewisi*, parasite sanguin spécifique aux rats d'origine asiatique (cf. plus bas), a été découvert sur des rats noirs invasifs dans des villages bordant le fleuve Niger au sud ouest du pays (Dobigny et al., 2011a). Plusieurs cas fatals de trypanosomiase humaine à *T. lewisi* ayant été reportés en Asie (cf. Dobigny et al., 2011a) ainsi qu'au Sénégal (Howie et al., 2006), une attention particulière mériterait probablement d'y être portée.

De la même façon, certaines introductions involontaires peuvent avoir des conséquences dramatiques pour l'homme, non plus en terme de santé publique mais de ressources alimentaires. Ainsi, la cochenille farineuse (*Phenacoccus manihoti*), un des principaux ravageurs du manioc, a été introduite accidentellement d'Amérique latine en Afrique Centrale, d'où elle a disséminé à travers tout le continent. Elle y provoque des dégâts spectaculaires et des baisses très importantes de la production africaine en tubercules (Fabres et Boussiengue, 1981). De la même façon, la mouche méditerranéenne, *Ceratitis capitata*, est en fait originaire d'Afrique orientale, mais ses étonnantes capacités reproductrices et adaptatives lui ont permis de coloniser toute l'Afrique, et de là, de s'étendre en Europe via l'Espagne, et jusqu'en Amérique Latine et dans le Pacifique (revue dans Malacrida et al., 2007). Ce diptère est aujourd'hui un ravageur majeur à travers le monde, et au Niger, c'est un nuisible important des mangues, des cucurbitacées et des agrumes, des piments et des poivrons, etc.

Les invasions biologiques ont certes des conséquences néfastes d'ordre varié sur les écosystèmes envahis en général et les populations humaines en particulier (déséquilibre environnemental et érosion de la biodiversité, santé publique et sécurité alimentaire), mais l'exemple des plantes domestiquées et cultivées à travers le Monde entier prouve qu'il existe des effets positifs à certaines introductions biologiques volontaires et maîtrisées. C'est le cas du mil (*Pennisetum glaucum*), domestiqué dans la bande sahélienne, probablement vers l'est du Mali et l'ouest du Niger, il y a au moins 8 000 ans, et dont des populations sauvages auraient ensuite colonisé l'Asie à la faveur des changements climatiques survenus il y a 4500-5000 ans (Oumar et al., 2008). C'est aussi celui du niébé qui a également connu une grande expansion puisque toutes les variétés aujourd'hui utilisées à travers le Monde sont issues de sept variétés originelles domestiquées initialement en Asie et en Afrique (Kongjaimun et al., 2012). De même, citons la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) : originaire de la Cordillère des Andes où les incas la cultivaient déjà vers l'an 1000 avant JC (Spooner et al., 2005). Elle est aujourd'hui cultivée à travers le monde entier et constitue un des principaux aliments de base de l'humanité (FAO, 2008). Enfin, le cas du riz représente un autre exemple majeur d'invasion volontaire contrôlée par l'homme (revue dans Sweeney & McCouch, 2007). La présence de cette céréale a été démontrée dans des sites archéologiques datant de plus de 10 000 ans, mais l'origine de sa domestication réelle reste controversée. En effet, il existe deux espèces domestiquées, l'une (*Oryza sativa*) en Asie et l'autre (*Oryza glaberrima*) en Afrique. Les documents les plus anciens portant sur la domestication de *O. glaberrima* en zone inondée remontent à 300-200 ans avant JC, et proviennent de Jenne-Jeno dans le delta intérieur du fleuve Niger au Mali actuel (Mc Intosh, 1995). Sa culture a ensuite été étendue à divers bras d'eau africains, puis des variétés sélectionnées en ont permis la culture pluviale et l'expansion à tout le continent. *O. sativa*, elle, a probablement été domestiquée en Chine mais fut introduite d'Asie en Afrique où les deux variétés sont aujourd'hui cultivées, parfois côte à côte (revue dans Sweeney & McCouch, 2007). La liste de ces bioinvasions volontaires et contrôlées par l'homme pour son propre bénéfice pourraient ainsi être indéfiniment allongée (ex. blé, manioc, fruits et légumes, bétail, etc ...).

2.) LES RONGEURS

2.1.) Généralités sur les rongeurs

Les rongeurs constituent un ordre (Rodentia) de la classe des mammifères (Mammalia ; revue dans Wilson & Reeder, 2005). Ils sont caractérisés par une denture évoluée mais réduite (22 dents au maximum), notamment par l'absence de canines entre les incisives et les dents jugales, entraînant la présence d'un diastème (comme chez les lagomorphes, c'est-à-dire les lièvres et les lapins). Ils ne possèdent sur chaque mâchoire qu'une seule paire d'incisives (les lagomorphes en ont deux) dont la croissance est continue (là encore, comme celles des lagomorphes) et qui ne sont recouvertes d'émail que sur la face antérieure (contrairement aux lagomorphes qui en présente sur les deux faces).

L'origine des rongeurs remonte au début de l'ère tertiaire, époque à laquelle leur lignée se serait séparée de celle des Lagomorphes (entre 70 à 75 millions d'années selon Springer et al., 2003 ; entre 60 et 65 millions d'années selon Huchon et al., 2002, et Douzery et al., 2003). La diversification des différentes lignées actuelles de rongeurs survient rapidement après (entre 40 et 70 millions d'années ; Huchon et al., 2002 ; Springer et al., 2003 ; Annexe 1). Leur radiation est une des plus spectaculaires chez les mammifères et en fait l'ordre le plus riche en espèces (2277 sont connues aujourd'hui, contre 1116 espèces de chauve-souris qui constitue le second ordre le plus riche ; revue dans Wilson & Reeder, 2005). Actuellement, on distingue 3 lignées majeures de rongeurs (Adkins et al., 2003 ; Huchon et al., 2007) : (i) les Ctenohystricomorpha regroupant les hystricomorphes (les rats-taupes, les porc-épics, etc ...), les goundis sahariens (Ctenodactylidae) et l'énigmatique *Laonastes* récemment décrit d'Asie ; (ii) les Sciuromorpha correspondant aux écureuils et aux loirs ; et (iii) les Myodonta contenant toutes les autres espèces de rongeurs (rats et souris, gerbilles, gerboises, castors, etc ...) (revue dans Wilson & Reeder, 2005, et Annexe 1).

Au sein des Myodonta, la famille des Muridae regroupe à elle seule la moitié des espèces de rongeurs, et presque le quart des espèces des mammifères (Wilson & Reeder, 2005) : de nombreuses zones d'ombre persistent encore dans leur phylogénie, mais ils sont représentés aujourd'hui par au moins 5 sous-familles, dont les Gerbillinae (les gerbilles et les mérions ; 16 genres et 102 espèces) et les Murinae (les rats et les souris de l'Ancien Monde ; 128 genres et 548 espèces) (revue dans Wilson & Reeder, 2005). Les Gerbillinae se caractérisent par un

ensemble d'espèces présentes de la Chine à la côte ouest africaine, parfaitement adaptées aux conditions arides et semi-arides, et dont l'origine pourrait être africaine (Chevret & Dobigny, 2005). Dans le Sahel, plusieurs espèces sont considérées comme des ravageurs importants des cultures pluviales (ex. *Gerbillus nigeriae*, cf. plus bas). Les Murinae, quand à eux, se seraient différenciés en Asie du Sud Est avant de coloniser tout l'Ancien Monde (Steppan et al., 2005). C'est également parmi les Murinae que l'on trouve les quelques espèces de rongeurs qui ont envahi toute la planète à la faveur des déplacements et des transports humains : les rats (genre *Rattus*) et la souris (*Mus musculus*), dont nous reparlerons plus bas.

Cette formidable diversité spécifique (pour des mammifères) se traduit également par une distribution géographique maximale et une étonnante plasticité écologique puisque l'on trouve des rongeurs sur tous les continents et la plupart des îles du Monde (revue dans Wilson & Reeder, 2005), ainsi que dans la plupart des milieux (revue dans Delany, 2004). Ainsi, ils ont colonisé les forêts (ex. *Hylomyscus* spp.), les savanes (ex. *Lemniscomys* spp.), les zones désertiques chaudes (ex. *Jaculus* spp., *Gerbillus* spp.) comme froides (ex. les lemmings), les zones humides (ex. *Thryonomys swinderianus*) et même le milieu souterrain (ex. les rats-taupes). Leur capacité d'adaptation leur a bien évidemment permis d'investir les milieux modifiés par l'homme sous toutes les latitudes, telles que les zones agricoles (ex. Aplin et al., 2003 ; Poulet & Duplantier, 1983 ; voir Dobigny, 2000 et Dobigny et al., 2002c pour le Niger) ou les zones habités (ex. rats et souris) où ils peuvent causer des dégâts considérables (cf. plus bas).

Un problème souvent rencontré lorsque l'on s'intéresse aux rongeurs est l'identification précise des espèces qui peut être rendue délicate par la co-existence fréquente d'espèces morphologiquement identiques appelées « espèces jumelles » ou « espèces cryptiques » (Mayr, 1963). Ce genre de situation, fréquent chez les rongeurs africains, notamment chez ceux qui nous intéressent ici (*Mastomys*, *Arvicanthis*, *Taterillus*, etc ; cf. plus bas), est fondamental à prendre en compte parce qu'elle peut avoir des répercussions importantes et variées (revue dans Dobigny et al., 2001).

Ainsi, si deux espèces jumelles jouent des rôles différents dans la circulation d'un pathogène dans la nature, par exemple parce qu'elles présentent des caractéristiques physiologiques (ex. immunité, écologie) et/ou populationnelles (ex. cycle d'abondance) différentes, le fait de ne pas les distinguer l'une de l'autre, ou, pire, de ne pas avoir conscience de leur co-existence (elles sont alors confondues en une seule et même entité), peut entraîner

des erreurs majeures dans la compréhension de l'épidémiologie de la maladie associée et induire des politiques de lutte de santé publique inadaptées et coûteuses. Ainsi, il a été démontré que *Mastomys natalensis* était réservoir du virus de la fièvre de Lassa (qui sévit en Afrique de l'Ouest forestière) tandis que l'espèce jumelle *M. erythroleucus* ne l'était pas (Lecompte et al., 2006). Une situation similaire a également été décrite pour *Yersinia pestis*, agent de la peste, qui, en Afrique australe, circule vraisemblablement très différemment au sein des populations résistantes de *M. natalensis* et de celles sensibles de l'espèce jumelle *M. coucha* (Arntzen et al., 1991).

Le même genre de confusion peut exister pour des rongeurs nuisibles aux cultures : une espèce inoffensive peut par exemple se reproduire toute l'année, tandis que sa jumelle, ennemie des cultures, peut présenter des populations cycliques. Si la distinction espèce-spécifique n'est pas faite, la lutte sera organisée toute l'année, alors qu'il suffirait de ne cibler que la seconde espèce, et donc la période où elle présente les plus basses densités (cf. Dobigny et al., 2001).

Enfin, il va sans dire que toutes les études de biodiversité et de biogéographie, et par conséquent les politiques de conservation, souffrent beaucoup d'une mauvaise évaluation de la richesse spécifique et de sa distribution spatiale et écologique. La présence d'espèces jumelles constitue donc une contrainte importante dans ce domaine également. A titre d'exemples, le nombre des espèces de rongeurs du Niger identifiées de façon non ambiguë s'élève aujourd'hui à 39 (Dobigny et al., 2002c). Si cette liste n'avait été dressée qu'à partir de critères morphologiques, neuf espèces auraient vraisemblablement été ignorées, représentant ainsi 23.1% de la diversité spécifique nationale (Dobigny et al., 2002c).

Heureusement, plusieurs méthodes sont aujourd'hui disponibles pour compléter les identifications morphologiques des espèces de rongeurs, notamment celles présentes en Afrique de l'Ouest sahélo-soudanienne (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Parmi elles, la cytotaxonomie a permis la découverte de nombreux taxons cryptiques en révélant l'existence de caryotypes très différents. Ces différences peuvent s'avérer tellement importantes que leur simple mise en évidence suffit à démontrer l'incompatibilité méiotique (revue dans King, 1993), et donc l'isolement reproducteur qui signe l'appartenance à deux espèces biologiques différentes (revue dans Dobigny et al., 2001). Ainsi, l'identification des espèces de nombreux genres ouest africains de rongeurs peut s'appuyer de façon robuste sur l'analyse du caryotype (cf. plus bas pour des applications dans les genres *Arvicanthis*, *Mastomys*, *Nannomys* et *Rattus*).

La taxonomie moléculaire représente un autre ensemble de méthodes d'identification spécifique qui est désormais très répandu. Elle consiste à extraire tout ou partie de l'ADN d'un individu et de le comparer à une banque génétique contenant des échantillons de référence pour toutes les espèces potentielles. La méthode la plus répandue et en voie de généralisation pour la plupart des organismes vivants est celle dite du « bare-coding » génétique : il s'appuie sur le séquençage d'un gène (souvent le gène mitochondrial CO1 ou du cytochrome b chez les rongeurs africains) de l'individu inconnu qui est comparé à une banque de séquences du même gène issus d'individus de référence et représentant l'ensemble des espèces du groupe étudié (Nicolas et al., 2012 ; cf. plus bas pour des références sur *Mastomys*, *Nannomys* et *Rattus*). Une méthode moléculaire alternative consiste elle aussi à comparer un gène de l'échantillon inconnu à celui d'une collection d'individus de référence, à la différence que l'ADN n'est plus séquencé totalement mais coupé en fragments spécifiques dont la longueur est indicative de l'espèce. Cette approche est dite « PCR-RFLP » et sera décrite plus en détail ci-dessous dans le cadre de notre étude.

2.2.) Nuisances dues aux rongeurs

2.2.1.) Dégâts sur les cultures et les stocks

Les rongeurs étant souvent granivores, frugivores et/ou végétarien, ils sont susceptibles de se nourrir de nombreuses parties des plantes, ce qui inclut évidemment les plantes cultivées par l'homme pour se nourrir. Leur densité et leur plasticité écologique en font de redoutables ravageurs des tubercules, des semis, des jeunes pousses, des fruits, ainsi que des stocks de vivres. Dans cette compétition pour l'accès aux ressources alimentaires, les rongeurs représentent ainsi une nuisance majeure pour les agricultures du monde entier, particulièrement dans les pays en voie de développement (revues dans Leirs, 2003 ; Granjon & Duplantier, 2009 ; Meerburg et al., 2009a).

Ainsi, plusieurs espèces de *Rattus* constituent un frein majeur à la production de riz dans le delta du Mékong au Vietnam, où les pertes sont estimées entre 300 000 et 400 000 tonnes par an (Brown et al., 1999). Ces dégâts engendrent bien évidemment des tentatives de contrôle par les agriculteurs qui investissent parfois beaucoup pour tenter de les limiter, allant jusqu'à y consacrer 5 à 8 jours par saison, et une moyenne de 17 USD par hectare et par saison (Sang et al., 2003). De même, les problèmes posés par les rongeurs dans la province du

Vinh Phuc, dans le nord du même pays, sont similaires : sur 50 personnes interviewées, plus de 40 désignent les rongeurs comme principaux responsables des dégâts observés sur le riz (Tuan et al., 2003). Dans cette région, 16 jours sont consacrés uniquement au contrôle des rongeurs au cours de chaque campagne agricole (Tuan et al., 2003). Toujours en Asie, mais en Chine cette fois, les rongeurs posent de graves problèmes aux pâturages puisqu'ils peuvent consommer 10% à 20% des graminées qui les composent (Zang et al., 2003). Plusieurs études quantitatives comparables montrent l'impact évident des dégâts de rongeurs sur l'agriculture asiatique (Java, Inde, Indonésie, Cambodge, etc ; cf. Singleton et al., 2003).

En Afrique, où plus de 70 espèces de rongeurs ont été considérées comme des ennemis des cultures (Fiedler, 1988), il n'existe malheureusement que peu de données quantitatives sur les dégâts qu'elles occasionnent (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Néanmoins, les quelques études disponibles laissent présager un impact important sur l'agriculture souvent fragile du continent. En Egypte, Buckle & Smith (1994) rapportent des pertes céréalières de 10% à 100%, essentiellement causées par *Meriones shawi* sur des céréales stockées en entrepôts. En Tanzanie, Makundi et collaborateurs (2005) signalent entre 5 et 15% de pertes de rendement de maïs (soit 412 500 tonnes) enregistrés par an dus aux rongeurs. On estime que, chaque année, cette perte suffirait à nourrir 2 millions de personnes, et qu'elle constitue un manque à gagner de 60 millions d'USD (Skonhofs et al., 2006). Ceci étant, il est difficile d'extrapoler ces chiffres directement à l'ensemble du continent puisque les pertes causées par les rongeurs varient non seulement selon la où les espèces de rongeurs impliquées dans les dégâts et la dynamique spatio-temporelle de leurs populations, mais aussi suivant le type de culture, la région, l'année, la période de l'année, ainsi que le lieu, la durée et la méthode de stockage pour les denrées stockées (Poulet & Duplantier, 1983 ; Leirs, 2003).

Au Sahel, les études concernant l'impact quantitatif des rongeurs sur les cultures sont très peu nombreuses (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Au Sénégal, 20% de pertes ont été enregistrées sur les chandelles de mil entreposées à même le sol juste après la récolte (Hubert, 1980). Au Niger, seules quelques études se sont intéressées à la structure et la dynamique des populations de *Gerbillus nigeriae* dans un but d'optimisation de la lutte contre cet important ravageur des céréales (Nomao, 2001 ; Hima, 2010). Néanmoins, si les témoignages dénonçant l'action néfaste des rongeurs sont nombreux (Dobigny, 2000 ; cf. la présente étude et l'annexe 2), les données chiffrées sont, quant à elles, quasiment inexistantes. En compilant les bulletins phytosanitaires portant sur l'ensemble du territoire national, nous avons identifié 149 attaques importantes de rongeurs ayant été signalées aux services de la Protection des Végétaux du

Niger entre 1995 et 2011. Ces alertes concernent essentiellement les semis et les plantules de mil (N = 127, soit 85,2% des rapports), et proviennent de six régions (Agadez, Diffa, Maradi, Tahoua, Tillabéry et Zinder). Parmi elles, seules sept sont accompagnées de données chiffrées, et suggèrent des pertes de semis de mil variant de 5 à 10% (N = 1), 10 à 15% (N = 1), 30 à 60% (N = 1) à 50 à 60% (N = 4). Cinq cas de re-semis subséquents sont précisés. Compte tenu de ces quelques pistes, il est probable que les dégâts des rongeurs sur les cultures pluviales sont potentiellement très importants au Niger. A titre d'exemple, les années 1973 et 1974 ont été marquées par des pullulations de rongeurs responsables d'une famine dans presque toute la zone agricole du pays, épisode tragique aujourd'hui connu sous le nom de « Dan Koussou » qui est évoqué dans certains récits et chants traditionnels. Pourtant, aucune donnée quantitative n'existe pour les attaques sur les cultures maraîchères ni sur les denrées stockées ; ces dernières semblent pourtant régulièrement la proie de diverses espèces de rongeurs, comme le confirme leur présence dans les jardins et les lieux d'entreposage, ainsi que les témoignages d'agriculteurs (Dobigny, 2000).

2.2.2.) Problèmes de santé publique

Les rongeurs sont impliqués dans le maintien, la circulation et la transmission à l'homme d'une grande diversité d'agents pathogènes incluant des virus, des bactéries, des protozoaires et des helminthes (revue dans Meerburg et al., 2009b). Ceci s'explique essentiellement par la proximité phylogénétique des rongeurs et des primates (donc de l'homme) au sein des mammifères (Murphy et al., 2001), ce qui permet l'adaptation des vecteurs et le transfert des pathogènes aux deux types d'organismes (Meyer, 2003). Nulle doute que la forte promiscuité écologique entre les rongeurs et l'homme facilite également les fréquents échanges de parasites, notamment en milieu fortement anthropisé (Mills & Childs, 1998 ; Meyer, 2003).

Ainsi, les rongeurs ont un impact sur la santé publique qui est loin d'être négligeable. Ceci s'explique probablement par le fait que les pathogènes pouvant infecter les rongeurs peuvent le plus souvent infecter l'homme, compte tenu du fait que les deux groupes sont des mammifères qui sont relativement proches d'un point de vue phylogénétique (Murphy et al., 2001). Par ailleurs, la promiscuité entre les populations de rongeurs et humaines explique également pour beaucoup la fréquente transmission de parasites des premières vers les secondes, notamment en milieu fortement anthropisé (Meyer, 2003). Pourtant, le rôle précis

des communautés de rongeurs en matière de circulation des pathogènes dans la nature, reste souvent très mal documenté.

Outre la peste dont nous avons parlé plus haut, ils sont d'importants réservoirs de *Leishmania*, genre de protozoaire responsable des leishmanioses qui sont considérées parmi les maladies tropicales négligées les plus préoccupantes (OMS, 2010). La transmission de leishmanies à l'homme passe nécessairement par l'intermédiaire d'un diptère piqueur-suceur du genre *Phlebotomus* (revue dans Clair, 2008). Il y a chaque année 500 000 cas de leishmaniose viscérale dans le monde dont 90% des cas sont signalés au Bangladesh, en Inde, au Népal, au Soudan et au Brésil (revue dans Meerburg et al., 2009b). Au total, 20 000 à 40 000 décès surviennent chaque année (Alvar et al., 2012). Au Niger, il est difficile d'avoir une idée précise de la prévalence des leishmanioses à cause des difficultés liées à leurs diagnostiques qui pourraient engendrer une forte sous-estimation de leurs incidences sur les populations humaines (Djidingar et al., 1997). Une étude a été menée sur la séroprévalence de la leishmaniose viscérale (due à *L. infantum*) dans l'Aïr (Develoux et al., 1992), mais seuls 6 cas ont été détectés sans ambiguïté (Djidingar et al., 1997). Au contraire, la leishmaniose cutanée (provoquée par *L. major*) semble, elle, beaucoup plus fréquente (Djidingar et al., 1997).

Les rongeurs ont également un rôle majeur clairement démontré dans l'épidémiologie d'autres maladies à fort impact sur l'homme, telle que la leptospirose. Cette dernière est une des pathologies les plus répandues au Monde et, à titre d'exemple, les prévalences atteignent chaque année des valeurs d'environ 0.05% en Inde et en Thaïlande, et de 0.03% en France et en Australie (Pappas et al., 2008). La mortalité pourrait atteindre 5% à 15% (revue dans Barathi et al., 2003). Mais, là encore, l'absence de diagnostic fiable pourrait parfois faire passer son incidence sous silence (Cerqueira & Picardeau, 2009). Ainsi, elle n'a été identifiée précisément chez des petits mammifères à Madagascar que très récemment, et ce avec des prévalences très fortes allant de 14% à 54% selon les sites (Rahelinirina et al., 2010). Les rongeurs, notamment ceux de la tribu des Rattini (*Rattus* et apparentés), en sont les réservoirs principaux et l'homme s'infecte par contact avec de l'eau souillée (rivières, rizières, mares) par les rongeurs. Des cas de dissémination de la leptospirose à travers le Monde via le transport à longue distance de rongeurs par l'homme ont été démontrés (ex. Masuzawa et al., 2006).

Les rongeurs sont également impliqués dans la circulation et la transmission de nombreuses autres pathologies (revue dans Meerburg et al., 2009b), dont, en Afrique de sahélienne : la fièvre virale hémorragique dite de Lassa (Lecompte et al., 2006), la borréliose provoquée par la bactérie *Borrelia crociduræ* (Vial et al., 2006), la bilharziose induite par les vers du genre *Schistosoma* (Duplantier & Sene, 2000, 2006) ou encore le protozoaire *Toxoplasma gondii* responsable de la toxoplasmose (cf. notre article en annexe 3).

La transmission de ces pathogènes à l'homme peut s'effectuer par plusieurs voies différentes : (i) par transmission directe, c'est-à-dire par simple contact avec le rongeur infecté (animal vivant, par morsure ou par ingestion ; ex. toxoplasmose), avec un de ses fluides corporels (salive, sang, urine) ou même en aérosol (ex. fièvres hémorragiques à hantavirus) ; (ii) par transmission indirecte, c'est-à-dire qu'un vecteur (ex. moustiques, phlébotomes, tiques, puces, acariens, sangsues) est nécessaire pour que le passage du pathogène du rongeur à l'homme puisse avoir lieu (ex. borréliose, leishmanioses, peste, etc ...).

2.3.) Quelques rongeurs d'Afrique de l'Ouest

Une revue complète portant sur la taxonomie, la distribution et l'écologie des 9 familles, 31 genres et 66 espèces de rongeurs soudano-sahéliens a récemment été proposée par Granjon & Duplantier (2009). De plus, une liste complète et commentée des 39 espèces présentes au Niger a déjà été publiée (Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c). Néanmoins, nous nous proposons ici de fournir quelques éléments sur la systématique et la biologie générale des genres et des espèces que nous avons rencontrés au cours de la présente étude.

2.3.1.) Espèces natives

2.3.1.1.) *Arvicanthis niloticus* (E. Geoffroy, 1803)

Egalement appelé le rat roussard ou encore rat du Nil, *A. niloticus* (Fig. 1a) possède une distribution qui couvre les savanes et les steppes du nord du Sahel à la zone soudanienne, de la côte Atlantique à la Mer Rouge (Granjon & Duplantier, 2009).



Figure 1 - Photos des principales espèces rencontrées à Niamey au cours de cette étude : (a) *Arvicanthis niloticus*, (b) *Mastomys natalensis*, (c) *Rattus rattus* et (d) *Mus musculus*.

Au Niger, comme ailleurs, il affectionne aussi bien les milieux sauvages qu'anthropisés. On le trouve notamment très fréquemment associé aux jardins maraîchers où il niche dans les haies d'épineux faisant office de clôture. Il arrive même qu'il pénètre dans les villages voire en ville, souvent à proximité de périmètres cultivés (Dobigny et al., 2002c ; Dobigny, non publié). Au Sénégal, même si cette espèce semble commune dans les villages, elle reste néanmoins autour des maisons plutôt qu'à l'intérieur (Granjon & Duplantier, 2009). *A. niloticus* est diurne, facile à observer et on en voit souvent les « pistes » laissées à force de passage. C'est une espèce essentiellement végétarienne qui vit en colonies, ce qui en fait un redoutable ravageur des cultures (Granjon & Duplantier 2009). Il est parfois chassé pour sa viande par les enfants.

En fonction du milieu dans lequel il vit, la coloration de son pelage varie du brun, jaune au noir. Appartenant à la famille des Muridae et la sous-famille des Murinae, elle possède une queue dépourvue de poils généralement plus courte que la longueur tête et corps (LTC). Les soles plantaires sont nues et de couleur sombre. Les mâles sont en moyenne un peu plus grands que les femelles (Granjon & Duplantier, 2009 ; mâles : Poids P=107 g, LTC=160 mm, longueur de la queue Q=134 mm, plus grande longueur de l'oreille O=20 mm et longueur du pied sans la griffe : Pp=30.5 mm ; femelles : P=99 g, LTC=152 mm, Q=131 mm, O=20 mm et Pp=30 mm).

A. niloticus est un réservoir confirmé ou suspecté de nombreux pathogènes humains, dont ceux responsables de la fièvre de la vallée du Rift, de la leishmaniose, de la borréliose, de la peste et de la schistosomiase intestinale (revue dans Granjon & Duplantier, 2009).

Le genre *Arvicanthis* abrite de nombreuses espèces jumelles et, en Afrique de l'Ouest, *A. niloticus* peut être confondu avec plusieurs espèces (revue dans Volobouev et al., 2002). Au Niger, deux espèces co-existent (Dobigny et al., 2002c) mais peuvent être distinguées par leurs caryotypes (*A. niloticus* : 2N=62 et NFa= 62 ; *A. ansorgei* : 2N=62 et NFa=74-76) ou le séquençage du cytochrome b (Dobigny et al., 2010).

2.3.1.2.) *Cricetomys gambianus* Waterhouse, 1840

Autrefois classé au sein de la famille des Muridae, *C. gambianus* (revue dans Granjon & Duplantier, 2009) est aujourd'hui un des rares représentants de la famille des Nesomyidae, et de la sous famille des Cricetomyinae (Wilson & Reeder, 2005). Appelé aussi rat géant de Gambie, c'est un rongeur de grande taille (en moyenne : LTC~324 mm ; Q~350 mm ; Or=37 mm ; Pp=62 mm ; Granjon & Duplantier, 2009) pouvant peser jusque 1,5 kg. Il

n'existe pas de dimorphisme sexuel chez cette espèce dont une de ses caractéristiques morphologiques est la partie terminale de la queue qui est blanche, ce qui permet d'ailleurs de distinguer sans ambiguïté les juvéniles de *Rattus norvegicus* avec lesquels il serait envisageable de les confondre. La taille des portées est assez faible (1 à 5 petits, 3 en moyenne).

Cette espèce est endémique de l'Afrique occidentale des savanes où elle occupe des habitats variés, souvent commensaux (vergers, jardins maraîchers jusque dans les cuvettes oasiennes, friches et même dans les maisons ou les réseaux d'irrigation ; Dobigny et al., 2002c ; Granjon & Duplantier, 2009 ; obs. pers), notamment au nord de son aire de distribution. Elle est capable de grimper aux arbres, de creuser et de stocker divers objets dans son nid (Granjon & Duplantier, 2009), d'où son nom parfois de « rat voleur ». Ces caractéristiques en font un redoutable ravageur des installations maraîchères, des palmeraies et des vergers (Dobigny et al., 2002c). De plus, elle est réservoir de l'agent de la borréliose au Sénégal (Trape et al., 1996).

Bien que des études moléculaires aient récemment montré que le genre *Cricetomys* abritait plusieurs espèces jumelles restées non détectées jusqu'à aujourd'hui en Afrique (Olayemi et al., 2012), *C. gambianus* apparaît comme la seule espèce présente dans les régions ouvertes d'Afrique, notamment d'Afrique de l'Ouest (Olayemi et al., 2012), et la seule connue au Niger (Dobigny et al., 2002c ; Granjon & Duplantier, 2009).

2.3.1.3.) *Mastomys natalensis* (Smith, 1834)

Pendant longtemps, la systématique du genre *Mastomys* est restée confuse à cause de la présence de plusieurs espèces vivant parfois en sympatrie (revue dans Granjon et al., 1997 ; Granjon & Duplantier, 2009). Sa zone de distribution est une des plus larges parmi les mammifères africains puisqu'elle s'étend de l'Afrique au sud du Sahara (avec une enclave au Maroc), du Sénégal à l'Ethiopie, jusqu'en Afrique australe. Grâce aux méthodes cytogénétiques d'abord, puis moléculaires ensuite (Granjon et al., 1997 ; Volobouev et al., 2002 ; Dobigny et al., 2008 ; Colangelo et al., 2009), le nombre et le contour des différentes espèces ont été précisés. Ainsi, en Afrique de l'Ouest, quatre espèces sont désormais clairement identifiées : *M. erythroleucus* (2N=38, NFa=50-56), *M. huberti* (2N=32, NFa=44-46), *M. kollmanspergeri* (2N=38, NFa=40) et *M. natalensis* (2N=32, NFa=52-54). Au Niger, *M. huberti* n'a jamais été trouvé malgré des recherches importantes dans les zones humides qu'elle affectionne (Granjon & Duplantier, 2009), tandis que *M. kollmanspergeri* n'a été

identifiée formellement que dans la Plaine de l'Irazer (Dobigny et al., 2002c). A l'inverse, *M. erythroleucus* et *M. natalensis* semblent présentes sur une vaste bande soudano-sahélienne au sud du pays (Dobigny et al., 2002c ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009) : la première est essentiellement associée aux cultures maraîchères, tandis que la seconde est caractéristique des habitations.

Les *Mastomys* possèdent un pelage variant du fauve au brun gris, gris voire presque noir. Les soles plantaires et la queue sont nues (Granjon & Duplantier, 2009). Les mensurations moyennes des différentes espèces sont très proches (Pds~50 g ; LTC~125-130 mm ; Q~110-120 mm ; Or~18-20 mm ; Pp~23-25 mm).

Appelés « rats à mamelles multiples », les *Mastomys* (Muridae, Murinae) se caractérisent par une très forte capacité reproductive, avec un temps de gestation de 20 à 23 jours environ, des portées allant jusqu'à 16 petits, et des observations allant jusqu'à 29 embryons chez une femelle gestante (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Ils ont colonisé de nombreux milieux, allant de la forêt sèche aux zones humides, en passant par les savanes arborées et arbustive, et jusqu'aux jachères, jardins, champs et aux maisons. Leurs populations sont ainsi capables de présenter des pullulations impressionnantes (jusque 1000 individus par hectare), les plaçant ainsi en tête de la liste des ravageurs des cultures d'Afrique subsaharienne (Skonhofs et al., 2006 ; revue dans Leirs, 2003 ; Granjon & Duplantier, 2009).

Bien que vivant à l'extérieur en Afrique de l'est, *M. natalensis* (Fig. 1b) est l'espèce commensale par excellence en Afrique de l'Ouest, notamment au Niger (Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c). Elle présente un léger dimorphisme sexuel (mâles Pds=51.9 g, LTC=131.9 mm, Q=120.5 mm, Or=19 mm et Pp=25.3 mm ; femelles : Pds=49.9 g, LTC=129.3 mm, Q=119.6 mm, Or=19.1 mm et Pp=24.6 mm ; Granjon & Duplantier, 2009). Même si sa forte commensalité peut généralement être un indice important de diagnose espèce-spécifique au Niger, où *M. erythroleucus* est davantage inféodée aux jardins, l'identification précise de *M. natalensis* ne peut être réalisée de façon certaine qu'à l'aide de méthodes cytotaxonomiques ou génétiques (séquençage ou RFLP de l'ADN ; cf. au-dessus).

Ceci s'avère d'autant plus important que les espèces jumelles du genre *Mastomys* sont impliquées dans l'épidémiologie de plusieurs pathologies majeures, mais pas toutes de la même façon. Ainsi, en Guinée, *M. natalensis* est réservoir du virus responsable de la fièvre de

Lassa tandis que *M. erythroleucus* ne l'est pas (Lecompte et al., 2006). De même, en Afrique du Sud, *M. natalensis* est résistante à *Yersinia pestis*, agent de la peste, tandis que *M. coucha* est sensible (Arntzen et al., 1991).

A noter que les *Mastomys* ont également été identifiés comme impliqués dans le maintien et la circulation de la schistosomiase (Duplantier & Sene 2000), la borréliose (Trape et al., 1996), la leishmaniose (Dedet et al., 1981), etc (revue dans Dobigny, 2000 ; Granjon & Duplantier, 2009).

2.3.1.4.) *Mus Nannomys haussa* Thomas and Hinton, 1920

Les souris naines africaines du genre *Mus* et du sous-genre *Nannomys* constituent un groupe de rongeurs largement répandus à travers toute l'Afrique sub-saharienne. Ils se caractérisent par leur très petite taille (quelques millimètres) et un poids inférieur à 20 g (Veyrunes et al., 2004 ; Kouassi et al., 2008). Là encore, les études cytogénétiques entreprises d'abord par Matthey et ses collaborateurs (Matthey, 1969 ; Matthey & Petter, 1970) puis par Veyrunes et al. (2004, 2007, 2010) et Kouassi et al. (2008) ont montré l'existence de fortes diversités intra- et interspécifiques, et permis d'aider à délimiter rigoureusement plusieurs des espèces jumelles de ce complexe. Ainsi, la cytotaxonomie puis plus récemment le séquençage de l'ADN (Veyrunes et al., 2005) s'avèrent aujourd'hui indispensables pour l'identification non ambiguë des espèces de *Nannomys* dont quatre (*M. N. haussa*, *M. N. mattheyi*, *M. N. minutoides* et *M. N. musculoides*) sont connues en Afrique de l'Ouest soudano-sahélienne, dont deux formellement identifiées au Niger (*M. N. mattheyi* à La Tapoa, au sud du pays, et *M. N. haussa* dans plusieurs localités sahéliennes ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009).

En revanche, la petite taille de ces animaux, donc leur discrétion et la difficulté de leur piégeage, ainsi que la difficulté de reconnaître aisément l'espèce à laquelle on a affaire sur le terrain, tous ces facteurs constituent des freins importants à l'étude des souris naines d'un point de vue écologique. Ainsi, les données sur l'abondance, la reproduction et les habitudes alimentaires de *M. N. haussa*, espèce prépondérante sans le Sahel nigérien, sont quasi inexistantes. Nocturne et terrestre, elle est généralement capturée à la main dans les jachères et des lones arbustives aux sols sableux à sablo-argileux, parfois à proximité ou dans les villages (Granjon & Duplantier, 2009).

Très peu d'informations existent quant à son éventuelle implication dans l'épidémiologie d'agents pathogènes humains ou animaux. Pourtant, le virus Kodoko, un arénavirus proche de

celui responsable de la chorioméningite lymphocytaire, a bel et bien été identifié chez une *M. N. musculoides* de Guinée (Lecompte et al., 2007).

2.3.1.5.) *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892)

Le genre *Taterillus* Thomas, 1910 constitue un exemple extrême d'espèces jumelles (Dobigny et al., 2002b) puisque seule la cytogénétique permet de les identifier (Dobigny et al., 2002a, 2003, 2005 ; Granjon & Dobigny, 2003). En Afrique de l'Ouest, on reconnaît aujourd'hui un complexe d'au moins 7 espèces jumelles réparties de la zone soudano-guinéenne à la frange saharienne : elles sont généralement distinguables sur la base de leur nombre diploïde (Dobigny et al., 2005) : *T. gracilis* (2N=36 chez les femelles / 2N=37 chez les mâles), *T. pygargus* (2N=22/23), *T. arenarius* (2N=30/31), *T. petteri* (2N=18/19)), *T. tranieri* (2N=14/15), *Taterillus* sp.1 (2N=22/23 et NFa=40) et *Taterillus* sp.2 (2N=24/25) (revue dans Dobigny et al., 2005). Au Niger, presque toutes ont déjà été identifiées de façon non ambiguë (*T. gracilis*, *T. pygargus*, *T. petteri*, *Taterillus* sp.1 et *Taterillus* sp.2 ; Dobigny et al., 2002c). A noter que la différence de nombre diploïde entre les deux sexes s'explique par une translocation X-autosome caractéristique des espèces ouest-africaines (revue dans Dobigny et al., 2004).

Les *Taterillus* sont des animaux aux allures de Gerbillinae typiques (LTC~110-125 mm), assez graciles (Pds~35-50 g) avec une longue queue (Q~140-165 mm) poilue et terminée par un plumeau. Leurs oreilles sont longues (Or~20 mm), leurs pieds longs et fins (Pp~28-31 mm), leur museau assez pointu et leurs yeux globuleux (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Leur pelage varie du fauve clair au brun rougeâtre, souvent en fonction des substrats qu'ils exploitent. Ils habitent les zones sableuses à argileuses du sud du Sahara, et jusque dans les savanes soudaniennes.

T. gracilis est une des espèces les plus méridionales puisqu'elle exploite les régions sahéliennes, mais surtout soudano-sahéliennes à soudaniennes (revue dans Granjon & Duplantier, 2009 ; cf. Dobigny et al., 2002c pour le Niger). Cette espèce nocturne et terrestre préfère les sols plutôt riches en argile, et présente un régime alimentaire varié (graines, végétaux, insectes). La gestation, d'environ un mois, aboutit à la naissance de 3 à 5 jeunes en moyenne (1-8 embryons observés sur les femelles) qui atteignent la maturité sexuelle à 3 mois (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Les populations de *T. gracilis* présentent une

dynamique cyclique avec des variations parfois impressionnantes (ex. 0.4 à 44 individus / hectare ; Hubert, 1982).

T. gracilis a été notée comme réservoir de la borréliose (Trape et al., 1996).

2.3.2) Les principaux rongeurs invasifs en Afrique de l'ouest

Sur les 2 720 espèces de rongeurs clairement identifiées dans le monde (Wilson & Reeder, 2005), seules quelques unes peuvent être considérées comme strictement commensales (Meyer, 2003). Parmi elles, cinq d'entre elles ont bénéficié des transports de marchandises et des populations humaines pour coloniser tout ou partie du globe : *Rattus norvegicus*, *R. tanezumi*, *R. exulans*, *R. rattus* et *Mus musculus* (Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994 ; Matisoo-Smith & Robins, 2004 ; Searle et al., 2008a, 2008b ; Tollenaere et al., 2010 ; Aplin et al., 2003, 2011 ; Bonhomme et al., 2011). En parallèle, une liste des espèces invasives a été dressée par l'UICN (Global Invasive Species Database : <http://www.issg.org/database>, 2010), et parmi les cent espèces invasives les plus préoccupantes pour l'homme et son environnement figurent trois de ces rongeurs : la souris domestique (*Mus musculus*), le rat noir (*Rattus rattus*) et le surmulot (*Rattus norvegicus*), qui sont aujourd'hui présents sur tous les continents (Wilson & Reeder, 2005).

Au Niger, les seuls rongeurs invasifs connus sont le rat noir et la souris domestique *Mus musculus*. *Rattus norvegicus* n'a encore jamais été ni capturé ni observé (Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c ; cette étude).

2.3.2.1) *Rattus rattus* Linnaeus, 1758

Le genre *Rattus* est originaire du Sud-Est asiatique, et l'espèce *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) s'est différenciée dans la péninsule indienne (Aplin et al., 2011). Des études moléculaires et archéozoologiques confortent l'hypothèse du rôle de l'homme dans la dispersion de *R. rattus* hors de sa zone d'origine (Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994 ; Aplin et al., 2003, 2011 ; Tollenaere et al., 2010 ; Kalémé et al., 2011). Sa dispersion à longue distance a le plus souvent été associée aux transports maritimes (Ex. Madagascar : Tollenaere et al., 2010 ; Guadeloupe : Abdelkrim et al., 2005) ainsi qu'à l'urbanisation (ex. Moyen Âge européen : Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994). Au Sénégal, le rat noir semble avoir été amené

par les bateaux venus d'Europe lors de la colonisation (Duplantier et al., 1991), puis il aurait disséminé à l'intérieur des terres au gré des transports fluviaux et routiers (Konecny, 2009).

Le genre *Rattus* pose toujours de nombreux problèmes taxonomiques dus à la co-occurrence d'espèces jumelles notamment dans sa zone asiatique d'origine (ex. Pagès et al., 2010). Néanmoins, en Afrique où seules les espèces *R. norvegicus*, *R. tanezumi* et *R. rattus* sont connues (Wilson & Reeder, 2005 ; Bastos et al., 2011), le rat noir se reconnaît assez facilement ; ceci est d'autant plus facile qu'à ce jour, *R. tanezumi* est absent d'Afrique de l'Ouest (Granjon & Duplantier, 2009). De plus, *R. rattus* peut être distingué des deux autres par son nombre diploïde ($2N = 38$ chez le rat noir, contre $2N = 42$ chez les autres ; Baverstock et al., 1983) ou par séquençage de l'ADN mitochondrial (Pagès et al., 2011 ; Bastos et al., 2011).

En Afrique sahélo-soudanienne occidentale, le rat noir (revue dans Granjon & Duplantier, 2009 ; Fig. 1c) se caractérise par des colorations de pelage variées, de marron à noir en passant par le gris. Le museau est pointu, et les oreilles sont grandes et nettement décollées. La queue nue et annelée, caractéristique des Murinae, est nettement plus longue que la longueur LTC. Il présente un léger dimorphisme sexuel avec des mâles (Pds=99.0 g, LTC=172.4 mm, Q=196.5 mm, Or=22.8 mm et Pp=34.3 mm) généralement plus grands que les femelles (Pds=94.8 g, LTC=167.1 mm, Q=201 mm, Or=22.9 mm, Pp=33.6 mm ; Granjon & Duplantier, 2009). Ses pieds sont robustes et ses doigts souples et longs démontrent ses capacités de grimpeur puisqu'en effet, en Asie, sa zone d'origine, le rat noir est une espèce de forêts claires. Néanmoins, en Afrique de l'ouest, il est essentiellement commensal et vit aussi bien dans les villes et les villages que dans leurs périphéries (jardins, vergers, etc ...). Son régime alimentaire est mixte, incluant parfois de la viande, et il peut constituer un ennemi redoutable des denrées stockées, d'autant qu'il peut être localement très abondant (Granjon & Duplantier, 2009). La gestation dure entre 20 et 22 jours, et les portées varient entre 1 et 9 petits (moyenne de 5.4). La maturité sexuelle est atteinte à un peu plus de deux mois.

Au Niger, la présence de *R. rattus* a été clairement démontrée : il est décrit de plusieurs villes et villages (Kollo, Boumba et Karey Kopto) de la vallée du fleuve Niger, y compris à Niamey (Nomao, 2001 ; Dobigny et al., 2002c, 2011a).

Comme nous l'avons vu plus haut, le rat noir est réservoir de nombreux pathogènes humains dont ceux responsables de la peste, la borréliose, le typhus, la leptospirose, etc (cf. ci-dessus). Au Sénégal, il a été identifié comme porteur de la peste au Sénégal jusqu'en 1945 (Granjon & Duplantier, 2009), et un des réservoirs actuels de la borréliose (Vial et al., 2006). Les données épidémiologiques le concernant au Niger sont malheureusement quasiment inexistantes. Seules les études menées par Dobigny et al. (2011a) dans la vallée du fleuve ont permis de montrer que plusieurs spécimens (10 sur 14, soit 71%) de *R. rattus* capturés dans des villages situés en bordure du fleuve étaient infectés par *Trypanosoma lewisi*.

2.3.2.2.) *Mus musculus* Linnaeus, 1758

Le genre *Mus* comporte de nombreuses espèces jumelles dont le centre d'origine est probablement l'Asie (Boursot et al., 1993). Parmi elles, la souris européenne, *Mus musculus*, se caractérise par plusieurs sous-espèces, dont la souris dite domestique, *M. m. domesticus*, qui est commensale et a colonisé la planète à la suite de l'homme (Bonhomme et al., 2011). Comme le rat noir, cette dernière a été transportée sur tous les continents essentiellement via les transports maritimes (ex. Nouvelle Zélande : Searle et al., 2008a ; îles Britanniques : Searle et al., 2008b ; RDC : Kalémé et al., 2011). En Europe, elle semble avoir bénéficié des installations humaines pérennes (villes, villages) puis avoir été capable de reformer des populations non commensales (Searle et al., 2008b). A ce jour, seule *M. m. domesticus* est connue en Afrique où elle a colonisé de nombreux pays (Wilson & Reeder, 2005), et sa présence a déjà été signalée à Niamey (Dobigny et al., 2002c).

La souris domestique (revue dans Granjon & Duplantier, 2009 ; Fig. 1d) est un Murinae de petite taille (Pds=13 g, LTC~87 g, Q=85 g, Or=14 g et Pp=17,8 g) caractérisé par un pelage dorsal gris à brun, plus clair sur les flancs et parfois presque blanc sur le ventre. Son museau est pointu, et les oreilles sont bien détachées de la tête. En Afrique de l'Ouest, seuls les petits pourraient être confondus avec des individus adultes de *Nannomys*, ce qui peut être immédiatement évité par l'étude du caryotype ou la détermination de l'âge. Ainsi, leur identification dans le Sahel ne pose pas véritablement de difficulté.

Les souris invasives d'Afrique occidentale (revue dans Granjon & Duplantier, 2009) vivent presque exclusivement dans les milieux anthropisés, essentiellement dans les habitations et dans leurs périphéries immédiates. Dans le nord ouest du Sénégal, elles sont

devenues dominantes en milieu commensal (Duplantier et al., 1997). Bien que granivores, elles peuvent s'adapter à la plupart des types d'aliments (insectes, fruits, restes de repas, etc ...). Leurs caractéristiques reproductives (19-20 jours de gestation ; sevrage à 21 jours ; 1 à 9 embryons par femelles gestantes, et possibilité de 5 à 10 portées par an) en font des animaux aux capacités de colonisation et de nuisance potentiellement très importantes.

Par ailleurs, la souris domestique est réservoir notamment de la leptospirose, de la borréliose (y compris au Sénégal ; Vial et al., 2006) et de nombreuses salmonelles à l'origine de certaines intoxications alimentaires (revue dans Meerburg et al., 2009b).

Enfin, la souris domestique est également un modèle pour étudier l'évolution chromosomique chez les mammifères puisqu'elle présente des populations localement différenciées suite à la fixation de fusions robertsoniennes (revue dans Pialek et al., 2005). A ce jour, seuls des caryotypes standards (i.e. non fusionnés) ont été identifiés en Afrique subsaharienne, y compris au Niger (Dobigny et al., 2002c).

3) Le milieu urbain sahélien : le cas de Niamey, Niger

3.1.) Urbanisation dans le Sahel

L'urbanisation est un processus spatial par lequel les hommes s'agglomèrent en grand nombre dans un espace relativement bien délimité. A cela s'ajoute la notion de centralisation culturelle, administrative, politique et commerciale car la ville est également le centre (de convergence comme de diffusion) d'un ensemble multifonctionnel à l'origine d'un réseau urbain (Coquery-Vidrovitch, 1993). Les conséquences de l'urbanisation sur la biodiversité et l'environnement sont nombreuses et de nature variée, et incluent des modifications faunistiques, floristiques, hydrologiques et climatiques (revue dans Grimm et al., 2008). A l'échelle de la planète, l'urbanisation montre une très nette tendance à l'accélération (Seto et al., 2011). Selon les estimations du Programme des Nations Unies pour le Développement (PNUD), la population urbaine mondiale sera de 5 milliards d'habitants en 2030, soit 60% de la population totale (PNUD, 2010). En Afrique, le taux de croissance des territoires urbains a été estimé à 4.32% entre 1970 et 2000 (Seto et al., 2011). En 1960, 36 millions de personnes y vivaient dans les villes, tandis que plus de 200 millions étaient citadins en 1990, et que la population urbaine y sera probablement dix fois plus importante en 2025 qu'elle ne l'était en

1950 (Coquery-Vidrovitch, 1993). Ceci représente 53% de la population de l'Afrique qui habitera dans des villes en 2030, contre 37% en 2000 (PNUD, 2010).

Pourtant, dans le Sahel, cette urbanisation aujourd'hui accélérée (cf. l'exemple de Niamey ci-dessous) a pourtant connu des débuts relativement tardifs et une évolution d'abord assez lente (revue dans Coquery-Vidrovitch, 1993). Les premières traces possibles d'urbanisation en Afrique de l'Ouest restent très ambiguës. Ainsi, Tichitt (Mauritanie, entre 3800-2300 et 400-200 av. JC) aurait pu constituer un ensemble de villages ou un site de proto-urbanisation. De même, au Nigéria, Nok a constitué un centre culturel important (de 790 av. JC aux premiers siècles de notre ère) et Igbo-Ukwu (IXe siècle) un pôle de commerce à longues distances, mais étaient-ce bien des villes ? Les plus anciens vestiges non ambigus de ville ouest africaine correspondent à ceux de Jenne-Jeno (delta intérieur du Niger, Mali) qui a existé entre 250 av. JC et 700-800 ap. JC. Des villes commerciales apparaissent ensuite au gré des empires et des routes commerciales. Gao (Mali) pourrait avoir été fondée entre le VIIIème et le Xème siècle, mais n'apparaît clairement comme capitale d'un royaume qu'à partir du XIIème siècle. Puis l'arrivée de l'Islam dans la région va s'accompagner de l'implantation de villes, dont les plus anciennes correspondaient vraisemblablement aux premiers postes caravaniers arabes de l'espace saharien nigérien (Kawar, Aïr).

La première métropole musulmane ouest africaine, et probablement aussi l'une des plus célèbres, fut la capitale de l'Aïr, Agadez. Fondée au XIème siècle, elle se développe à partir du XVème siècle lorsqu'elle devient une des places tournantes du commerce transsaharien. Des villes telles que Djenné ou Tombouctou prennent de l'importance à partir des XIII et XIVème siècles, tandis que les cités haoussa apparaissent à partir du XVème siècle et atteignent leurs apogées aux XVIIème et XVIIIème siècle, avant de connaître une nouvelle vague d'expansion au sein de l'Empire de Sokoto au XIXème siècle. L'intensification du commerce international va favoriser l'urbanisation, d'abord sur les côtes puis à l'intérieur des terres. Néanmoins, la plupart des villes du Sahel perdent petit à petit de l'importance face au détournement du commerce au profit des comptoirs européens. A l'inverse, les puissances coloniales iront même jusqu'à créer des villes de toute pièce afin de faciliter l'administration des territoires conquis. Tel est le cas de Niamey, l'actuelle capitale du Niger.

3.2.) Le cas de Niamey, capitale du Niger

3.2.1.) Histoire de Niamey

Malgré son histoire très récente, l'origine du nom de la capitale actuelle du Niger est encore incertaine (Motcho, 1991). Selon les djermas Kalley, le nom « Niamey » a d'abord désigné « l'endroit où la mère va chercher l'eau ». D'après les Maouri, « Nia Mé » désigne un arbre situé sur l'île de Néni Goungou sur le fleuve Niger (située aujourd'hui en face de Lamordé), ressemblant au Karité et à l'ombre duquel ils se seraient réfugiés pour échapper aux massacres perpétrés par les peuls.

Comme plusieurs autres capitales actuelles d'Afrique de l'Ouest, Niamey est une création coloniale. En effet, des généalogies explicites permettent d'affirmer que la moyenne vallée du fleuve Niger est habitée depuis au moins le XV^{ème} siècle. Au XVI^{ème} siècle, il semble que des établissements commerciaux songhay et haoussas se créent le long du fleuve entre Gao et l'actuel Nigéria, et que des familles s'installent sur ses îles (Hama, 1967). De même, l'interprétation historique de la tradition zarma-songhai (Hama, 1967) permet d'affirmer que de villages tels que Karma, Boubon, Goudel, Lamordé, N'Dounga existaient déjà au XVII^{ème} siècle. Des campements et des villages existaient probablement sur les îles du fleuve au début du XIX^{ème} siècle (Sidikou, 2011).

Néanmoins, aucune mention évoquant Niamey n'existe avant celle faite par Heinrich Barth pendant son exploration de 1849 à 1854 au cours de laquelle il parle de pillages touchant le village de « Niamé » (Hama, 1967). De même, les diverses missions coloniales françaises, pourtant souvent au départ de l'actuelle région de Niamey, n'apportent de trace de son existence (revue dans Salifou, 2010) : les rapports de missions Monteil, Toutée et Hourst ne citent que Say (entre 1891 et 1896 ; un annexe au compte rendu de la mission Hourst, en 1897, évoque Niamey ; Sidikou, 2011) ; la mission du Haut Soudan dirigée par Cazemajou et Olive (1897-1898), puis celle tristement célèbre de Voulet et Chanoine (1898-1899) passent par Say. D'une façon plus générale, Say est la tête de pont des expéditions françaises jusqu'en 1900 où la petite bourgade n'est plus jugée satisfaisante. Le centre de commandement est alors transféré à Sansané Hausa (~55 kms au nord de l'actuel Niamey, sur la rive gauche du fleuve) puis à Sorbon Hausa (quelques kms plus en amont) en 1900.

La même année, Gouraud et Salaman identifient le site actuel de Niamey, qui n'est encore qu'un embryon de village, comme favorable à l'installation d'une tête de pont destinée à approvisionner les colonnes coloniales allant vers l'Est vers le Lac Tchad (Sidikou, 2011). L'histoire de la ville en tant que telle va alors démarrer (revues dans Salifou, 2010 ; Sidikou, 2011). Le Cercle de Niamey, dont le chef lieu reste à Sorbon Haoussa, est alors créé. Le 15 mai 1901, le poste militaire de Niamey apparaît à l'emplacement actuel du Grand Hôtel et de la SONARA 1 (Sidikou, 2011). Pour des raisons pratiques, le chef lieu du Cercle et les bataillons sont transférés de Sorbon Haoussa à Niamey en 1903. En 1911, Zinder devient la nouvelle capitale du Territoire Militaire du Niger. Mais, à partir de 1922, le Niger acquiert le statut de colonie autonome et, sous l'impulsion du Gouverneur Brévié, Niamey en redevient la capitale le 28 décembre 1926.

En 1927, la ville comptait 9 quartiers clairement identifiés mais ne s'étendait que sur une faible superficie correspondant aux zones actuelles du Palais de Justice, de Zongo, du Petit Marché, du Musée National et de l'Hôtel Gaweye, de l'immeuble El Nasr jusqu'au début de la Corniche Gamkalleye (Fig. 2). Le quartier administratif et colonial se trouvait alors délimité par l'actuel Niamey bas, l'immeuble SONARA 1, le Service de l'Élevage et le fleuve Niger (Sidikou 2011). L'administration coloniale recrute alors de nombreux ouvriers pour bâtir une « vraie capitale ». La ville va alors s'étendre et voir ses infrastructures se développer au cours des décennies suivantes (revue dans Sidikou, 2011). Le Petit Marché (anciennement appelé le marché de 8 heures), l'Hôpital Public, le Palais du Gouverneur (actuelle Présidence), le premier château d'eau (aujourd'hui Château 1 ; cf. Fig. 2), sont respectivement construits en 1929, 1931, 1934-1935 et 1940. Suite à un important incendie, le quartier européen est reconstruit vers l'actuel Plateau en 1935-1936. A la même période, les quartiers africains qui constituent le cœur de la ville actuelle s'étendent, eux, vers le nord (ex. Boukoki, Deyzeybon, Hippodrome, Banizoumbou ; cf. Fig. 2) à la faveur de l'installation massive de populations rurales fuyant les famines (cf. plus bas). La centrale électrique de Yantala, la maternité centrale et la première piste de l'aéroport voient le jour dans les années 1940s. Le Grand Marché est créé en 1954 (Fig. 2).

En 1967, la ville s'étend sur environ 75 000 hectares (avec seulement 1 300 bâtiments bâtis !), mais uniquement sur la rive gauche du fleuve Niger. La création du premier pont enjambant le fleuve, le Pont Kennedy, en 1970, va enfin relier les deux rives et amorcer le développement de la rive droite, Harobanda (« derrière le fleuve » en langue djerma ; cf. Fig. 2). Les villages jusqu'alors isolés vont être petit à petit rejoints et absorbés par la ville

dont ils deviennent des quartiers (Nogaré, Lamordé, Kirkissoye ; cf. Fig. 2). L'université est construite dès 1971. Puis viendront s'ajouter de nouveaux quartiers (cf. Fig. 2) comme Karadjé, Gnalga, Bangabana, Zarmagandey et Gaweye, ce dernier correspondant au déplacement des habitants du quartier Gaweye originel, situé en rive gauche, pour permettre la construction de l'actuel Hôtel Gaweye en 1980 (Sidikou 2011).

Ainsi, la croissance de Niamey présente une très nette tendance radiale (revues dans Sidikou, 2011 ; Adamou, 2012), avec une véritable « ceinture » de quartiers nouveaux qui s'ajoute chaque décennie (Fig. 2). Cette expansion est d'ailleurs toujours en cours avec le développement récent, à partir des années 2000s, des quartiers nord (cas de la Francophonie, de Tchangarey, etc ...) et ouest de la ville (création de Koubia).

La loi N° 2002-016 bis du 11 juin 2002 érige la ville de Niamey en une Communauté Urbaine (CUN) qui est aujourd'hui divisée en 5 arrondissements communaux et 99 quartiers, qui s'étendent sur 239 km² (Adamou, 2012).

3.2.2.) Description actuelle de la ville

La ville de Niamey se situe en pleine région sahélienne puisqu'elle se situe entre 13°20 et 13°35 de latitude nord, et 2°00 et 2°15 de longitude est (Adamou, 2012). Elle est entourée de plateaux latéritiques (parfois réduits à l'état de butte témoin) alternant avec des dunes de sable. Le climat y est de type sahélo-soudanien avec une saison des pluies qui dure 3 à 4 mois de juin à septembre, une pluviométrie moyenne de 550 mm (Labo et al., 2003). Les températures normales (calculées sur la base des données de températures sur la période de 1971 et 2000 ; données du Centre Régional Agrhymet) varient entre 16,6°C (en janvier) et 28,1°C (mai) pour les minima, et entre 32,2°C (janvier) et 41,2°C (avril) pour les maxima. Parce qu'elle s'étale au milieu de sa vallée, son réseau hydrographique est caractérisé par le fleuve Niger qui traverse la ville d'ouest en est (Fig. 2), et le long duquel s'étendent des périmètres rizicoles irrigués, des jardins maraîchers et des vergers (Fig. 4f). Le maraîchage et l'arboriculture sont également pratiqués le long du Gountou Yéna, un kori (c'est-à-dire une zone d'écoulement temporaire des eaux de pluie) qui traverse la rive gauche du nord vers le sud pour se jeter dans le Fleuve (Fig. 2).

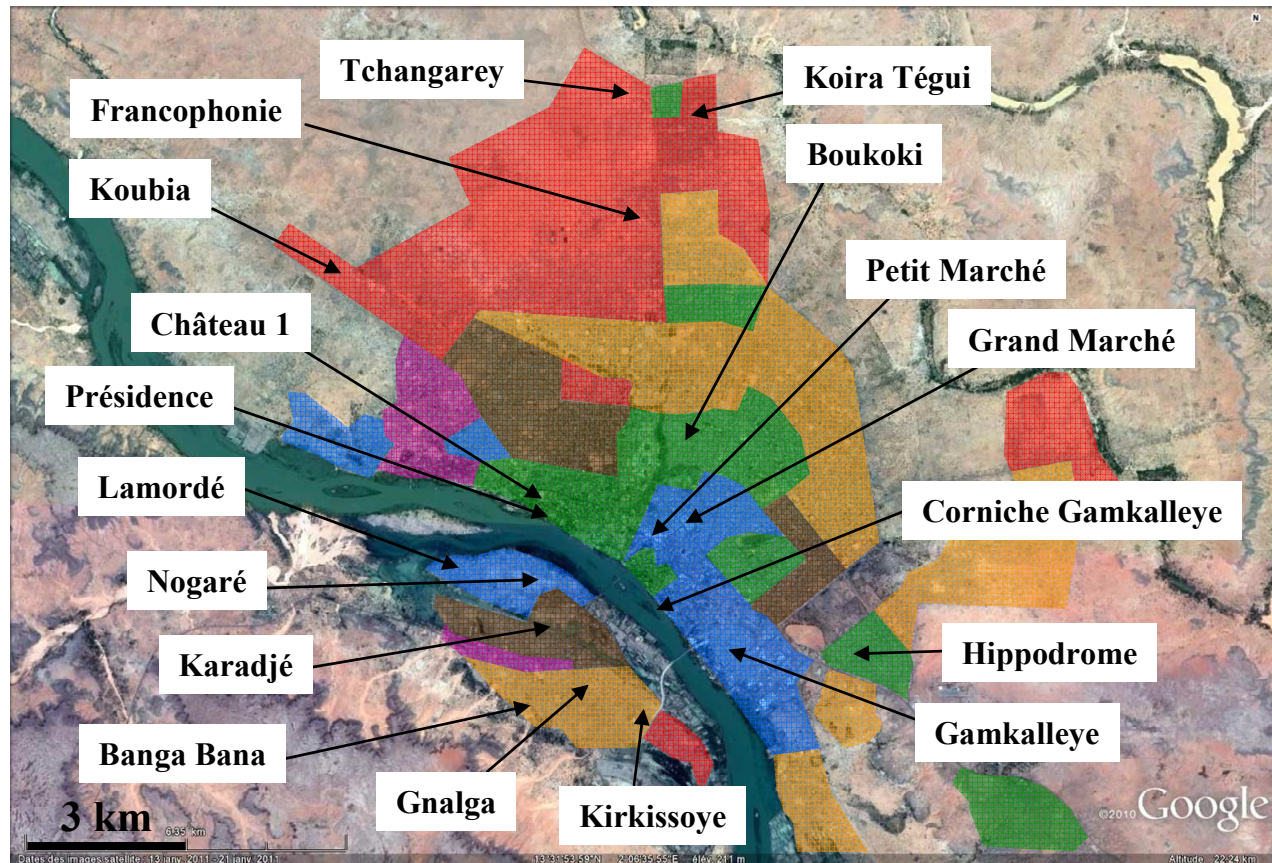


Figure 2 - Carte de Niamey (Google Earth ©) sur laquelle ont été superposés l'âge approximatif des différentes zones d'habitations, et indiqués quelques noms de quartiers et de sites mentionnés dans le texte. Les zones en bleu, en vert, en marron, en violet, en orange et en rouge correspondent respectivement à la période coloniale, la décennie 1960-1970, la décennie 1970-1980, la décennie 1980-1990, la décennie 1990-2000 et la période après 2000. Données d'après le PUR de Niamey (2009), Motcho (1991), Sidikou (1980), Bernus (1969) et le SDAU (1984), compilées et reprises par Adamou (2012).

Il existe plusieurs types d'habitats dans la CUN, habitats d'ailleurs caractéristiques de l'ensemble des villes du pays (Mester de Parajd & Mester de Parajd, 1988). L'habitat traditionnel sur cour (système de « concession » clôturée) est dominant. Les constructions sont en pisé (également appelé « banco ») dans 75% des cas, tandis que 20% sont en ciment, et 5% en paille (Motcho, 1998 ; Gilliard, 2003).

Les paillottes (Fig. 3a), ou huttes, sont des cases rondes construites avec de la paille (*Andropogon gayanus* et *Aristida sp.*). Peu coûteux, ce type d'habitat est généralement le signe d'une pauvreté extrême lorsqu'il s'agit de l'habitat principal. Mais il peut également constituer un abri supplémentaire au sein d'une concession édifiée en matériau différent (cf. ci-dessous). Les paillottes sont souvent la proie des incendies, notamment en période d'harmattan (Motcho, 1998). Elles sont généralement refaites tous les deux ans environ, et la grande majorité ne possède ni adduction d'eau potable ni électricité.

Vraisemblablement imposées par les colons pour des questions d'hygiène et pour lutter contre les incendies devenus préoccupants à cette période (Gilliard, 2003 ; Sidikou, 2011), les maisons en banco (Fig. 3b) sont construites à partir de briques en argile séchées au soleil. A noter que le banco est rarement constitué d'argile pure, mais que de la paille, des excréments de bétail et de la latérite entrent fréquemment dans sa composition. Le toit est formé de poutres en troncs de palmier rônier (*Borassus aethiopicum*) ou de bois d'*Eucalyptus* sur lesquels sont posées des tiges d'*Andropogon gayanus* tressées en forme de nattes traditionnelles que l'on appelle « secco ». Une couche supplémentaire de pisé est ensuite ajoutée sur l'ensemble pour étanchéifier le tout. On rencontre ce type d'habitat aussi bien dans les zones formellement loties qu'informelles (i.e. non loties).

Les habitations dites « en matériau définitif » (Fig. 3c) possèdent souvent les mêmes caractéristiques (taille, organisation de l'espace, etc ...) que celles en banco des quartiers lotis, mais, comme leur noms l'indiquent, elles sont constituées de produits plus résistants, donc plus durables mais aussi plus coûteux : les murs sont en ciment, la charpente est faite de barres métalliques et la toiture est en tôle. De fait, elles abritent habituellement des familles plus aisées. Dans certains cas extrêmes, ces types de matériaux sont également utilisés pour la confection de maisons de grande taille et luxueuses, organisées sur le modèle des habitations occidentales (cuisine, chambres, salon, terrasse et jardin, garage, éventuellement piscine). On parle alors de « villas », ces dernières caractérisant plutôt les quartiers résidentiels les plus riches.



Figure 3 - Exemples d'habitations trouvées à Niamey : (a) hutte en séko, ou paillette, (b) maison en banco, (c) maison en matériau définitif, (d) maison en semi-dur, (e) exemple de co-existence des différents types d'habitations, ici à Koira Tégui, et (f) cour commune et cours individuelles.



Figure 4 - Vues de quartiers (a, b) lotis, (c, d) non lotis, en zone inondable (e) et de jardins maraichers le long du Fleuve Niger (f).

Il existe également à Niamey de nombreuses habitations construites dans des matériaux intermédiaires, à situer entre celles entièrement en banco et celles entièrement en matériaux définitifs : ce sont les habitations dites « en semi-dur » (Fig. 3d). En effet, les murs sont en pisé mais la couche de recouvrement (le crépissage) est en ciment.

Tous ces types d'habitats se retrouvent intimement associés au sein de la ville, et souvent dans le même quartier (Fig. 3e). En effet, mis à part les quartiers les plus riches où les villas prédominent, les habitations sont généralement organisées en « concessions » mitoyennes, c'est-à-dire en parcelles le plus souvent fermées (par un mur ou des seccos) sur lesquelles sont construites un nombre variable de maisons en divers matériaux (huttes, banco, matériaux définitifs, semi-dur). Ces concessions abritent une ou plusieurs familles et sont généralement organisées autour d'une grande cour commune. Il n'est pas rare que chaque maison possède un « hangar » (i.e. un abri de paille soutenu par du bois) à la devanture, délimitant ainsi une cour individuelle au sein de la cour commune (Fig. 3f). Les cours, individuelles et communes, contribuent à former un habitat relativement « aéré ». Elles sont le lieu des activités domestiques (cuisine, vaisselle, etc ...) et de stockage du bétail (ovins, caprins, bovins, volailles) et peuvent être plantées d'arbres et d'arbustes. D'une façon générale, on note une forte proximité du bétail avec l'homme dans la plupart des quartiers populaires. Les bâtiments, quant à eux, sont le plus souvent subdivisés en deux à quatre pièces faisant office de salon, de chambre(s) et, le cas échéant, de magasin de stockage (sacs de nourriture, ustensiles, etc ...). Seules les huttes et quelques rares bâtiments en banco habités ne sont constitués que d'un compartiment unique. Enfin, il n'est pas rare que certains bâtiments au sein d'une concession habitée fassent office d'ateliers professionnels (couture, réparation d'électroménager, etc ...).

L'organisation générale des quartiers de Niamey dépend beaucoup de leur statut légal. Lorsqu'ils sont lotis, et que les parcelles sont donc formellement attribuées par le cadastre officiel, ils sont sillonnés par des voies (goudronnées, mais plus fréquemment latéritiques ou en sable) clairement tracées. Ils possèdent un réseau d'adduction d'eau et d'électricité (fonctionnels, ou en projet). Les constructions y sont relativement bien ordonnées (Fig. 4a et 4b).

Les quartiers non lotis se caractérisent généralement par l'absence de réseau d'adduction d'eau potable ; celui d'électricité est souvent présent. La répartition des habitations y est assez

anarchique et les voies de circulation sont sinueuses et étroites (Fig. 4c et 4d). Souvent intimement associée à des phases de croissance urbaine explosive (cf. ci-dessous), la prolifération des constructions anarchiques s'effectue souvent sur des terrains non constructibles, voire dangereux, comme dans le lit ancien du fleuve sujet à des inondations ponctuelles (Fig. 4e). L'exemple le plus récent est celui de 2012 où rien que dans le quartier Lamordé, plus de 370 ménages ont dû être déplacés.

3.2.3.) Histoire du peuplement et de la démographie de Niamey

En 1901, le site actuel de la ville de Niamey était habité par des membres des ethnies Kalley (un groupe zarma), Songhay et Maouri sur la rive gauche du fleuve, tandis que sur la rive droite résidaient des populations peuls (Julvez et al., 1996). Selon toute vraisemblance, la région de Niamey était également habitée par des populations voltaïques telles que les Gourmantchés (Julvez et al., 1996). Le premier poste militaire colonial n'abritait que 8 personnes, mais les premières maisons commerciales européennes s'installent dès 1904 (Sidikou, 2011). En 1905, le premier plan cadastral permet d'évaluer la population de Niamey à environ 1 800 habitants. Sa croissance démographique est alors très lente au cours de toute la première moitié du XX^{ème} siècle (revues dans Julvez et al., 1996 ; Sidikou, 2011). Sa population est estimée à 2000-3000 habitants en 1911 (alors que Zinder, alors capitale, en abrite 10 000). La première guerre mondiale (1914-1918) et une épidémie de grippe espagnole (1918) va maintenir très faible le nombre d'habitants qui, en 1921, retombe même au niveau de celui de 1905 (i.e. ~ 2 000 habitants). En 1929, on l'estime à 2 200 habitants, dont 127 européens. A partir de la fin des années 1920s, la ville s'étend et, suite à une famine sévère et à l'exode rural subséquent, la population de Niamey atteint 30 000 habitants en 1932 (on estime à 23 000 personnes le nombre de personnes alors attirées par la distribution de vivres ; Salifou, 2010). La population croît ensuite très lentement, voire stagne ou diminue par périodes. Dans les années 1950, une autre famine vient gonfler à nouveau les effectifs qui atteignent 34 000 en 1958. Dans les années 1960s, 1970s puis 1980s, l'absorption des villages alentours et l'immigration des populations rurales fuyant les famines vont accélérer la croissance urbaine : en 1970, on comptait 108 000 habitants, et plus de 700 000 en 2001 ! En 2010, la population de Niamey est estimée à 1 220 000 personnes (Institut National de la Statistique, 2010).

Cette population est composée majoritairement de zarma songhay (59,4%), mais aussi de haoussas (29,6%), de peuls (6.8%), de touaregs (2%), les toubous et les kanouris représentant moins de 1% de l'ensemble (Julvez et al., 1996).

4.) Problématique générale

Le terme « synurbanisation », évoquant à la fois les notions de synanthropisation (adaptation des espèces animales aux milieux modifiés par l'homme) et d'urbanisation (cf. au-dessus), a été créé par Luniak (2004) pour désigner spécifiquement l'adaptation des populations animales sauvages aux conditions du milieu urbain. Compte tenu de l'importance du phénomène d'urbanisation dans le monde, il est peu étonnant d'observer une tendance de nombreux organismes à la synurbanisation qui représente une réponse adaptative à l'expansion mondiale des centres urbains (Luniak, 2004). Selon l'auteur, les animaux « synurbiques » trouvent parfois dans les villes des conditions plus propices que dans leurs habitats « naturels » ou « sauvages ».

Au Niger, les rongeurs constituent un fléau agricole pour les cultures pluviales, irriguées et les stocks. Par ailleurs, plusieurs espèces présentes au Niger sont connues pour être des réservoirs de pathogènes humains : pathogènes africains chez les espèces natives, pathogènes exotiques chez les espèces invasives, et pathogènes à distribution mondiale chez les deux catégories d'espèces. Néanmoins, les études épidémiologiques portant sur le cas spécifique du Niger sont quasiment absentes. Il nous est donc apparu important de pallier ces lacunes en nous intéressant d'une façon générale aux communautés de rongeurs domestiques et péri-domestiques, natifs et invasifs. En particulier, nous nous sommes focalisés ici sur Niamey qui représente la ville la plus importante du pays.

Les objectifs spécifiques de ce travail ont donc été de deux ordres. Le premier a été d'étudier les communautés de rongeurs et leur écologie dans la ville de Niamey, c'est-à-dire à :

- (i) inventorier les espèces, natives et invasives, présentes dans la ville de Niamey,
- (ii) en décrire les patrons respectifs de distribution,
- (iii) explorer certains paramètres socio-écologiques pouvant favoriser la présence des rongeurs dans les sites urbains.

Le second volet s'est focalisé sur les modalités de l'invasion de Niamey par le rat noir, *Rattus rattus*, et donc de :

- (iv) faire un état des lieux de sa présence dans le sud ouest du Niger,
- (v) analyser la structure génétique des populations de rats noirs dans cette partie du pays en général, et à Niamey en particulier, afin de déterminer l'origine, les voies et les modes d'invasion de la capitale.

Ces travaux se sont basés sur des inventaires spatialisés, des relevés biologiques, des enquêtes socio-écologiques et des expériences de génétique des populations. Ils ont pour finalité de fournir des informations pertinentes et utiles à la mise en œuvre d'une gestion appropriée des rongeurs commensaux potentiellement impliqués dans la circulation de pathogènes humains dans un contexte d'urbanisation accélérée au Niger.

PREMIERE PARTIE :

COMMUNAUTES DE RONGEURS

DE LA VILLE DE NIAMEY

1.) Problématique

Pour entreprendre une quelconque action contre les rongeurs nuisibles, il est d'abord nécessaire d'identifier les espèces en présence, d'en comprendre la structure et l'organisation spatiale des communautés, et de connaître leurs cycles de reproduction. Ces différentes informations permettent de répondre aux questions des cibles, des lieux et des périodes les plus adaptés à une lutte raisonnée et efficace : contre qui, où et quand ?

Comme nous l'avons signalé plus haut (cf. introduction), les nuisances de rongeurs sont probablement très importantes, mais rarement quantifiées de façon très précise. Nos connaissances quant à l'écologie des communautés de rongeurs urbains et leur potentiel de nuisance sont encore plus faibles que celles concernant les rongeurs associés aux milieux ruraux. Pourtant, les concentrations humaines sont bien évidemment très supérieures dans les villes, et il apparaît légitime de s'intéresser spécifiquement à ce milieu fortement anthropisé.

C'est dans ce cadre que nous nous sommes penchés sur le cas particulier de Niamey, capitale du Niger, où nous avons cherché à :

- (i) inventorier les différentes espèces de rongeurs domestiques et péri-domestiques présentes,
- (ii) caractériser leurs distributions spatiales respectives,
- (iii) documenter certains aspects de leur écologie,
- (iv) prospecter si certains paramètres sociologiques et/ou du paysage urbain pouvaient expliquer la présence et la densité des rongeurs commensaux à Niamey,
- et (v) évaluer la perception qu'avaient les habitants des problèmes éventuellement posés par les rongeurs dans les habitations.

L'ensemble de ces objectifs spécifiques avait pour finalité de mettre en lumière certains éléments pertinents pour la lutte contre les rongeurs urbains dans le contexte sahélien.

2.) Matériel et Méthodes

2.1.) Piégeages

2.1.1.) Pièges et appâts

Les pièges qui ont été utilisés sont de deux types :

- les pièges grillagés (Fig. 5b) sont des pièges couloirs faits de grillages (à l'exception du socle qui est en bois) et de fabrication artisanale et locale dont les dimensions sont les suivantes : 25 cm x 8 cm x 8 cm (Lxlxh) ;
- les pièges Sherman (Fig. 5a) sont aussi des pièges couloirs rectangulaires en aluminium plein dotés d'une pédale à ressort qui commande leur fermeture. Ils sont importés des Etats-Unis et présentent les dimensions suivantes : 23,2 x 7,3 x 8,8 cm (Lxlxh).

Ces deux types de pièges capturent les animaux vivants, propriété indispensable aux différentes manipulations dont les rongeurs doivent ensuite faire l'objet dans le cadre de cette étude, ainsi que dans celui des études associées (cf. plus bas). Chaque piège est identifié par un numéro unique (« S-N » pour les Sherman et « G-N » pour les grillagés, où N est un nombre). Les appâts utilisés sont constitués de pâte d'arachide systématiquement saupoudrée de « soubala », un condiment traditionnel (fabriqué à base de graines pilées de néré, *Parkia biglobosa*) caractérisé par une forte odeur.



Figure 5 - Piège Sherman (a) et piège grillagé (b).

2.1.2.) Protocoles standardisés

Plusieurs zones de Niamey ont fait l'objet de séances de piégeages dits « standardisés », c'est-à-dire suivant un protocole fixé à l'avance et appliqué de façon comparable entre les différentes zones échantillonnées. Ces dernières sont désignées ci-après par le terme « localités ».

Ces localités (cf. Tab. 1) correspondent à :

- 18 quartiers d'habitation (BAF2, BOU, DAR, CGA, CYA, GAM, GNA, GRM, KAR, KOT, KOU, LMO, PKE, ROF, TCH, WAD, YAB et YAH),
- 2 sites de types industriels (ABA et KIR),
- et 6 jardins maraîchers et/ou pépinières (J-GAM, J-CGA, J-CYA, J-LMO, J-NOG et J-DAR).

Pour chacun des 18 quartiers d'habitation, nous rencontrons le chef de quartier quelques jours avant le début des piégeages afin de lui expliquer nos objectifs, et de lui demander l'autorisation de travailler dans son quartier. Une fois cette autorisation obtenue, nous cherchons des habitations aux alentours et pour lesquelles nous sollicitons également l'aval du chef de famille (ou un de ses représentants ; ex. parent, fils, première femme) pour travailler chez lui. Dans le cas des jardins et des sites industriels, ces autorisations sont demandées et presque systématiquement obtenues le jour même du premier piégeage.

Dans chacune des 26 localités, et sauf dans quelques rares exceptions pour certaines habitations, les pièges sont laissés en place pendant 4 nuits successives. Ils sont tous posés, appâtés et tendus l'après-midi du jour 1, relevés le matin du jour 2, puis remplacés (si ils ont capturé un rongeur) ou ré-appâtés l'après-midi du jour 2. La même démarche est adoptée les jours 3 et 4, tandis que tous les pièges, qu'ils aient pris ou pas, sont ramassés le matin du jour 5.

➔ Dans les deux sites industriels, des pièges Sherman et grillagés ont été utilisés et posés ensemble (si possible selon un ratio 1:1) le long des murs dans différentes salles (salles des machines, entrepôts de stockage, combles, salles réfrigérées, douches pour le personnel, etc ...).

Tableau 1 - Localités échantillonnées au cours des protocoles de piégeage standardisé (S) et/ou opportuniste (O), et effort de piégeage associé. Pour chaque localité, le type de milieu est indiqué (Q : quartier d'habitation, J : jardins et/ou jachères, E : entrepôts, M : marché et BP : bâtiment publique). Dans le cas du standardisé, le nombre de sites (quartiers d'habitation) ou de lignes (jardins), de nuit-pièges avec des pièges grillagés (G), Sherman (S) ou total, ainsi que les dates (mois/année) de piégeage sont mentionnés. Dans le cas des piégeages opportunistes, le nombre total ou minimal de nuit-pièges (NP) et les dates de piégeages sont fournis. Les points GPS sont exprimés en degrés décimaux.

Sigle	Localité	type	protocole	standardisé					opportuniste		GPS	
				date(s)	Nb sites/lignes	Nuits pièges G	S	total	NP	date(s)	Lat. N	Long. E
ABA	Gamkalleye	abattoirs	S+O	1/10	1	239	239	478	412	-	13.48950	2.12275
BAF2	Banifandou II	Q	S	12/10	10	184	186	370	-	-	13.54401	2.13570
BAN	Banizoumbou	Q	O	-	-	-	-	-	?	-	13.52161	2.11670
BOU	Boukoki	Q	S	11/10	8	220	229	449	-	-	13.53742	2.11331
CGA	Corniche Gamkalleye	Q	S	4/10	9	182	144	326	-	-	13.50222	2.11235
COA	Yantala Cour d'Appel	Q	O	-	-	-	-	-	8	-	13.53571	2.07399
CRA-1	CR Agrhymet	J	O	-	-	-	-	-	-	3/10	13.49235	2.09877
CRA-2	CR Agrhymet	J	O	-	-	-	-	-	>262	6/09, 11/09, 12/09 et 2/10	13.49655	2.10079
CRA-3	CR Agrhymet	J	O	-	-	-	-	-	-	5/10	13.50060	2.10141
CYA	Corniche Yantala	Q	S+O	5/10	14	253	247	500	>8	2/10, 5/10 et 7/10	13.51204	2.09884
DAR	Dar Es Salam	Q	S	8/10	8	287	244	531	-	-	13.54624	2.09594
GAM	Gamkalleye	Q	S+O	4/10	13	232	220	452	?	4/10	13.49392	2.12501
GAM-1	Gamkalleye	Q	O	-	-	-	-	-	2	4/10	13.49792	2.12705
GAW	Gaweye	Q	O	-	-	-	-	-	36	3/10	13.48970	2.10232
GNA	Gnalga	Q	S+O	9/10 et 10/10	11	200	200	400	?	12/10	13.47908	2.11402
GOU	Kabékoira	Q	O	-	-	-	-	-	56	6/10	13.51856	2.10883
GRM	Grand Marché	Q	S+O	1/11	7	148	157	305	?	1/11	13.51882	2.11500
GRM-M	Grand Marché	M	O	-	-	-	-	-	80	3/11	13.51527	2.11732
HPO	Kalley Amirou	BP	O	-	-	-	-	-	80	6/10	13.50992	2.11438
J-CGA	Corniche Gamkalleye	J	S	4/10	1 + 1 bât.	204	4	208	-	-	13.50271	2.11174
J-CYA	Corniche Yantala	J, E	S+O	10/09	3 + 3 bât.	609	52	661	>510	2/10 et 7/10	13.52029	2.08104
J-DAR	Dar Es Salam	J	S	10/09	4 + 1 bât.	312	8	320	-	-	13.54714	2.09238
J-GAM	Gamkalleye	J	S	11/09	2 + 2 bât.	460	20	480	-	-	13.48473	2.12775

Tableau 1 (suite)

Sigle	Localité	type	protocole	date(s)	standardisé			NP	opportuniste		GPS	
					Nb sites/lignes	Nuits pièges G	S		total	date(s)	Lat. N	Long. E
J-KIR1	Kirkissoye	J	O	-	-	-	-	-	?	2/10 et 3/10	13.49397	2.11170
J-KIR2	Kirkissoye	J	O	-	-	-	-	-	?	11/09	13.47573	2.09936
J-LMO	Lamordé	J	S	10/09	4 + 4 bât.	308	12	320	-	-	13.50880	2.07810
J-NOG	Nogaré	J	S	05/10	3	212	0	212	-	-	13.50558	2.09723
KAR	Karadjé	Q	S+O	12/09 et 5/11	18	362	345	707	>583	2/10, 7/10, 10/10 et 3/11	13.49366	2.09650
KAR-1	Karadjé	Q	O	-	-	-	-	-	?	8/9, 10/9, 12/9 et 3/10	13.49143	2.08843
KAR-2	Karadjé	Q	O	-	-	-	-	-	70	10/10	13.49316	2.09262
KIR	Kirkissoye	usine de riz	S+O	1/10	1	191	190	381	705	2/10, 3/10 et 4/11	13.49489	2.10978
KIR-1	Kirkissoye	Q	O	-	-	-	-	-	20	3/10	13.48022	2.09984
KOT	Koira Tégui	Q	S	7/10	7	135	131	266	-	-	13.58922	2.10928
KOU	Koubia	Q	S	6/10	12	189	189	378	-	-	13.55207	2.05424
KOU-1	Koubia	Q	O	-	-	-	-	-	22	2/10	13.56106	2.04155
LMO	Lamordé	Q	S	08/10	7	211	207	418	-	-	13.50696	2.07653
NPO	Plateau	BP	O	-	-	-	-	-	25	2/11	13.51709	2.10466
PEM	Petit Marché	M	O	-	-	-	-	-	374	3/11 et 4/11	13.51396	2.10997
PGP	Plateau	BP	O	-	-	-	-	-	8	3/10	13.52093	2.09161
PKE	Pont Kennedy	Q	S	09/10 et 10/10	9	220	228	448	-	-	13.48536	2.10164
REC	Recasement	Q	O	-	-	-	-	-	?	10/10 et 5/11	13.54157	2.08950
RFN	Route Filingué Nord	Q	O	-	-	-	-	-	34	4/11	13.52893	2.17587
ROF	Route Filingué	Q	S+O	01/11 et 02/11	4	188	182	370	24	4/11	13.52081	2.15193
ROF-1	Route Filingué	Q	O	-	-	-	-	-	?	4/11	13.52358	2.14766
RTO	Route Torodi	E	O	-	-	-	-	-	270	2/11	13.49539	2.07916
TCH	Tchangarey	Q	S+O	07/10	5	144	84	228	50	6/10	13.58936	2.10137
TER	Terminus	Q	O	-	-	-	-	-	?	5/09	13.50323	2.11413
WAD	Wadata	Q	S+O	11/10	7	256	241	497	>48	4/11	13.51820	2.14351
WAD-1	Wadata	gare routière	O	-	-	-	-	-	>48	11/10 et 4/11	13.51186	2.14032
YAB	Yantala Bas	Q	S	02/10	12	244	205	449	-	-	13.52740	2.08175
YAB-1	Yantala Bas	Q	O	-	-	-	-	-	10	3/10	13.52891	2.08186
YAH	Yantala Haut	Q	S+O	01/10	9	252	232	484	120	3/10	13.53435	2.08208
Total						6442	4196	10638	>3921			



Figure 6 - Deux exemples de sites de piégeages : (a) concession sur la Corniche Gamkalleye, et (b) concession à Yantala Haut.

→ Dans les six jardins, pour des raisons de sécurité (vols possibles), seuls des pièges grillagés ont été utilisés et posés en ligne avec un espacement de 10 pas (environ 8-10 mètres) le long des murets et des haies d'épineux qui entourent habituellement les cultures (ex. laitues, tomates, piments, poivrons, oseille, citronnelle, pépinières d'arbres fruitiers et ornementaux). Lorsqu'un bâtiment était présent au sein du jardin (ex. salle de stockage, habitation d'un manoeuvre), des pièges ont été posés à l'intérieur.

→ Un protocole spécialement adapté aux 18 quartiers d'habitation a été conçu. En effet, la plupart des habitations de Niamey correspondent à des « concessions », c'est-à-dire des parcelles, loties (i.e. viabilisées et reconnues par le cadastre) ou non. Le plus souvent, ces concessions hébergent une ou plusieurs familles réparties dans des bâtiments organisés au sein d'une cour commune plus ou moins grande (cf. introduction ; ex. Fig. 6a et 6b; voir aussi Fig. 3 et 4). Il n'est pas rare de trouver, au sein de ces concessions, des espaces dédiés au bétail, au stockage de vivres, à des activités artisanales (couture, atelier de réparation, etc). Dans de plus rares cas, la concession se limite à un bâtiment sans cour. Enfin, nous avons également inclus dans notre plan d'échantillonnage certaines boutiques (appelées « tôles », du fait de leur matériau de construction) qui consistent également en un bâtiment unique. Dans cette étude, ces concessions, ces boutiques ou ces ateliers (si ces derniers sont indépendants, c'est à dire non inclus au sein d'une concession) sont appelés des « sites de piégeage ».

Enfin, les bâtiments au sein des concessions peuvent être eux-mêmes subdivisés en une ou plusieurs pièces (ex. salon, chambre, magasin de stockage, atelier, cuisine couverte, terrasse sous abri, etc), appelées ici « compartiments ».

Autrement dit, une localité (les quartiers d'habitation) contient plusieurs sites de piégeage (les concessions, etc) éventuellement caractérisés par un ou plusieurs bâtiments divisés en compartiments (les pièces à l'intérieur des bâtiments).

Mis à parts certains quartiers où une seconde session de piégeage standardisé a été organisée parce que l'effort de piégeage initial avait été jugé insuffisant (cf. KAR, GNA, PKE et ROF ; cf. Tab. 1), chaque localité a été prospectée en une séance unique.

Les différentes caractéristiques et composantes de nos sites de piégeage ont tous fait l'objet de relevés systématiques (cf. plus bas, et annexes 4 et 5).

Dans chaque quartier, entre 4 et 18 sites (Tab. 1), et un maximum de bâtiments par site (selon les possibilités – maisons fermées, refus, etc ...) ont été sélectionnés. Dans chaque

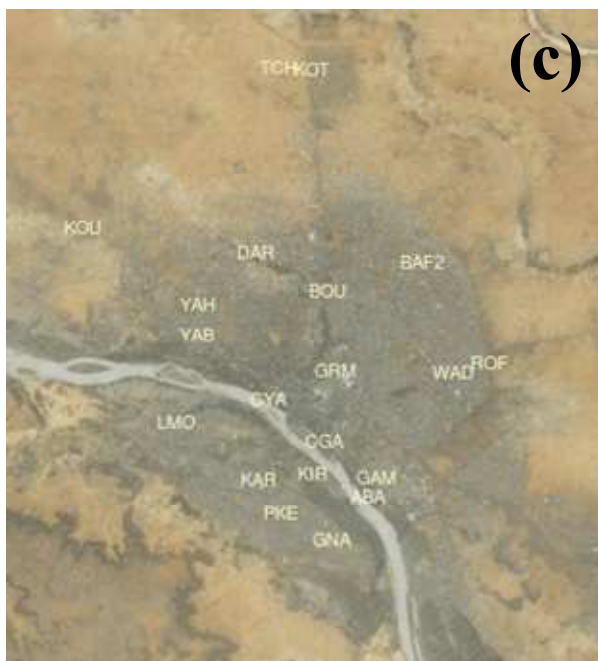
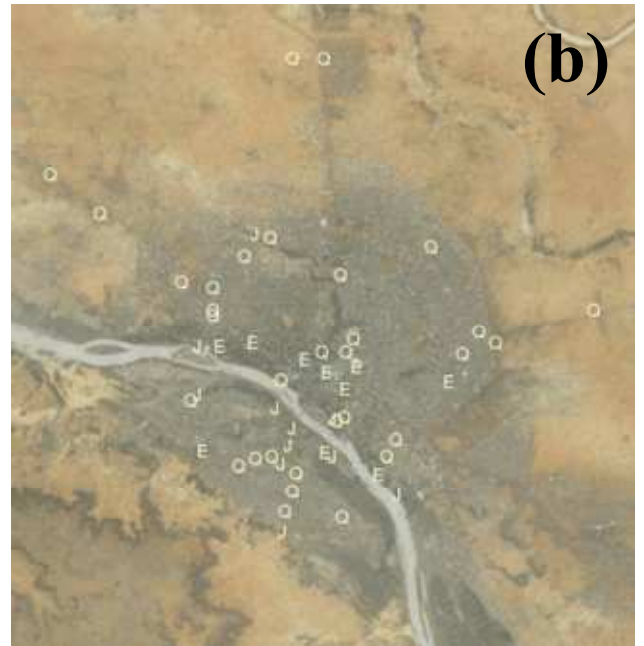
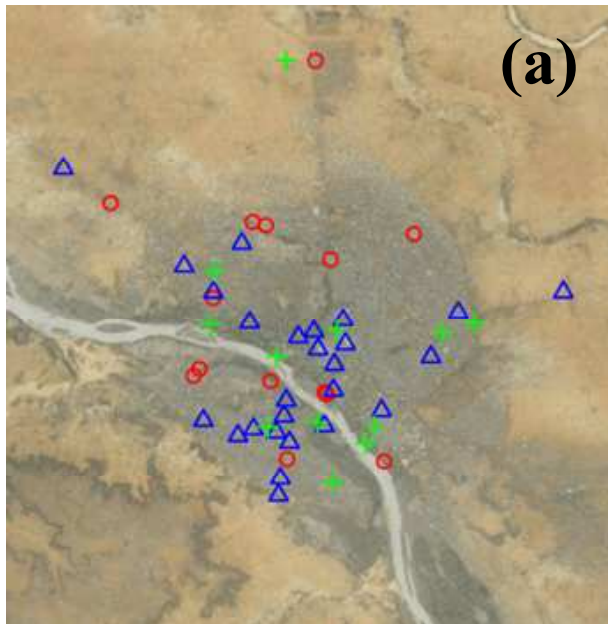


Figure 7 – Localités de piégeage dans la ville de Niamey (Image Google Earth ©) représentés selon (a) le type de protocole utilisé (i.e. rond rouge pour le protocole standardisé ; triangle bleu pour le protocole opportuniste et croix verte pour un mélange des deux – cf. texte pour des détails), et (b) selon le type de milieu échantillonné (i.e. Q pour les quartiers d’habitation, J pour les jardins et les jachères et E pour les sites de type industriel – entrepôts, usines, marchés, etc ; cf. texte pour des détails). Seules les localités du protocole standardisé sont représentées sur la carte (c) et symbolisées par leur code individuel (cf. texte pour des détails).

bâtiment, un maximum de compartiments (selon les possibilités) a fait l'objet d'un piégeage en respectant autant que faire se peut un ratio 1:1 entre pièges grillagés et Sherman.

A chaque fois, le dispositif de piégeage est précisément identifié : le numéro (donc le type) de tous les pièges posés dans les différents compartiments des différents bâtiments des différents sites (cf. annexe 4) est noté, permettant ainsi un suivi complet de toutes nos campagnes de piégeage.

Les points GPS de chaque site ont été pris en degrés décimaux, avec une précision de plus ou moins 5 mètres. Dans le cas des jardins, le début et la fin de chaque ligne ont été géoréférencés. Les deux sites industriels ont été géolocalisés au milieu de leur cour principale. Le point GPS de chacun des sites prospectés dans les quartiers d'habitations a été pris exactement à leur entrée. Néanmoins, pour les besoins de notre étude, et ceux des figures présentées ici notamment, un point GPS moyen a été calculé pour chaque localité (cf. Tab. 1).

Au total, notre effort de piégeage réalisé dans le cadre de ce protocole standardisé s'est élevé à 10 638 nuits-pièges. Ces campagnes de piégeage, menées entre octobre 2009 et février 2011, sont détaillées localité par localité dans le tableau 1, et une cartographie de ces localités est proposée dans la figure 7.

2.1.3.) Piégeages opportunistes

En complément des piégeages standardisés décrits ci-dessus, plusieurs sessions de piégeages dites « opportunistes » ont été menées soit suite à la requête de certaines personnes qui connaissaient nos activités (collègues, amis, habitants des quartiers ciblés pendant nos piégeages standardisés, etc), soit suite à une sollicitation de notre part de personnes résidant dans des zones urbaines peu ou pas prospectées au cours de notre étude. Autrement dit, ils ont concerné des zones non échantillonnées avec le protocole standard, ou, alternativement, déjà prospectées mais que nous avons souhaitées prospecter à nouveau pour augmenter la taille de certains échantillons.

Au total, 38 sites (Tab. 1 et Fig. 7) ont fait l'objet de piégeages opportunistes : 12 d'entre eux avaient déjà fait l'objet de piégeages standardisés, tandis que 26 étaient totalement nouveaux (Tab. 1). Ces derniers correspondent à :

- 14 quartiers d'habitations (BAN : Banizoumbou ; GAW : Gaweye ; GOU : Kabékoira ; RFN : Route Filingué Nord ; TER : Terminus ; COA Yantala Cour d'appel ; REC : Recasement ; GAM-1 : Gamkalley, YAB-1 : Yantala Bas, KIR-1 : Kirkissoye ; KOU-1 : Koubia ; ROF-1 : Route Filingué ; KAR-1 : Karadjé 1 ; KAR-2 : Karadjé 2 ; les sites suivis d'un numéro correspondent à des sites situés dans les mêmes quartiers que les sites standardisés désignés par le même sigle, mais dont la localisation GPS est significativement différente ; cf. Tab. 1) ;
- 2 jardins (J-KIR1 et J-KIR2, à Kirkissoye) et 3 jachères (CRA-1, CRA-2 et CRA-3, au sein du campus du Centre Régional Agrhymet) ;
- 2 marchés (GRM-M : Grand Marché ; PEM : Petit Marché) ;
- 4 bâtiments publics (HPO : Hôtel des Postes ; NPO : Niger Postes ; PGP : Palais de la Garde Présidentielle ; RTO : magasins d'état sous douanes de la Route Torodi) ;
- 1 gare routière (WAD-1 : Gare Africa As-Salam de Wadata).

Si la sécurité le permettait (habitations et gare routière, certaines boutiques des marchés et certaines pièces de bâtiments publics), les deux types de pièges, grillagé et Sherman, ont été utilisés, avec néanmoins un ratio souvent plus fort en faveur des premiers (données non fournies). Dans les autres cas (notamment les jardins), seuls des pièges grillagés ont été posés.

L'effort de piégeage total pour ces sessions opportunistes s'est élevé à un minimum de 3 921 nuit-pièges (détails par site dans le Tab. 1). L'imprécision relève d'incertitudes quant à certains pièges effectivement armés et appâtés parfois en notre absence. L'effort de piégeage ci-dessus ne prend donc en compte que les nuits-pièges encadrées par nos soins, et donc non ambiguës.

Comme pour les piégeages standardisés, le point GPS de chaque site « opportuniste » a été relevé à l'entrée du site dans le cas des habitations et des boutiques, au milieu des marchés et des bâtiments publics. Ceux des jardins ont été mesurés au cœur des périmètres maraîchers. Une fois encore, pour les besoins de la présente étude, les habitations voisines et les boutiques d'un même marché ont été regroupées sous un même point GPS moyen (Tab. 1) lors de la production de nos cartes (Fig. 7).

2.2.) Dissections et prélèvements

Chaque rongeur, une fois capturé, reçoit immédiatement un numéro unique implémenté selon un code fixe : « NIA-N » (où N est un nombre) pour les captures effectuées dans le cadre des piégeages opportunistes, et « NIA-XXX-N » (où XXX correspond à trois lettres correspondant à une localité donnée) dans celui des piégeages standardisés. Ce numéro renvoie aux données associées au numéro du piège dans lequel la capture a été effectuée. Autrement dit, chaque rongeur est associé à un cortège précis de données spatiales (coordonnées GPS ; localités, sites, bâtiments, compartiments) et environnementales (cf. enquêtes décrites plus bas).

Les rongeurs sont ensuite amenés au laboratoire de Zoologie Appliquée du Centre Régional Agrhyment (CRA) de Niamey où nous procédons à l'autopsie le jour même (la très grande majorité d'entre eux) ou, à défaut, sont placés en animalerie pour être sacrifiés dans les quelques jours suivants (presque jamais plus de 3 jours après la capture).

La mise à mort de l'animal s'effectue par décérébration via allongement cervical.

Ce dernier est pesé (Pds, en grammes), puis ses mensurations externes (en millimètres) sont prises selon les recommandations formalisées récemment par Herbreteau et al. (2011) : longueur tête + corps (LTC), longueur de la queue avec, le cas échéant, distinction du plumeau (Q+p), la plus grande longueur de l'oreille (Or), et la longueur du pied postérieur avec distinction de la griffe (Pp+g).

La présence éventuelles de puces et/ou de tiques est systématiquement notée, et ces dernières sont prélevées et placées dans de l'éthanol si cela s'avère possible.

La cavité abdominale est ensuite ouverte et divers prélèvements qui nécessitent d'être réalisés assez rapidement sont effectués selon l'ordre suivant :

- le sang intra-cardiaque est prélevé à l'aide d'une seringue stérile puis déposé sur un sérobuvard destiné à de futures analyses sérologiques ;
- deux poumons, un rein, et la moitié de la rate sont placés chacun dans un microtube contenant du tampon ARN (RNALater, Sigma) afin de faire ultérieurement l'objet d'analyses génomiques et/ou de recherche de virus à ARN ;
- dans certains cas, la moelle osseuse du fémur est extraite afin de réaliser un caryotype (cf. plus bas) ;

- un rein, l'autre moitié de la rate et la partie inférieure du rectum sont placés chacun dans un microtube contenant de l'éthanol 96° afin de faire ultérieurement l'objet de recherche de pathogènes (bactéries et protozoaires dans le rein et la rate ; virus à ADN dans le rectum) ;
- le cœur et une partie du foie sont mélangés dans un flacon 8 ml contenant de l'éthanol 96° afin d'être utilisés pour les études de génétique sur les rongeurs (cf. plus bas) ;
- le tube digestif, du diaphragme à la partie supérieure du rectum, est placé dans un flacon de 30 ml contenant de l'éthanol 96° afin de faire l'objet d'études parasitologiques (helminthes intestinaux).

Si l'animal est mort dans le piège ou en animalerie, seuls les prélèvements destinés à la génétique des rongeurs sont effectués. Si ces organes internes sont dégradés, les orteils, moins sujets au pourrissement, sont prélevés et préservés dans l'éthanol 96°. Ils constituent une alternative tout à fait acceptable en vue de l'extraction de l'ADN.

Après tous ces prélèvements, les caractéristiques sexuelles de l'animal sont observées et notées :

- longueur et largeur de l'utérus, nombre et taille des éventuels embryons, nombre d'éventuelles cicatrices embryonnaires, ouverture / fermeture de la vulve, et état des mamelles chez les femelles ;
- position externe ou interne des testicules, longueur et largeur des testicules et des vésicules séminales chez les mâles.

Ces caractéristiques et le poids des animaux ont été utilisés pour définir 4 catégories d'individus :

- 1) un spécimen était considéré comme juvénile à la fois si son poids était inférieur ou égal à la limite spécifique fournie par Granjon & Duplantier (2009), et si aucun signe adulte (cf. ci-dessous) n'était visible ;
- 2) les mâles actifs présentaient un poids de type adulte (Granjon & Duplantier, 2009), des testicules externes et des vésicules séminales développées ;
- 3) les femelles gestantes ou allaitantes étaient identifiées par la présence d'embryons ou de cicatrices embryonnaires accompagnées de mamelles lactogènes (par palpation) ;
- 4) une catégorie supplémentaire regroupait les animaux au statut sexuel ambigu (ex. poids limite, poids de juvéniles mais vulve ouverte, etc) ainsi que les adultes inactifs.

Ce typage sexuel a été réalisé de façon très conservatrice, afin de ne jamais surestimer le nombre de juvéniles et d'adultes sexuellement actifs qui sont utilisés pour identifier les périodes de reproduction.

Dans quelques rares cas, les têtes des rongeurs ont été conservées au congélateur afin d'être préparés en vue de la mise en place de collections ostéologiques de référence pour le CRA ou d'études de morphométrie crânienne (coll. Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, France).

Les prélèvements en tampon ARN sont conservés à -20°C, tandis que ceux en éthanol 96° sont placés à +4°C. Les sérobuvars sont séchés et conservés à température ambiante, à l'abri de la lumière et de la poussière.

Chaque prélèvement est identifié par le même numéro que celui du rongeur qui est inscrit sur les tubes ainsi que sur une étiquette placée à l'intérieur afin d'éviter tout risque de perte d'information.

L'ensemble des données relatives à un rongeur (poids et mensurations, prélèvements effectués, état sexuel) sont immédiatement entrées dans une base de données unique où elles viennent s'ajouter à celles géographiques et environnementales (coordonnées GPS, localité, site, bâtiment, compartiment, milieu). Cette base est destinée à enrichir la Base de Données sur les Rongeurs Sahélo-Soudaniens (www.bdrss.ird.fr) gérée au Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP).

Plusieurs des prélèvements effectués ici ont servi, servent ou serviront à alimenter des programmes de veille sanitaire (reins, rates, poumons, rectum), de génétique des populations (cœur et foie) et d'écologie des communautés d'hôtes et de parasites (tubes digestifs) menés en parallèle par nos collaborateurs du Sénégal (IRD et UCAD) et de France (UMR CBGP et MIVEGEC, Centres Hospitaliers Universitaires de Limoges et de Marseille).

2.3.) Identification espèce-spécifique des rongeurs

2.3.1.) Morphologie générale

Certaines espèces de rongeurs ouest africaines peuvent être identifiées sur la base de leur allure générale et/ou de leurs mensurations externes, *a fortiori* lorsque ces données sont confrontées aux données géographiques (revue dans Granjon & Duplantier, 2009).

Le rat de Gambie, *Cricetomys gambianus*, est une de ces espèces et a pu être identifié sans ambiguïté sur la seule base de sa morphologie générale. De plus, une récente étude moléculaire a permis de montrer que les *Cricetomys* des savanes ouest africains en général, et ceux de Niamey en particulier, appartenaient bien à l'espèce *Cricetomys gambianus* (Olayemi et al., 2012).

Compte tenu des connaissances sur les espèces invasives de rongeurs en Afrique de l'ouest, nous avons également considéré que les rats capturés à Niamey pouvaient être identifiés comme des rats noirs (*Rattus rattus*). En effet, la seule autre espèce de *Rattus* connue en Afrique de l'Ouest est le surmulot, *Rattus norvegicus*, dont les mensurations et l'allure ne peuvent être confondues avec celles de *R. rattus* (Granjon & Duplantier, 2009).

De la même façon, les souris capturées à Niamey ont pu être déterminées sans ambiguïté comme des *Mus musculus*.

Néanmoins, dans un souci de rigueur, quelques individus de souris (n=7) ont été caryotypés (cf. plus bas) pour lever toute ambiguïté possible quant à nos identifications. De plus, le génotypage de tous les rats capturés à Niamey en vue de l'analyse de génétique des populations détaillée plus bas permet de confirmer totalement la détermination des rats de la ville comme des *Rattus rattus* puisque ce genre d'expérimentations génétiques s'appuie sur des protocoles rigoureusement espèce-spécifiques (cf. deuxième partie).

En revanche, pour l'identification non ambiguë des espèces de rongeurs appartenant à des genres connus pour regrouper des espèces jumelles (*Arvicanthis*, *Mastomys*, *Taterillus* et *Nannomys*), nous avons préféré rester prudents et des analyses de cytogénétique et de biologie

moléculaire ont été menées respectivement à Niamey (caryotypage), Montpellier (analyse d'images cytogénétiques) et Dakar (biologie moléculaire).

2.3.2.) Cytogénétique

Les différentes espèces ouest-africaines de rongeurs appartenant à des complexes d'espèces jumelles peuvent bien souvent être distinguées via l'analyse de leur caryotype. Pour cela, il convient d'obtenir des chromosomes en métaphase (étape de la mitose), et donc de pouvoir isoler des cellules en division. Nous avons ici globalement suivi le protocole de Evans et al. (1963) brièvement décrit ci-dessous, et dont le détail est fourni en annexe 6.

Afin de stimuler le système immunitaire de l'animal, de la levure de bière du commerce est diluée dans une solution de glucose (1%) avant d'être injectée à l'animal sous la peau de son dos, et ce à raison de 0,02 ml/g de poids.

Entre 12 et 24 heures plus tard, l'animal reçoit ensuite une injection de sulphate de Vinblastine (ou Velbé) qui agit comme bloquant anti-mitotique (le cycle cellulaire est bloqué au stade métaphase).

Entre 45 et 60 minutes après cette dernière injection, l'animal est sacrifié et les opérations qui suivent consistent à récupérer sa moelle osseuse. En effet, cette dernière est le siège de la différenciation des cellules sanguines de l'immunité (globules blancs) : la présence des levures dans l'organisme induit une réponse immunitaire, et donc une augmentation importante des divisions cellulaires au sein de la moelle osseuse.

Les fémurs de l'animal sont délicatement extraits puis percés à chaque extrémité à l'aide d'une seringue fine. Le contenu du fémur (i.e. la moelle osseuse) est récupéré dans un tube via l'injection d'une solution hypotonique de chlorure de potassium (KCl, 0,75M). Le contenu du tube (KCl + moelle osseuse) est vigoureusement secoué pour séparer les cellules osseuses et homogénéiser la solution, puis il est placé dans un bain-marie à 37°C pendant 20 minutes. Sous l'action de la solution hypotonique, les cellules éclatent et les chromosomes des cellules en division (stade métaphase) s'individualisent nettement (ce qui facilitera leur comptage ultérieurement).

La réaction de choc osmotique est ensuite stoppée par l'ajout de 2ml d'une solution de fixateur (méthanol et acide acétique en proportion v/v 3:1). Après centrifugation à 1 200 tours/minute pendant 5 minutes, le surnageant est éliminé et le culot cellulaire est repris dans 7 à 10 ml de fixateur, puis placé à 4° C pendant au moins 20 minutes. Une nouvelle centrifugation (1 200 tours/minute pendant 5 minutes) permet d'isoler à nouveau le culot

cellulaire ainsi fixé et de le reprendre dans 1 à 2 ml de fixateur pour être conservé à -20°C jusqu'à utilisation.

Parmi les cellules ainsi isolées, plusieurs, sous l'action du Velbé, ont été bloquées en métaphase, phase de la mitose où les chromosomes sont observables, permettant ainsi l'étude du caryotype. La préparation de ce dernier implique d'abord un dépôt sur une lame microscopique de 30 à 50 µl de suspension métaphasique, puis d'une goutte de fixateur qui optimise l'étalement des figures métaphasiques. Une fois la lame bien sèche, les noyaux (provenant de cellules qui n'étaient pas en division) et les chromosomes (provenant de cellules qui étaient en mitose) sont bien fixés. La lame est alors colorée dans une solution de Giemsa (4%) pendant 5 minutes puis rincées sous le robinet et enfin à l'eau osmosée.

Une fois sèche, elle peut être observée en microscopie optique à immersion (grossissement x100). Le nombre diploïde de chromosomes (2N) est ensuite déterminé à partir de la capture et l'analyse des images cytogénétiques à l'aide du logiciel Genus (version SN006368 ; Cytovision, Applied Imaging).

Dans le cadre de la présente étude, les caryotypes de 42 rongeurs ont été réalisés et examinés, et concernent 2 *Taterillus*, 6 *Mus*, 4 *Arvicanthis* et 30 *Mastomys*.

2.3.3.) Identification moléculaire espèce-spécifique des *Mastomys*

Mastomys est un genre qui renferme plusieurs espèces jumelles dont plusieurs se rencontrent en sympatrie en Afrique de l'Ouest (Granjon et al., 1997 ; Lecompte et al., 2003 ; Dobigny et al., 2008). Compte tenu de l'importance des *Mastomys* dans nos captures à Niamey (cf. plus bas), il nous a semblé nécessaire d'identifier de façon non ambiguë un maximum d'individus de ce genre.

Pour ce faire, nous avons appliqué le test moléculaire d'identification espèce-spécifique développé pour les *Mastomys* ouest africains par Lecompte et al. (2005).

Le principe de cette dernière consiste à amplifier un fragment d'ADN par réaction en chaîne par polymérase (PCR), puis à digérer ce fragment grâce à une endonucléase appelée enzyme de restriction. Cette dernière est capable d'hydrolyser les liaisons phosphoesters entre deux nucléotides à l'intérieur de la molécule d'ADN (ici, à l'intérieur du fragment de l'ADN que nous avons amplifié par PCR) au niveau d'un site précis, appelé site de restriction et correspondant à une succession donnée et unique de nucléotides. Si le site de restriction est

présent, l'enzyme de restriction coupe l'ADN ; si il est absent, elle ne peut pas agir. La digestion ainsi effectuée permet la détection de différences nucléotidiques ponctuelles via la détection d'un polymorphisme de longueur de fragments d'ADN (polymorphisme de longueurs de fragments de restriction, ou RFLP en anglais).

Sur ce principe, le test PCR-RFLP mis au point par Lecompte et al. (2005) permet de différencier les trois espèces de *Mastomys* présentes en Afrique de l'Ouest (*Mastomys erythroleucus*, *M. natalensis* et *M. huberti* ; Granjon & Duplantier, 2009). Il est basé sur la restriction du gène mitochondrial codant pour le cytochrome b (cyt b ; ~1 140 paires de bases, ou pb) par l'enzyme BsmAI qui coupe l'ADN au niveau de la séquence nucléotidique 5'-GTCTCN-3'. Selon les auteurs, et pour la zone 0 – 1140 pb (la taille du cyt b complet), *M. natalensis* présente un profil de 4 bandes (respectivement de 189, 197, 214 et 540 pb), *M. huberti* se caractérise par 2 bandes (214 et 926 pb) tandis que *M. erythroleucus* en montre 3 (214, 386 et 540 pb).

Pour ce faire, les organes des rongeurs conservés en éthanol 96° sont utilisés pour l'extraction de l'ADN suivant le protocole *DNeasy tissue* (Qiagen ; cf le protocole détaillé en Annexe 7). La quantité approximative et la qualité de l'ADN extrait sont ensuite contrôlées par migration électrophorétique sur gel d'agarose 1,5% contenant du Bromure d'Ethidium (BEt). Ce dernier s'incorpore à l'ADN au cours de la migration et réagit aux UV, permettant ainsi de visualiser ce dernier.

Le gène mitochondrial du cytochrome b est ensuite amplifié par PCR à partir de l'ADN extrait dans un thermocycleur (Eppendorf ©) et selon les conditions suivantes : (i) une dénaturation initiale à 94°C pendant 3 minutes, suivie de (ii) 40 cycles composés chacun d'une phase de dénaturation à 94°C pendant 45 secondes, une phase d'hybridation à 50°C pendant 1 minute, puis une phase d'élongation à 72°C pendant 1.3 minute, et (iii) une élongation finale à 72°C pendant 10 minutes. Le succès de cette PCR est lui aussi contrôlé par migration électrophorétique sur gel d'agarose 1,5% contenant du BEt et révélé aux UV.

Enfin, la solution d'ADN contenant le cyt b amplifié par PCR est soumise à l'action de l'enzyme de restriction BsmAI à 37°C pendant 16 heures (Digestion lente). Puis le résultat de la restriction enzymatique (donc le profil de restriction résultant) est observé via une nouvelle migration électrophorétique sur gel d'agarose 2,5% contenant du BEt et révélé aux UV.

Dans le cadre de cette étude, ce protocole a été appliqué à un total de 355 individus sélectionnés pour représenter un maximum de localités, de sites et/ou de bâtiments de Niamey où des *Mastomys* avaient été capturés (Annexe 8).

En l'occurrence, dans le cadre du protocole standardisé, parmi les 18 quartiers d'habitation, les 119 sites (i.e. concessions) et les 277 bâtiments où des *Mastomys* ont été trouvés, 326 individus représentant respectivement 18, 118 et 271 d'entre eux ont été analysés moléculairement.

A ceux-ci a été ajouté le seul individu capturé dans un jardin (J-GAM-1).

Par ailleurs, parmi les 14 localités nouvellement prospectées lors des piégeages opportunistes et où des *Mastomys* ont été capturés, 26 animaux provenant de 13 d'entre elles ont été identifiés de la même manière.

Ainsi, des animaux provenant de la quasi-totalité des sites de captures de *Mastomys* ont été identifiés moléculairement, représentant un total de 355 individus sur les 648 (54.8%) capturés au cours de l'ensemble de la présente étude (cf. plus bas).

2.3.4.) Séquençage de l'ADN

Quelques identifications supplémentaires ont pu être faites via le séquençage du cyt b complet (cf. Dobigny et al., 2008, 2011b), pour une application assez générale à l'identification des rongeurs ouest africains) réalisé à partir de nos échantillons. Ces manipulations ont été menées au CBGP, Montpellier (coll. C. Tatard). Elles nous ont notamment permis d'identifier génétiquement et de façon non ambiguë 1 *Nannomys* qui ne l'avait pas été par d'autres moyens.

Enfin, quelques musaraignes capturées au cours de nos travaux sur les rongeurs de Niamey ont également été identifiées de façon non ambiguë (le genre *Crocidura* présente lui aussi de nombreuses espèces jumelles ; Wilson & Reeder, 2005) via le séquençage du gène mitochondrial ADN_r16S (coll. F. Jacquet, MNHN, Paris, France).

2.4.) Enquêtes

La semaine suivant chaque séance de piégeage standardisé menée dans les 18 quartiers d'habitation et les 2 localités de type industriel (ABA et KIR), nous sommes retournés dans

chacun des sites échantillonnés pour faire une enquête socio-écologique (Annexe 5). Celle-ci s'est basée sur une série d'observations directes complétées systématiquement par un interview (en français, djerma ou haoussa, selon les circonstances) mené auprès d'un représentant du site en question (le plus souvent, le chef de famille, son épouse ou son fils aîné).

Ces enquêtes ont ainsi été conduites au niveau de 170 concessions appartenant à 18 quartiers différents et 2 sites industriels (cf. piégeages standardisés ci-dessus), et ce entre le 23 décembre 2009 et le 1^{er} février 2011

Le nombre de bâtiments au sein du site de piégeage, ainsi que les matériaux dans lesquels ils sont construits ont dores et déjà été notés lors des sessions de piégeages standardisés eux-mêmes (cf. au dessus, et annexe 4). Lors de l'enquête subséquente, les éléments supplémentaires suivants sont relevés :

Via l'interview :

- la date de création de la concession. A noter que dans quelques rares cas, l'information n'est pas connue et il nous est arrivé de faire appel à une autre personne présente sur le site ;
- l'âge et l'ethnie d'origine, la date d'installation ainsi que la fonction sociale éventuelle du répondant sur le site (ex. chef, femme ou fils du chef, etc) ;
- le nombre de bâtiments qui sont habités et le nombre de ceux qui ne le sont pas ;
- le type de denrées stockées à l'intérieur des maisons ;
- l'existence éventuelle de problèmes liés aux rongeurs (oui/non) et, le cas échéant, le type et la fréquence des nuisances associées aux rongeurs, ainsi que les éventuels moyens de lutte mis en œuvre pour les limiter ;

Précisons que toutes les questions relatives aux rongeurs sont toujours des questions « ouvertes », c'est-à-dire pour lesquelles aucune réponse n'est suggérée au répondant de façon à éviter toute influence donc tout biais.

Via l'observation directe :

- la superficie approximative du site ;
- le nombre de bâtiments jointifs et isolés ;
- le nombre de cuisines (une cuisine correspondant à un foyer où les repas sont préparés) ;
- le type de denrées stockées à l'extérieur des maisons ;

- la présence de végétation (oui/non) et son type (arbres, arbustes ou plantes ornementales) ;
- la présence d'animaux domestiques et leur type (chats, chiens, bovins, ovins, caprins, dromadaires chevaux, ânes, volailles). Ce point est également vérifié auprès du répondant. A noter que la présence de chats errants est généralement signalée par le répondant lors de l'interview à propos des méthodes de lutte contre les rongeurs (cf. plus bas). Par l'observation, nous ne pouvons noter que la présence de chats effectivement domestiques.
- la ou les sources d'approvisionnement en eau (robinet privatif, robinet collectif du quartier, fleuve, jarres appelées ici « canaris », puits, etc).

Les coordonnées GPS de chaque site sont reprises au moment des enquêtes et comparées pour vérification à celles relevées lors des piégeages.

Enfin, à ces données socio-écologiques s'ajoutent celles obtenues sur les rongeurs via les piégeages eux-mêmes. A noter qu'il arrive fréquemment que d'autres animaux (crapauds, hérissons, margouillats, musaraignes) soient attrapés par les pièges destinés aux rongeurs : ces captures sont notées, et une attention particulière est portée aux musaraignes dont la taille, l'écologie et la physiologie sont somme toutes assez proches de celles des rongeurs.

2.5.) Analyse statistiques des données

2.5.1.) Les variables disponibles

Nos données de piégeages standardisées et d'enquêtes, récoltées au niveau des mêmes sites (170 concessions, 6 jardins et 2 sites industriels ; cf. Annexe 9) nous permettent d'explorer les co-variations entre différents descripteurs (i.e. variables aléatoires dont les réalisations servent à décrire une collection d'objets - ici, les sites d'échantillonnage) des communautés de rongeurs d'une part, de l'environnement urbain et humain d'autre part. En particulier, nous nous sommes focalisés sur la situation qui prévalait dans les localités strictement urbaines, c'est-à-dire les 2 sites industriels et les 18 quartiers d'habitations (N=170 sites).

Pour ce faire, nous disposons de variables quantitatives et de variables qualitatives.

Pour chaque site de piégeage standardisé, les variables quantitatives directement disponibles étaient :

(i) le nombre de pièges de chaque type (grillagés et Sherman) posés ainsi que le nombre et le type de captures effectuées dans chaque compartiment, ce qui nous a permis de calculer les rendements de piégeage (ratio du nombre de captures sur le nombre de pièges posés) par compartiment, par espèce et/ou par type de piège ;

(ii) la surface approximative du site (en mètres carrés) ;

et (iii) le nombre de cuisines.

En plus de ces valeurs, nous avons cherché à construire puis calculé des indices reflétant des paramètres qui nous semblaient importants, tels que :

(iv) la densité humaine, que nous avons tenté d'évaluer via le ratio : nombre de bâtiments habités sur le nombre total de bâtiments ;

(v) l'agrégation de l'habitat, autrement dit la densité des constructions, que nous avons représentée par le ratio : nombre de bâtiments isolés sur le nombre total de bâtiments ;

et (vi) le type de construction que nous avons décliné selon cinq catégories possibles (banco, hutte, semi-dur, matériau définitif, autre), l'importance relative de chacune étant décrite par le ratio : nombre de bâtiment d'un type donné sur le nombre total de bâtiments.

Les variables qualitatives disponibles étaient :

(vii) le type général de site (habitations, ateliers, sites industriels, boutiques, etc) ;

(viii) la présence de végétation et d'animaux (ovins, caprins, bovins, volailles, chiens), en particulier de chats (apprivoisés ou errants) ;

(ix) le type d'approvisionnement en eau (robinet privatif, donc à l'intérieur même du site, approvisionnement au niveau d'une source externe communautaire, etc) ;

et (x) l'existence de problèmes liés aux rongeurs, leurs types et la mise en œuvre d'éventuels moyens de lutte spécifiques (poisons, tapettes).

Certaines analyses statistiques ne pouvant s'effectuer sur les variables qualitatives, et puisque nous ne disposions pas de données quantitatives fiables pour certains paramètres, plusieurs de nos variables qualitatives (cf. ci-dessus) ont été « quantifiées » à l'échelle non plus du site mais de la localité. Pour cela, nous avons calculé le pourcentage de sites par localité présentant tel ou tel état de caractère. Ainsi, nous avons pu évaluer pour chaque quartier d'habitation et pour les deux sites industriels incorporés dans notre protocole de piégeage standardisé :

(xi) le pourcentage de sites avec présence de chats (apprivoisés ou errants) ;

et (xii) le pourcentage de sites où une lutte contre les rongeurs avait été organisée ;

Lors de ces quelques analyses à l'échelle des localités, plutôt que d'utiliser le rendement moyen (qui ne prend pas en compte les différences d'échantillonnage), nous avons systématiquement recalculé et utilisé le rendement total (i.e. nombre total de rongeurs capturés sur le nombre total de pièges posés) pour caractériser chaque localité.

Enfin, compte tenu du nombre important de données manquantes et des probables imprécisions lors des interviews, l'âge présumé des quartiers où se trouvaient nos localités de piégeage a été obtenu à partir des données de Adamou (2012). A noter que, là encore, uniquement des valeurs approximatives (par décade) et globalisantes (âge moyen de création de tout le quartier, sans prise en compte d'éventuelles spécificités locales) étaient disponible à l'échelle du quartier, donc de la localité en ce qui nous concerne.

2.5.2.) Analyses bivariées

Le principe de ces analyses est d'explorer les relations qui existent entre deux variables indépendantes considérées *a priori* comme indépendantes. Elles ont consisté en trois types d'analyses statistiques différents : des tests de Student (t-test), des analyses de variance (ANOVA), des régressions et un test de randomisation (Monte Carlo).

Les t-tests et les ANOVA ont été essentiellement utilisés pour comparer des rendements entre eux (au de seuil 5%) : rendements obtenus avec les deux types de pièges (grillagés vs. Sherman), rendements obtenus selon les espèces de rongeurs, rendements selon les localités, etc ...

Des régressions linéaires ont été réalisées pour tester la co-variation du rendement total (i.e. toutes les espèces de rongeurs, avec les deux types de pièges) par site (i.e. par habitations) avec certains paramètres susceptibles d'influencer la présence et l'abondance des rongeurs : la densité humaine, le nombre de cuisines, l'agrégation de l'habitat et le rendement de captures de musaraignes.

De plus, certaines régressions linéaires ont été réalisées à l'échelle des localités. Elles nous ont permis de comparer les rendements de captures par localité avec : les pourcentages de sites par localité où une lutte (présence de chats, tapettes et/ou poison) contre les rongeurs avait été organisée, où des musaraignes avait été capturées, ou encore avec l'âge approximatif des quartiers.

Les t-tests, ANOVA et régressions ont été réalisées à l'aide du logiciel Genstat v.9.0.

Un test spécifique a été implémenté sous le logiciel R (coll. J. P. Rossi, CBGP Montpellier ; script disponible sur <http://j.p.rossi.free.fr/telechargement.html#ScriptsR>) de façon à pouvoir comparer les rendements (non nuls) obtenus dans les différents compartiments (N=218) des 170 sites d'habitation prospectés en fonction de leur matériau de construction (banco : N=98 ; hutte : N=20 ; matériau définitif : N=51 ; semi-dur : N=12 ; autre : N=23 ; cour extérieure : N=14). En effet, ce type d'analyse se heurte à une difficulté particulière : comparer des valeurs moyennes de rendement n'est valide qu'à condition que l'effort d'échantillonnage soit équivalent dans les différents compartiments. Dans le cas contraire, comme ici, les résultats des analyses de type ANOVAs (qui comparent des moyennes de valeurs de rendement) n'apportent pas d'informations exploitables. Nous avons donc opté pour une approche alternative basée sur un test de Monte Carlo (Manly, 1997) dont la procédure est la suivante :

- 1) Les rendements totaux spécifiques à chaque type d'habitats (valeurs observées) sont calculés : R_b, R_h, R_{sd}, R_{md}, R_a et R_{ce}, respectivement pour le banco, les huttes, le semi-dur, les matériaux définitifs, les autres et les cours extérieures. De même, nous calculons le

rendement moyen (R_m) de ces 6 rendements spécifiques : $R_m =$ moyenne ($R_b, R_h, R_{sd}, R_{md}, R_a, R_{ce}$).

L'hypothèse nulle du test est qu'il n'y a pas de différence entre les rendements spécifiques et le rendement moyen R_m .

2) On calcule l'écart observé entre les différents rendements spécifiques et R_m .

3) On procède à la redistribution aléatoire des valeurs observées (Monte Carlo) entre les différents habitats, et on recalcule les écarts observés entre R_m et rendements spécifiques. La procédure est répétée 1000 fois.

4) Les valeurs issues des randomisations et la valeur observée sont utilisées pour construire la distribution statistique de l'écart sous l'hypothèse nulle précédemment explicitée.

5) On calcule les quantiles pour les probabilités $p=0.025$ et $p=0.975$ correspondant à un test bilatéral avec un risque de première espèce $\alpha=5\%$. Les écarts observés de valeurs supérieure ou inférieure aux quantiles sont considérés comme statistiquement significatifs, i.e. H_0 est rejetée.

2.5.3.) Analyses multivariées (ACM)

Les Analyses en Composantes Multiples (ACM) sont des analyses multivariées qui permettent d'étudier la co-variation entre variables qualitatives. Elles permettent d'établir une typologie des objets d'étude (ici les localités où est réalisé l'échantillonnage) et d'identifier les modalités des descripteurs qualitatifs qui expliquent le mieux les patrons observés (Legendre & Legendre, 1998). En d'autres termes, les ACM sont utilisées pour représenter les principales sources de variations à l'intérieur d'un jeu de données, ainsi que les relations statistiques entre les descripteurs expliquant cette variation. Elles permettent d'analyser conjointement des variables qualitatives et des variables quantitatives à conditions que ces dernières soient dégradées en classes (ou modalités), ce qui correspond toujours à une perte d'information plus ou moins importante.

Nous avons d'abord réalisé des ACM ayant pour objectif la description des sites d'habitation que nous avons prospectés lors de nos piégeages standardisés (cf. Tab. 2), et ce afin d'en évaluer la diversité biologique et la structure. Notre but était de détecter l'éventuelle présence de groupes de sites caractérisés par une ou plusieurs caractéristiques similaires. Pour cela, chaque site (donc chaque concession et pour chaque site industriel, soit $N=172$ sites) a été défini par les 10 variables (et modalités) suivantes :

- la superficie totale du site prospecté (A : 0 – 500 m² ; B : 501 – 1000 m² ; C : 1001 – 1500 m² ; D : 1501 – 2000 m² ; E > 2000 m²) ;
- le type de site (A : atelier, artisan ou industrie ; B : habitation ; C : boutique) ;
- la source d’approvisionnement en eau (int : robinet interne ; ext : robinet externe ; rien : pas de robinet ; mix : robinets interne et externe) ;
- la présence de bétail (ovins, bovins, caprins) (oui ; non) ;
- la présence de volailles (oui ; non) ;
- la présence de chiens (oui ; non) ;
- la présence de végétation (oui ; non) ;
- le nombre de cuisines (A : 0 ; B : 1 ; C : 2 – 5 ; D > 5) ;
- le type de matériau majoritaire (A ≥ 50% banco ; B ≥ 50% matériau définitif ; C ≥ 75% semi-dur ; D ≥ 80% hutte ; E ≥ 0.66% autre, généralement de la tôle ; F = 50% banco + 50% matériau définitif) ;
- la densité humaine, i.e. le ratio nombres de bâtiments habités sur nombre total de bâtiments (cf. ci-dessus ; A : 0 – 0.25 ; B : 0.26 – 0.5 ; C : 0.51 – 0.75 ; D : 0.76 – 0.99 ; E = 1).

Les modalités ont été choisies *ad hoc* de façon à pouvoir classer tout en représentant au mieux leurs diversités biologique ou sociologique, et de façon à ce que chaque modalité soit représentée par un nombre suffisant de sites. De plus, le nombre de modalités de chaque variable a été choisi afin de ne pas varier beaucoup entre variable.

Une première ACM a été réalisée sur l’ensemble des 172 sites et des 10 variables ci-dessus. Puis une seconde ACM a été menée sur les 172 sites et 9 variables, après suppression de la variable « superficie » considérée comme peu fiable lors de nos enquêtes. Enfin, une troisième ACM s’est appuyée sur les 172 sites et 7 variables, après suppression de la variable « superficie » mais également des variables « bétail » et « volaille » clairement sujettes à variations saisonnières (achat-vente et/ou consommation, notamment au moment de fêtes traditionnelles ou de cérémonies familiales).

Nous avons ensuite réalisé plusieurs séries d’ACMs (Tab. 2) visant cette fois à analyser la co-variation des 10 variables descriptives du milieu (cf. ci-dessus) avec celles liées aux piégeages (rendements en rongeurs, lutte anti-rongeurs, rendements en musaraignes), afin de détecter les éventuels éléments urbains et/ou sociologiques pouvant expliquer la présence ou

l'absence de rongeurs dans les sites prospectés. Pour cela, chacun des 172 sites a été caractérisé par les 10 variables précédentes auxquelles nous avons ajouté les 7 variables (et modalités) suivantes :

- la présence de musaraignes, éventuels compétiteurs des rongeurs (oui ; non) ;
- la présence de chats apprivoisés ou errants, prédateur naturel des rongeurs et souvent cité et utilisé spécifiquement comme tel par les habitants (oui ; non) ;
- la mise en œuvre d'une lutte contre les rongeurs (pièges et/ou poisons) (oui ; non) ;
- le rendement total des captures de rongeurs (A : 0 ; B : 0.0049 – 0.049 ; C : 0.05 – 0.099 ; D : 0.1 – 0.199 ; E : 0.2 – 0.299 ; F > 0.3) ;
- le rendement des captures de *Rattus* (A : 0 ; B > 0) ;
- le rendement des captures de *Mastomys* (A : 0 ; B : 0.005 – 0.0249 ; C : 0.025 – 0.049 ; D : 0.05 – 0.099 ; E : 0.1 – 0.199 ; F > 0.2) ;
- le rendement des captures de *Mus* (A : 0 ; B > 0.05).

Au total, 15 nouvelles ACM ont été menées par série de 3 (cf. Tab. 2), de façon à prendre successivement en compte, comme ci-dessus, toutes les variables, puis toutes les variables considérées fiables (i.e. sans la superficie), et enfin toutes les variables considérées fiables et non saisonnières (i.e. sans la superficie, le bétail et les volailles). Cette série de 3 ACM a été réalisée en incluant systématiquement les variables liées aux piégeages, c'est-à-dire les variables « musaraignes » et « lutte », mais en ajoutant, indépendamment pour chaque série, une ou plusieurs variables « rendements rongeurs » :

- (i) une série de 3 ACM avec la variable « rendement total rongeurs » (N=14–11 variables),
- (ii) puis une autre série de 3 ACM avec les variables « rendement *Mastomys* », rendement *Rattus* » et « rendement *Mus* » ensemble (mais sans « rendement total rongeurs ») (N=16–13 variables),
- (iii) et enfin 3 séries de 3 ACM avec respectivement les variables « rendement *Mastomys* », « rendement *Rattus* » et « rendement *Mus* » seules (N=14–11 variables, chacune).

La matrice complète de données utilisées pour les ACM a été construite à partir des données brutes compilées dans l'annexe 9. De plus, le tableau 2 récapitule les objectifs et les différentes variables incluses dans chacune des ACM réalisées.

Tableau 2 - Objectifs et variables utilisées (+) dans les 18 différentes ACM réalisées dans le cadre de notre étude. Les variables sont les suivantes : "Cro" pour les crocidures (musaraignes) ; "L" pour la "lutte" ; "S" pour la superficie ; "B" pour le bétail (ovins, caprins, bovins) ; "Vol" pour les volailles ; "type" pour le type de sites ; "Vég" pour la végétation ; "Chats" et "Chiens" pour les chats et les chiens, "Eau" pour la source d'eau ; "Cuis" pour le nombre de cuisines ; "Dens" pour la densité de l'habitat ; et "Mat" pour le type de matériau majoritaire. Voir le texte pour les détails.

ACM	Objectifs	variables micro-mammifères						variables socio-écologiques descriptives du milieu											
		Rendements de piégeage				Cro	L	peu fiable	saisonniers	type	Vég	Chats	Chiens	Eau	Cuis	Dens	Mat		
		global	Rattus	Mastomys	Mus													S	B
1		-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2	description du milieu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
4	co-variation milieu et micromammifères	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	rendement global en rongeurs	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6		+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
7	co-variation milieu et micromammifères	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	rendement Rattus uniquement	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9		-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
10	co-variation milieu et micromammifères	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11	rendement Mastomys uniquement	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12		-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
13	co-variation milieu et micromammifères	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
14	rendement Mus uniquement	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15		-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
16	co-variation milieu et micromammifères	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	rendements Rattus, Mastomys et Mus	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
18		-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+

Pour les 18 ACM précédentes (3 pour la description du milieu, 15 autres pour la co-variation entre les variables du milieu et celles liées aux rongeurs), nous avons analysé les représentations graphiques (projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de chaque ACM) en visualisant successivement la distribution des modalités de chaque variable. Ceci nous a permis de détecter les éventuels regroupements de sites selon leurs caractéristiques. Le rôle relatif de chaque variable dans ces regroupements a été étudié par l'analyse de leur poids sur chacun des axes d'ACM.

L'ensemble de ces analyses ont été réalisées à l'aide de la librairie ade-4 (Chessel et al., 2004) du logiciel R (programmation sous R : J.P. Rossi, CBGP Montpellier).

2.5.4.) Analyses de co-occurrence

En écologie des communautés, il est essentiel de savoir si deux types d'organisme ont une tendance à être préférentiellement présents ensemble, à s'exclure, ou à être distribués de façon indépendante. Pour cela, il est possible de réaliser des analyses dites de co-occurrence qui testent la structure des communautés et la comparent aux attendus sous l'hypothèse nulle d'assemblages aléatoires (Gotelli & Entsminger, 2006). Autrement dit, une telle analyse permet de déterminer si les espèces s'assemblent au hasard, se ségrègent (par exemple en réponse à la compétition ou à des préférences écologiques différentes), ou au contraire s'agrègent (par exemple autour de ressources communes) (Gotelli, 2000).

Cette approche nous a semblé intéressante à adopter pour explorer la co-occurrence entre les rongeurs, les musaraignes et les animaux domestiques. Pour cela, nous avons utilisé le logiciel EcoSim v.7 (Gotelli & Entsminger, 2006) qui, à partir d'une matrice de présence / absence pour deux espèces, fournit un score (le « standardized C-score » ; Stone & Roberts, 1990) qui correspond à la moyenne du nombre de sous-matrices d'ordre 2 (i.e. 2 lignes x 2 colonnes) qui correspondent à l'exclusion de deux espèces, c'est-à-dire de la forme :

0 1

1 0,

ou

1 0

0 1.

Dans une communauté structurée, il est attendu que ce nombre de sous-matrices d'ordre 2 soit différent de celui trouvé sous l'effet du hasard. Ainsi, un C-score positif (et significatif)

indique une tendance à la ségrégation des deux espèces considérées (elles sont plus fréquemment trouvées séparément qu'attendu sous l'hypothèse nulle d'une « distribution aléatoire ») ; à l'inverse, un C-score négatif (et significatif) correspond à une agrégation (elles sont observées plus souvent ensemble que sous l'hypothèse du hasard).

Par ailleurs, la notion d'absence de rongeurs est, dans notre cas, intimement liée à celle d'effort d'échantillonnage : un site où nous avons beaucoup piégé sans capturer de rongeurs n'apporte pas la même qualité d'information qu'un site sans capture mais où quelques pièges seulement ont été posés. C'est la raison pour laquelle nous avons choisi l'option « user-defined » (défini par l'utilisateur, en anglais) qui a permis de pondérer chacun des sites par l'effort de piégeage qui le caractérise (i.e. nombre de nuit-pièges réalisées sur ce site).

Ainsi, nous avons testé la co-occurrence des rongeurs (dans leur ensemble, ou espèce par espèce) avec les musaraignes, les bovins, les petits ruminants (caprins + ovins), les volailles, les chiens et les chats (apprivoisés ou errants). Nous avons également testé la co-occurrence entre espèces de rongeurs. Ces tests ont été menés en considérant chaque couple d'espèces (ex. rongeurs et musaraignes ; *Rattus rattus* et bétail ; *Mastomys natalensis* et *Mus musculus* ; etc) pour les 172 sites véritablement urbains (i.e. sans les jardins) du protocole standardisé (170 concessions et 2 sites industriels) d'une part, puis en ne considérant que les habitations (N=170) d'autre part.

2.5.5.) Cartographie des résultats

Plusieurs de nos données et de nos résultats ont été cartographiés. Cela a été rendu possible par le fait que tous les sites de piégeages (donc d'enquêtes) sans exception ont été géoréférencés. Ceci étant, et par souci de clarté, un point GPS « moyen » par localité a été utilisé pour construire la plupart de nos cartes.

Ces points ont été projetés sur un fond de carte issu de Google Earth © ou d'une image satellite SPOT (scène 506 132 308 121 010 151 32 T, CNES 2008 ©) obtenue sous licence (coll. G. Dobigny, ISIS 553).

3.) Résultats

3.1.) Description de la diversité des sites de piégeages (ACM 1 à 3)

Les ACM 1 à 3 incluant uniquement les variables descriptives du milieu (sans aucune donnée en lien avec les petits mammifères ou les moyens de lutte engagés contre eux ; cf. Tab. 2 de la partie Matériel et Méthodes) nous permettent de décrire objectivement la diversité de nos sites de piégeages du protocole standardisé (N = 172).

L'ACM 1 (Fig. 8), qui inclut toutes les variables (type de site, superficie, nombre de cuisines, source d'eau, présence de végétation, de bétail, de volailles, de chats et de chiens, matériau de construction majoritaire et densité humaine), montre un large chevauchement de la plupart des sites qui forme un groupe très compact proche de l'origine. Seuls quelques sites se détachent vers les valeurs négatives le long de l'axe 1, et quelques autres vers les valeurs positives de l'axe 2.

Les premières sont essentiellement associées aux modalités A et C de la variable « type de site » (Fig. 8b), la modalité A de la variable « densité humaine » (Fig. 8j), la modalité A de la variable « nombre de cuisines » (Fig. 8i) et la modalité E de la variable « matériau majoritaire » (Fig. 8k). Autrement dit, ces sites correspondent à des ateliers ou des boutiques, essentiellement constitués de tôles, caractérisés par une faible densité humaine (<25% de bâtiments habités) et une absence de cuisines. Ces quatre variables sont d'ailleurs celles présentant les ratios de corrélation (i.e. la contribution) les plus importants sur l'axe 1 (tous > 0.6, alors que celui des autres est < 0.5 ; cf. Annexe 10). Ils sont répartis dans de nombreuses localités, donc de nombreux quartiers de la ville (ex. BAF2, BOU, DAR, GRM, PKE, ROF, YAH, etc ; cf. Fig. 8l).

Le second groupe de site, détaché le long de l'axe 2, est associé de façon marquée uniquement à la modalité E de la variable « superficie » (Fig. 8a). Autrement dit, il s'agit des quelques sites dont la surface a été estimée à plus de 2 000 m² (contribution sur l'axe 2 = 0.421, la plus forte de toutes les variables ; cf. annexe 10). En l'occurrence, il s'agit surtout des deux sites industriels ABA et KIR, ainsi que de quelques concessions de divers quartiers (Fig. 8l).

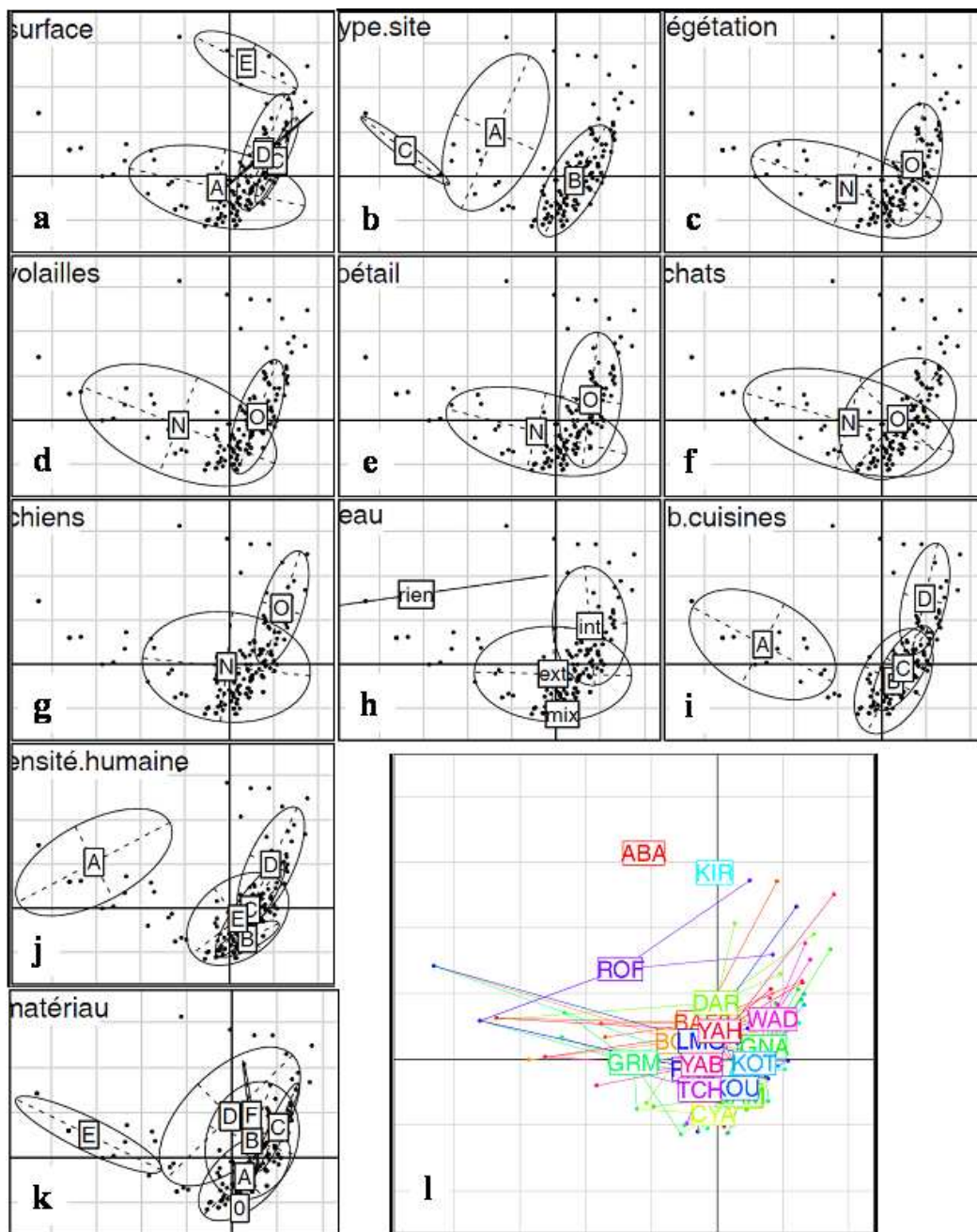


Figure 8 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l'ACM 1 (description du milieu). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-k) ou la localité à laquelle ils appartiennent (l). Le centre de gravité de chaque modalité (a-k) ou chaque localité (l) est représenté dans un rectangle.

Les ACM 2 (sans la variable « superficie », jugée peu fiable) et 3 (sans la variable « superficie » ni les variables « bétail » et « volailles » potentiellement saisonnières) apportent exactement le même type d'information (non montrée), à savoir une très grande homogénéité des sites de piégeages, avec néanmoins un groupe de sites qui se détachent dans les deux cas le long de l'axe 1. Ce groupe correspond systématiquement au même que celui identifié avec l'ACM 1 (ateliers ou boutiques en tôles, peu peuplé et sans cuisine). Le groupe des sites à grande superficie n'est évidemment plus identifiable le long de l'axe 2. La contribution de chaque variable associée aux ACM 1, 2 et 3 sont fournis dans l'annexe 10.

Autrement dit, nos sites d'échantillonnage présentent une grande homogénéité socio-écologique (du moins selon les critères que nous avons établis et relevés ici). Les quelques différences identifiées correspondent à un profil de sites bien particulier mais retrouvé dans la plupart des localités. Aucun biais d'échantillonnage d'ordre géographique n'est donc à craindre à ce stade.

3.2.) Identification et distribution spatiale des espèces de rongeurs

Au cours des séances de piégeages standardisés et opportunistes menés dans la ville de Niamey, 987 rongeurs appartenant à 7 genres différents ont été capturées : *Mastomys*, *Rattus*, *Mus*, *Arvicanthis*, *Cricetomys*, *Taterillus* et *Nannomys*.

Certains de ces groupes ne présentent pas de problème d'identification spécifique sur la base de leurs caractéristiques morphologiques. C'est le cas du genre *Cricetomys* qui n'est représenté dans les steppes et savanes sahélo-soudaniennes d'Afrique de l'Ouest, y compris au Niger, que par une unique espèce, *C. gambianus* (Dobigny et al., 2002c ; Granjon & Duplantier, 2009 ; Olayemi et al., 2012).

De la même façon, les genres *Mus* (sous-genre *Musculus*) et *Rattus*, bien que regroupant chacun de nombreuses espèces jumelles (*Mus* : revue dans Bonhomme et al., 2011) ; *Rattus* : revue dans Aplin et al., 2003 ; Pagès et al., 2010), ne sont représentés en Afrique de l'Ouest que par trois espèces bien connues et aisément reconnaissables : la souris domestique *Mus domesticus*, le rat noir *Rattus rattus* et le surmulot *R. norvegicus* (Granjon & Duplantier, 2009). Au Niger, plus précisément, seuls *R. rattus* et *M. domesticus* ont été formellement

identifiés (Dobigny et al., 2002c, 2010) et nous avons pu ici caryotyper 6 individus de souris (Fig. 9a). Par ailleurs, notre étude de génétique des populations (cf. plus bas), basée sur des marqueurs microsatellites spécifiques à *Rattus rattus*, confirme indirectement mais sans ambiguïté que tous les rats capturés à Niamey appartiennent à l'espèce *R. rattus*.

En revanche, pour les autres genres rencontrés à Niamey, se pose le problème des espèces jumelles. Ils méritent donc une attention taxonomique particulière.

Le sous-genre *Nannomys* regroupe de nombreuses espèces non discernables sur la seule base de la morphologie. En revanche, l'analyse de la séquence du gène mitochondrial codant pour le cytochrome b (cyt b) ou celle du caryotype permettent une identification espèce-spécifique non ambiguë (Veyrunes et al., 2004, 2005). Le seul individu capturé à Niamey a donc fait l'objet d'une étude moléculaire (coll. C. Tatard, CBGP Montpellier, France) qui a permis de l'attribuer incontestablement à *N. haussa* (non montré).

De la même façon, le genre *Taterillus* est représenté en Afrique de l'Ouest par plusieurs espèces strictement jumelles qui ne peuvent se distinguer que par leurs caryotypes (Dobigny et al., 2002a, 2003, 2005) ; au moins cinq d'entre elles co-existent au Niger (Dobigny et al., 2002c). C'est la raison pour laquelle nous avons caryotypé les deux individus capturés à Niamey : ils présentaient tous les deux des nombres diploïdes caractéristiques de *T. gracilis* ($2N=36$ pour la femelle, et $2N=37$ pour le mâle ; Fig. 9b).

Par ailleurs, plusieurs dizaines d'*Arvicanthis* ont été piégés dans divers jardins maraîchers intra-urbains (cf. plus bas). Ce genre comporte lui aussi plusieurs espèces ouest africaines morphologiquement identiques mais qu'il est possible de diagnostiquer chromosomiquement (Ducroz et al., 1997, 1998 ; Volobouev et al., 2002). Au Niger, deux espèces, *A. niloticus* ($2N=62$ / $NFa=62-64$) et *A. ansorgei* ($2N=62$ / $NFa=76$) ont été mentionnées : la première a été décrite de nombreuses localités sahéliennes (y compris à Niamey), tandis que la seconde n'est connue à ce jour que de l'extrême sud soudanien du pays (Dobigny et al., 2002c). Nous avons caryotypé 4 *Arvicanthis* : ils correspondaient tous à des caryotypes d'*A. niloticus* (Fig. 9c).

Enfin, le genre majoritaire dans notre échantillonnage (>65% ; cf. plus bas), i.e. *Mastomys*, est lui aussi connu pour abriter plusieurs espèces jumelles (revue dans Granjon et al., 1997) dont plusieurs d'entre elles co-existent en Afrique de l'Ouest, y compris au Niger

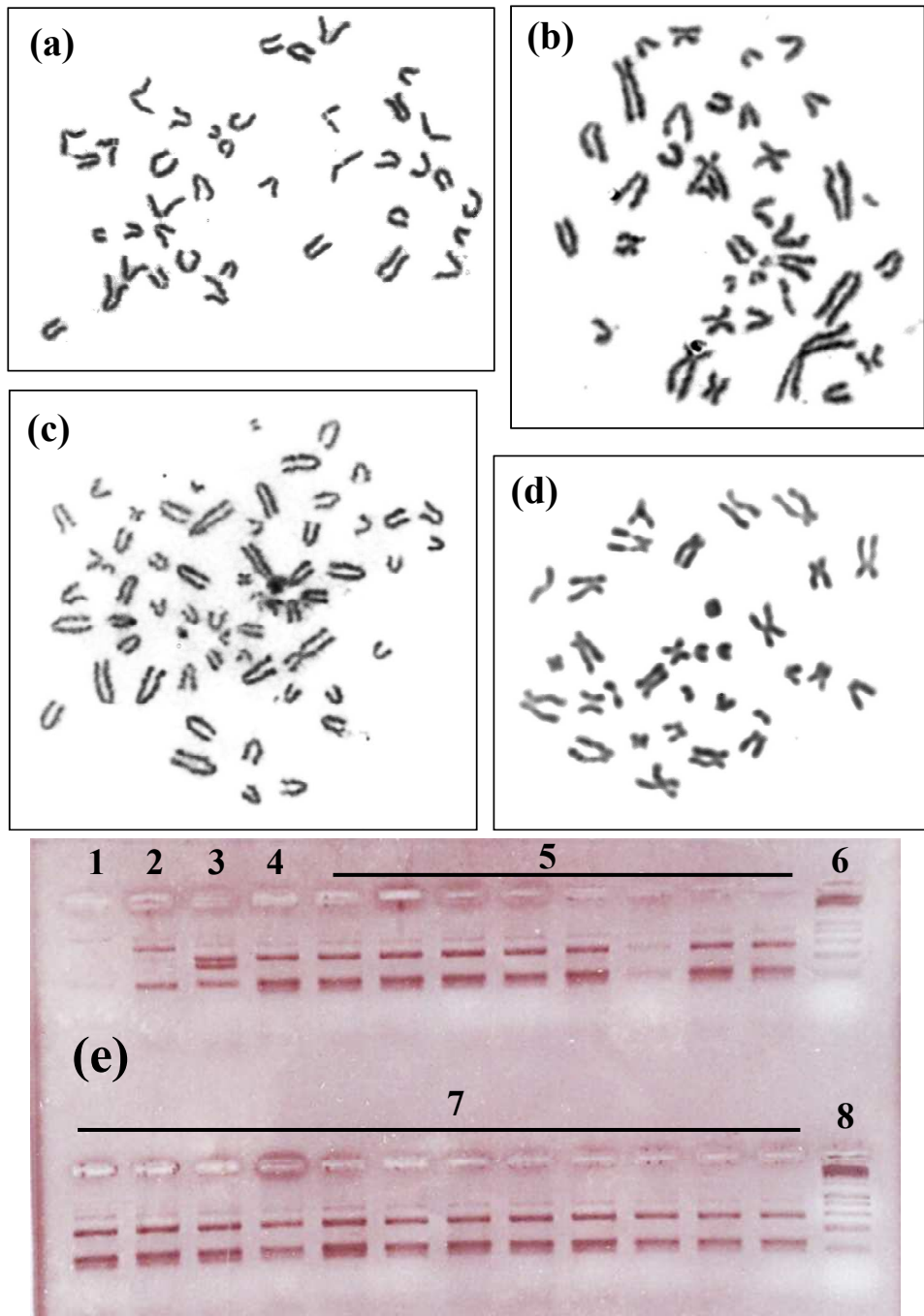


Figure 9 - Exemples d'identification espèce-spécifique de (a) *Mus musculus* (mâle, $2N=40$), (b) *Taterillus gracilis* (mâle, $2N=37$), (c) *Arvicanthis niloticus* (femelle, $2N=62$) et (d) *Mastomys natalensis* (femelle, $2N=32$), par le caryotype ; et de *M. natalensis* par une approche PCR-RFLP (e). Dans ce dernier cas, les puits 1, 3 et 4 correspondent à des animaux de références appartenant respectivement aux espèces *M. huberti*, *M. erythroleucus* et *M. natalensis* ; l'ensemble des puits numérotés ici 5 et 7 correspondent à 20 individus de Niamey identifiés comme des *M. natalensis* sur la base de leurs profils de restriction. Le puits 2 correspond à un individu au profil atypique identifié ensuite comme un *M. natalensis* par séquençage du cytochrome b complet (cf. texte pour des détails). Les puits 6 et 8 contiennent le marqueur de taille.

(Dobigny et al., 2002c, 2008, 2011b). Ces taxons peuvent néanmoins être identifiés via l'étude de leur caryotype, le séquençage du cyt b (revue dans Dobigny et al., 2008) et/ou un test moléculaire diagnostique basé sur la PCR-RFLP (Lecompte et al., 2005). Afin de lever toute ambiguïté quant à l'identification des espèces présentes à Niamey, nous avons analysé un grand nombre d'individus (N=355), représentant la totalité des localités et la quasi-totalité des sites et des bâtiments échantillonnés (Annexe 8), en utilisant ce dernier test. Sur l'ensemble de ces animaux, 353 ont présenté un profil RFLP typique de *M. natalensis* (cf. Fig. 9e). Seuls deux échantillons (provenant des quartiers Dar Es Salam et Lamordé - DAR et LMO) présentaient des profils atypiques qui ne correspondaient à aucune des espèces ouest africaines connues du genre (ex. Fig. 9e). Néanmoins, le séquençage du cyt b complet (coll. C. Tataru ; CBGP Montpellier, France) a démontré que ces deux individus appartenaient incontestablement à l'espèce *M. natalensis* et que ces profils RFLP atypiques s'expliquaient par des mutations ponctuelles (données non montrées).

En parallèle, 30 individus ont été caryotypés ; parmi eux, 20 individus provenaient de localités, de sites et/ou de bâtiments pour lesquels aucun *Mastomys* n'avait fait l'objet d'une analyse RFLP (Annexe 8). Tous possédaient le caryotype à $2N=32$ chromosomes (Fig. 9d) caractéristique de *M. natalensis* (Volobouev et al., 2002).

Pour résumer, la totalité des individus du genre *Mastomys* capturé à Niamey et identifiés au niveau spécifique de façon non ambiguë (353 PCR-RFLP, 2 séquences complètes de cyt b et 20 caryotypes, soit 375 animaux sur les 648 capturés au total ; cf. plus bas) se sont avérés appartenir à l'espèce *M. natalensis*. Puisque ces animaux contiennent des représentants de 100% des localités, de 99.2% (132 sur 133) des sites prospectés, et même de 98.6% (273 sur 277) des bâtiments du protocole standardisé (Annexe 8), nous pouvons très raisonnablement affirmer que l'intégralité des *Mastomys* de notre échantillon de Niamey sont des *M. natalensis*.

Sur la base de ces identifications espèce-spécifiques rigoureuses, nous pouvons maintenant proposer un bilan précis de nos résultats de captures, à commencer par la distribution spatiale et écologique de chaque taxon.

Le seul représentant de *Nannomys haussa* (0.1% des captures) a été capturé sur le campus du CRA, dans un bureau proche d'espaces verts aménagés et de jachères arbustives. De même, les deux *Taterillus gracilis* (0.2%) ont eux aussi été capturés au CRA, le long d'une haie d'épineux séparant une jachère et un périmètre irrigué expérimental à sol sableux.

Nous avons pu obtenir 12 *Cricetomys gambianus* (1.2%), tous originaires soit des jachères du CRA (CRA-1 et CRA-2), soit de jardins maraîchers (J-LMO, à Lamordé ; J-KIR2, à Kirkissoye) assez proches d'habitations.

Par ailleurs, 70 *Arvicanthis niloticus* (7.1%) ont été capturés uniquement dans des friches (CRA-3) et des jardins maraîchers urbains entourés de haies d'épineux (J-CYA, J-DAR, J-GAM, J-KIR, J-LMO et J-NOG). Seul un individu a été capturé dans un entrepôt ; néanmoins était lui aussi situé au cœur d'un jardin (J-CYA).

Un nombre important de *Mus musculus* (N=72, soit 7.3% des captures) a été attrapé dans le cœur de la ville, mais uniquement dans la zone des marchés (Petit et Grand Marchés). Il est intéressant de mentionner que ces souris n'ont été piégées que dans des habitations, des ateliers rudimentaires et des boutiques situées dans les alentours immédiats du Grand Marché (GRM ; N=63), dans des habitations informelles en banco au bord immédiat des jardins du Gountou Yéna (GOU ; N=8) ainsi que dans un magasin de stockage de l'Hôtel des Postes (HPO ; N=1). A noter leur absence des captures réalisées dans les marchés mêmes, y compris le Grand Marché.

Les rats noirs (N=182 ; 18.4% des prises) ont eux aussi été capturés dans des sites précis :

- (i) dans quelques rares habitations de la Corniche Yantala (CYA ; N=4, dans une seule concession) de la Corniche Gamkalleye (CGA ; N=19, dont 18 provenant d'une même maison), de la bordure du Gountou Yéna (GOU ; N=1) et dans un HLM du quartier Terminus (TER ; N=1) ;
- (ii) des ateliers et des boutiques du quartier Grand Marché (GRM ; N=7) et de Banizoumbou (BAN ; N=1) ;
- (iii) des bâtiments publiques comme ceux de l'Hôtel des Postes (HPO ; N=4) et Niger Postes (NPO ; N=2), ou comme une maison en matériau définitif située au sein du Palais de la Garde Présidentielle (PGP ; N=1) ;
- (iv) dans des bâtiments faisant office de guichets à la gare routière *Africa Assalam* de Wadata (WAD-1 ; N=5) ;
- (v) dans des sites industriels comme les abattoirs (ABA ; N=77) ou l'usine de décorticage de riz de Kirkissoye (KIR ; N=24).

Enfin, *Mastomys natalensis* représente 65.7% des captures effectuées dans Niamey (N=648). Il a été trouvé dans tous les quartiers d'habitations (dans des boutiques, des ateliers, à l'intérieur et dans les cours des maisons) où l'espèce était ultra majoritaire voire seule (BAF2, BOU, CGA, COA, CYA, DAR, GAM, GAM-1, GAW, GNA, KAR, KAR-1, KAR-2, KIR-1, KOT, KOU, KOU-1, LMO, PKE, REC, RFN, ROF, ROF-1, TCH, WAD, YAB, YAB-1 et YAH ; N=599). La seule exception notable est celle du quartier Grand Marché où uniquement des rats noirs et des souris ont été trouvés dans les maisons et les ateliers (cf. ci-dessus).

Nous l'avons aussi obtenu dans certains marchés, comme le Petit Marché (PEM ; N=24) et le marché Harobanda (KAR, N=1). De même, seule *M. natalensis* a été trouvée dans les grands entrepôts sous douane situé en rive droite (RTO ; N=15).

Enfin, quelques individus ont été capturés dans des maisons situées au cœur de jardins (J-GAM, N=1 ; J-KIR1, N=8). En revanche, aucun *Mastomys* n'a été piégé au sein même des jardins au cours de nos prospections (Fig. 7 et 10).

En résumé, la distribution spatiale des différentes espèces de rongeurs au sein de la ville de Niamey est assez contrastée. On trouve d'une part des espèces logiquement inféodées aux jardins et aux jachères (*A. niloticus*, *C. gambianus*) et leurs périphéries immédiates (*T. gracilis*, *N. haussa*). D'autre part, les espèces réputées les plus commensales ont été systématiquement trouvées dans des infrastructures humaines (maisons, ateliers, boutiques, entrepôts, usines, etc).

Autre résultat marqué : les souris et les rats noirs ne semblent occuper que certains sites du cœur de la ville, tandis que *M. natalensis* se distribue en nappe sur toute la surface de l'agglomération.

Enfin, selon nos résultats, seules quelques zones urbaines (hors jardins et jachères) abritent plusieurs espèces :

- *M. natalensis* et *R. rattus* ont été trouvés dans des maisons des Corniches Gamkalleye (CGA ; les deux espèces dans un même site, mais des bâtiments différents) et Yantala (CYA ; dans des sites différents). Les deux espèces ont également été capturées en même temps dans le Petit Marché (PEM), mais dans des boutiques différentes.
- *R. rattus* et *M. musculus* ont été pris toutes les deux à l'Hôtel des Postes (HPO), mais dans des pièces différentes, tandis qu'elles ont été attrapées dans la même pièce d'une maison en banco située au bord des jardins situés à proximité du Gountou Yéna (GOU).

Tableau 3 - Récapitulatif des captures par localités, par espèce, par type de protocoles (St : standardisé ; Opp : opportuniste) ou totales. Les localités sont désignées par leur sigle (se rapporter au tableau 1 pour leur nom complet et les informations qui les caractérisent). Pour des raisons de taille, les noms des espèces ont été abrégés : Mna pour *M. natalensis*, Rra pour *R. rattus*, Mmu pour *M. musculus*, Ani pour *A. niloticus*, Cga pour *C. gambianus*, Tgr pour *T. gracilis* et Nha pour *N. haussa*.

Localité	Mna		Rra		Mmu		Ani		Cga		Tgr	Nha	Total						Total		
	St	Opp	St	Opp	St	Opp	St	Opp	St	Opp	Opp	Opp	Mna	Rra	Mmu	Ani	Cga	Tgr		Nha	
ABA	0	0	34	43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	77	0	0	0	0	0	0	77
BAF2	33	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	33	0	0	0	0	0	0	0	33
BAN	-	0	-	1	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
BOU	47	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	47	0	0	0	0	0	0	0	47
CGA	1	-	19	-	0	-	0	-	0	-	-	-	1	19	0	0	0	0	0	0	20
COA	-	2	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
CRA-1	-	0	-	0	-	0	-	0	-	3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3
CRA-2	-	0	-	0	-	0	-	0	-	5	2	1	0	0	0	0	5	2	1	0	8
CRA-3	-	0	-	0	-	0	-	4	-	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
CYA	61	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	65	4	0	0	0	0	0	0	69
DAR	40	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	40	0	0	0	0	0	0	0	40
GAM	23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	24
GAM-1	-	2	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
GAW	-	6	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	6
GNA	27	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	0	0	0	0	0	0	29
GOU	-	0	-	1	-	8	-	0	-	0	0	0	0	1	8	0	0	0	0	0	9
GRM	0	0	7	0	61	2	0	0	0	0	0	0	0	7	63	0	0	0	0	0	70
GRM-M	-	0	-	4	-	0	-	0	-	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
HPO	-	0	-	4	-	1	-	0	-	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	5
J-CGA	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J-CYA	0	0	5	14	0	0	2	1	0	0	0	0	0	19	0	3	0	0	0	0	22
J-DAR	0	-	0	-	0	-	5	-	0	-	-	-	0	0	0	5	0	0	0	0	5
J-GAM	1	-	0	-	0	-	13	-	0	-	-	-	1	0	0	13	0	0	0	0	14
J-KIR1	-	8	-	0	-	0	-	4	-	0	0	0	8	0	0	4	0	0	0	0	12
J-KIR2	-	0	-	0	-	0	-	0	-	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
J-LMO	0	-	0	-	0	-	19	-	2	-	-	-	0	0	0	19	2	0	0	0	21

Tableau 3 (suite)

Localité	Mna		Rra		Mmu		Ani		Cga		Tgr	Nha	Total						Total	
	St	Opp	St	Opp	St	Opp	St	Opp	St	Opp	Opp	Opp	Mna	Rra	Mmu	Ani	Cga	Tgr		Nha
J-NOG	0	-	0	-	0	-	22	-	0	-	-	-	0	0	0	22	0	0	0	22
KAR	50	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76	0	0	0	0	0	0	76
KAR-1	-	12	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	12
KAR-2	-	12	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	12
KIR	0	0	11	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	24
KIR-1	-	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5
KOT	10	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	10	0	0	0	0	0	0	10
KOU	26	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	26	0	0	0	0	0	0	26
KOU-1	-	3	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	3
LMO	36	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	36	0	0	0	0	0	0	36
NPO	-	0	-	2	-	0	-	0	-	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
PEM	-	24	-	13	-	0	-	0	-	0	0	0	24	13	0	0	0	0	0	37
PGP	-	0	-	1	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
PKE	40	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	40	0	0	0	0	0	0	40
REC	-	2	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
RFN	-	5	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5
ROF	15	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	0	0	23
ROF-1	-	1	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
RTO	-	15	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	15
TCH	16	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	22
TER	-	0	-	1	-	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
WAD	11	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	13
WAD-1	-	0	-	5	-	0	-	0	-	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5
YAB	27	-	0	-	0	-	0	-	0	-	-	-	27	0	0	0	0	0	0	27
YAB-1	-	10	-	0	-	0	-	0	-	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	10
YAH	23	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	28
Total	487	161	80	102	61	11	61	9	2	10	2	1	648	182	72	70	12	2	1	987

- *M. natalensis* et *M. musculus* n'ont jamais été capturées dans les mêmes sites, ni même dans les mêmes localités.

L'ensemble des résultats de piégeages selon les différentes localités et les différents sites prospectés au cours des deux types de protocoles est résumé dans le tableau 3. De même, la distribution spatiale des différentes espèces est présentée sur la figure 10.

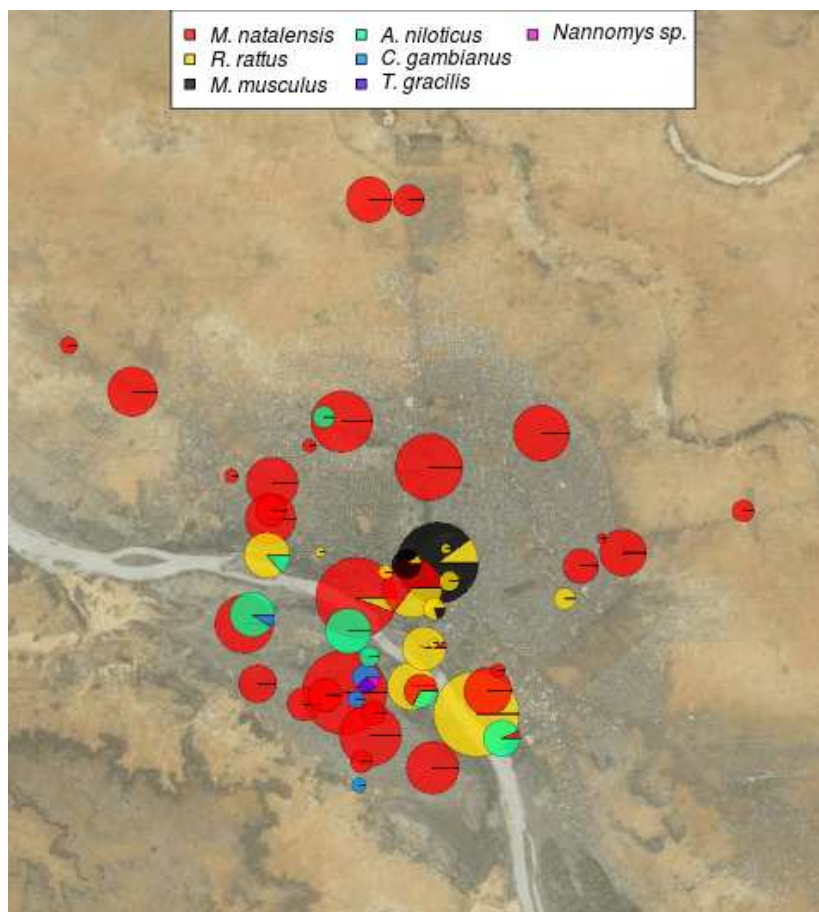


Figure 10 - Résultats de l'ensemble des piégeages réalisés dans la ville de Niamey (image Google Earth ©). Chaque espèce est symbolisée par une couleur (cf. légende incluse). La taille des camemberts est proportionnelle aux nombres de captures.

A noter enfin que 69 musaraignes du genre *Crocidura* ont été capturés dans 33 sites répartis sur 13 localités du protocole standardisé (données non montrées). Le séquençage du gène mitochondrial ADN_r16S de 7 individus a permis de montrer l'existence d'au moins deux espèces : *C. viaria* et *C. olivieri* (coll. Jacquet et al., comm. pers.).

3.3.) Analyse des rendements par localité, type de piège et/ou espèce

Compte tenu de l'imprécision quant au nombre exact de nuit-pièges réalisées lors des piégeages opportunistes, nous ne pouvons calculer de rendements précis que dans le cadre des piégeages standardisés.

Sur l'ensemble de notre campagne standardisée, le rendement total s'est élevé à 6.5% (691 rongeurs en 10 638 nuit-pièges ; Tab. 1 et 3). Les rendements globaux par localité ont varié de 2.21% (WAD) à 22.3% (GRM) et sont détaillés dans le tableau 4.

Tableau 4 - Rendements de capture (rdt) globaux, par type de pièges (G : grillagés ; S : Sherman) et/ou par espèces (Rra : *R. rattus* ; Mna : *M. natalensis* ; Mmu : *M. musculus*) dans chacune des localités échantillonnées au cours du protocole standardisé.

Localité	Rdt global	Rdt par pièges		Rdt spécifique			Rdt spécifique par pièges				
		G	S	Rra	Mna	Mmu	Rra		Mna		Mmu
							G	S	G	S	S
BAF2	0,089	0,027	0,151	0	0,089	0	0	0	0,027	0,151	0
BOU	0,107	0,032	0,179	0	0,107	0	0	0	0,032	0,179	0
CGA	0,061	0,093	0,021	0,058	0,003	0	0,093	0,014	0	0,007	0
CYA	0,130	0,040	0,223	0,008	0,122	0	0,004	0,012	0,036	0,211	0
DAR	0,075	0,021	0,139	0	0,075	0	0	0	0,021	0,139	0
GAM	0,051	0,013	0,091	0	0,051	0	0	0	0,013	0,091	0
GNA	0,068	0,01	0,125	0	0,068	0	0	0	0,01	0,125	0
GRM	0,223	0,020	0,414	0,023	0	0,2	0,020	0,025	0	0	0,389
KAR	0,071	0,030	0,113	0	0,071	0	0	0	0,030	0,113	0
KOT	0,038	0,015	0,061	0	0,038	0	0	0	0,015	0,061	0
KOU	0,069	0,032	0,106	0	0,069	0	0	0	0,032	0,106	0
LMO	0,086	0,019	0,155	0	0,086	0	0	0	0,028	0,155	0
PKE	0,089	0,018	0,158	0	0,089	0	0	0	0,018	0,158	0
RFP	0,041	0	0,082	0	0,041	0	0	0	0	0,082	0
TCH	0,070	0,035	0,131	0	0,070	0	0	0	0,035	0,131	0
WAD	0,022	0	0,046	0	0,022	0	0	0	0	0,046	0
YAB	0,060	0,008	0,122	0	0,060	0	0	0	0,008	0,122	0
YAH	0,048	0,004	0,095	0	0,048	0	0	0	0,004	0,095	0
ABA	0,071	0,105	0,038	0,071	0	0	0,105	0,038	0	0	0
KIR	0,029	0,042	0,016	0,029	0	0	0,042	0,016	0	0	0

Les rendements spécifiques, eux, étaient de 4.58%, 0.75%, 0.57%, 0.57% et 0.02% respectivement pour *M. natalensis* (N=487), *R. rattus* (N=80), *A. niloticus* (N=61), *M. musculus* (N=61) et *C. gambianus* (N=2). Néanmoins, ces rendements spécifiques totaux ne

sont fournis qu'à titre indicatif ; en effet, ils doivent être manipulés avec prudence puisque chaque espèce est inféodée à un type de milieu (cf. ci-dessus), ce qui, ici, tend à sous-estimer parfois grandement le rendement spécifique. A titre d'exemple, tous les spécimens d'*A. niloticus* ont été capturés dans les jardins où seulement 2201 nuit-pièges standardisées ont été réalisées (Tab. 1), soit un rendement spécifique dans les jardins de 2.77%. C'est la raison pour laquelle, nous avons aussi calculé les rendements spécifiques uniquement à partir des sites où chaque espèce a effectivement été trouvée lors des piégeages standardisés (cf. Tab. 3) : ils sont de 6.05%, 3.02% et 20% respectivement pour les *M. natalensis*, les *R. rattus* et les *M. musculus*. De façon similaire, le détail par localité et par espèce est fourni dans le tableau 4 : il varie entre 0% (ABA, GRM et KIR) et 10.7% (BOU) pour *M. natalensis*, entre 0% (15 localités) et 7.11% (ABA) pour *R. rattus*, et entre 0% (toutes les localités sauf GRM) et 0.2% (GRM) pour *M. musculus*.

Les rendements calculés sur l'ensemble de Niamey en prenant en compte le type de piège (nombre de captures réalisées avec un type de piège vs. nombre de pièges de ce type posés) étaient de 2.79% pour les pièges grillagés et de 12.24% pour les Sherman, tandis que les rendements par localité variaient de 0% (ROF et WAD) à 10.46% (ABA) pour les pièges grillagés, et de 1.58% (KIR) à 41.4% (GRM) pour les pièges Sherman (Tab. 4).

Par ailleurs, si à la fois les espèces capturées et le type de piège sont pris en compte, les rendements étaient : pour les *M. natalensis*, de 1.6% avec les pièges grillagés, et de 10.24% avec les pièges Sherman ; pour les *R. rattus*, de 1.25% avec les pièges grillagés, et de 5.12% avec les pièges Sherman ; et pour les *M. musculus*, de 0% avec les pièges grillagés, et de 1.49% avec les pièges Sherman. Le détail par localité est fourni dans le tableau 4. Avec les pièges grillagés, les rendements en *M. natalensis* variaient de 0% (ABA, GRM, KIR, WAD) à 3.56% (CYA), ceux en *R. rattus* de 0% (15 localités) à 10.46% (ABA), et ceux de *M. musculus* ont toujours été de 0%. Avec les pièges Sherman, les rendements en *M. natalensis* variaient de 0% (ABA, KIR et GRM) à 21.05% (CYA), ceux en *R. rattus* de 0% (15 localités) à 3.77% (ABA), et ceux de *M. musculus* de 0% (toutes les localités sauf GRM) à 38.85% (GRM).

Nous avons comparé les rendements globaux obtenus dans les différentes localités en réalisant une ANOVA sur les 172 sites de piégeages standardisés (170 habitations, ABA et KIR) : une différence significative marginale a été détectée (ddl = 18 ; p = 0.066). Un test de

Student-Neuman-Keuls de comparaison deux à deux (N = 170, ABA et KIR étant supprimés car caractérisés chacun par une unique valeur ; ddl = 153) n'a détecté aucune différence significative entre localité, sauf pour 12 paires impliquant systématiquement GRM (BAF2, BOU, CGA, GAM, GNA, KAR, KOT, KOU, LMO, WAD, YAB et YAH ; $t < 2.1$). Si GRM est enlevée de l'analyse, l'ANOVA devient non significative (N = 165 sites ; ddl = 17 ; $p = 0.792$), et aucune différence n'est plus détectée lors de l'analyse deux à deux (N = 163 ; ddl = 147).

Si les mêmes analyses sont menées en ne considérant que les rendements obtenus avec les pièges grillagés, plus aucune différence entre localité n'est détectée, même lorsque GRM est incluse dans l'analyse (ANOVA avec GRM : N = 171, sans le site 7 de PKE où aucun grillagé n'a été posé ; ddl = 18 ; $p = 0.818$; ANOVA sans GRM : N = 164 ; ddl = 17 ; $p = 0.770$).

En revanche, si l'on considère cette fois uniquement les rendements avec les pièges Sherman, la différence est hautement significative avec GRM lors de l'ANOVA (N = 172 ; ddl = 18 ; $p = 0.002$) et les seules comparaisons deux à deux (test de Student-Neuman-Keuls) significatives correspondent uniquement aux paires constituées par GRM et les 17 autres localités (N = 170, sans ABA et KIR ; ddl = 153). Lorsque GRM est retirée de l'analyse, ni l'ANOVA (N = 165 ; ddl = 17 ; $p = 0.391$) ni les comparaisons deux à deux (N = 163 ; ddl = 147) ne montrent de différences significatives.

Les rendements obtenus en grillagés sont significativement inférieurs à ceux obtenus en Sherman sur l'ensemble des sites du piégeage standardisé (t-test : N = 171, car aucun piège grillagé n'a été posé dans le site 7 de PKE ; $t = -7.79$; ddl = 263 ; $p < 0.001$).

Si l'on considère en plus le type d'espèce capturée, on n'observe pas de différence significative entre rendements de *R. rattus* pris en pièges grillagés et rendements de *R. rattus* pris en pièges Sherman (t-test : N = 171 ; $t = 0.57$; $df = 247$; $p = 0.568$). En revanche, les rendements de *M. natalensis* en pièges Sherman sont hautement significativement supérieurs à ceux de *M. natalensis* en pièges grillagés (t-test : N = 171 ; $t = -7.88$; ddl = 245 ; $p < 0.001$).

Enfin, nous avons comparé les rendements obtenus par espèce et par localité (en considérant ABA et KIR comme une seule localité afin de pouvoir les inclure dans les analyses) où chacune d'entre elles avaient été capturées.

Le rendement en *R. rattus* n'a montré aucune différence significative entre localités (CGA, CYA, GRM et ABA+KIR ; ANOVA : N = 32 ; ddl = 31 ; p = 0.711), y compris en ne considérant que les pièges grillagés (ANOVA : N = 32 ; ddl = 31 ; p = 0.558) ou que les pièges Sherman (ANOVA : N = 32 ; ddl = 31 ; p = 0.844). De façon similaire, aucun test de comparaison deux à deux (test de Student-Neuman-Keuls) n'a montré de différences significatives entre localités à *R. rattus*, même en partitionnant par type de pièges (non montré).

De même, le rendement en *M. natalensis* n'a lui non plus montré aucune différence significative entre localités à *M. natalensis* (BAF2, BOU, CGA, CYA, DAR, GAM, GNA, KAR, KOT, KOU, LMO, PKE, ROF, TCH, WAD, YAB et YAH ; ANOVA : N = 163 ; ddl = 162 ; p = 0.334), y compris en ne considérant que les pièges grillagés (ANOVA : N = 163 ; ddl = 161 ; p = 0.579) ou que les pièges Sherman (ANOVA : N = 163 ; ddl = 161 ; p = 0.334). Là encore, aucun test de comparaison deux à deux (test de Student-Neuman-Keuls) n'a montré de différences significatives entre localités à *M. natalensis*, même en partitionnant par type de pièges (non montré).

Aucun test n'a pu être réalisé avec les souris puisqu'elles ont été capturées dans un unique quartier (GRM).

3.4.) Analyse de l'effet de la lutte sur les rendements de piégeage

L'effet éventuel des différents moyens de contrôle des rongeurs a été testé à l'aide de régressions linéaires des rendements de piégeage sur le pourcentage de sites par localités (protocole standardisé, N = 18 ou 20 localités, selon que l'on inclue les deux sites de type industriel ABA et KIR) où une lutte contre les rongeurs avait été mentionnée lors des enquêtes (tapettes et/ou poison, présence de chats).

Une corrélation significative (p = 0.005) a été trouvée entre le rendement en rongeurs et le pourcentage de sites où des chats (errants ou domestiques) ont été mentionnés (N = 20, avec ABA et KIR ; R² = 0.36 ; pente négative). A noter que cette relation reste significative si l'on enlève ABA et KIR de l'analyse (N = 18 ; p = 0.011 ; pente négative).

En revanche, cette corrélation devient non significative si l'on ne considère que le rendement en *R. rattus* (N = 20 ; p = 0.182) ou celui en *M. natalensis* (N = 20 ; p = 0.132).

La corrélation entre le rendement en rongeurs et le pourcentage de sites où une lutte (par tapettes et/ou poison) a été signalée est non significative ($N = 20$; $p = 0.183$).

Les résultats sont moins clairs lorsque les espèces sont prises en compte. En effet, la corrélation est hautement significative si seul le rendement en *R. rattus* est considéré sur toutes les localités ($N = 20$; $R^2 = 0.42$; $p = 0.002$; pente positive), mais devient non significative sans ABA et KIR ($N = 18$; $p = 0.345$). De même, la corrélation entre le rendement en *M. natalensis* est significative sur toutes les localités ($N = 20$; $R^2 = 0.23$; $p = 0.032$; pente négative), tandis qu'elle est non significative sans ABA et KIR ($N = 18$; $p = 0.722$).

Enfin, nous avons aussi réalisé des corrélations entre les rendements et le pourcentage de sites par localité où une lutte, quelle qu'elle soit (tapettes, poisons et/ou présence de chats), était mentionnée.

Une corrélation hautement significative apparaît entre les rendements en rongeurs et la lutte, et ce avec toutes les localités ($N = 20$; $R^2 = 0.34$; $p = 0.006$; pente négative) ou sans ABA et KIR ($N = 18$; $p = 0.013$; pente négative).

En revanche, si l'on tient compte de l'espèce, aucune corrélation n'est plus trouvée significative sur les 20 localités (*R. rattus* : $p = 0.418$; *M. natalensis* : $p = 0.552$).

3.5.) Relations entre rongeurs et musaraignes

Les relations entre rendements en rongeurs et présence de musaraignes ont été étudiées à l'aide de régressions linéaires entre les rendements calculés par localité et le pourcentage par localité de sites où des musaraignes ont été capturées. Ces corrélations n'ont jamais été trouvées significatives, que l'on considère tous les rongeurs ($N = 20$ localités, avec ABA et KIR ; $p = 0.063$), uniquement les *R. rattus* ($N = 20$; $p = 0.3$) ou uniquement les *M. natalensis* ($N = 20$; $p = 0.97$).

Néanmoins, les co-variations quantitatives éventuelles entre rendements en rongeurs et rendements en musaraignes ont également été analysées via des corrélations linéaires effectuées sur l'ensemble des sites explorés lors du piégeage standardisé ($N = 172$, avec ABA et KIR). Là encore, aucune corrélation n'a été trouvée significative en considérant l'ensemble

des rongeurs ($p = 0.691$), uniquement les *R. rattus* ($p = 0.556$) ou uniquement les *M. natalensis* ($p = 0.222$).

A noter que le même résultat est obtenu si l'on ne considère que les sites où sont capturés à la fois des musaraignes et des rongeurs ($N = 29$; $p = 0.429$), ou des musaraignes et des *M. natalensis* ($N = 27$; $p = 0.059$). Cette analyse ne peut être réalisée avec *R. rattus* car le nombre de sites où musaraignes et rats noirs ont été piégés ensemble est trop faible.

Enfin, la même absence de corrélation significative est retrouvée en calculant les rendements en rongeurs (*R. rattus*, *M. natalensis* ou tous les rongeurs) et les rendements en musaraignes à l'échelle des localités ($N = 20$, avec ABA et KIR ; données non montrées, mais $p > 0.57$ dans tous les cas).

3.6.) Relations entre rongeurs et caractéristiques anthropo-écologiques du milieu

Les relations entre matériaux de construction et rendements de rongeurs ont été analysées par un test de randomisation en considérant chaque compartiment ($N=218$) de l'ensemble des 170 sites des quartiers d'habitation échantillonnés avec le protocole standardisé.

Les rendements obtenus dans les bâtiments en banco ($N=98$; rendement global = 9.87%) se sont avérés significativement supérieurs à ceux attendus sous l'hypothèse du hasard (écart à la moyenne = 0.0199 > limite supérieure de significativité de 0.0105 ; cf. Fig. 11). De même, les rendements dans les cours extérieures des habitations ($N=14$; rendement global = 1.42%) sont eux apparus significativement différents, mais inférieurs cette fois à ceux attendus au hasard (écart à la moyenne = -0.0559 < limite inférieure de significativité = -0.0418 ; cf. Fig. 11). La catégorie Autre ($N = 23$) qui correspond essentiellement aux « tôles », c'est-à-dire aux boutiques de quartier) est associée à des rendements (rendement global = 11.66%) significativement supérieurs à ceux attendus aléatoirement (écart à la moyenne = 0.0465 > limite supérieure de significativité de 0.0407 ; cf. Fig. 11). Enfin, les rendements obtenus dans les compartiments en matériau définitif ($N = 51$), en semi-dur ($N = 12$) et dans les huttes ($N = 20$) se sont tous avérés non significativement différents de ce qui serait attendu sous l'hypothèse du hasard (les trois écarts à la moyenne sont compris entre les limites inférieurs et supérieures de significativité respectives ; cf. Fig. 11).

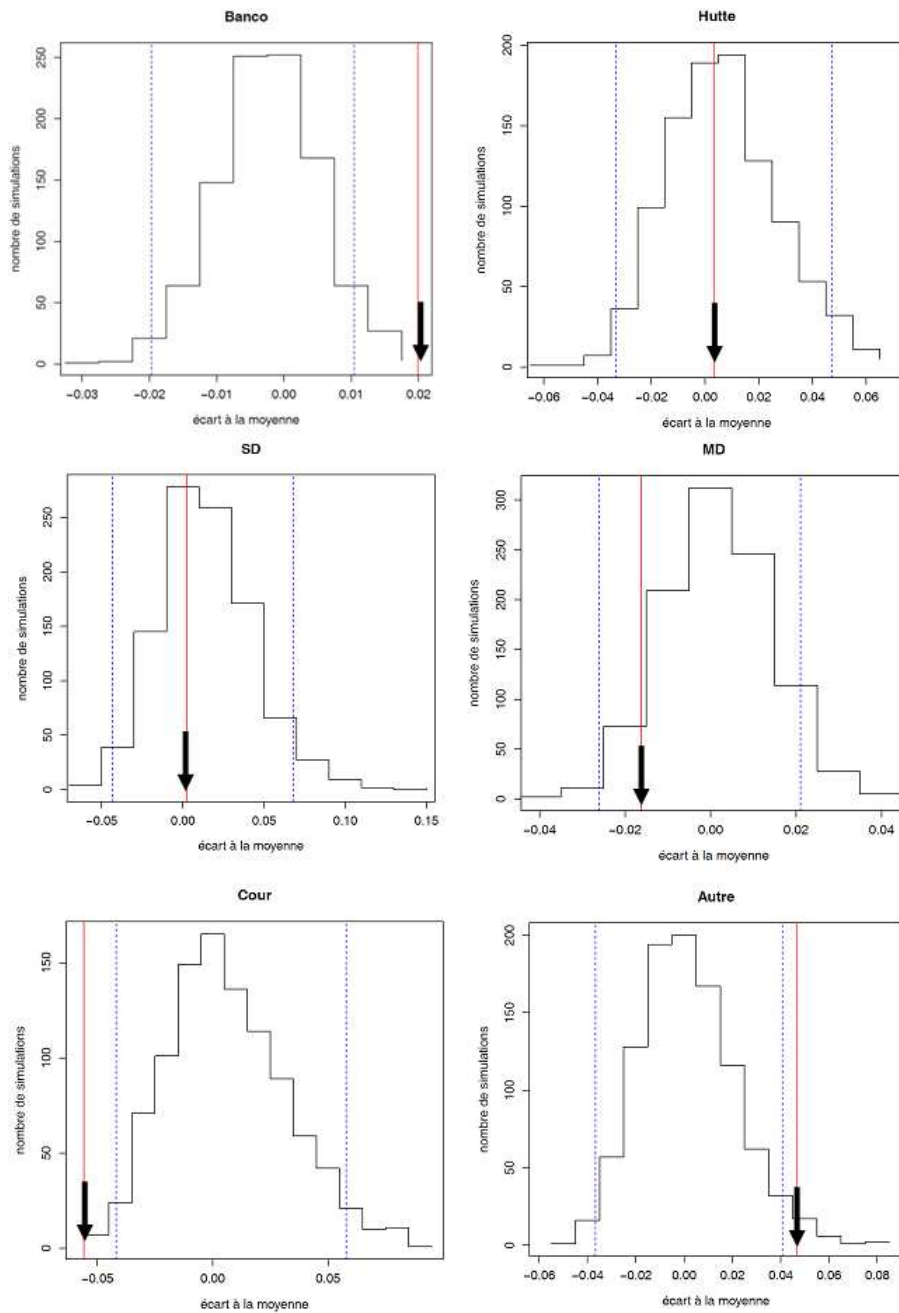


Figure 11 - Graphes permettant de comparer les rendements de capture obtenus dans chaque type de compartiments (banco ; hutte ; MD : matériau définitif ; SD : semi-dur ; cour ; autre) à une distribution théorique obtenue par randomisation (cf. texte pour détails). Les lignes pointillées indiquent les limites de significativité ($p=0.05$) supérieures et inférieures, tandis que les flèches indiquent la probabilité associée à chaque type de compartiment.

Par ailleurs, des régressions linéaires ont été réalisées pour tester les relations entre rendement de piégeage et le nombre de cuisine, l'indice de densité humaine (ratio nombre de bâtiments habités vs. nombre total de bâtiments) et l'indice d'agrégation de l'habitat (ratio nombre de bâtiments isolés vs. nombre total de bâtiments), et ce en ne considérant que les localités du protocole standardisé correspondant à des quartiers d'habitations (N = 18 localités sans ABA et KIR ; N = 170 sites).

Les corrélations entre rendements en rongeurs ($p = 0.345$), en *R. rattus* ($p = 0.243$) ou en *M. natalensis* ($p = 0.782$) d'une part, et le nombre de cuisines par site d'autre part, se sont toutes avérées non significatives.

Les mêmes résultats non significatifs ont été trouvés pour les corrélations entre les rendements et l'indice d'agrégation (rongeurs : $p = 0.182$; *R. rattus* : $p = 0.59$; *M. natalensis* : $p = 0.409$), ainsi qu'entre les rendements et la densité humaine (rongeurs : $p = 0.274$; *R. rattus* : $p = 0.2$; *M. natalensis* : $p = 0.358$).

Enfin, le lien éventuel entre l'âge des quartiers (avec ou sans ABA et KIR) et les rendements de piégeage a aussi été exploré par des régressions linéaires. Pour ce faire, nous avons considéré séparément les rendements totaux par localité (N = 20 avec ABA et KIR ; N = 18 sans ABA et KIR), les rendements totaux en *M. natalensis* par localité (N = 20 avec ABA et KIR ; N = 18 sans ABA et KIR) puis les rendements totaux en *M. natalensis* par localité où des *M. natalensis* avaient effectivement été piégés (N = 19 avec ABA et KIR, mais sans GRM ; N = 17, sans ABA, KIR et GRM). L'âge des quartiers a quant à lui été décliné en nombre de décennies suivant les données d'Adamou (2012).

Aucune de ces corrélations ne s'est avérée significative (non montré ; $p > 0.106$).

3.7.) Analyses multivariées (ACM 4 à 18)

Les séries de trois ACM (ACM 4-18 ; cf. Tab. 2) prenant en compte les variables en lien avec les piégeages (i.e. rendement(s) des captures de rongeurs, rendement de captures de musaraignes et présence / absence de lutte) ont toutes menées à des résultats similaires. Par souci de synthèse, seules les ACM 4, 5 et 6 (qui considèrent le rendement global en rongeurs) sont commentées ici. Les résultats des ACM 7, 8 et 9 (avec le rendement en *R. rattus* seulement), des ACM 10, 11 et 12 (avec le rendement en *M. natalensis* seulement) et des ACM 13, 14 et 15 (avec le rendement en *M. musculus* seulement) ne sont pas montrés ici car

totallement redondants avec ceux des ACM 4 à 6. En revanche, les graphes de l'ACM 16 (avec les trois rendements spécifiques *R. rattus*, *M. natalensis* et *M. musculus* considérés indépendamment ; cf. Tab. 2) sont fournis dans l'annexe 11. La contribution de chaque variable sur les axes 1 et 2 de chaque ACM (1 à 18) est présentée dans l'annexe 10.

Les axes 1 et 2 de l'ACM 4 à 6 (cf. Fig. 12 pour l'ACM 4 ; ACM 5 et 6 non montrées) montrent un très fort chevauchement de la plupart des sites de piégeage explorés lors du protocole standardisé : ils forment un groupe très compact proche de l'origine. Seuls deux petits groupes de sites se détachent, et ce pour les trois analyses : le premier vers les valeurs négatives de l'axe 1, le second vers les valeurs positives de l'axe 2.

Le groupe isolé le long de l'axe 1 regroupe des sites qui correspondent à des ateliers ou des boutiques (modalités A et C), faible densité humaine (A), sans cuisine (A), généralement fait de tôle (E), toutes ces variables présentant les ratios de corrélation avec l'axe 1 les plus élevés (≥ 0.6 , alors que ceux des autres variables n'atteignent jamais 0.47 ; cf. annexe 10). Aucune localité particulière n'est associée à ce sous ensemble puisque des sites situés dans de nombreux quartier y sont inclus (ex. BAF2, BOU, DAR, LMO, PKE, ROF, YAB, YAH, etc).

Les rares sites associés aux plus fortes valeurs positives de l'axe 2 sont eux essentiellement caractérisés par des grandes surfaces (modalité E), le ratio de corrélation entre l'axe 2 et la variable « superficie » étant le plus élevé de tous (0.385 ; cf. annexe 10). Ce groupe inclut notamment les deux sites industriels ABA et KIR. Bien évidemment, ce sous-ensemble de sites s'estompe sur les ACM 5 et 6 d'où la variable « superficie » a été supprimée.

Il est important de noter ici que les sites constituant chacun de ces deux groupes, ainsi que les variables les plus impliquées dans cette distribution sont exactement les mêmes que ceux identifiés lors des ACM 1 à 3 descriptives du milieu (sans données liées aux rongeurs ; cf. plus haut). Par ailleurs, aucune des variables liées aux piégeages ne semble fortement expliquer la diversité visible des sites puisque les modalités des trois variables (« rendement global en rongeurs », « rendement en crocidures » et « lutte ») sont strictement chevauchantes, associées au groupe compact de la majorité des sites et proche de l'origine (cf. Fig. 12a, 12b, 12f et 12o pour l'ACM 4).

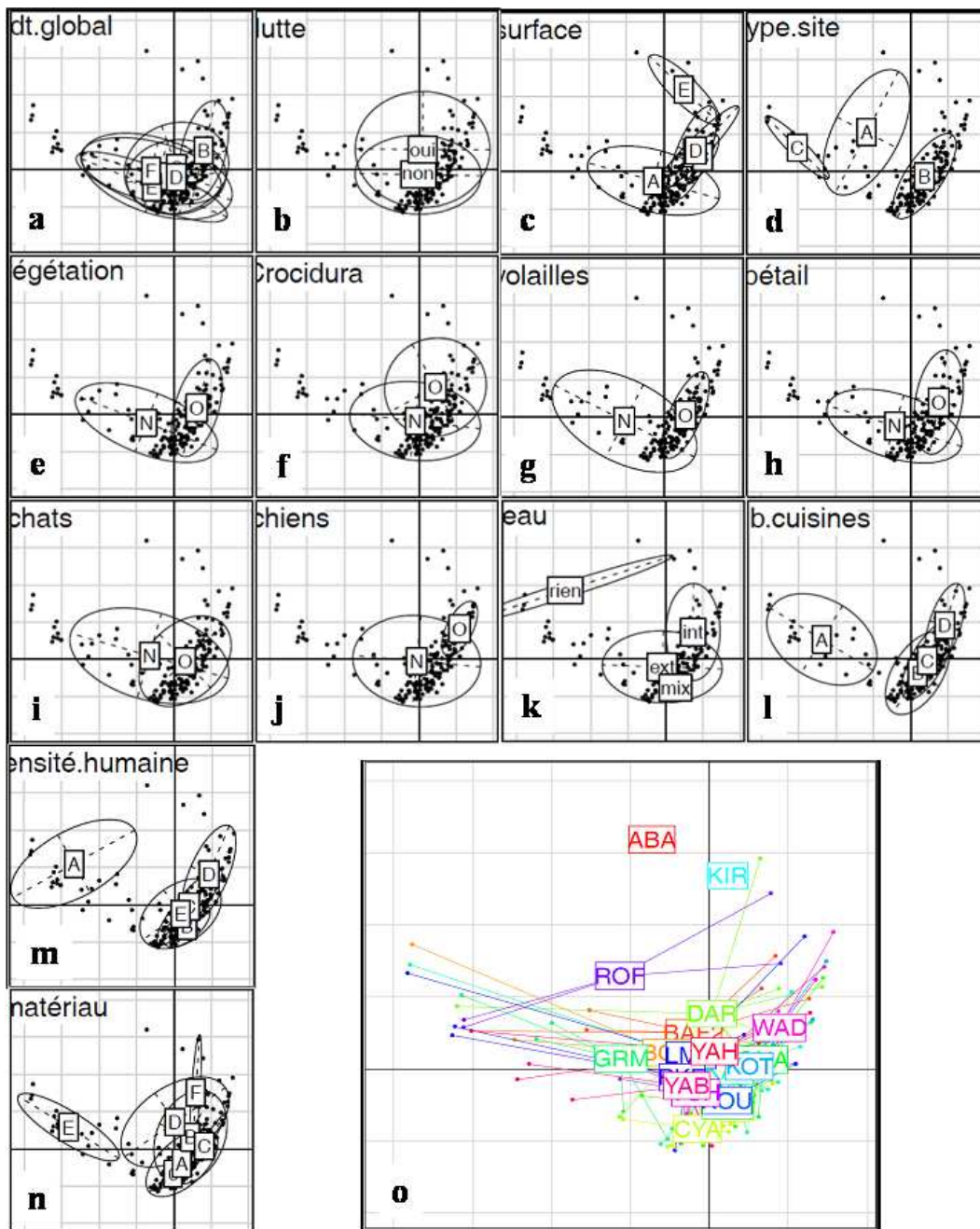


Figure 12 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l'ACM 4 (description du milieu et variables micro-mammifères, en considérant le rendement global en rongeurs). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-n) ou la localité à laquelle ils appartiennent (o). Le centre de gravité de chaque modalité (a-n) ou chaque localité (o) est représenté dans un rectangle.

Enfin, les mêmes tendances ont été observées pour toutes les autres ACM (7 à 18), c'est-à-dire en ne prenant en compte qu'un rendement spécifique à la fois (ACM 7 à 15 ; données non montrées), ou, au contraire, les trois rendements spécifiques en même temps (ACM 16 à 18 ; cf. annexe 11 pour l'exemple de l'ACM 16). Seule la modalité B de la variable « rendement en *R. rattus* » (donc des rendements non nuls) semble se tendre vers le groupe de sites caractérisés par des grandes surfaces (données non montrées, mais cf. annexe 11) ; ceci est attendu puisque ce dernier groupe est notamment constitué par ABA et KIR, deux des rares sites où des rats noirs ont été capturés.

3.8.) Analyses de co-occurrence

Les analyses de co-occurrence ont été effectuées sous EcoSim v.7 sur les données transformées en présence / absence (espèces de rongeurs, chats errants ou domestiques, chiens, bovins, ovins et caprins, volailles) issues de chaque site de piégeage du protocole standardisé. Une pondération proportionnelle à l'effort de piégeage a été utilisée, et les analyses ont été menées avec puis sans les sites industriels ABA et KIR (N = 172 ou 170).

Lorsque l'on inclut ABA et KIR, les rongeurs ont tendance à ségréger avec les chats (C-scores toujours positifs), et ce que l'on considère tous les rongeurs ($p < 0.00001$), uniquement les *M. musculus* ($p < 0.00001$), les *M. natalensis* ($p = 0.0328$) et, de façon plus marginale, les *R. rattus* ($p = 0.0744$). En enlevant ABA et KIR, cette tendance reste vraie avec tous les rongeurs ($p < 0.00001$) et avec *M. musculus* ($p < 0.00001$), elle devient marginalement significative avec *M. natalensis* ($p = 0.0594$) et significative avec *R. rattus* ($p = 0.035$).

Par ailleurs, les espèces de rongeurs montrent une forte tendance à la ségrégation (C-scores positifs) entre elles : les *M. natalensis* et les *M. musculus* de façon très significative, avec ou sans ABA et KIR ($p < 0.00001$ dans les deux cas) ; tout comme les *M. natalensis* et les *R. rattus*, là aussi avec ($p < 0.00001$) ou sans ($p = 0.0038$) ABA et KIR. En revanche, nous avons détecté une agrégation (C-score négatif) entre *M. musculus* et *R. rattus* qui n'est significative que lorsque l'on prend en compte ABA et KIR ($p = 0.032$).

Aucune autre relation de co-occurrence significative n'a été détectée, à l'exception de *M. musculus* qui est significativement ségrégué avec les volailles ($p = 0.0032$ et $p = 0.0052$ respectivement avec et sans ABA et KIR).

Les résultats détaillés de toutes les analyses deux à deux sont présentés dans le tableau 5.

Tableau 5 - Résultats des analyses de co-occurrence réalisées avec EcoSim v.7. Pour chaque couple testé, le C-score et la probabilité associée sont fournis avec et sans les localités atypiques ABA et KIR prises en compte. Les ségrégations (C-score > 0) ou agrégations (C-score < 0) significatives et hautement significatives sont respectivement en gras et en gras+italique.

	Toutes les localités (N=172)		Sans KIR ni ABA (N=170)	
	C-scores	probabilité	C-scores	probabilité
<i>Mastomys</i> - bovins	1,1138	0,1930	0,6196	0,3394
<i>Mastomys</i> - chats	2,1357	0,0328	1,8625	0,0594
<i>Mastomys</i> - chiens	1,3865	0,1768	1,3265	0,1820
<i>Mastomys</i> - <i>Crocidura</i>	1,0000	0,2136	0,5663	0,3466
<i>Mastomys</i> - <i>Mus</i>	6,3275	<0.00001	6,2283	<0.00001
<i>Mastomys</i> - ovins/caprins	0,4646	0,3812	-0,1410	0,5496
<i>Mastomys</i> - volailles	0,5787	0,3310	0,5589	0,3400
<i>Mus</i> - bovins	1,8536	0,0830	1,5477	0,1518
<i>Mus</i> - chats	6,5531	<0.00001	6,1954	<0.00001
<i>Mus</i> - chiens	0,9724	0,4518	0,8595	0,5266
<i>Mus</i> - <i>Crocidura</i>	-0,6045	0,4276	-0,9020	0,3058
<i>Mus</i> - ovins/caprins	1,8037	0,0818	1,5041	0,1400
<i>Mus</i> - volailles	3,6715	0,0032	3,3820	0,0052
<i>Rattus</i> - bovins	0,8994	0,3416	1,3290	0,2432
<i>Rattus</i> - chats	2,0702	0,0744	2,6216	0,0350
<i>Rattus</i> - chiens	1,0095	0,4298	0,6914	0,6502
<i>Rattus</i> - <i>Crocidura</i>	1,0851	0,2658	1,4561	0,1888
<i>Rattus</i> - <i>Mastomys</i>	5,2808	<0.00001	3,8330	0,0038
<i>Rattus</i> - <i>Mus</i>	-1,9400	0,1024	-2,9214	0,0320
<i>Rattus</i> - ovins/caprins	0,1624	0,5820	0,9803	0,3028
<i>Rattus</i> - volailles	1,6106	0,1330	1,0353	0,2884
rongeurs - bovins	1,4278	0,1320	1,3196	0,1548
rongeurs - chats	4,1537	<0.00001	4,2207	<0.00001
rongeurs - chiens	2,0175	0,0804	1,7941	0,1044
rongeurs - <i>Crocidura</i>	-0,2143	0,5488	-0,2626	0,5200
rongeurs - ovins/caprins	0,3412	0,4318	0,3140	0,4472
rongeurs - volailles	1,1804	0,1588	1,0871	0,1880

3.9.) Données de reproduction

Nos séances de piégeage se sont étalées sur presque toutes les périodes de l'année (cf. Tab. 1 et 6). Ceci nous a permis de réunir des échantillons diachroniques pour plusieurs espèces, et donc d'en analyser la reproduction au cours du temps.

Tableau 6 - Nombre (et pourcentage) mensuel(s) de juvéniles (Juv), de femelles gestantes ou allaitantes (Fem g/a), de mâles actifs (M act) ou d'individus au statut sexuel ambigu (i.e. autres, A) au sein de nos captures d'*A. niloticus*, de *R. rattus* et de *M. natalensis* à Niamey.

Mois	<i>A. niloticus</i>				<i>R. rattus</i>				<i>M. natalensis</i>			
	Juv	Fem g/a	M act	A	Juv	Fem g/a	M act	A	Juv	Fem g/a	M act	A
Janvier	-	-	-	-	16 (30.8)	7 (13.5)	14 (26.9)	15 (28.8)	7 (20.6)	6 (17.6)	8 (23.5)	13 (38.2)
Février	-	-	-	-	1 (33.3)	1 (33.3)	0	1 (33.3)	21 (50)	7 (16.7)	7 (16.7)	7 (16.7)
Mars	1 (25)	-	-	3 (75)	12 (22.2)	8 (14.8)	11 (20.4)	23 (42.6)	18 (30.5)	5 (8.5)	10 (16.9)	26 (24.6)
Avril	-	-	-	-	6 (19.4)	14 (45.2)	8 (25.8)	3 (9.7)	12 (19.7)	19 (31.1)	15 (24.6)	15 (24.6)
Mai	9 (34.6)	3 (11.5)	2 (7.7)	12 (46.2)	2 (40)	1 (20)	2 (40)	0	29 (38.7)	9 (12)	25 (33.3)	12 (16)
Juin	-	-	-	-	2 (40)	0	3 (60)	0	13 (40.6)	4 (12.5)	4 (12.5)	11 (34.4)
Juillet	-	-	-	-	0	0	0	1 (100)	9 (33.3)	4 (14.8)	5 (18.5)	9 (33.3)
Août	-	-	-	-	-	-	-	-	10 (13.2)	25 (32.9)	15 (19.7)	26 (34.2)
Septembre	-	-	-	-	-	-	-	-	3 (14.3)	7 (33.3)	6 (28.6)	5 (23.8)
Octobre	6 (30)	7 (35)	2 (10)	5 (25)	0	1 (20)	4 (80)	0	26 (41.3)	14 (22.2)	9 (14.3)	14 (22.2)
Novembre	7 (43.8)	2 (12.5)	5 (31.2)	2 (12.5)	2 (40)	1 (20)	1 (20)	1 (20)	21 (35.6)	15 (25.4)	10 (16.9)	13 (22)
Décembre	-	-	-	-	-	-	-	-	16 (24.6)	20 (30.8)	14 (21.5)	15 (23.1)

Parmi les *Arvicanthis niloticus* piégés dans divers jardins et jachères de Niamey, 66 d'entre eux ont pu être analysés pour leur âge et leur état sexuel. Leurs captures ont été effectuées en mars (N=4), mai (N=26), octobre (N=20) et novembre (N=16). Malgré ce nombre d'individus relativement faibles, des juvéniles ont été détectés à chaque fois, et des femelles gestantes ou allaitantes ainsi que des mâles actifs ont été trouvés en mai, octobre et novembre. Leurs proportions relatives dans chaque échantillon variaient entre 25 et 43.8% pour les juvéniles, 0 et 35% pour les mâles actifs et 12.5 et 75% pour les femelles gestantes ou allaitantes (Tab. 6 et Fig. 13).

Les *Rattus rattus* ont été capturés à des périodes variées de l'année que nous avons décomposé en mois, avec néanmoins une longue période sans données entre juillet et septembre. Parmi eux, l'âge et l'état sexuel de 161 animaux ont pu être déterminés. Des juvéniles ont pu être trouvés quasiment tous les mois pour lesquels des données étaient disponibles (Fig. 14 et Tab. 6). De même, des mâles actifs et/ou des femelles gestantes

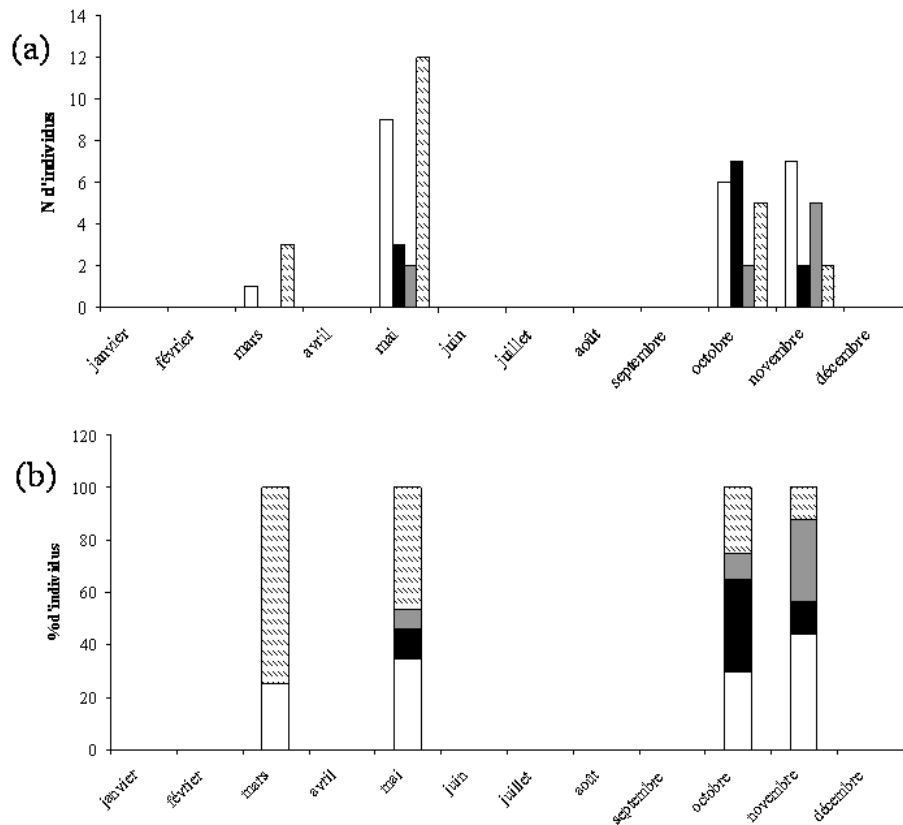


Figure 13 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures d'*Arvicanthis niloticus* à Niamey (N=66).

ou allaitantes ont été capturés presque tout au long de l'année (Fig. 14 et Tab. 6). Les juvéniles constituaient entre 0% et 40% des individus, tandis que les proportions dans nos échantillons de mâles actifs et de femelles gestantes ou allaitantes variaient respectivement de 0% à 80% et de 0% à 45.2% (Fig. 14 et Tab. 6).

Les très nombreuses captures de *Mastomys natalensis* nous ont permis d'obtenir des informations relatives à l'âge et l'état sexuel de 614 individus capturés de façon régulière au cours des 12 différents mois de l'année. Il est remarquable que des juvéniles, des femelles gestantes ou allaitantes et des mâles actifs aient été identifiés tous les mois sans exception puisque leurs proportions variaient respectivement entre 13.2% et 50%, 8.5% et 33.3% et 12.5% et 33.3% (Tab. 6 et Fig. 15).

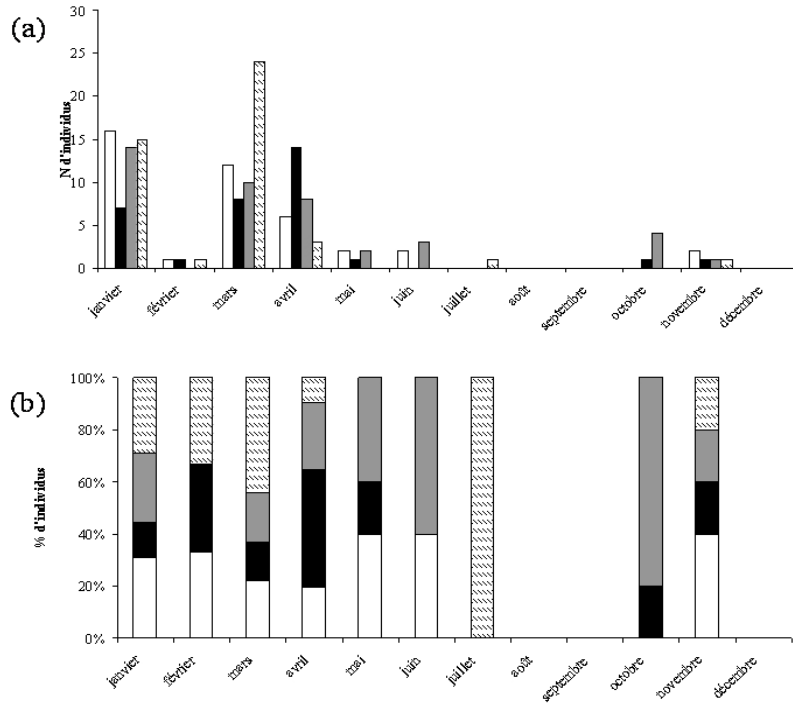


Figure 14 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures de *Rattus rattus* à Niamey (N=161).

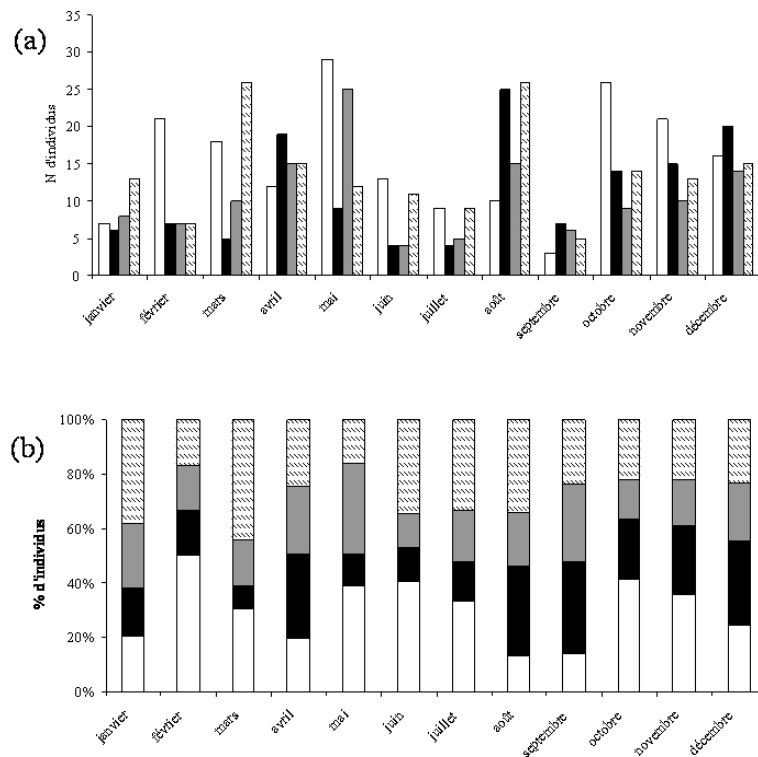


Figure 15 - Distribution mensuelle (a) absolue et (b) relative du nombre de juvéniles (en blanc), de femelles gestantes ou allaitantes (en noir), de mâles actifs (en gris) ou d'individus au statut ambigu (i.e. autres, en hachuré) au sein de nos captures de *Mastomys natalensis* à Niamey (N=614).

Enfin, *Mus domesticus* n'a pas pu faire l'objet d'une telle analyse de sa reproduction au cours du temps puisque les captures étaient très mal réparties dans l'année. Néanmoins, pour cette espèce, la plupart des individus piégés (provenant de GRM) l'ont été en janvier et renfermaient de nombreuses femelles gestantes, des mâles actifs et quelques juvéniles. Les rares animaux attrapés en juin (HPO et GOU) comportaient plusieurs mâles actifs.

3.10.) Perception des dégâts par les habitants

Les enquêtes réalisées lors des piégeages standardisés ont permis, entre autre, de discuter avec les représentants de 170 sites répartis dans 18 quartiers d'habitation (cf. au-dessus) dans le but d'explorer leur perception des problèmes domestiques posés par les rongeurs. Le détail de ces enquêtes et de leur analyse complète a fait l'objet d'un article qui est présenté dans son intégralité dans l'annexe 2. Néanmoins, nous en rappelons ici brièvement les grandes lignes.

Le premier résultat qui ressort de ces sondages est que des problèmes de rongeurs sont clairement exprimés au niveau de tous les quartiers et dans presque toutes les concessions puisque 96% des personnes interviewées s'en plaignent.

Par ailleurs, lorsque des dégâts imputables aux rongeurs étaient signalés, nous posions alors la question du type de dégâts concernés. La question étant ouverte et la réponse libre, toutes les réponses n'étaient pas toujours exploitables de façon non ambiguë. Pourtant, parmi les réponses exploitables, 8 catégories de nuisances ont été clairement explicitées de façon récurrente :

- (i) des attaques sur la nourriture et les stocks ont été citées dans 94 des 149 réponses exploitables (63.1%) ;
- (ii) des dégâts sur les murs sont signalés dans 71 cas sur 150 exploitables (47.3%) ;
- (iii) 29 personnes sur 149 témoignent de dégâts sur les meubles (19.5%) ;
- (iv) des dégâts sur les vêtements sont cités par 25 personnes sur 149 (16.8%) ;
- (v) 15 habitants sur 168 se plaignent du bruit et/ou de la peur occasionné par les rongeurs (8.9%) ;
- (vi) la saleté induite est citée par 8 personnes sur 150 (5.3%) ;
- (vii) enfin, 9 personnes sur 168 indiquent avoir connu ou subi des cas de morsures (5.4%).

Par ailleurs, 15 autres personnes (sur 149 exploitables, soit 10.1%) ont témoigné de nuisances impossibles à classer parmi les 7 catégories ci-dessus (vols de bijoux, d'argent, prédation sur des poussins, etc).

Des tests de Khi-2 multiples ont été réalisés pour tester si des différences apparaissaient selon les localités. Aucune association significative ($p > 0.05$) n'a cependant été détectée entre les localités et l'expression de problèmes associés aux rongeurs (ddl=17, $\chi^2=9.1$), les dégâts sur les maisons (ddl=17, $\chi^2=24$), les vêtements (ddl=16, $\chi^2=11.6$) ou les meubles (ddl=16, $\chi^2=19.4$). A l'inverse, il est apparu une association significative entre les localités et les déprédations présumées de nourriture et de stocks (df=16, $\chi^2=37.9$). Cependant, dans ce dernier cas, seules les réponses provenant d'une localité, i.e. CGA, étaient différentes des autres puisque aucune des 8 personnes interviewées n'y a mentionné d'attaques de ce genre. Si CGA est retirée de l'analyse, l'association entre localités districts et les attaques de nourriture ou de stocks devient non significative (ddl=15, $\chi^2=24.5$).

4.) Discussion

4.1.) Ecologie des communautés de rongeurs urbains : originalité de notre étude

Les travaux concernant l'écologie des rongeurs urbains sont assez rares (ex. Langton et al., 2001 ; Murphy & Marshall, 2003), notamment en Afrique. Quant aux études sur la structure et le fonctionnement des communautés de rongeurs urbains, elles sont encore plus rares, et concernent souvent des espèces champêtres isolées dans des reliques d'habitat sauvage ou semi-sauvage (patchs forestiers, parcs, cultures, écotones, etc) au sein de la matrice urbaine (ex. *Calomys musculinus* en Argentine : Chiappero et al., 2010 ; *Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* en Angleterre : Dickman & Doncaster, 1987, 1989). En ce sens, notre étude sur les communautés de rongeurs dans la ville de Niamey est d'une importance particulière, d'autant qu'elle est la première de son genre dans la région sahélienne.

Par ailleurs, elle s'appuie sur un effort de piégeage important, avec deux types de pièges utilisés en parallèle dans un nombre conséquent de localités (N = 52) et de sites (N = 172 pour

le protocole standardisé), représentant la plupart des milieux rencontrés dans la capitale nigérienne. De plus, nous nous sommes appuyés sur des outils permettant une identification non ambiguë des espèces de rongeurs (RFLP, caryotypage, séquençage) lorsque cela s'avérait nécessaire. Ceci nous permet d'éviter les biais possibles d'interprétation quant aux assemblages d'espèces en fonction des milieux que rend malheureusement fréquents la co-existence d'espèces jumelles chez les rongeurs ouest africains, notamment au Niger (Dobigny et al., 2001, 2002a).

De plus, les analyses multivariées préliminaires de nos sites de piégeage standardisé (ACM 1 à 3) nous ont permis d'explorer la diversité de nos sites d'échantillonnage (hors jardins), et la distribution spatiale de cette diversité indépendamment des captures de rongeurs. En l'occurrence, nous avons pu vérifier que les différentes catégories d'habitat urbain étaient détectables par nos analyses (cf. la distinction des boutiques et des ateliers d'une part, et des grands sites industriels d'autre part), mais surtout que ces catégories étaient représentées dans la plupart des localités (i.e. des quartiers) échantillonnés. Ainsi, nous nous sommes préservés d'un éventuel biais d'échantillonnage donc d'interprétation puisque les facteurs géographiques (quartiers) et écologiques (catégories d'habitat) n'étaient pas confondants dans le cadre de notre étude.

Enfin, la collecte de données de nature variée (rendements de piégeage, enquêtes qualitatives et relevés quantitatifs) et leur analyse à l'aide d'approches différentes et totalement indépendantes (ANOVA et régressions, test de randomisation, analyse de co-occurrence, ACM) qui ont pourtant abouti à des conclusions systématiquement congruentes, rendent nos résultats tout à fait robustes.

Tout ceci nous a permis de dresser un tableau assez complet et précis des assemblages d'espèces de rongeurs dans une grande ville sahéenne en pleine expansion comme Niamey. Nos résultats ont également éclairé certains aspects de l'écologie de rongeurs invasifs tels que la souris domestique et le rat noir, ainsi que de leurs interactions avec les espèces natives. Sur cette base, il devient possible de discuter de quelques éléments de lutte contre les rongeurs nuisibles en milieu sahéen urbain.

4.2.) Diversité spécifique, assemblages d'espèces et degré d'urbanisation

4.2.1.) Diversité spécifique à Niamey

La diversité spécifique observée à Niamey est relativement élevée, avec 8 espèces, dont une appartenant à la famille des Nesomyidae (*Cricetomys gambianus*), une appartenant à celle des Sciuridae (*Xerus erythropus*, non piégée mais observée) et six autres appartenant à la vaste famille des Muridae (sous famille des Murinae : *Arvicanthis niloticus*, *Mastomys natalensis*, *Mus musculus*, *Nannomys hausa* et *Rattus rattus* ; sous famille des Gerbillinae : *Taterillus gracilis*). Il est probable que d'autres taxons pourraient être ajoutés à cette liste, comme *Mastomys erythroleucus* ou *Gerbilliscus* spp., dont l'absence totale dans nos pièges posés dans les jardins reste surprenante ; ou encore *Graphiurus kelleni*, le loir africain que l'on trouve dans les toits des habitations traditionnelles et que nous avons donc peu de chance de capturer ici (pièges au sol). L'absence de *Rattus norvegicus* est elle aussi notable, et est discutée plus en détails ci-dessous.

Néanmoins, la liste documentée ici de façon non ambiguë correspond à un assemblage d'espèces typiquement sahéniennes (Granjon & Duplantier, 2009), y compris pour le Niger (Dobigny et al., 2002c). Malheureusement, nous disposons de très peu de données concernant les villes en région sahélo-soudanienne et qui pourraient être strictement comparées aux nôtres. La richesse spécifique à Niamey (N = 8) représente plus de 20% de la richesse spécifique nationale, et est nettement supérieure à celle rapportée par Omudu & Ati (2010) pour Makurdi, au Nigéria, où les auteurs ne comptent que 4 espèces (*R. rattus*, *R. norvegicus*, *M. musculus* et *M. natalensis*). Ceci étant, leur étude semble s'être focalisée sur les espèces trouvées dans les habitations humaines puisque rien n'est mentionné concernant les rongeurs des jardins. Ceci explique vraisemblablement la différence de richesse spécifique entre notre étude et la leur car nous avons trouvé 5 espèces (*A. niloticus*, *C. gambianus*, *N. haussa*, *T. gracilis* et *X. erythropus*) dans les jardins de Niamey. Au contraire, nos résultats à Niamey semblent tout à fait comparables en terme de richesse spécifique avec ceux, préliminaires et non publiés, obtenus à la fois dans les habitations et les périmètres maraîchers de Ouagadougou, Burkina-Faso (Tatard, Dobigny & Deniau, comm. pers.).

4.2.2.) Communautés d'espèces « champêtres » vs. « citadines »

Nos résultats montrent également que les rongeurs sont présents dans toute la ville, et dans tous les milieux qu'elle abrite. Néanmoins, la distribution des différentes espèces n'est, quant à elle, pas aléatoire, et certains assemblages d'espèces sont intimement associés à des milieux particuliers.

Ainsi, un premier groupe d'espèces que l'on peut désigner de « champêtres » co-existent dans des milieux de type sauvage ou semi-sauvage (jardins et friches). Il s'agit d'*Arvicanthis niloticus* et de *Cricetomys gambianus*, auxquels s'ajoutent probablement *Taterillus gracilis* ainsi que *Xerus erythropus* que nous n'avons qu'observé. Le cas de *Nannomys haussa* est plus ambigu compte tenu du faible nombre de captures (N = 1) et de sa petite taille qui la rend à peine piégeable et très difficile à observer dans la nature (Granjon & Duplantier, 2009).

Cet assemblage est peu surprenant car il regroupe des espèces caractéristiques des cultures maraîchères et des rizières entretenues par l'homme dans le Sahel occidental. Ainsi, *A. niloticus* est largement répandu dans les périmètres irrigués sahéliens à sahélo-soudaniens (ex., Mali : Giban, 1967 ; Burkina-Faso : Gautun et al., 1985 ; Sénégal : Poulet, 1982, Duplantier et al., 1997 ; Niger : Dobigny, 2000). De même, *C. gambianus* est trouvé dans de nombreux milieux du Sahel, y compris les jardins et les cultures maraîchères irriguées (ex., Sénégal : Bâ, 2002 ; Niger : Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c). Enfin, la présence de *T. gracilis* et de *X. erythropus* dans ce type de milieu est également attendue en zone sahélo-soudanienne (Granjon & Duplantier, 2009), y compris au Niger (Dobigny, 2000). En revanche, les communautés de rongeurs soudano-sahéliens trouvées dans les friches et les cultures irriguées incluent volontiers des espèces de *Mastomys*, notamment *M. erythroleucus*, où elles sont même souvent parmi les espèces les plus représentées (ex., Gautun et al., 1985 ; Duplantier et al., 1997 ; Dobigny, 2000 ; Granjon et al., 2005 ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Pourtant, étonnamment, parmi les 113 captures que nous avons effectuées dans les jardins et les friches de Niamey (CRA-1, CRA-2, CRA-3, J-CGA, J-CYA, J-DAR, J-GAM, J-KIR1, J-KIR2, J-LMO et J-NOG ; cf. Tab. 3), seuls 9 *M. natalensis* étaient présents, et tous, sans exception, avaient été piégés à l'intérieur de bâtiments isolés au sein de ces jardins. L'absence de *Mastomys* (ou, au mieux, leur très faible abondance) dans les cultures urbaines de Niamey proprement dites est, en ce sens, tout à fait remarquable.

A ces espèces champêtres s'opposent un second groupe d'espèces, purement « citadines » cette fois, puisqu'elles sont inféodées aux constructions humaines et leurs environs immédiats (habitations, boutiques, ateliers, entrepôts, usines, bâtiments publics, marchés) : il s'agit de l'espèce native *Mastomys natalensis* et des deux espèces invasives *Mus musculus* et *Rattus rattus*.

Une fois encore, cet assemblage spécifique n'apparaît pas exceptionnel. En effet, la présence de *M. natalensis* est fréquente dans les maisons des villes et des villages d'Afrique de l'Ouest (ex. Sénégal : Duplantier et al., 1997 ; Niger : Dobigny, 2000 ; Guinée : Fichet-Calvet et al., 2007 ; Nigéria : Omudu & Ati, 2010 ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009). De même, la souris domestique et le rat noir sont désormais répertoriés comme rongeurs des habitations dans de nombreux pays de la sous-région (revue dans Granjon & Duplantier, 2009). En d'autres termes, le groupe d'espèces purement citadines identifiées à Niamey constitue un assemblage classique des villes et des villages ouest africains.

Le cas de *Rattus norvegicus* mérite néanmoins une attention particulière. En effet, nous n'avons décelé aucune trace de sa présence dans la capitale nigérienne, ni recueilli aucun témoignage pouvant la suggérer. Autrement dit, bien qu'il nous soit impossible d'affirmer qu'aucun surmulot n'existe dans la ville, ils n'y sont clairement pas fréquents ni largement répandus. Pourtant, il a été piégé dans quelques grandes agglomérations sahéliennes (ex. Dakar, Sénégal : Duplantier et al., 1997 ; Bamako, Mali : Granjon & Duplantier, 2009) et des zones anthropisées des pays du Golfe de Guinée (ex. Cotonou, Bénin: Bergmans, 1999), notamment au Nigéria (ex., Ibadan et Ilorin : Olaseha et al., 1994 ; Makurdi : Omudu & Ati., 2010 ; Edo State : Angelici & Luiselli, 2005). Il est possible que cette espèce n'ait pas encore eu le temps ou l'opportunité d'envahir le Niger où elle n'a jamais été signalée (Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c). Il est également possible que *R. norvegicus* ait des difficultés à coloniser l'Afrique occidentale, notamment sahélienne, et/ou à s'y installer durablement. En effet, à Makurdi, localité pourtant bien plus australe que le Niger, *R. norvegicus* semble présenter des densités moins importantes que celles du rat noir (Omudu & Ati, 2010). A Yenagoa, dans l'Etat de Bayelsa au Nigéria, Ebenezer & Burubai (2012) ne font mention que de rats noirs. Par ailleurs, au Sénégal, c'est-à-dire à des latitudes comparables à celles de Niamey, il n'est pas certain que le surmulot se soit maintenu à Saint Louis où il était pourtant présent jadis, tandis qu'à Dakar, il se cantonne aux zones portuaires d'où il ne semble pas capable de disperser (Duplantier et al., 1997). Ceci pourrait expliquer son absence à l'intérieur des terres, notamment dans les régions les plus arides telles que celle de Niamey. Cependant, il convient de rester vigilant puisque *R. norvegicus* était absent dans le Delta Intérieur du

Niger au Mali dans les années 1960s (Giban, 1967). Pourtant, il y est aujourd'hui massivement représenté et il y occasionne des dégâts considérables sur la culture de riz (A. Dalecky, comm. pers.).

4.2.3.) Degré d'urbanisation et structure des assemblages champêtre et citadin

Comme nous venons de le voir, les taxons observés dans chacun des deux assemblages (i.e., champêtre et citadin) de la communauté des rongeurs de Niamey sont peu surprenants. Néanmoins, il est intéressant de noter que, dans la capitale nigérienne, ces deux groupes de rongeurs s'excluent mutuellement, et ce de façon très stricte. En effet, on ne les rencontre quasiment jamais dans les mêmes sites. Les très rares exceptions sont représentées par la présence d'un *A. niloticus* capturé dans un entrepôt au milieu d'un jardin (J-CYA), de neuf *M. natalensis* trouvés dans des jardins (cf. ci-dessus) et de trois *R. rattus* capturés dans une haie d'épineux entourant une pépinière (J-CYA). Cependant, toutes ces exceptions confirment d'autant plus la règle de l'exclusion que tous les *M. natalensis* ont en fait été piégés à l'intérieur de maisons isolées au cœur de jardins, et que les rats noirs se trouvaient à un maximum de 150 mètres d'entrepôts où ont été piégés plusieurs de leurs congénères. Ces dernières captures dans des milieux « atypiques » s'expliquent aisément par les très nombreux écotones jardins / habitations qu'offre la ville, ce qui explique que quelques espèces puissent parfois (quoique extrêmement rarement ici) être capturées dans un autre milieu que celui auquel elles sont habituellement inféodées ... et qui se trouve généralement à un maximum de quelques dizaines de mètres !

Autrement dit, notre suivi des rongeurs de Niamey démontre clairement une ségrégation écologique entre la communauté des rongeurs champêtres (*A. niloticus* et *C. gambianus*) et celle des rongeurs citadins (*M. natalensis*, *M. musculus* et *R. rattus*).

Cette ségrégation entre espèces champêtres et espèces commensales n'est pas toujours aussi stricte en zone sahélo-soudanienne. En effet, en milieu rural ou faiblement urbanisé, l'exclusion entre les taxons des champs et ceux des habitations peut n'être que très partielle. En particulier, l'assemblage champêtre pénètre souvent dans ou à proximité des maisons dans les villages ou les petites villes du Sahel, comme cela a été observé à maintes reprises (revue dans Granjon & Duplantier, 2009) ; y compris au Niger où des *A. niloticus* ont été capturés dans des habitations par exemple à Boumba, Gaya et Say, localités où vivent également des rats noirs et/ou des *M. natalensis* (cf. deuxième partie, ci-dessous). A l'inverse, des *R. rattus*

vivent dans les périmètres rizicoles du Delta Intérieur du Niger à proximité d'*Arvicanthis cf. niloticus* (Giban, 1967).

Au contraire, dans les villes plus importantes, les deux types d'assemblage paraissent plus strictement exclusifs, chacun des deux groupes restant confinés dans son milieu le plus typique (i.e., les jardins *versus* les zones construites). Ainsi, à Makurdi, au Nigéria, Omudu & Ati (2010) ne mentionnent aucune autre espèce que *R. rattus*, *R. norvegicus*, *M. musculus* et *M. natalensis* dans les habitations qu'ils ont prospectées. De même, une autre étude menée au Nigéria dans les villes d'Ibadan et Ilorin, bien que très peu détaillée, ne mentionne que les deux espèces de *Rattus* et *M. musculus* (Olaesha et al., 1994). Enfin, quelques autres suivis de rongeurs urbains effectués dans d'autres grandes villes du pays ne citent que *R. rattus* (ex. Abeokuta : Mafiana et al., 1997 ; Ibadan : Akinboade et al., 1981). A ces exemples s'ajoute le cas de Niamey étudié ici en détails. Autrement dit, il semble que la démarcation entre assemblages d'espèces champêtres et d'espèces citadines soit plus marquée dans les grandes agglomérations.

Cette tendance pourrait même être interprétée plus avant en considérant la situation de nombreuses grandes villes du Monde où uniquement des espèces citadines de type invasif (souvent *M. musculus*, *R. norvegicus* et *R. rattus*) sont désormais présentes, ou tout du moins ultra-dominantes (ex., Grande-Bretagne : Langton et al., 2001 ; Durban, Afrique du Sud : Taylor et al., 2008).

Autrement dit, ces observations suggèrent une possible relation entre le degré d'urbanisation et la composition des communautés de rongeurs. Ainsi, plus le milieu urbain se développe, plus les espèces de rongeurs qui y vivent sont spécialisées, c'est-à-dire « citadines ». En parallèle, il est possible qu'au sein de l'assemblage citadin, les rongeurs invasifs finissent par dominer voire supplanter les rongeurs natifs en milieu fortement urbanisé.

Cette double hypothèse (exclusion croissante des assemblages champêtre et citadin avec l'urbanisation, et remplacement progressif des citadins natifs par les citadins invasifs –lorsque ces derniers sont présents) semble plausible si l'on considère d'une part que les villes constituent des milieux écologiques atypiques et complexes (Pickett et al., 2001), et d'autre part que les organismes invasifs sont souvent généralistes, très adaptables et d'excellents compétiteurs (cf. introduction, et ci-dessous). En effet, l'environnement urbain soumet les espèces qui y vivent à des contraintes sélectives probablement fortes et très différentes de

celles des milieux « sauvages », les obligeant à ajuster rapidement et radicalement leur mode de vie (Luniak, 2004). Autrement dit, il est vraisemblable que les espèces citadines soient ubiquistes, présentent de fortes capacités d'adaptation et soient de bonnes compétitrices. Ceci doit avoir le double effet (i) de sélectionner des taxons particuliers qui caractériseront l'assemblage citadin (par sélection des espèces citadines et/ou contre-sélection des espèces champêtres), et (ii) le plus souvent, de favoriser à terme les espèces invasives vis-à-vis des espèces natives au sein de l'assemblage citadin.

Notre hypothèse pourrait être testée plus formellement dans le Sahel en deux volets expérimentaux. Le premier consisterait à vérifier une exclusion croissante des deux assemblages champêtre et citadin le long d'un gradient écologique contrasté (ex. villages à habitat dispersé au milieu des champs, villages à habitat concentré et entouré de champs contigus, villages concentrés éloignés des zones agricoles, petites villes, villes de moyenne importance, grandes agglomérations). Le second nécessiterait de comparer les abondances relatives entre espèces citadines natives (ex. *M. natalensis*) et espèces citadines invasives (*M. musculus*, *R. rattus* et/ou *R. norvegicus*) dans des agglomérations où l'invasion est plus ou moins ancienne. A noter que pour qu'une telle étude soit possible, il est nécessaire de connaître au préalable l'histoire de ladite invasion !

4.3.) Déterminants de la distribution des rongeurs urbains à Niamey

4.3.1.) Aspects géographiques de l'abondance des rongeurs dans la ville de Niamey

Notre effort de piégeage, notamment dans les quartiers d'habitations, a permis d'explorer une grande diversité de localités réparties dans presque toutes les zones de la capitale. Des captures ont été réalisées dans toutes les localités explorées, sans exception ; de plus, 75.3% des sites de piégeage standardisé (134/178, en incluant les jardins) et 100% des sites de piégeage opportunistes (38/38) ont livré des rongeurs. Ces chiffres se rapprochent de ceux obtenus dans des habitations d'une zone rurale mexicaine qui étaient toutes infestées (Panti-May et al., 2012), mais sont nettement supérieurs à ceux trouvés par exemple sur l'ensemble du territoire anglais (1-8% des maisons infestées ; Langton et al., 2001), dans des habitations rurales défavorisées des Etats-Unis (32% des habitations infestées ; Bradman et al., 2005) ou dans une ville comme Manchester, Grande Bretagne (50% des habitations infestées ; Murphy

& Marshall, 2003). Il est même supérieur aux valeurs trouvées en zone rurale au Sénégal (entre 46% et 58% des concessions villageoises explorées ; Duplantier & Handschumacher, non publié, cités par Granjon & Duplantier, 2009), bien que ces dernières puissent être sous-estimées puisqu'elles correspondent en fait aux traces visibles de dégâts imputés *a posteriori* aux rongeurs.

L'omniprésence des rongeurs dans les habitations de Niamey est largement confirmée par nos enquêtes auprès des populations : elles indiquent sans ambiguïté que les rongeurs constituent un fléau du quotidien dans la capitale nigérienne puisque 96.5% des gens (soit 164 des 170 représentants de concessions interrogés) s'en plaignent (cf. plus bas, et article en annexe 2). Enfin, si nos données de piégeage sont extrapolées pour tenter d'évaluer des densités locales de rongeurs, on atteint des chiffres incroyablement élevés (cf. plus bas). Tout ceci suggère clairement que les rongeurs sont nombreux et infestent toute la ville de Niamey *a priori* sans exception.

D'ailleurs, les rendements de piégeage (issus du protocole standardisé) ne sont pas significativement différents entre les quartiers, à l'unique exception de celui du Grand Marché (GRM) qui est nettement supérieur aux autres. Mais cette localité est également la seule où des souris ont été capturées, et ce avec de très forts rendements. Il est donc tout à fait possible voire probable que ces fortes abondances ne soient que le fait de la souris (plutôt que le résultat d'un effet du quartier GRM) et/ou qu'elles ne s'expliquent que par une excellente piégeabilité des *M. musculus*. Toujours est-il que partout ailleurs dans Niamey, les abondances des rongeurs sont similaires, que l'on considère ou non le type de pièges utilisés (grillagé ou Sherman) et/ou que l'on se focalise sur les localités abritant des *M. natalensis* ou celles abritant des rats noirs. Cette absence de différence géographique (i.e. entre localités de piégeage) d'abondances de rongeurs est totalement confirmée par l'absence de structuration localité-dépendante dans toutes les ACM réalisées avec les variables « rongeurs » (ACM 4-18).

4.3.2.) Aspects socio-écologiques de l'abondance des rongeurs

De la même façon, toutes nos analyses étendent ces résultats au niveau écologique puisque nous n'avons pu identifier aucun facteur qui expliquerait des rendements de piégeage significativement différents, à l'exception de certains types de matériau de bâtiments.

4.3.2.1.) Influence de l'âge des quartiers

Ainsi, aucun lien n'a pu être trouvé entre l'âge des quartiers et le niveau d'infestation des sites que nous avons échantillonnés, et ce que l'on considère les rendements globaux ou ceux spécifiques aux *M. natalensis*, et que l'on prenne en compte ou non les deux sites industriels (ABA et KIR). Bien entendu, l'évaluation de l'âge des sites de piégeage par simple extrapolation de l'âge moyen des quartiers (selon Adamou, 2012 ; cf. Fig. 2) est très imprécise : une maison peut tout à fait avoir été construite récemment dans un quartier globalement ancien. Malheureusement, il est rapidement apparu que nos interviews ne pouvaient pas suffire à fournir des données fiables et complètes quant à l'âge des sites de piégeage (données non fournies). Néanmoins, l'absence de relation entre âge des localités (voire des sites) et abondance des rongeurs est amplement supportée par plusieurs observations de terrain. En effet, nous n'avons pas détecté de différences entre quartiers centraux et anciens (ex. Boukoki, Yantala Bas, etc ...) et quartiers excentrés et récents (ex. Koubia, Koira Tégui, etc ...). Par exemple, nous avons obtenu de bons voire très bons rendements (en *M. natalensis*) à la fois dans des sites de toute évidence récents (ex. chantiers de construction de quelques années, isolés dans des champs de mil, situés dans le nouveau quartier Tchangarey en périphérie de la ville ; TCH) tout comme dans des sites clairement anciens (ex. concessions occupées par la même famille depuis plusieurs décennies sur la Corniche Yantala ou dans le quartier Gamkalleye ; CYA et GAM). Autrement dit, il semble que les rongeurs commensaux aient la capacité de coloniser très rapidement l'intérieur des habitations, dès que celles-ci sont édifiées. Le cas de Tchangarey est d'autant plus éloquent qu'il confirme cet état de fait pour des maisons à peine construites (ex. chantier inachevé de moins de 4 ans) et totalement isolées du reste de la ville (parfois plusieurs centaines de mètres des habitations les plus proches).

Ces résultats sont différents de ceux obtenus lors d'études réalisées en Angleterre (Murphy & Marshall, 2003) et qui montrent que l'ancienneté des constructions est un excellent facteur explicatif de la présence des souris (Murphy & Marshall, 2003) et, dans une moindre mesure, des *R. norvegicus* (Langton et al., 2001). Néanmoins, la présence de ces espèces dans les habitations a également été associée à des faibles niveaux d'hygiène et de propreté des maisons (Bradman et al., 2005 ; Gomez et al., 2008 ; Murphy & Marshall, 2003). Ce facteur confondant pourrait bien expliquer l'absence de liens entre âge des quartiers et abondance des rongeurs à Niamey, où la plupart des sites sont généralement très délabrés et souvent sales.

4.3.2.2.) Influence de la végétation et des animaux domestiques

La présence de végétation dans les sites de piégeages des quartiers d'habitation ne semble pas avoir d'effet sur les rendements de piégeages (cf. ACM 4-18). Ceci est peu étonnant car, dans notre cas, il s'agit presque systématiquement d'arbres isolés ou parfois de plantes ornementales peu denses qui ne peuvent *a priori* pas servir de ressources alimentaires ni de refuge pour les rongeurs.

De la même façon, ni les ACM ni les analyses de co-occurrence n'ont permis de mettre en évidence une relation entre l'abondance des rongeurs (globale ou spécifique) avec la présence de bétail (ovins, caprins, bovins), de chiens ou de volailles.

La seule exception est celle de la ségrégation hautement significative entre *M. musculus* et ces dernières, que l'on prenne les sites industriels (ABA et KIR) en considération ou pas. Néanmoins, il est difficile de conclure de façon non ambiguë dans ce dernier cas puisque les souris n'ont été capturées que dans un unique quartier (GRM), très central et très densément peuplé, où l'élevage de volailles est relativement plus rare qu'ailleurs (2 sites sur 7 avec présence de volailles, soit 28.6% des habitations de GRM, contre 66.1% dans le reste de la ville ; cf. annexe 9). En effet, aucun argument biologique évident ne semble pouvoir expliquer cette exclusion. D'un côté, les souris ne peuvent pas éliminer les volailles puisque ces dernières sont le fait d'un élevage, donc d'un maintien artificiel par l'homme. A l'inverse, si les volailles devaient être responsables de l'absence de souris dans les quartiers, on s'attend à ce que les volailles soient très présentes dans toutes les localités autres que GRM (c'est-à-dire les quartiers où aucune *M. musculus* n'a été capturée). Or, bien que les volailles soient effectivement très fréquentes dans les habitations de Niamey, deux localités présentaient malgré tout des taux inférieurs à ceux de GRM (25% de sites avec volailles à Route Filingué, ROF ; 0% aux abattoirs, ABA), et seulement 37.5% des concessions de Dar Es Salam (DAR) possédaient des volailles (cf. annexe 9). Pourtant, aucune souris n'a été piégée dans ces trois localités. Autrement dit, il est probable que la ségrégation détectée entre souris et volailles soit davantage le fait de l'absence de souris (pour d'autres raisons ; cf. plus bas) dans la très grande majorité des sites qui, par ailleurs, montrent presque toutes la présence de volailles.

Ces résultats se rapprochent de ceux trouvés par les travaux de modélisation sur les îles néo-zélandaises qui suggèrent que l'interaction entre rongeurs invasifs (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans* et *Mus musculus*) et les autres mammifères introduits ne sont pas

significatives (Russel & Clout, 2004). En revanche, ils sont très différents de ceux observés en Angleterre où le taux d'infestation des habitations par les rats et les souris est positivement corrélé à la présence de bétail et autres animaux (Langton et al., 2001). Dans cette dernière étude, la co-occurrence des animaux domestiques et des rongeurs est expliquée par le fourrage, les graines, etc ... qui sont stockés pour nourrir les premiers, et qui pourraient attirer les seconds (Langton et al., 2001). D'une façon générale, en Europe, les aliments destinés à l'homme sont conditionnés de façon à être peu accessibles aux rongeurs, et généralement conservés indépendamment de ceux destinés au bétail. Or, à Niamey, toutes les denrées alimentaires, qu'elles soient vouées au bétail ou à l'homme, sont toutes stockés dans les habitations ou dans des greniers peu étanches (banco, sekko, etc), donc assez accessibles aux rongeurs. Par ailleurs, les rongeurs sont moins présents dans les cours extérieures (cf. plus bas) où sont parqués le bétail et les volailles. Tout ceci pourrait expliquer pourquoi, à Niamey et contrairement aux études européennes, nous n'avons pas trouvé d'association entre présence de bétail ou de volailles et présence de rongeurs.

4.3.2.3.) Influence des musaraignes

Aucune de nos analyses (ACM, co-occurrence et corrélations) n'a détecté de lien entre l'abondance des musaraignes et celle des rongeurs d'une part, ni entre la simple présence / absence des musaraignes et l'abondance des rongeurs d'autre part. Ce résultat reste valable à l'échelle des sites comme des localités, que l'on considère les rongeurs dans leur ensemble, les espèces indépendamment et/ou en se focalisant seulement sur les sites où les deux types d'organismes co-existent. Ceci signifie que la présence ou l'absence de musaraignes dans une concession n'influe pas sur la présence, l'absence ou le nombre de rongeurs. De plus, lorsqu'elles sont présentes dans un site, le nombre de musaraignes ne semble pas influencer celui des rongeurs, qu'elle qu'en soit l'espèce (ici *M. natalensis* et *R. rattus*).

Nous ne connaissons pas beaucoup d'études s'intéressant à la cohabitation et une éventuelle compétition entre musaraignes et rongeurs, *a fortiori* en milieu urbain. Néanmoins, l'introduction de *Suncus murinus* sur l'Ile de Guam aurait pu entraîner un déclin important des populations de *M. musculus* elles aussi invasives (revue dans Fritts & Rodda, 1998). Mais il s'agissait là d'une musaraigne invasive donc probablement agressive, qui plus est dans un milieu insulaire où les densités ont pu rapidement augmenter (Fritts & Rooda, 1998). La situation est donc peu comparable à celle de Niamey où les deux espèces de musaraignes, *Crocidura olivieri* et *C. viaria*, sont natives (Hutterer, 2003) et, quoique pas spécialement

rare, ne semble pas présenter de densités particulièrement élevées, du moins tels qu'ont pu le laisser entrevoir nos piégeages.

4.3.2.4.) Influence de la population humaine et de la compaction de l'habitat

Lors de nos relevés de terrain, nous avons remarqué que le nombre de cuisines par concession pouvait être un bon indicateur du nombre d'habitants, et qu'il est parfaitement corrélé au nombre de bâtiments habités ($Y=0.98X+0.8$; $R^2=0.75$; données non montrées). C'est la raison pour laquelle les trois indices (nombre de cuisines, proportion de bâtiments habités et proportions de bâtiments isolés) que nous avons utilisés ici pour décrire la densité de population humaine et de ses infrastructures nous ont semblé assez complémentaires.

Aucune relation n'a été mise en évidence entre l'abondance (totale ou spécifique) des rongeurs et chacun de ces indices (régressions et ACM), que les deux sites industriels ABA et KIR (très atypiques de ce point de vue) soient pris en compte, ou non.

En Angleterre, une faible densité des constructions va de paire avec de fortes abondances de rats (bien que ceci concerne essentiellement *R. norvegicus* et les zones rurales) tandis que les souris sont plus nombreuses dans les zones densément construites, notamment dans les villes (Langton et al., 2001). De même, au Mozambique, *R. rattus* semble préférer les villages où les habitations sont proches les unes des autres, tandis que *M. natalensis* est plus fréquent dans les villages dont les maisons sont plus éloignées (Belmain et al., 2003). Il semble donc plus prudent d'aborder cette question de façon espèce-spécifique.

A Niamey, le cas de *R. rattus* est un peu particulier puisqu'il est essentiellement présent dans des sites de type industriel (ABA et KIR) et dans des marchés (GRM-M et PEM). Les trois seuls cas de sa présence dans des habitations (CYA et CGA) correspondaient à des concessions très à modérément habités (100%, 100% et 50% de bâtiments habités ; cf annexe 9) avec des bâtiments peu à très compacts (33%, 50% et 100% de bâtiments jointifs ; cf. annexe 9). Il est difficile de tirer des conclusions sur ces seules bases.

Quant à *M. musculus*, elle a été capturée dans une seule localité (GRM) où les constructions sont relativement peu compactes (Indice = 0.8 ; cf. annexe 9), mais l'absence d'autres localités à souris ne permet pas vraiment de conclure. Cependant, elle a aussi largement colonisé les villages du nord du Sénégal (Granjon & Duplantier, 2009) où l'habitat

humain est beaucoup plus clairsemé que dans une ville comme Niamey, ce qui suggère que l'espèce peut s'adapter dans le Sahel à des niveaux d'anthropisation très variés.

De même, *M. natalensis* a été capturé aisément dans des quartiers compacts (ex. Indice < 0.45 : PKE, WAD, YAB et YAH ; cf. annexe 9) tout autant que dans des quartiers à habitat plus dispersé (ex. Indice > 0.7 : BAF2, GAM, KOT et LMO ; cf. annexe 9). Là encore, ceci est peu surprenant puisque ce taxon est trouvé indifféremment dans des milieux densément ou, au contraire, faiblement anthropisés d'Afrique subsaharienne où il colonise en masse aussi bien les villages que les grandes agglomérations (ex. Duplantier et al., 1997 ; Belmain et al., 2003 ; Fichet-Calvet et al., 2007 ; Dobigny et al., 2011a, 2011b ; cette étude).

Autrement dit, il est peu surprenant que la compaction de l'habitat ne soit pas un facteur explicatif important de l'abondance de ces rongeurs à Niamey. Néanmoins, il convient de remarquer que notre indice ne reflète que la compaction (i.e. le degré de connectivité) des bâtiments, et ne mesure pas véritablement la densité des surfaces construites. Il serait intéressant de vérifier notre résultat en prenant en compte la superficie relative effectivement occupée par les bâtiments (ex. ratio surface des bâtiments / surface de la concession), données dont nous ne disposons pas à l'heure actuelle. Une étude basée par exemple sur un Système d'Information Géographique (SIG) permettrait probablement d'avoir accès à des estimations plus fiables.

Les mêmes raisons pourraient être invoquées pour expliquer l'absence de relation entre abondance des rongeurs citadins et densité de population humaine (telle que représentée ici par la part de bâtiments habités dans les concessions ou le nombre de foyers de cuisine) : *M. musculus* comme *M. natalensis* sont aujourd'hui trouvées dans des villes et des villages aux densités humaines très différentes. De même, bien qu'à une toute autre échelle, la modélisation des habitats favorables à la présence de différentes espèces invasives de rongeurs sur les îles néo-zélandaises a montré que la distribution de *M. musculus* était indépendante du niveau d'anthropisation (Russel & Clout, 2004). Le même type de résultats a d'ailleurs été trouvé dans des quartiers défavorisés des Etats-Unis où les foyers plus densément peuplés ne présentaient pas davantage d'infestations de rongeurs (Bradman et al., 2005).

Néanmoins, il convient de rester prudent sur ces conclusions préliminaires quant à l'absence de corrélation entre densité de population ou d'habitation humaine et abondance des

rongeurs à Niamey, notamment celle des rongeurs invasifs. En effet, la ville a une histoire très récente (<110 ans) et sa croissance est continue et rapide (cf. introduction). Ainsi, pour les *M. natalensis* natifs qui semblent coloniser extrêmement rapidement le milieu urbain, ces résultats sont probablement robustes et durables. A l'inverse, les espèces invasives *M. musculus* et *R. rattus* ont vraisemblablement une origine très récente dans la capitale nigérienne qui pourrait constituer actuellement un front de colonisation pour ces deux taxons (cf. deuxième partie). Il y a donc de fortes chances que leur distribution et leur abondance spatiale comme leurs préférences écologiques ne soient pas encore tout à fait fixées, donc détectables.

4.3.2.5.) Influence des types de constructions

Le seul paramètre socio-écologique qui soit apparu associé à l'abondance des rongeurs (toutes espèces confondues) est le type de certains micro-habitats au sein des sites de piégeages. En effet, des rendements de piégeage significativement supérieurs ont été trouvés dans les compartiments correspondant à des bâtiments en banco ainsi que dans ceux définis comme « autres », c'est-à-dire des boutiques en tôle dans 65% des cas. Au contraire, des abondances significativement inférieures ont été observées dans les cours des concessions. Enfin, aucun écart significatif de rendements n'a été détecté dans les huttes, les constructions en matériau définitif et en semi-dur.

Ensemble, ces résultats signifient qu'il y a relativement plus de rongeurs à l'intérieur des bâtiments en banco et dans les boutiques que dans les autres types de micro-habitats (hutte, maisons en matériau définitif et en semi-dur), et qu'à l'inverse, il y en a moins qui sont piégés à l'extérieur des constructions.

La prépondérance des rongeurs dans les boutiques est assez attendue : ces dernières sont fermées, généralement désordonnées car remplies de marchandises diverses, notamment de vivres qui sont le plus souvent très accessibles aux rongeurs. Ainsi, les boutiques des quartiers populaires de Niamey offrent « le gîte et le couvert » aux rongeurs (notamment *M. musculus* à GRM, et *M. natalensis* dans les autres localités d'habitation).

Par ailleurs, l'abondance supérieure des rongeurs dans les bâtiments en banco par rapport à celles trouvées dans les bâtiments en matériau définitif ou en semi-dur s'explique aisément par le niveau de salubrité de ces différentes constructions. En effet, les habitations en banco

correspondent à des logements habituellement plus défavorisés, où les infiltrations d'eau, donc les infractuosités, sont nombreuses et où de nombreux biens sont stockés et souvent entassés en vrac. Les maisons en semi-dur, *a fortiori* celles en matériau définitif, sont plus étanches et probablement moins accessibles pour les rongeurs.

Ce résultat (essentiellement dû ici aux *M. natalensis* qui représentent 65.7% des captures de rongeurs) rejoint parfaitement ceux trouvés dans des contextes urbains pourtant très différents, comme celui des quartiers de Makurdi au Nigéria, de Salinas Valley en Californie ou de la ville anglaise de Manchester, où les habitations les plus insalubres et les plus précaires sont aussi les plus infestés par les rongeurs (Langton et al., 2001 ; Bradman et al., 2005 ; Omu & Ati, 2010). Il est également en accord avec les patrons obtenus pour *R. norvegicus* à Durban, Afrique du Sud (Taylor et al., 2008). Néanmoins, dans cette dernière ville, les souris semblaient pouvoir coloniser tous les types de maisons sans prédisposition marquée pour les logements les plus pauvres (Taylor et al., 2008). Nous ne pouvons malheureusement pas vérifier cette dernière tendance concernant la souris à Niamey puisqu'elle y est confinée dans une unique localité populaire (GRM). Cependant, sur les 16 compartiments échantillonnés dans le quartier Grand Marché, 17 souris ont été capturées dans le seul compartiment en matériau définitif, tandis que 37 étaient prises dans 14 compartiments en banco et 7 étaient attrapées dans une boutique en tôle. Ces chiffres pourraient suggérer que *M. musculus*, à Niamey comme à Durban, colonise aisément tous les types de micro-habitats urbains, sans réelle préférence.

Compte tenu de ce qui précède, il était attendu que les huttes soient largement infestées par les rongeurs puisque ce type d'habitat héberge les personnes les plus démunies. Pourtant, les rendements qui y ont été obtenus ne présentaient pas d'écart relatif significatif. Nous expliquons ceci par le fait qu'elles sont généralement posées au milieu d'un vaste espace nu, que l'intérieur en est le plus souvent bien dégagé puisque les habitants ne possèdent que peu de stocks de vivres ou de biens. De plus, leurs enceintes, en sekko ou en tiges de mil, sont peu épaisses et ne fournissent pas d'abris aux rongeurs. Ceci explique probablement que l'abondance des rongeurs n'y soit pas particulièrement élevée.

Enfin, les abondances relatives les plus faibles ont été détectées dans les cours des concessions. Ceci s'explique probablement par le fait que les denrées stockées sont rares à l'extérieur des habitations et que les ressources attractives pour les rongeurs sont davantage regroupées à l'intérieur des maisons ou des boutiques. Cette interprétation est confortée par

les résultats obtenus par Fichet-Calvet et al. (2007) en milieu rural guinéen. Leur étude a en effet montré que les effectifs de *M. natalensis* à l'intérieur et à l'extérieur des maisons sont intimement liés aux saisons sèche et humide, et donc vraisemblablement à la disponibilité des ressources. Dans une ville comme Niamey, les espèces citadines telle que *M. natalensis* trouvent incontestablement davantage de ressources dans les maisons. De plus, les cours sont généralement des espaces bien dégagés où les rongeurs sont probablement plus vulnérables face aux prédateurs (ex. chouettes, hiboux, chats).

Nous avons ici utilisé le type de matériau comme indice de salubrité et de précarité sociale. Etant donné qu'il s'agit là du seul facteur socio-écologique qui soit apparu comme significativement lié aux rendements de rongeurs, il est désormais important d'affiner nos résultats en identifiant les paramètres structurels et sociaux précis effectivement liés à l'abondance des rongeurs dans les foyers, celles des *M. natalensis* notamment. Pour cela, il serait possible de s'inspirer de certains protocoles utilisés dans d'autres études menées aux Etats-Unis (ex. Bradman et al., 2005) ou au Nigéria (ex. Omudu & Ati, 2010) afin de définir des indicateurs réalistes et adaptés à la situation des villes sahéennes (ex. étanchéité, fissures et trous muraux, état du toit, type de sols, encombrement et propreté des pièces, latrines, constitution de denrées stockées, degré et type d'ameublement, activités et revenus des habitants, etc).

4.4.) Interactions entre rongeurs natifs et invasifs

Un autre facteur majeur de la distribution d'une espèce donnée de rongeurs au sein de la ville de Niamey est la présence / absence des autres espèces de rongeurs. En effet, un des résultats les plus marquants de nos analyses est la quasi-exclusion spatiale que l'on observe entre les rongeurs commensaux natifs, i.e. *M. natalensis*, et les rongeurs commensaux invasifs, i.e. *M. musculus* et *R. rattus*. Cette exclusion est forte puisqu'elle apparaît même au niveau des localités du piégeage standardisé (hors jardins) : 3 localités n'abritent que des invasifs (ABA, KIR et GRM), tandis que 15 autres n'abritent que des natifs ; seules 2 localités abritent à la fois des rongeurs natifs et invasifs (CYA et CGA). Lorsque l'on considère le niveau plus fin des sites de piégeages (standardisés et opportunistes ; N = 198), ce patron est encore plus marqué puisque nous n'avons trouvé des *M. natalensis* et des *R. rattus* ensemble que dans trois sites (deux concessions des Corniches Yantala et Gamkalleye, et le Petit

Marché), soit 1.5% des sites seulement. De même, aucun site n'a révélé la présence simultanée de *M. natalensis* et de *M. musculus*. Ceci est largement conforté statistiquement puisque les analyses de co-occurrence montrent des ségrégations hautement significatives entre *Mastomys* et *Rattus* d'une part, et *Mastomys* et *Mus* d'autre part ($p < 0.004$ quel que soit le couple d'espèces, et que l'on considère ou non les sites ABA et KIR dans l'analyse).

Comment expliquer une telle exclusion spatiale ? Deux hypothèses principales peuvent être immédiatement formulées. La première (hypothèse 1) stipule que les rongeurs invasifs ne réussissent à s'installer que dans des niches écologiques laissées vacantes par les espèces natives. La seconde (hypothèse 2) repose sur un processus de remplacement des rongeurs natifs par les rongeurs invasifs à la suite de l'arrivée de ces derniers. Nous nous proposons de discuter ces deux modèles en nous focalisant d'abord sur les interactions *M. natalensis* / *R. rattus*.

4.4.1.) *Mastomys natalensis* et *Rattus rattus*

Le premier scénario implique plusieurs attendus : (i) les invasifs doivent être absents des milieux habituellement exploités par les natifs ; et (ii) à l'inverse, les invasifs doivent être inféodés à des milieux que les natifs ne colonisent habituellement pas.

Plusieurs de nos résultats contredisent ces attendus, et nous permettent ainsi de pouvoir raisonnablement rejeter l'hypothèse 1. En effet, les rats noirs semblent avoir une prédilection pour certains marchés (PEM et GRM-M) ou des infrastructures « modernes », c'est-à-dire des sites de type industriel (ABA et KIR), des gares routières (WAD-1), des bâtiments publics (PGP, HPO et NPO) ou des immeubles (TER). A l'inverse, les *M. natalensis* sont essentiellement associés aux habitations plus traditionnelles. Néanmoins, nous avons pu identifier deux concessions (dans les localités CYA et CGA) et une boutique en tôle (à BAN) où des *R. rattus* étaient présents, parfois en très grand nombre (CGA) et associé à *M. natalensis* (CYA). Les exemples de rats noirs dans les habitations traditionnelles en banco sont même nombreux dans les autres villes et villages étudiés dans le cadre de la deuxième partie de ce travail (cf. ci-dessous). De plus, plusieurs *M. natalensis* ont été capturés dans des marchés (PEM) et des entrepôts de type industriel de Niamey (RTO), comme ailleurs dans d'autres villes du Niger (Say, Tillabéri, cf. deuxième partie ci-dessous).

Tout ceci implique que les *M. natalensis* peuvent vivre dans les milieux identifiés ici comme favorables aux rats noirs, ce qui contredit fortement la possibilité que le rat noir ne colonise que les niches laissées vacantes par *M. natalensis* (hypothèse 1).

Au contraire, l'hypothèse du remplacement des natifs par les invasifs (hypothèse 2) apparaîtrait robuste si (i) certains des sites que l'on peut supposer favorables au rat noir étaient encore exploités par des rongeurs natifs (i.e. le remplacement n'a pas eu lieu ou n'est pas encore complet), et (ii) qu'à l'inverse, des sites où les espèces locales sont habituellement dominantes soient envahis par des individus de l'espèce invasive.

Là encore, nos résultats sont largement compatibles avec ces attendus puisque certains entrepôts de Niamey (RTO) n'abritent que des *M. natalensis* (N = 13), et que le Petit Marché (PEM) héberge à la fois des *M. natalensis* et des *R. rattus*. De même, les quartiers d'habitation sont largement dominés par *M. natalensis* (cf. ci-dessus) ; pourtant, les trois exemples détaillés précédemment (CYA, CGA et BAN) démontrent que le rat noir peut pénétrer et s'installer dans les maisons, habituellement caractérisées par *M. natalensis*, et même y proliférer puisque 19 individus ont été capturés dans la même maison à CGA.

Ces observations sont largement en accord avec l'hypothèse de l'élimination à Niamey de *M. natalensis* par *R. rattus* lorsque ce dernier s'installe (hypothèse 2).

Se pose alors la question de savoir pourquoi le rat noir n'est pas disséminé à travers toute la ville ? L'explication la plus vraisemblable est probablement d'ordre chronologique : l'espèce n'aurait pas eu assez de temps pour envahir l'intégralité de Niamey. En effet, la capitale nigérienne est d'origine très récente (~110 ans ; cf. introduction). Par ailleurs, les deux quartiers d'habitations où des *R. rattus* ont été trouvés (CYA et CGA) datent des années 1960s (Adamou, 2012), tout comme les deux sites industriels ABA et KIR qui ont été construits en 1967. Le Grand Marché a été construit en 1954. Le Petit Marché a une origine plus ancienne (1929 pour les premiers édifices ; Sidikou, 2011) mais les rats noirs y sont trouvés à côté de *M. natalensis*, ce qui suggère une invasion de ce site relativement récente. Autrement dit, *R. rattus* semble avoir été introduit à Niamey assez tardivement, et qu'il a eu tout au plus 50 ans pour s'installer, proliférer et disperser à travers la ville. Il est possible que ces quelques décennies (au maximum) n'aient pas été suffisantes pour conquérir l'ensemble de la capitale. En conséquence, il est probable que ce processus de remplacement des rongeurs natifs par des rongeurs invasifs n'en soit qu'à un stade précoce. En effet, les sites où le remplacement des *Mastomys* par *R. rattus* semble achevé restent peu nombreux : les rats

noirs sont à ce jour essentiellement confinés à des sites de types industriels ou d'échanges (gare, marchés), probablement parce que les individus invasifs y sont directement introduits (cf. deuxième partie). Autrement dit, la dispersion généralisée et la colonisation massive des quartiers d'habitations de la capitale par cette espèce pourraient n'en être qu'à leurs prémices. Il y a fort à parier qu'elle s'étende rapidement au sein de la ville dans les décennies à venir. En effet, les situations observées ailleurs dans le Monde et en Afrique laissent présager une installation pérenne et à grande échelle du rat noir à Niamey, à l'image de ce qui a été observé dans certaines grandes agglomérations du Nigéria (ex. Omudu & Ati, 2010 ; Ebenezer & Burubai, 2012), en Casamance au Sénégal (Duplantier et al., 1991), en Guinée (Fichet-Calvet et al., 2005), en RDC (ex. Kalémé et al., 2011), en Afrique du Sud (Bastos et al., 2011) ou à Madagascar (ex. Duplantier & Rakotondravony, 1999 ; Duplantier et al., 2003 ; Tollenaere et al., 2010).

Notons que dans plusieurs de ces exemples, le rat noir a totalement (ou presque totalement) éliminé les espèces natives face auxquelles il s'est retrouvé. Comment peut-on expliquer qu'un tel remplacement spécifique soit possible, en général comme dans le cas particulier de Niamey ? Plusieurs mécanismes non exclusifs sont envisageables.

Tout d'abord, il est possible que le rat noir soit beaucoup plus compétitif que *M. natalensis*, et qu'il finisse par s'approprier toutes les ressources du milieu (abri et nourriture). Ainsi, des inventaires de rongeurs domestiques menés dans quelques villages du Mozambique ont suggéré qu'un grand nombre de rats noirs pouvait réguler le nombre de *M. natalensis* présents dans les maisons (Belmain et al., 2003). En effet, les deux espèces occupent les mêmes espaces puisqu'on les trouve fréquemment ensemble dans les mêmes habitations (ex. Belmain et al., 2003 ; cette étude ; Dobigny, pers. comm.) où il est probable qu'elles exploitent au moins partiellement les mêmes ressources alimentaires.

Il a été montré que certaines populations de *R. rattus* pouvaient éliminer des intrus conspécifiques dans le cas de fortes densités insulaires (Granjon & Cheylan, 1989), mais aussi que *M. natalensis* pouvait être très agressif envers d'autres espèces congénériques (cf. *Mastomys* sp.3 dans Granjon et al., 1986). Malheureusement, il n'existe à notre connaissance aucune étude se focalisant sur les relations d'agression entre les *Mastomys* et les *Rattus*. Compte tenu de leurs mensurations nettement supérieures, il est possible que les rats noirs éliminent physiquement les *M. natalensis* lors des contacts interspécifiques, mais ceci reste entièrement à démontrer.

R. rattus pourrait par ailleurs disposer de meilleures capacités reproductrices que celles de *M. natalensis*, ce qui mènerait à une saturation du milieu par la première espèce. Cependant, cette hypothèse nous apparaît peu vraisemblable puisque *M. natalensis* est *a priori* plus prolifique (gestation de 21-22 jours, moyenne de 8.9 embryons par femelle gestante, 6 petits par portée en captivité ; Duplantier et al., 1996 ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009) que *R. rattus* (gestation de 20-22 jours, moyenne de 5.6 embryons par femelle gestante, 5.4 petits par portée en captivité ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009). Dans le cas particulier de Niamey, nous avons montré que les deux espèces se reproduisaient toute l'année (cf. plus bas), ce qui ne peut donc pas fournir d'avantage particulier à l'un ou l'autre de ces taxons. Par ailleurs, nous avons trouvé à Niamey un nombre moyen d'embryons par femelle gestante de 8.4 (N=129) chez *M. natalensis* contre 5.88 (N=24) chez *R. Rattus*. Autrement dit, *M. natalensis* devrait être plus compétitif que *R. rattus* du point de vue reproductif, ce qui suggère fortement que la reproduction n'explique pas le remplacement de l'espèce native par l'espèce invasive.

Une autre hypothèse qui mériterait d'être explorée est celle du rôle d'éventuels pathogènes. En effet, il est possible que le rat noir invasif ait été introduit avec des parasites auxquels les espèces natives, dont *M. natalensis*, pourraient être très sensibles. Si la transmission de ces parasites invasifs aux rongeurs natifs était possible dans la nature, alors leur circulation dans la communauté des rongeurs locaux pourrait procurer un avantage compétitif important aux rongeurs invasifs. Une telle situation a été documentée à plusieurs reprises (modèle du « spill over » ; cf. introduction), notamment dans le cas des rats noirs introduits accidentellement sur l'Ile Christmas. En effet, ces derniers ont importé des parasites sanguins, *Trypanosoma lewisi*, qui ont contribué à décimer totalement les populations de rongeurs indigènes (Pickering & Norris, 1996 ; Wyatt et al., 2008). Il est intéressant de remarquer ici que ce même *T. lewisi* a déjà été identifié en Afrique de l'Ouest chez des rats noirs invasifs (Sénégal : Howie et al., 2006 ; Niger : Dobigny et al., 2011a). La prévalence de ce parasite est même très forte (10 / 14, soit 71%) dans les populations de *R. rattus* des villages de la vallée du fleuve (i.e. Karey Kopto, Boumba) au sud ouest du Niger (Dobigny et al., 2011a). Enfin, un cas de transmission à une espèce native a été détecté chez un individu d'*Acomys johannis* capturé au cœur du Parc National du W ; néanmoins, aucun des 23 *M. natalensis* testé n'a été trouvé porteur (Dobigny et al., 2011a). D'autres pathogènes pourraient être de bons candidats à un « spill over » (ex. *Leptospira* spp., virus, helminthes intestinaux), et des études sur les échantillons récoltés dans le cadre de la présente étude sont en cours afin de tester une telle hypothèse (coll. CBGP Montpellier et UCAD Dakar).

4.4.2.) Le cas de *Mus musculus*

A Niamey, le cas de la souris domestique est surprenant : malgré une excellente piégeabilité, *M. musculus* n'a été détectée que dans une zone restreinte du cœur de la ville (i.e. autour du Grand Marché, sur les bordures du Gountou Yéna et à l'Hôtel des Postes). En revanche, elle y était extrêmement abondante et semble avoir totalement évincé les *M. natalensis*. Si il ne fait aucun doute qu'il s'agisse bien là d'une population invasive, ses origines géographique et temporelle sont totalement inconnues à ce jour et mériteraient probablement que l'on y prête une attention particulière, d'autant que cette espèce a envahi de nombreux biotopes dont de nombreuses villes à travers le Monde (ex. Gomez et al., 2008 ; Omudu & Ati, 2010 ; Bonhomme et al., 2011 ; Panti-May et al., 2012 ; revue dans Granjon & Duplantier, 2009 pour l'Afrique Soudano-Sahélienne).

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons pas formellement rejeter l'hypothèse selon laquelle les populations de souris seraient en recul dans la ville de Niamey. Cependant, son implantation puis sa progression au nord du Sénégal (Duplantier et al., 1997 ; Granjon & Duplantier, 2009) laisse peu de doutes sur sa capacité à coloniser des milieux anthropisés sahéliens. Il en va de même pour le milieu urbain subsaharien en général (ex. Omudu & Ati, 2010 ; Kalémé et al., 2011). De plus, en terme de rendement spécifique, c'est avec *M. musculus* que nous avons obtenu les meilleurs résultats à Niamey, ce qui suggère de très fortes densités (cf. plus bas). Enfin, la seule population obtenue (GRM, piégée en janvier 2011) présentait de nombreuses femelles gestantes (11/20, soit 55% des femelles adultes), de nombreux juvéniles (16/60, soit 26.7% des animaux) et de mâles actifs (19/24, soit 79.2% des mâles adultes), ainsi qu'une moyenne de 4.1 embryons par femelles gestantes (N=11). Ceci démontre une forte fécondité, du moins pendant la saison sèche et froide. Sans le démontrer, tout ceci (forte densité et reproduction active) ne va pas dans le sens d'un déclin de la population de souris du quartier Grand Marché (GRM) ; bien au contraire.

En revanche, il serait possible d'imaginer qu'elle soit cantonnée à un seul et unique quartier, sans réussir à disperser plus avant. Pourtant, une fois encore, nos observations de terrain, nos enquêtes et nos analyses (ACM 1 à 3) ne montrent aucune différence socio-écologique notable entre quartiers, ce qui ne laisse entrevoir aucun argument environnemental pouvant expliquer la restriction spatiale de *M. musculus* à GRM. Une autre possibilité

consisterait à mettre en avant la compétition entre espèces de rongeurs, les populations de *M. natalensis* empêchant la diffusion de la souris invasive dans les autres quartiers. Car, en effet, certaines études menées dans des villes d'Amérique du Sud ont montré que la souris était peu compétitive face à certaines espèces natives (Gomez et al., 2008). Néanmoins, à Niamey, *M. natalensis* a apparemment disparu ou fortement régressé là où la souris est dominante (i.e. à GRM). Donc l'espèce native ne semble pas être un obstacle à la propagation de *M. musculus*. Ceci est d'ailleurs en accord avec les données obtenues à Makurdi, Nigéria, où la souris est plus abondante que *M. natalensis* dans les deux quartiers où ces espèces sont toutes les deux présentes (cf. Tab. 1 dans Omodu & Ati, 2010).

Autrement dit, nous ne voyons pas de facteurs physiques ou biologiques susceptibles d'expliquer de façon convaincante le cantonnement actuel de *M. musculus* à GRM.

Au contraire, tout ce qui précède conforte largement l'idée selon laquelle la souris est en pleine expansion à Niamey. Le fait qu'elle ne soit présente que dans une seule zone, centrale et très commerçante, s'explique probablement par une introduction récente suite aux activités humaines, et une invasion qui n'en est qu'à ses débuts. Seuls des suivis à intervalles réguliers permettront de répondre rigoureusement à la question d'une distribution croissante de *M. musculus* dans la capitale nigérienne.

4.4.3.) Interactions entre rongeurs invasifs

Comme nous venons de le voir, l'exclusion spatiale entre taxons commensaux est assez marquée au sein de la ville de Niamey, et les sites où deux espèces citadines co-existent sont relativement rares. Par exemple, il est intéressant de noter que nous n'avons pas obtenu de *M. musculus* au cœur même du marché Grand Marché (GRM-M) alors qu'elle était ultra majoritaire dans les habitations alentours (63/70, soit 90% des captures) ; au contraire, seuls quelques *R. rattus* ont été capturés dans le marché (GRM-M ; N=4), tandis que relativement peu ont été attrapés dans les maisons environnantes (GRM : 7/70, soit 10% des captures).

Bien qu'une exploration plus poussée, du marché lui-même notamment, soit nécessaire pour asseoir nos résultats, ceci suggère des interactions négatives, voire une exclusion entre ces deux espèces invasives. Cependant, si tel est le cas, le processus est très récent, voire en cours, en tous cas inachevé, puisque les deux espèces cohabitent dans un site (deux pièces différentes de l'Hôtel des Postes ; HPO) et même dans trois compartiments (deux ateliers

traditionnels du quartier Grand Marché, GRM ; au sein d'une chambre dans une maison en banco au bord du Gountou Yéna, GOU).

L'introduction de ces deux espèces s'effectue probablement via le trafic des marchandises déversées sur le marché (cf. deuxième partie pour l'exemple de *R. rattus*). La présence du rat noir et l'absence de la souris dans le marché lui-même d'une part, et la présence massive de la souris et celle marginale du rat noir dans les alentours du marché d'autre part, suggèrent deux invasions concomitantes puis un partage du milieu ou, alternativement, deux invasions successives (la souris puis le rat noir) avec élimination de la souris par le rat noir. Bien entendu, ces scénarios sont totalement spéculatifs et mériteraient d'être testés formellement. Une cartographie plus fine de la distribution spatiale des rongeurs du Grand Marché et de ses environs, ainsi qu'une meilleure compréhension de l'histoire de la bioinvasion de *M. musculus* en tant que telle à Niamey seraient deux préalables indispensables pour répondre à ces questions.

Dans les deux cas, cela implique des interactions fortes, et notamment une compétition, entre *Mus musculus* / *R. rattus*. Ainsi, certains auteurs ont observé que le rat noir dominait la souris domestique dans les milieux ruraux, mais que le rapport de force pouvait s'inverser en milieu commensal (cf. Panti-May et al., 2012). Pourtant, à Makurdi, au Nigéria, *M. musculus* a été capturée beaucoup moins fréquemment que *R. rattus* dans les trois quartiers où les deux espèces coexistent (respectivement 56 et 324 captures) ; de plus, d'une façon plus générale, *R. rattus* était largement prédominant (58.2% de l'ensemble des captures, contre seulement 3.9% pour la souris) et la seule espèce présente dans tous les sites urbains prospectés (Omudu & Ati, 2010). Cependant, l'histoire de l'invasion des villes nigérianes par *M. musculus* et *R. rattus* est aujourd'hui totalement inconnue ; par ailleurs, les conditions environnementales n'y sont pas tout à fait comparables à celles de villes sahéliennes telles que Niamey ; enfin, la présence de *R. norvegicus* au Nigéria constitue une différence notable en terme de communautés de rongeurs urbains. Or tous ces facteurs interagissent de façon complexe, et souvent spécifique, selon les contextes historique et biologique, ce qui peut induire des patrons extrêmement divergents (Russell & Clout, 2004).

En d'autres termes, des études complémentaires seront indispensables pour tenter de prédire l'évolution des communautés de rongeurs citadins de Niamey : si l'expansion du rat noir fait peu de doutes, quelle en sera l'amplitude ? Quel rôle à court, moyen et long termes

peut jouer l'interaction avec la souris domestique ? Que deviendront les populations natives, notamment celles commensales de *M. natalensis* ? Enfin, quel impact aurait l'invasion de la capitale nigérienne par *R. norvegicus* sur le devenir de ces deux espèces ?

Autant de questions essentielles qu'il sera important de se poser, et ce pour des raisons autant fondamentales qu'appliquées. En effet, l'évolution de la structure des communautés de rongeurs urbains aura des implications fortes pour la sécurité alimentaire (ex. destructions des stocks domestiques et industriels, infestation des périmètres irrigués) et pour la santé publique (importation et circulation de pathogènes, tant natifs qu'exotiques).

4.5.) Conséquences pour la lutte contre les rongeurs en milieu urbain

4.5.1.) Tentative de calcul des densités de rongeurs citadins

En rapportant le nombre de rongeurs capturés dans chacun des 172 sites du piégeage standardisé (hors jardins, mais avec les sites industriels ABA et KIR) à leur superficie respective, il nous a été possible de calculer la densité de rongeurs par unité de surface (Tab. 7) : celle-ci atteint 34.78 individus / hectare pour l'ensemble de notre dispositif citadin. A noter que sans les deux sites industriels ABA et KIR (qui présentent tous les deux de très grandes superficies incluant de très vastes cours extérieures), cette valeur remonte à 57.15 rongeurs / hectare sur l'ensemble des quartiers populaires d'habitations.

Si on ne considère cette fois que les localités où des *M. natalensis* ont été capturés (c'est-à-dire sans ABA, KIR et GRM), la densité de *M. natalensis* dans les quartiers d'habitations de Niamey varie de 4.9 et 193.6 individus / hectare (Tab. 7), pour une densité globale de 45.76 individus / hectare.

Par ailleurs, les densités de *R. rattus* dans les deux sites industriels étaient de 2.75 (KIR) et 11.33 (ABA) individus / hectare (Tab. 7). Celles observées dans les trois seules maisons où des rats noirs ont été capturés s'élevaient respectivement à 33.44, 100 et 15 000 individus / hectare. Bien entendu, ces derniers chiffres sont à manipuler avec précaution puisqu'aucun autre rat noir n'a été capturé dans les maisons immédiatement environnantes des deux quartiers concernés (CYA et CGA). Ils correspondent donc probablement à une concentration exceptionnelle et très localisée de *R. rattus* dans ces habitations (CYA : 4 individus sur 400 m² ; CGA : 18 individus dans 12 m² !!!).

Tableau 7 - Densités (nombre d'individus / hectare) calculées par espèce ou pour tous les rongeurs, ainsi que par quartier ou pour l'ensemble de notre dispositif standardisé (i.e. Niamey).

Localité	densités (individus / hectare)			
	<i>M. natalensis</i>	<i>R. rattus</i>	<i>M. musculus</i>	Rongeurs
BAF2	29,9	0	0	29,9
BOU	193,6	0	0	193,6
CGA	4,9	93,6	0	98,5
CYA	156,7	10,3	0	167,0
DAR	110,5	0	0	110,5
GAM	48,8	0	0	48,8
GNA	42,2	0	0	42,2
GRM	0	29,1	253,8	283,0
KAR	68,7	0	0	68,7
KOT	19,2	0	0	19,2
KOU	41,0	0	0	41,0
LMO	71,9	0	0	71,9
PKE	83,0	0	0	83,0
ROF	4,8	0	0	4,8
TCH	52,4	0	0	52,4
WAD	36,5	0	0	36,5
YAB	72,2	0	0	72,2
YAH	81,1	0	0	81,1
ABA	0	11,3	0	11,3
KIR	0	2,8	0	2,8
Niamey	27,2	4,2	3,4	34,8

Enfin, le quartier Grand Marché (GRM) a lui aussi fourni des valeurs vertigineuses puisque les densités de *M. musculus* dans les 7 concessions échantillonnées ont varié de 88.89 (2 individus dans une cour couverte de 225 m² et servant de cuisine) à 17 500 (7 individus dans une boutique de 4 m²) individus / hectare, pour une densité totale de 253.85 souris / hectare pour l'ensemble de la localité (Tab. 7). De même, dans deux ateliers de GRM où des rats noirs ont été capturés, nous avons pu calculer des densités atteignant 100 (2 individus dans 200 m²) et 5555.56 (5 individus dans 9 m²) rats noirs / hectare, pour une densité totale de 29.13 rats noirs / hectare sur l'ensemble du quartier GRM. En regroupant les deux espèces présentes, *M. musculus* et *R. rattus*, la densité totale de rongeurs dans la localité GRM est de 282.98 rongeurs / hectare (Tab. 7).

Ces valeurs sont fortes voire très fortes, et confirment l'omniprésence des rongeurs au sein de la ville de Niamey, comme nous l'avons déjà souligné plus haut. Cependant, elles sont à interpréter avec précaution, d'une part parce que le paysage urbain est très hétérogène et que nos sites de piégeages ne sont pas nécessairement représentatifs de l'ensemble d'une localité donnée ; et d'autre part parce que notre évaluation de la surface des sites de piégeage sur le terrain n'a été qu'approximative. Pourtant, il convient aussi de signaler que le nombre de rongeurs capturés est au mieux égal et plus vraisemblablement inférieur voire très inférieur au nombre réel de rongeurs présents dans chaque site, ce qui entraîne ici une sous-estimation des densités. Enfin, les surfaces utilisées pour calculer les densités de rongeurs sont celles des sites (donc souvent des « terrains » dans leur ensemble) ; or, nos rendements se sont avérés plus faibles dans les cours que dans les habitations elles-mêmes. Autrement dit, pour plus de rigueur, il aurait fallu effectuer le calcul des densités au niveau des compartiments (au minimum intérieur versus extérieur) plutôt qu'à celui des sites. Malheureusement, l'obtention des superficies respectives des bâtiments et des cours est complexe et difficile à mettre en œuvre sur le terrain. Une approche SIG pourrait peut être répondre à ce biais éventuel.

A ce stade, il convient donc simplement de retenir que les densités inférées ici sont probablement inférieures voire très inférieures à celles qui caractérisent effectivement l'intérieur des constructions de Niamey. A notre connaissance, les données concernant les densités de rongeurs sont nombreuses pour des espèces champêtres (ex. *Arvicanthis niloticus* à Fété-Olé, Sénégal : jusque 100 individus / hectare, Poulet, 1982 ; *Taterillus pygargus* à Fété-Olé, Sénégal : jusque 86 individus / hectare, Poulet, 1982 ; *Gerbillus nigeriae* à Kollo, Niger : jusque 120 individus / hectare, Nomao, 2001 ; *G. nigeriae* à Gangara, Niger : jusque 27 individus / hectare, Hima, 2010), mais elles restent excessivement rares pour des rongeurs urbains (ex. entre 4.1 à 101.6 *R. norvegicus* / hectare à Baltimore, USA ; Gardner-Santana et al., 2009), voire totalement inexistantes pour des agglomérations africaines.

4.5.2.) Problèmes associés aux rongeurs à Niamey (cf. article en annexe 2)

Bien entendu, de telles densités, *a fortiori* si elles sont stables au cours du temps suite à une reproduction continue (cf. plus bas), ne peuvent que s'accompagner de nuisances domestiques importantes. En effet, lors de nos enquêtes socio-écologiques conduites dans les 170 sites du protocole standardisé (sans ABA et KIR), 96% des personnes interviewées se sont plaintes de problèmes posés par les rongeurs, et ce sans qu'aucune différence

significative ne soit détectée entre les 18 localités : le problème « rongeurs » et sa perception par les habitants de Niamey est donc bien généralisé.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que la très grande majorité des répondants a identifié de façon indépendante les mêmes types de nuisances dues aux rongeurs.

En premier lieu, 63.1% (94/149) des personnes se plaignent de dégâts sur les vivres et les denrées stockées. Ceci n'est bien entendu qu'une confirmation massive des dommages que les rongeurs peuvent causer aux stocks de nourriture (cf. introduction). L'intérêt particulier de ce résultat est néanmoins qu'il correspond ici à une enquête réalisée en milieu urbain tandis que la quasi-totalité des études se focalisent habituellement sur les cultures et les zones rurales (ex. Tuan et al., 2003 ; Sang et al., 2003 ; Makundi et al., 2005). Un seul quartier de la capitale nigérienne semble se différencier des autres, celui la Corniche Gamkalleye (CGA) où aucune des 8 personnes ayant fourni des réponses exploitables n'a fait mention de ce type de dégâts. Bien qu'il soit difficile d'interpréter sans ambiguïté ce cas très atypique, il est possible qu'il s'explique par la communauté propre à ce quartier. En effet, la quasi-totalité des ménages y vivent essentiellement de la pêche dans le fleuve Niger, et pourraient ne pas constituer de stocks de vivres importants et/ou à long terme.

Par ailleurs, et de façon peut-être moins attendue, des dégâts sur les biens matériels ont été signalés de façon récurrente, sans différence détectable entre quartiers : 47.3% (71/150) des gens se plaignent de dommages sur les maisons (ex. trous dans les murs), 19.5% (29/149) de dommages sur les meubles, et 16.8% (25/149) de dommages ou souillures sur les vêtements.

En accord avec notre étude, les dégâts sur les maisons ont aussi été fréquemment mentionnés dans deux zones rurales du Sénégal où 70-80% des personnes interrogées en ont signalés (Duplantier & Handschumacher, non publié, cités par Granjon & Duplantier, 2009). En particulier, il semble que les trous creusés par les rongeurs favorisent la pénétration de l'eau lors des fortes averses de la saison des pluies, ou, dans certains cas d'habitations riveraines, lors des crues du fleuve, comme plusieurs témoins l'ont d'ailleurs spontanément déclaré. Beaucoup de maisons de Niamey étant en banco (742/1220, soit 60.8% des compartiments des 170 sites prospectés ici), une telle perte d'étanchéité peut rapidement affaiblir les infrastructures.

Le cas des meubles et des vêtements revêt peut-être un caractère particulier. En effet, ces deux types de biens ont des valeurs socioculturelles importantes. Les meubles en bois peint sont relativement rares dans les habitations et sont considérés comme précieux, d'autant qu'ils

sont généralement achetés par les parents à leur fille lors de son mariage. De la même façon, les vêtements peuvent avoir une valeur symbolique puisqu'ils sont surtout portés lors de cérémonies (baptêmes, mariages, célébrations religieuses, etc). A plusieurs reprises, on nous a signalé des nids voire des portées de rongeurs dans les lieux de stockage des habits (caisses, valises, etc), ce qui semblait clairement choquer les gens. Autrement dit, il est possible que les forts pourcentages obtenus ici soient quelque peu trompeurs en ce sens qu'ils pourraient révéler des événements peu fréquents mais marquants. Cependant, des chiffres similaires, et même plus importants, ont été recueillis dans les villages sénégalais (25-44% pour les vêtements, et 13-20% pour les meubles ; Duplantier & Handschumacher, non publié, cités par Granjon & Duplantier, 2009).

Une proportion non négligeable des interviews signale également des nuisances diverses relevant de divers type de « gênes » (bruit, peur ou dégoût : 15/168, soit 8.9% ; saleté et détritrus : 8/150 soit 5.3%). Et, plus surprenant, 9 cas de morsures (sur 168 réponses exploitables, soit 5.4%) nous ont été signalés, ce qui est plus élevé que les témoignages recueillis au Sénégal (2-3.5% ; Duplantier & Handschumacher, non publié, cités par Granjon & Duplantier, 2009). Les gens nous ont généralement spécifié que ces morsures surviennent pendant le sommeil au niveau des orteils ou des doigts. Bien que ces attaques soient rarement impliquées dans la transmission de pathogènes (excepté lors d'infections secondaires ; Granjon & Duplantier, 2009), elles constituent une preuve supplémentaire du contact très étroit qui existe entre les rongeurs citadins et les hommes. Ceci pose de sérieuses questions quant aux conséquences en terme de santé publique (Mills & Childs, 1998), et reste d'autant plus inquiétant dans des villes comme Niamey où la proximité de nombreux autres animaux (64.7% des 170 concessions abritées des bovins, 28.8% des ovins et/ou des caprins et 15.8% de la volaille) pourrait favoriser la circulation d'une grande diversité de microbes.

A ce propos, un autre résultat majeur de notre enquête est l'absence totale de mention (ou même de questions !) du lien possible entre les rongeurs et des problèmes d'ordre sanitaire. Ceci est très différent de ce qui a été obtenu dans une ville européenne comme Manchester, Royaume-Uni, où 96% des personnes interrogées associaient les souris, les rats et les maladies (Marshall & Murphy, 2003). Pourtant, plusieurs pathologies humaines dans l'épidémiologie desquelles les rongeurs interviennent sont connues au Niger (ex. leishmaniose : Laporte, 1988 ; Gaultier et al., 1989 ; Develoux et al., 1992 ; brucellose : Gidel et al., 1974 ; toxoplasmose : Julvez et al., 1996 ; rickettsioses : Julvez et al., 1997), et de nombreuses autres restent probablement à découvrir (cf. Dobigny et al., 2011a). C'est la

raison pour laquelle des campagnes de sensibilisation sur le rôle des rongeurs dans le maintien et la circulation de maladies devraient être envisagées.

Enfin, insistons sur le fait que ce qui précède s'appuie sur la perception des populations locales. Bien qu'incontestablement informatives, il serait judicieux de confirmer et de quantifier précisément ces appréciations subjectives par des relevés adéquates (ex. estimations de pertes de denrées stockées, comptage de trous dans les murs, etc).

4.5.3.) Éléments de lutte contre les rongeurs domestiques

Les densités de rongeurs inférées et le niveau de nuisances que ces derniers induisent doivent nous alerter sur la nécessité d'interventions visant à en limiter la population à des niveaux supportables.

Au cours de nos enquêtes dans les 169 sites des quartiers d'habitations (une personne n'a pas souhaité répondre à ces questions), 32 répondants seulement (32/169, soit 18.9%) ont déclaré mettre en œuvre des stratégies spécifiquement destinés à lutter contre les rongeurs (autres que la présence des chats ; cf. plus bas). Il s'agissait de l'emploi de poisons (24/169, soit 14.2%), de pièges tapettes (6/169, soit 3.5%) ou des deux à la fois (2/169, soit 1.2%) (cf. Tab. 8 pour un bilan par localité).

Dans les deux sites industriels (ABA : abattoirs ; KIR : usine de décorticage de riz), le personnel nous a confirmé utiliser la lutte chimique de façon récurrente.

Nos analyses, réalisées à l'échelle des localités (18 quartiers d'habitations, 2 sites industriels ABA et KIR), montrent que les rendements de capture de rongeurs ne sont pas corrélés avec le nombre de sites où une lutte (tapettes et/ou poisons) est organisée. La même tendance est observée si l'on ne prend en compte que les sites à *M. natalensis*. En revanche, le résultat est moins clair dans le cas de *R. rattus*, puisque la relation entre rendement et lutte est significative avec ABA et KIR et présente une pente positive (i.e. plus la lutte s'intensifie, plus le nombre de rats noirs augmente !), mais ne l'est plus si ces deux sites industriels sont supprimés. Ce dernier cas est probablement un artéfact dû à deux facteurs concomitants. D'une part, ABA et KIR sont des localités à part entière, mais qui ne sont constituées que d'un seul site : la lutte y était donc présente à 100% ; tandis que dans les localités correspondant aux quartiers d'habitations, il n'existe qu'une minorité de sites où la lutte est

pratiquée (46% des sites au maximum ; Tab. 8). D'autre part, les captures de rats noirs ne se sont effectuées que dans deux localités d'habitations avec des rendements moyen (CGA : 5.8%) à faible (GRM : 2.3%), ainsi que dans les deux sites industriels avec des rendements faible (KIR : 2.9%) à plus élevé (ABA : 7.1%). Ceci signifie aussi que 16 localités d'habitations présentent des rendements de capture de *R. rattus* égaux à zéro ! Ensemble, ces deux tendances (très grande majorité de rendements nuls quel que soit le niveau de lutte, et deux rendements > 0 sur quatre dans deux sites avec 100% de lutte) mènent à une corrélation à pente positive significative. En d'autres termes, nous pensons qu'il n'est pas possible ici d'interpréter ce résultat et que l'effet de l'utilisation de poisons et/ou de tapettes sur l'abondance de rats noirs reste à évaluer.

Tableau 8 - Pourcentages de sites par localité du protocole standardisé où les personnes interrogées déclarent avoir recours aux raticides et/ou aux pièges tapettes, ou qui mentionnent la présence de chats domestiques ou errants.

Localité	lutte (% sites / localité)		
	tapettes	poison	chats
BAF2	0	30	60
BOU	25	12,5	62,5
CGA	0	44,4	100
CYA	0	7,1	57,1
DAR	37,5	0	75
GAM	0	46,2	100
GNA	0	18,2	54,5
GRM	0	0	14,3
KAR	5,9	17,6	50
KOT	0	42,9	85,7
KOU	0	8,3	83,3
LMO	0	0	28,6
PKE	0	0	44,4
ROF	0	0	25
TCH	20	20	40
WAD	14,3	0	100
YAB	0	0	100
YAH	0	11,1	100
ABA	0	100	100
KIR	0	100	100

Au contraire, nos résultats dans les quartiers d'habitations sont méthodologiquement plus robustes, et tendent à suggérer que le contrôle des rongeurs (notamment *M. natalensis* et *M. musculus*) à l'aide de tapettes traditionnelles ou de poisons est globalement inefficace.

Néanmoins, ces résultats sont à prendre avec beaucoup de précautions. En effet, la mise en œuvre d'une lutte n'a été identifiée que sur la base des témoignages des personnes interviewées. Outre la fiabilité d'une telle information, il nous est impossible de préciser la fréquence, la date de la dernière application et la qualité de la stratégie de lutte employée. En effet, une personne peut signaler l'utilisation de pièges et/ou de poison alors que cette dernière a eu lieu par exemple une seule fois et/ou il y a très longtemps. De même, ces efforts de lutte correspondent tous à des initiatives personnelles : les habitants qui les développent ne sont donc pas nécessairement compétents et ne bénéficient jamais d'encadrement. C'est la raison pour laquelle nous pensons qu'il serait indispensable de mener des campagnes expérimentales dans les quartiers de Niamey afin de vérifier rigoureusement la pertinence du piégeage et de la lutte chimique sur la réduction et la résilience des populations de rongeurs commensaux.

En effet, des travaux antérieurs menés dans des villages du Mozambique ont montré que l'utilisation de pièges dans les maisons pouvaient diminuer de façon importante les populations de *R. rattus* et *M. natalensis* à la condition d'être intensive et de longue haleine (Belmain et al., 2003). D'une façon plus générale, et bien que largement débattu, l'emploi de rodenticides ou de stratégies de piégeages rigoureuses se généralisent, parfois à grande échelle, notamment dans les zones rurales d'Asie du Sud-Est et, dans une moindre mesure, d'Afrique de l'Est (revue dans Leirs, 2003). Enfin, les rendements de capture obtenus dans le cadre de notre étude restent tout à fait encourageants dans le cadre d'une lutte puisqu'ils ont varié entre 2.2% et 22% (cf. Tab. 4), et que nous avons parfois réalisé jusqu'à 28 captures dans une même concession en 4 nuits successives seulement.

Nous pouvons doré et déjà affirmé que le type de pièges utilisés est un facteur important puisque, à Niamey, les pièges Sherman sont associés à des rendements nettement supérieurs à ceux obtenus avec les pièges grillagés. Ceci étant, cela n'est valable que pour les espèces strictement domestiques (*M. natalensis* et *M. musculus*), et n'est plus vrai pour *R. rattus* qui est aussi bien capturé avec l'un ou l'autre de ces pièges.

Par ailleurs, nous avons pu démontrer ici que, contrairement à ce qui est observé dans les populations « sauvages » (ex. *M. natalensis* : Leirs et al., 1997 ; *A. niloticus* : Poulet, 1982 ; *R. rattus* : Delattre & Lelouarn, 1981), les espèces urbaines étudiées ici présentent une reproduction continue et l'apparition de juvéniles s'étale sur toute l'année. Or, les stratégies de lutte contre les rongeurs, pour être efficaces, doivent empêcher l'émergence des jeunes

individus, et donc cibler les périodes de basses densités qui correspondent généralement aux saisons précédant immédiatement la reproduction (Leirs, 2003). Autrement dit, à Niamey, un contrôle des populations de rongeurs ne pourra être efficace que s'il est permanent.

De même, compte tenu de l'omniprésence des rongeurs dans la ville, il est évident que la lutte ne peut être conçue qu'à une échelle relativement large : éliminer les rongeurs d'une concession s'avérera inutile si les concessions voisines ne sont pas traitées également. Autrement dit, cela nécessitera une organisation communautaire et concertée, qui s'appuiera sur l'implication des habitants de la zone cible, ceux-ci ayant été au préalable informés et sensibilisés. En effet, la participation des populations locales est d'autant plus importante que nous avons pu montrer ici que les rongeurs citadins étaient préférentiellement capturés à l'intérieur des habitations et des boutiques. Il conviendra donc de cibler ce type d'espaces en priorité.

Sans tout cela, il semble fort peu réaliste d'espérer diminuer significativement les densités de rongeurs urbains (Marshall & Murphy, 2003).

Le cas des chats mérite une attention particulière. En effet, il a déjà été montré que l'action ou même la simple présence de prédateurs pouvaient contribuer à limiter significativement les populations de rongeurs dans les milieux sauvages ou agricoles (ex. Voznessenkaya et al., 2003 ; Naidenko et al., 2003 ; Ojwang & Oguge, 2003). Or, les félins sont généralement considérés comme des prédateurs naturels des petits mammifères. Au cours de nos enquêtes, ils ont été cités par 115 personnes sur 170 (67.6%) comme une méthode de lutte contre les rongeurs (Tab. 8). A Niamey, les chats sont soit domestiques, soit errants, bien qu'il ait été difficile de faire la distinction entre les deux catégories. Cependant, en ne considérant que la présence de chats (mentionnée lors des interviews) d'où qu'ils viennent, nous avons trouvé une relation hautement significative entre le nombre de sites où des chats sont signalés et le rendement de capture de rongeurs. Bien que cette corrélation ne soit plus valable si on considère les espèces indépendamment, notre résultat suggère la possible efficacité des populations de chats pour limiter l'abondance des rongeurs dans la ville de Niamey. Il convient néanmoins de considérer ceci avec précaution car nous n'avons pas pu vérifier de façon formelle la présence effective et pérenne des chats dans les concessions, ni quantifier leur population.

L'impact des chats sur les rongeurs reste très controversé. Si il est généralement admis qu'ils en sont des prédateurs efficaces, aucune étude scientifique ne permet de l'affirmer véritablement (Langton et al., 2001). Au contraire, des travaux récents ont montré que les

chats exerçaient des pressions de prédation faibles sur les rats dans la ville américaine de Baltimore (Glass et al., 2009), et qu'ils consommaient très peu de rongeurs commensaux dans celle de Cambridge, en Angleterre (Fitzgerald & Turner, 2000, cités par Langton et al., 2001). Néanmoins, parce que les chats ne présentent que peu de risques pour la santé publique (toxoplasmose mise à part ; cf. annexe 3), qu'ils n'impliquent aucun coût pour les habitants, et qu'ils représentent les seuls prédateurs possibles et acceptables en milieu urbain, cela mériterait incontestablement d'être étudié plus avant dans le contexte sahélien.

Enfin, la présence de rongeurs invasifs dans la ville de Niamey a des implications fortes en terme de lutte. En effet, outre les mesures à prendre contre les rongeurs en général (cf. ci-dessus), il convient de plus d'éviter une réinfestation dans le cas particulier d'espèces importées. Autrement dit, une éradication locale n'est en aucun cas suffisante et doit s'accompagner de l'identification des sources d'individus colonisateurs afin d'y organiser une lutte parallèle et/ou d'interrompre les flux d'individus. Ceci fait l'objet de la deuxième partie de notre étude.

DEUXIEME PARTIE :

INVASION DU RAT NOIR

DANS LA MOYENNE VALLEE DU FLEUVE NIGER

1.) Problématique

Dans certaines circonstances, les cours d'eau peuvent constituer une barrière géographique et donc un frein majeur à l'expansion des populations et des espèces (ex. les espèces de rongeurs du genre *Taterillus* en Afrique de l'ouest : Dobigny et al., 2005). De même, la fragmentation de l'habitat par des infrastructures humaines telles que les routes peut constituer un frein important à la dispersion de certaines autres (ex. les moustiques du genre *Aedes* dans les Grandes Antilles : Hemme et al., 2010 ; Mahabir et al., 2012). Cependant, dans le cas de la dispersion des animaux commensaux à travers le Monde, ni les routes, ni les cours d'eau ni même les mers ou les océans ne semblent jouer ce rôle de barrière physique puisque leur franchissement s'effectue grâce à l'homme et sa technologie. Au contraire, les axes routiers et de navigation constituent bien souvent des voies de dispersion privilégiées (ex. Matisoo-Smith & Robbins, 2004 ; Searle et al., 2008a, 2008b ; Lebarbenchon et al., 2010). Bien sûr, le rat noir ne fait pas exception (ex. Audoin-Rouzeau & Vigne, 1994 ; Tollenaere et al., 2010 ; Kaleme et al., 2011). Ainsi, il semble avoir été importé sur la côte sénégalaise par les bateaux des explorateurs Portugais au XVème siècle, puis avoir pénétré à l'intérieur des terres au cours de la première moitié du XVIIème siècle à la faveur du commerce le long du fleuve Sénégal (Duplantier et al., 1991). Plus récemment, l'intensification des échanges routiers a accéléré sa diffusion vers le reste du territoire sénégalais (Konecny, 2009). Néanmoins, mis à part cet exemple, les modalités d'invasion du rat noir en Afrique de l'Ouest restent très mal connues.

A la différence du Sénégal, le Niger est un pays enclavé (Fig. 16) où le trafic routier joue un rôle crucial dans les échanges de marchandises avec les ports du Golfe de Guinée (Ghana, Togo, Bénin, Nigéria, etc). En particulier, Niamey, la capitale, est connectée à l'est du pays par une voie goudronnée qui s'étire jusqu'au lac Tchad, drainant ainsi les flux de marchandises provenant de (ou allant à) Dosso (et, de là, vers Gaya puis le Bénin), Maradi,

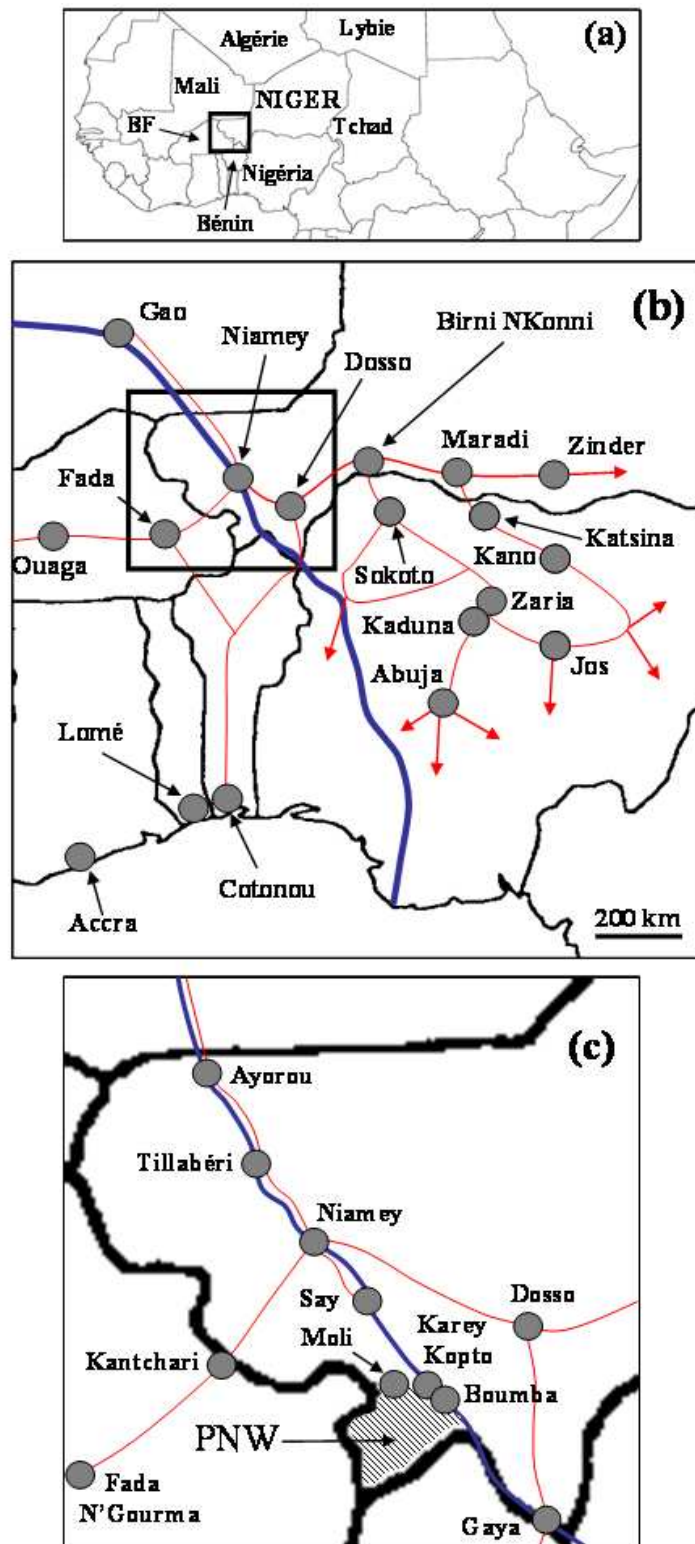


Figure 16 - Zone d'étude : (a) localisation du Niger à et des pays frontaliers à l'échelle du sous-continent ; (b) principales villes et axes routiers connectant Niamey à ses environs ; (c) villes, villages et routes goudronnées du sud ouest nigérien. Les routes sont indiquées en rouge, le fleuve est tracé en bleu. Les principales villes et les villages mentionnés dans le texte sont symbolisés par des points gris. Le Parc National du W est représenté par la surface hachurée.

Zinder, etc ... (et de là, vers les grandes villes du nord Nigéria). Elle est également reliée au Burkina-Faso, donc aux ports maritimes de Cotonou, Lomé et Accra, via la route goudronnée qui relie Niamey, Fada N’Gourma et Ouagadougou.

Par ailleurs, dans le quart sud ouest du pays, le fleuve Niger joue aussi un rôle important de trait d’union avec le Nigéria et le Bénin au sud, et avec le Mali au nord (Fig. 16). Le fleuve est ainsi le lieu d’un intense trafic de grandes pirogues remplies de nombreuses denrées.

Compte tenu de nos connaissances sur le lien intime entre les voies de communications et de commerce et les routes de dispersion du rat noir, et compte tenu de la présence de *Rattus rattus* dans des sites essentiellement industriels et/ou commerciaux de la ville de Niamey (cf. première partie), il nous est apparu légitime d’évaluer le rôle du trafic routier et/ou fluvial dans le mode d’invasion de cette espèce au Niger.

Nous nous sommes donc fixés les objectifs suivants :

- (i) dresser un état des lieux du niveau d’invasion du rat noir dans le sud ouest du Niger, notamment le long des axes routiers et fluviaux qui connectent Niamey ;
- (ii) étudier la structuration génétique des populations au sein de la capitale ;
- (iii) la comparer à celle observée au niveau de l’ensemble du sud ouest du pays.

Ces objectifs spécifiques doivent nous permettre de répondre aux questions relatives au degré de connectivité des populations de *Rattus rattus*, ainsi qu’à leur(s) mode(s) de dispersion dans cette partie du pays. En particulier, nous nous sommes focalisés sur le rôle respectif des trafics piroguier et routier dans la colonisation de la ville de Niamey.

De telles informations sont indispensables à toute proposition visant à gérer de façon appropriée ce ravageur invasif.

2.) Matériel et Méthodes

2.1.) Campagnes de piégeages et interviews

Afin d’étudier le degré et les modalités d’invasion du rat noir dans le sud ouest du Niger, nous avons besoin de mener plusieurs campagnes de piégeages dans divers villes et villages, hors de Niamey (cf. ci-dessous). Néanmoins, dans chaque localité, nous nous sommes focalisés sur le rat noir ; autrement dit, nous avons concentré nos efforts sur des sites où le rat

noir était le plus susceptible d'être présent (sites industriels, entrepôts, marchés) et/ou sur des sites où certains témoignages nous prédisaient sa présence.

Comme lors de la première partie concernant l'étude des communautés de rongeurs de la ville de Niamey, les mêmes méthodes de piégeage ont été employées pour réaliser les captures : des pièges grillagés et des pièges Sherman ont été appâtés avec de la pâte d'arachide et du soubala puis placés dans divers sites pendant une ou plusieurs nuits (cf. première partie).

En complément de ces piégeages qui avaient pour objectif de vérifier la présence du rat noir et, si possible, de réunir au moins 20 à 30 individus dans chaque localité, nous avons effectué des interviews informels afin d'obtenir un maximum d'information, notamment dans les localités où nous n'avions pas pu obtenir de preuves directes (piégeage, cadavres) de sa présence. Il est à noter que, dans ce cas, nous avons veillé à ne pas influencer les réponses des personnes interrogées : les questions étaient ouvertes, leurs descriptions libres et interprétées *a posteriori*.

Les localités ciblées ont été sélectionnées par rapport à leur situation géographique vis-à-vis de Niamey, ainsi que pour leur position le long des voies de communication fluviales et routières (Fig. 16) :

- (i) Say et Boumba : au bord du fleuve, en aval de Niamey, mais situés à l'extérieur des axes routiers principaux ;
- (ii) Tillabéri : au bord du fleuve, en amont de Niamey, et sur la route goudronnée provenant de Gao au Mali et menant à Niamey ;
- (iii) Gaya : au bord du fleuve, en aval de Niamey, et aussi sur l'axe routier provenant du Bénin en direction de Niamey via Dosso ;
- (iv) Dosso : carrefour routier où se rejoignent les deux axes routiers qui relient Niamey aux villes de l'est du pays, donc à celles du Nigéria d'une part, et au Bénin via Gaya d'autre part.

2.1.1.) Gaya

La ville de Gaya (11.877° N ; 3.451° E) est située à 300 km de Niamey par la route, et à environ 280 km par le fleuve Niger. Elle est située sur la rive gauche du fleuve et fait frontière avec la République du Bénin.

Elle constitue un grand pôle commercial à la fois fluvial et routier. Les grandes pirogues chargées de marchandises qui font des allers-retours entre le Mali et le Nigéria ravitaillent ou transitent par Gaya qui constitue ainsi une halte majeure où les denrées sont fréquemment chargées et déchargées. De plus, des va-et-vient non négligeables de petites pirogues existent entre Gaya et les villages environnants. Malheureusement, à notre connaissance, ce trafic piroguier, généralement organisé par des commerçants haoussas, n'a jamais été quantifié. Il est réduit au minimum entre la fin de la saison sèche et la fin de la saison des pluies : ceci s'explique par la baisse du niveau du fleuve ainsi que par la prépondérance des activités agricoles pendant cette période.

La ville est aussi un carrefour routier important puisque Gaya est une halte incontournable pour la plupart des camions provenant du Bénin en général, du port de Cotonou en particulier. Les véhicules continuent ensuite vers Dosso (cf. plus bas) via la RN2 ; de là, ils approvisionnent les villes de l'est du Niger (Dogondoutchi, Birni N'Konni, Maradi, Zinder, etc) et du nord du Nigéria (Sokoto, etc), ou, alternativement, se dirigent à l'ouest vers Niamey via la RN1. Ce trafic routier est très important.

Gaya semble constituer un lieu de peuplement ancien puisque l'histoire traditionnelle « datable » la mentionne déjà à la fin du XVIIème siècle (Hama, 1967).

Des séances de piégeages ont été réalisées à Gaya du 21 au 25 juillet 2011. Plusieurs sites ont été ciblés avec un effort de piégeage total de 304 nuit-pièges :

- (i) 90 nuit-pièges (20 grillagés et 10 Sherman pendant 3 nuits) à l'intérieur de maisons du quartier populaire de Dendi Kourey. Ce dernier, essentiellement construit en banco, est situé dans le quart sud-ouest de la ville, en bordure du fleuve.
- (ii) 100 nuit-pièges (20 grillagés et 5 Sherman pendant 4 nuits) à l'intérieur d'habitations et de boutiques du quartier nord de la ville, situé loin du fleuve.
- (iii) 44 nuit-pièges (12 grillagés et 10 Sherman pendant 2 nuits) dans des maisons en banco d'un quartier de pêcheur au bord du fleuve à l'ouest de la ville.
- (iv) 20 nuit-pièges (10 grillagés pendant 2 nuits) dans des boutiques situées en face du parking des douanes nigériennes où stationnent les camions en transit.

(v) 50 nuit-pièges (20 grillagés et 5 Sherman pendant 2 nuits) dans des boutiques du marché central de la ville.

Dans le but de compléter les informations relatives au piégeage, des discussions informelles ont été engagées avec deux habitants de la ville. En particulier, nous avons cherché à vérifier si ces personnes connaissaient les rongeurs en général, et le rat noir en particulier.

2.1.2.) Boumba

Boumba est un grand village situé sur la rive gauche du fleuve (12.409° N ; 2.840° E) qui existe depuis longtemps, probablement bien avant la célèbre bataille qui s'y est déroulée en 1896 (Hama, 1967). Il est aujourd'hui caractérisé par la présence d'un très grand marché hebdomadaire traditionnel fréquenté par les gens de la région mais aussi par des piroguiers en provenance de Gaya, du Nigéria et du Bénin. Il est aussi relié à Gaya, à la RN2 (entre Dosso et Gaya) et à la RN1 (entre Niamey et Dosso) par des pistes latéritiques où le trafic reste néanmoins relativement peu important, sauf peut-être les jours de marché où davantage de véhicules et de marchandises circulent entre Boumba et les villages alentours.

Des piégeages précédents avaient déjà été réalisés en 2007 dans plusieurs habitations de Boumba, et plusieurs rats noirs y avaient été capturés (Dobigny et al., 2011). Nos piégeages avaient donc ici pour vocation de vérifier le maintien de *R. rattus* à Boumba quelques années plus tard, et de compléter les premiers échantillons de façon à constituer une population représentative plus conséquente.

Pour ce faire, 563 nuit-pièges (402 grillagés et 161 Sherman) ont été effectuées entre le 25 et le 30 juillet 2011 dans 33 maisons (en banco ou en paille), 5 entrepôts de céréales en séko et un moulin à grain, tous situés à l'intérieur du village.

Bien que la présence du rat noir à Boumba, au moins en 2007, était certaine, nous avons enquêté auprès de 14 villageois par petits groupes de 3 à 4 personnes, et ce de façon à appréhender leurs connaissances générales sur le rat noir.

2.1.3.) Dosso

Située à 145 km à l'est de Niamey par la RN1, Dosso (13.042° N ; 3.198° E) est le chef lieu de la région du même nom. La ville est très ancienne puisqu'elle existait déjà à la fin du XVIème siècle (Hama, 1967). Un poste militaire colonial y est installé en 1898 (Salifou, 2010). Aujourd'hui, elle constitue un carrefour de grande importance pour le trafic routier puisque les routes goudronnées RN7 venant de Gaya (donc du Bénin) au sud et RN1 venant de l'est du pays (donc aussi du Nigéria) s'y rejoignent avant de gagner la capitale. Ainsi, la ville est une étape fréquente pour beaucoup des camions qui ravitaillent Niamey en marchandises. Au sein de notre dispositif expérimental, Dosso est la seule localité située loin du fleuve Niger et uniquement connectée à Niamey par la route.

Nous avons piégé à Dosso du 18 au 21 juillet 2011 à raison de 427 nuit-pièges :

- (i) 108 nuit-pièges (21 grillagés et 15 Sherman pendant 3 nuits) dans deux entrepôts industriels de l'Office des Produits Vivriers du Niger (OPVN) et de la Direction Régionale de l'Agriculture, tous deux situés en plein cœur de la ville. L'un contenait des stocks de céréales, l'autre des semences et du matériel agricole.
- (ii) 165 nuit-pièges (40 grillagés et 15 Sherman pendant 3 nuits) dans des boutiques et des ateliers informels situés dans la partie est de la ville au bord de la RN1.
- (iii) 102 nuit-pièges (17 grillagés et 17 Sherman pendant 3 nuits) également dans des boutiques et des ateliers informels, mais situés cette fois dans la partie sud de la ville au bord de la RN7.
- (iv) 52 nuit-pièges dans des bâtiments (habitations, moulin à grains), essentiellement en banco, du centre ville.

La présence du rat noir a été immédiatement confirmée par des cadavres d'individus observés sur un dépotoir proche d'un de nos sites de piégeage. C'est la raison pour laquelle nous n'avons pas entrepris d'enquêtes poussées auprès des habitants de Dosso. Les quelques échanges que nous avons eus à propos des rongeurs confirment seulement qu'ils connaissent bien le rat noir.

2.1.4.) Say et Hamma Dendi

Say est située au sud de Niamey, sur la rive droite du fleuve Niger. Le premier village de Say fût créé au début du XIX^{ème} siècle, puis l'installation de deux érudits musulmans en 1825 provoque l'affluence de disciples, transformant rapidement le village en petite ville (Hama, 1967). A la fin du XIX^{ème} siècle, Say constituera la tête de pont des expéditions coloniales françaises pendant quelques années avant de céder sa place à des localités situées plus en amont, dont Niamey (Salifou, 2010 ; cf. plus haut).

Elle est aujourd'hui reliée à Niamey par ~60 kms de route goudronnée (RN27) le long de laquelle peu de camions circulent : le trafic routier, peu important, y est essentiellement composé de taxi-brousses et de voitures personnelles faisant la liaison entre les deux villes, ou qui se rendent vers les villages de la région du Parc National du W (en effet, l'unique piste latéritique desservant le PNW, cul-de-sac routier, à partir de Niamey bifurque quelques kilomètres avant Say). Aucune autre connexion routière n'existe à ce jour entre Say et les localités du sud du pays.

Say est une halte pour les pirogues provenant des villages environnants qui viennent se ravitailler dans le marché de la ville. En revanche, Say est relativement peu connectée au trafic des grandes pirogues qui naviguent entre Gaya et Niamey, probablement à cause de sa trop grande proximité avec la capitale.

Du 21 au 25 juin 2011, 338 nuit-pièges (166 grillagés et 172 Sherman) ont été réalisées dans 9 sites différents de la ville de Say proprement dite (entrepôts, habitations, boutiques, jardins). Malheureusement, uniquement des *Arvicanthis* et des *Mastomys* avaient été capturés après 2 à 4 nuits selon les sites. De plus, 16 interviews réalisés laissaient planer le doute quant à la présence du rat noir dans la ville même : soit les gens étaient convaincus de son absence, soit les descriptions fournies étaient incompatibles ou largement ambiguës (cf. résultats plus bas). En revanche, un habitant de Hamma Dendi qui commerce occasionnellement à Say nous a convaincu de sa présence massive dans son village. C'est la raison pour laquelle nous avons organisé une nouvelle cession de piégeage là-bas.

Hamma Dendi est un petit hameau situé sur la rive gauche du Niger (13.050° N ; 2°617 E) à 7 kms en aval de Say. D'après le chef de village, il a été fondé vers 1964 par quelques habitants d'un autre village, Tondi Fou, situé à 4 kilomètres à l'est du fleuve. Les gens de

Hamma Dendi sont essentiellement agriculteurs, mais la proximité du fleuve les pousse de plus en plus à s'adonner à la pêche.

Aucune route ne relie Hamma Dendi aux autres localités, si ce n'est quelques rares pistes pour les charrettes. Aucun véhicule ne peut y avoir accès à cause des koris et des collines qui entourent le village. Nous n'avons d'ailleurs observé aucune voiture sur place pendant notre séjour.

Les piroguiers du village ont une activité essentiellement locale (pêche, traversée du fleuve, trajet jusque Say, etc). En revanche, Hamma Dendi sert d'escale pendant la période des hautes eaux (octobre, novembre) pour les pêcheurs professionnels qui partent vers le delta intérieur du fleuve Niger, au Mali, afin d'y effectuer des campagnes saisonnières. A l'aller comme au retour, leurs grandes pirogues, souvent chargées de familles entières (parfois même de leur petit bétail et leurs volailles) s'y arrêtent fréquemment.

Au total, 326 nuit-pièges (214 grillagés et 112 Sherman) ont été réalisées entre le 26 juin et le 4 juillet 2011 uniquement dans des maisons en banco de Hamma Dendi. Ces piégeages ont été accompagnés par 9 interviews. Compte tenu de la présence du rat noir qui a rapidement été confirmée (cf. résultats de piégeage ci-dessous), nous avons essentiellement cherché à recueillir des informations sur les liens éventuels entre le trafic piroguier et la présence de *R. rattus*.

2.1.5.) Tillabéri

Tillabéri, chef lieu actuel de la région du même nom, existait déjà au début du XIXème siècle puisque des razzias y sont signalées par plusieurs sources dans les années 1830s (Hama, 1967). Située à 115 kms au nord de Niamey, cette ville de moyenne importance est située au bord du fleuve ainsi que sur la RN1 goudronnée qui relie Niamey à Ayorou, et, de là, Gao, au Mali. Le trafic routier y est modéré, et reste essentiellement le fait de véhicules légers (voitures) ou semi-légers (taxi-brousses).

En revanche, Tillabéri a une position importante pour le trafic piroguier entre Niamey et le Mali. En effet, Ayorou, un important village situé à la frontière malienne qui possède un marché traditionnel hebdomadaire qui réunit de nombreux agriculteurs, pasteurs et pêcheurs, n'est qu'à 85 kms au nord de Tillabéri (Fig. 16). Autrement dit, cette dernière se situe à mi-chemin entre Niamey et cet important centre fluvial. De ce fait, la ville constitue une étape importante pour le trafic piroguier sur le tronçon entre Niamey et le Mali. Par ailleurs, la zone

de Tillabéri est une importante région rizicole dont la production est largement écoulee par les pirogues circulant sur le fleuve en direction de Niamey ou du Mali.

Une campagne de 609 nuit-pièges (351 grillagés et 268 Sherman) a été organisée dans différents sites de la ville et sa périphérie entre le 13 et le 16 juin 2011 :

(i) 81 nuit-pièges (23 grillagés et 4 Sherman pendant 3 nuits) dans des entrepôts de stockage (riz, son de blé et graines de coton) et dans des magasins de pièces détachées pour machine de l'usine de décorticage de riz (Riz du Niger). Cette dernière présente la même conformation, le même type de bâtiments et les mêmes activités que l'usine de décorticage de riz échantillonné à Niamey (cf. KIR, première partie).

(ii) 174 nuit-pièges (34 grillagés et 24 Sherman pendant 3 nuits) dans les locaux (maisons en banco de manœuvres, locaux abandonnés en matériaux définitifs, entrepôts abandonnés et haies d'épineux jouxtant les habitations) de la station de recherche de l'Institut National de Recherche Agronomique du Niger (INRAN). Elle se trouve à deux kilomètres au nord de la ville, le long de la RN1 et au bord du fleuve.

(iii) 120 nuit-pièges (21 grillagés et 19 Sherman pendant 3 nuits) dans des magasins de stockage (cartons, semences, tuyauterie, matériel divers) de la coopérative agricole de Tillakaina.

(iv) 54 nuit-pièges (9 grillagés et 9 Sherman pendant 3 nuits) dans les salles de stockage de viande, ainsi que dans les haies d'épineux qui longent les bâtiments de l'Abattoir régional de Tillabéri.

(v) 180 nuit-pièges (30 grillagés et 30 Sherman pendant 3 nuits) dans des entrepôts de stockage (riz) et deux habitations en banco dans la coopérative de production de riz de Dakaina.

Au cours de ce séjour, nous avons également interrogé 29 personnes pour tenter d'évaluer leur connaissance des rongeurs en général, du rat noir en particulier, et ce afin de récolter d'éventuels témoignages de la présence du rat noir dans la zone de Tillabéri. Parmi elles : trois manœuvres de l'usine de décorticage de riz (site i) ; deux manœuvres qui travaillaient et habitaient au sein de la station de l'INRAN (site ii) ; trois agents de la Direction Régionale de la Protection des Végétaux ; un ingénieur agronome de l'Office National des Aménagements Hydro-Agricoles (ONAHA) qui se plaignait de dégâts de rongeurs dans les périmètres rizicoles de Namari Goungou situés en amont de la ville ; trois agriculteurs membres de la coopérative agricole de Dakaina ; un piroguier local. De plus, nous avons profité d'une

réunion du groupe de gestion de la coopérative de Tillakaina (site iii) pour discuter avec 16 des participants.

2.2.) Dissections et prélèvements

Le sacrifice et la dissection de tous les rongeurs piégés dans les différents sites sus-cités ont été réalisés selon les mêmes procédures que lors des suivis menés à Niamey (cf. première partie). De même, tous les animaux ont été pesés et mesurés, et leur état sexuel vérifié comme décrit plus haut. Enfin, les mêmes prélèvements ont été effectués, à l'exception du sang sur sérobuvar et des prélèvements impliquant du tampon ARN (RNA Later, Sigma). Aucun caryotype n'a été réalisé.

Autrement dit, les rongeurs de Say et Hamma Dendi, Boumba, Gaya, Dosso et Tillabéri ont été prélevés pour :

- un rein (éthanol 96°C),
- une rate (éthanol 96°C),
- le rectum (éthanol 96°C),
- le tube digestif (éthanol 96°C),
- une partie du foie et du cœur (éthanol 96°C),
- puces et/ou tiques, le cas échéant (éthanol 96°C).

Ces organes ont été destinés aux mêmes types d'analyses que ceux des rongeurs de Niamey (cf. première partie).

2.3.) Génotypage microsatellites

2.3.1.) Principe

La génétique des populations regroupe l'ensemble des techniques et des méthodes d'analyse de la variation génétique, donc héréditaire, au sein des espèces (revue dans Gouyon et al., 1997). Elle permet notamment d'étudier l'évolution des fréquences alléliques et génotypiques (i.e. les variations génétiques) dans ou entre des populations d'êtres vivants, sous l'influence des différentes forces évolutives (dérive génétique, mutation, migration et sélection).

Ces informations sont également essentielles à la définition de groupes ayant une signification biologique fonctionnelle. C'est le cas en biologie de la conservation où il est important d'identifier les écosystèmes et/ou les zones qui fonctionnent ensemble d'un point de vue écologique pour pouvoir préserver efficacement la diversité qu'ils abritent. A titre d'exemple, les girafes du Niger ont longtemps été considérées comme proches de celles du nord Cameroun et du Tchad. Pourtant, des études génétiques récentes ont montré qu'elles étaient en fait assez différentes de toutes les autres girafes d'Afrique, et qu'elles devaient donc être gérées comme un cheptel à part entière, en évitant les croisements avec les autres populations (Hassanin et al., 2007). Elles constituent ainsi une unité fonctionnelle de conservation. Le même type d'analyses est de plus en plus souvent utilisé pour étudier l'origine de populations invasives. Ceci permet notamment de définir des unités dite d'éradication, c'est-à-dire de délimiter la zone au sein de laquelle la lutte doit être menée afin d'éviter les réinfestations (ex. Abdelkrim et al., 2007, 2010 ; Savidge et al., 2012).

Afin de pouvoir analyser finement la structure génétique des populations, il est nécessaire de disposer de marqueurs moléculaires (i.e. de portions d'ADN) qui soient suffisamment variables afin de pouvoir différencier chaque individu sur la base de son génotype et d'évaluer ensuite les relations entre populations sur la base des fréquences alléliques. Les microsatellites (aussi appelés « simple sequence repeats », ou encore « short tandem repeats » en anglais) constituent de tels marqueurs (revue dans Balaesque, 2007). En effet, ce sont des séquences génétiques co-dominantes (pour un même locus, il est possible de distinguer les hétérozygotes de chacun des homozygotes) correspondant à de courtes régions d'ADN présentant un motif de 2 à 5 nucléotides répété plusieurs fois (Harry, 2001). A titre d'exemple, le motif de base d'un locus microsatellite peut être constitué de deux nucléotides (ex. CA), et un de ses allèles peut correspondre à 3 répétitions de ce motif (ex. CACACA). Parce qu'il est sujet à de nombreuses mutations d'une génération à l'autre, le nombre de répétitions est généralement très variable ; ceci implique l'existence de nombreux allèles pour un même marqueur microsatellite, un allèle correspondant à un niveau de répétition donné (ex allèle 1 : CACACA, et allèle 2 : CACACACA). Cette grande variabilité peut se détecter au sein des populations (polymorphisme) et même des individus (hétérozygotie), tant et si bien que l'analyse d'un nombre suffisant de loci microsatellites permet généralement de déterminer un profil génétique propre à chaque individu. C'est ce que l'on appelle le « génotypage par analyse microsatellites ».

Dans le cadre de cette étude, nous avons étudié la structure génétique des populations de rats noirs du sud ouest nigérien via l'analyse de 17 loci microsatellites.

2.3.2.) Echantillonnage et extraction d'ADN

L'objectif de cette partie était de génotyper un nombre de rats noirs qui soit suffisant pour représenter diverses populations du sud ouest nigérien, celles de Niamey incluses (cf. première partie). Pour cela, nous avons extrait l'ADN de 25 rats noirs de Boumba (BOU, dont 17 individus issus de la campagne de piégeage de 2007), 31 de Dosso (DOS), 32 de Gaya (GAY), 29 de Hamma Dendi (SAY) et 115 rats noirs de Niamey. Parmi ces derniers, 32 étaient originaires des abattoirs (ABA ; cf. première partie), 24 de l'usine de décorticage de riz de Kirkissoye (KIR), 12 des entrepôts de la pépinière du Ministère de l'Agriculture de la Corniche Yantala (J-CYA), 4 d'habitations de Kombo, sur la Corniche Yantala également (CYA), 19 de la Corniche Gamkalleye (CGA), 13 du Petit Marché (PEM) et enfin 11 du Grand Marché et du quartier environnant (GRM et GRM-M, ci-dessous simplifié en GRM). Des spécimens ont également été capturés dans d'autres sites de la capitale (BAN, GOU, HPO, NPO, PGP, TER et WAD-1 ; cf. première partie), mais en effectif trop réduit à chaque fois ($N \leq 5$) pour être inclus dans les analyses de génétique des populations qui suivent.

L'ADN des 232 sus-cités animaux a été extrait à partir du cœur et du foie (ou, à défaut, de la patte) conservés dans de l'éthanol à 96° en suivant le protocole DNeasy Blood and Tissues (Kit QIAGEN). Les détails techniques de cette étape sont fournis dans l'annexe 12.

2.3.3.) Génotypage

Au total, 17 loci microsatellites disponibles pour *R. rattus* suite à des études antérieures (Gilabert et al., 2007 ; Loiseau et al., 2008) ont été utilisés pour génotyper les rats noirs du Niger. Pour amplifier ces loci, nous avons réalisé des PCR dites « multiplexes » (la PCR permet d'en amplifier plusieurs en même temps) ou « simplexe » (la PCR permet d'amplifier un seul locus microsatellite). Pour permettre l'amplification, des amorces de PCR correspondant aux régions jouxtant les loci microsatellites : contrairement au motif répété lui-même, ces régions flanquantes sont généralement conservées au sein de l'espèce, et permettent donc la réalisation de PCR à partir des mêmes amorces pour tous les individus. Les amorces contiennent des nucléotides marqués par un fluorochrome (différent pour chaque

locus dans le cas de PCR mutiplexes) qui sera détecté par spectrographie lors de la lecture des génotypes et permettra d'évaluer la longueur (donc le nombre de répétitions) du motif microsatellite.

Le protocole détaillé de ces expérimentations est fourni en annexe 12.

Les 17 loci ont été génotypés en deux kits. Le kit 1 regroupe les loci initialement développés à partir du génome de *Rattus norvegicus*, puis vérifiés sur *R. rattus* par Gilabert et al. (2007). Il est constitué de 8 loci microsatellites qui sont amplifiés à l'aide de trois PCR : les PCR 1 et 2 multiplexes pour les loci D10R20, D11R56, D5R83, D7R13, D16R81, D11M5 et D2M14, ainsi que la PCR 3 simplexe pour le loci D18R75.

Le kit 2, développé spécifiquement à partir d'ADN de *R. rattus* (Loiseau et al., 2008) est constitué de 9 loci microsatellites qui sont amplifiés par deux PCR multiplexes : RR17, RR21, RR22, RR54, RR67, RR68, RR93, RR107 et RR114.

Les 8 loci microsatellites du kit 1 ont été amplifiés à l'aide d'un kit PCR Multiplex (Qiagen) dans un volume réactionnel total de 10 µl contenant 0,2 µM de chaque amorce (l'une sens, ou « forward » ; l'autre anti-sens, ou « reverse »), 2 µl d'ADN de *Rattus rattus* ainsi que le tampon d'amplification Master Mix Multiplex (Qiagen, 1X) qui inclut la Taq polymérase, les dNTPs et le MgCl₂ (3 mM). Les conditions de PCR étaient les suivantes : (i) 15 minutes de dénaturation initiale de l'ADN à 95°C, suivies de (ii) 8 cycles comportant chacun une dénaturation de 94°C pendant 30 secondes, puis une hybridation de 90 secondes dont la température initiale commence à 67°C (cycle 1) mais diminue de 2°C à chaque cycle (donc jusque 53°C au cycle 8), et enfin une phase d'élongation à 72°C pendant 60 secondes, puis (iii) 25 cycles comportant chacun une dénaturation de 30 secondes à 94°C, puis une hybridation à 53°C pendant 90 secondes, et une élongation à 72°C pendant 60 secondes, et enfin (v) une extension finale à 60°C pendant 30 minutes.

La procédure d'amplification des 9 loci du kit 2 était légèrement différente de celle suivie avec le kit 1: (i) dénaturation initiale de l'ADN à 95°C pendant 15 minutes, suivie de (ii) 33 cycles comportant chacun une dénaturation initiale à 94°C pendant 30 secondes, puis une hybridation à 60°C pendant 90 secondes, et enfin une élongation à 72°C pendant 60 secondes, avant de terminer par (iii) une extension finale de 30 minutes à 60°C.

Au total, il a été réalisé 5 PCR par individu (3 PCR pour le kit 1, et 2 PCR pour le kit 2), toutes conduites sur des thermocycleurs de type ep gradient S (Eppendorf). Ces manipulations ont été menées sur des plaques de 96 puits (1 puit par PCR).

Une fois les amplifications effectuées, les plaques de génotypage sont préparées : chaque puits contient alors 2 μ L de produit PCR dilué auxquels sont ajoutés 15 μ L de solution de marqueur de taille (GS500 LIZ). Elles sont ensuite placées dans un séquenceur MegaBace 96 capillaires (modèle ABI3100, Amersham Biosciences) où une lecture automatique des profils génétiques va être réalisée. Le principe de ce séquençage est basé sur la migration des amplicons le long d'un capillaire où ils sont détectés grâce à la fluorescence des amorces (cf. ci-dessus). Les allèles aux différents loci sont ainsi identifiés grâce à leur taille (Fig. 17). La lecture des profils de migration (donc des longueurs des amplicons, et par conséquent des niveaux de répétition du motif de base du locus microsatellite considéré) s'effectue à l'aide du logiciel Genemapper version 4.1 (Applied Biosystems®, 2010). La taille des allèles est calibrée par la lecture simultanée d'individus au génotype connu, appelés individus « calibrateurs », qui servent ainsi de référence. Par ailleurs, la qualité de chaque profil génétique (pour chaque locus) est vérifiée visuellement et de manière indépendante par deux personnes : si la lecture est ambiguë, l'individu est génotypé à nouveau.

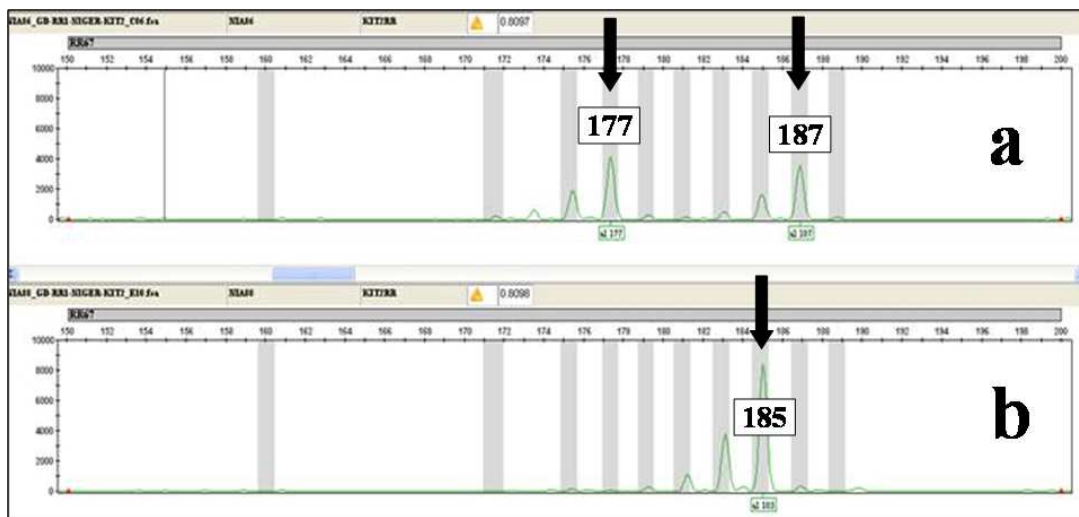


Figure 17 - Exemple de spectrogrammes obtenus après une PCR simplexe : deux individus (ici, a : NIA-86 ; b : NIA-87) sont ici génotypés pour un même locus (ici RR67). Les flèches noires indiquent les pics de fluorescence correspondant à la taille des allèles détectés. L'individu NIA-86 (a) est donc hétérozygote (avec un allèle de taille 177, et un autre de taille 187), tandis que l'individu NIA-87 (b) est homozygote (avec deux allèles identiques de taille 185).

Les données de génotypage ainsi obtenues et vérifiées sont compilées par individu et par locus sous Excel, et le tableau ainsi constitué sert de base aux analyses génétiques subséquentes.

2.4.) Analyse des données génétiques

2.4.1.) Analyses intra-populationnelles

Nous avons d'abord testé l'existence éventuelle d'un déséquilibre de liaison entre les 17 loci, en utilisant le logiciel Genepop v.4.1.2 (Raymond & Rousset, 1995). L'hypothèse nulle testée est l'indépendance statistique des loci (i.e. les loci ne sont pas physiquement liés sur les chromosomes). Compte tenu de l'absence de déséquilibre de liaison significatif (cf. plus bas), tous les loci ont été conservés pour l'ensemble des analyses suivantes.

Dans une population isolée, de taille infinie, panmictique et qui ne serait soumise à aucune des quatre forces évolutives (sélection naturelle, mutation, migration, dérive génétique), les fréquences alléliques et génotypiques restent constantes au fil des générations. On dit alors que les populations sont à l'équilibre de Hardy-Weinberg (Gouyon et al., 1997). Nous avons testé l'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque locus ainsi que pour l'ensemble des loci dans chaque population, via le logiciel Genepop v.4.1.2. Nous avons utilisé le Fis de Weir & Cockerham (1984) pour quantifier l'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg sous la forme d'un excès ou un déficit d'individus hétérozygotes à l'intérieur d'une population. Comme plusieurs tests sont réalisés, des corrections pour tests multiples (i.e. « False Discovery Rate ») ont été appliquées suivant l'approche de Benjamini & Hochberg (1995).

Les hétérozygoties attendues (H_e) et observées (H_o) ainsi que la richesse allélique moyenne par locus (A_r) corrigée par la méthode de raréfaction (c'est-à-dire qui tient compte de la plus petite taille d'échantillonnage de façon à ce que toutes les populations soient comparables) ont été calculées pour l'ensemble des locus dans chacune des onze populations présumées (i.e. hors Niamey : BOU, DOS, GAY, SAY ; intra-Niamey : ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR et PEM) en utilisant les logiciels GeneClass2 (Piry et al., 2004) et Fstat v.2.9.3.2 (Goudet, 2001). A noter que H_e et A_r sont considérés comme des estimateurs de diversité génétique robustes à la présence d'allèles nuls (Chapuis et al., 2008).

2.4.2.) Analyses inter-populationnelles

2.4.2.1.) Différenciation génétique

Pour chaque paire de populations, la différenciation génétique a été testée à l'aide du logiciel GenePop v. 4.1.2 en réalisant un test exact (méthode de Fisher), puis quantifiée en calculant le F_{st} (Weir & Cockerham, 1984) qui correspond à un indice de différenciation génétique (Wright, 1965).

2.4.2.2.) Recherche de migrants de première génération

Nous avons tenté de détecter les migrants de première génération en utilisant le logiciel GeneClass2 (Piry et al., 2004). Cette approche permet d'identifier les individus qui, génétiquement, semblent provenir instantanément d'une autre population que celle où ils ont été capturés. Il s'agit d'un test d'affectation qui attribue statistiquement chaque génotype individuel (tel que décrit par les 17 loci) à la population qui lui est la plus proche génétiquement. Le critère d'affectation utilisé a été celui de Rannala & Mountain (1997) et l'algorithme de simulation celui décrit dans Paetkau et al. (2004) pour un total de 1 000 individus simulés. Comme recommandé par Paetkau et al. (2004), la vraisemblance utilisée était celle de l'origine d'échantillonnage de chaque individu (L_h) étant donné que certaines populations sources ont pu ne pas être échantillonnées ; le seuil de probabilité a été fixé à 0.01 pour minimiser les erreurs de type I (i.e. le nombre de résidents incorrectement identifiés comme migrants).

2.4.2.3.) Structure génétique spatiale des populations

L'existence d'un patron d'isolement par la distance, ou IBD (pour « isolation by distance » en anglais ; i.e. augmentation de la différenciation génétique avec la distance géographique) a été testée à l'aide du logiciel de statistiques R (coll. K. Berthier, CBGP). Pour cela, nous avons effectué un test de Mantel entre le logarithme des distances euclidiennes (calculées à partir des coordonnées géographiques de chaque population) et les distances génétiques entre paires de populations [représentées par le ratio : $F_{st} / (1 - F_{st})$] (Rousset, 1997).

Par ailleurs, pour mieux comprendre la structure spatiale des populations, nous avons tout d'abord réalisé une analyse de « clustering » en nous basant sur la méthode récemment développée par Jombart et al. (2010) et appelée « Analyse Discriminante de Composantes Principales » (ou DAPC, pour « discriminant analysis of principal components » en anglais). Il s'agit en fait d'une analyse multivariée appliquée aux données génétiques et visant à identifier et décrire des groupes d'individus génétiquement proches (les clusters), ainsi que leurs relations respectives (Jombart et al., 2010). Son intérêt consiste entre autre dans le fait qu'elle se base sur l'étude des génotypes individuels sans hypothèse *a priori* sur leur population d'origine, ni sur le respect des équilibres de Hardy-Weinberg et de liaison, contrairement à d'autres méthodes.

Elle se décompose en deux étapes majeures (revue dans Jombart et al., 2010) :

- (i) Les données alléliques font d'abord l'objet d'une transformation via une Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette première étape permet d'obtenir des variables génétiques non corrélées et dont le nombre est inférieur au nombre d'individus analysés, ce qui est indispensable pour la suite de l'analyse (cf. analyse discriminante ci-dessous).
- (ii) Les CP font ensuite l'objet d'une Analyse Discriminante (AD) qui permet cette fois de maximiser les différences inter-groupes d'individus. Ceci requiert en amont l'identification de groupes génétiques. Lorsque ceux-ci sont inconnus ou incertains un algorithme de clustering (méthode du « k-means ») est utilisé pour identifier le nombre optimal (k) de groupes génétiques présents dans les données. Pour cela, l'algorithme k-means est répété en augmentant la valeur de k à chaque répétition. Les différentes solutions de clustering (valeurs de k) sont comparées en utilisant le Critère d'Information Bayésien (BIC pour « Bayesian Information Criterion » en Anglais). La solution optimale (la meilleure valeur de k) correspond à la plus faible valeur de BIC.

La DAPC fournit ensuite pour chaque individu une probabilité d'assignation aux k groupes génétiques ainsi inférés. Ainsi, cette probabilité constitue un bon indicateur de l'homogénéité des différents groupes, et, *a contrario*, de leur niveau de différenciation respectif.

Enfin, un autre avantage de la DAPC est de générer des représentations graphiques des liens entre clusters génétiques, ce qui permet de mettre à jour des structures génétiques même complexes, et en facilite l'interprétation au niveau spatial.

L'analyse discriminante (DAPC) des géotypes (17 loci) des 232 rats noirs du sud ouest nigérien a été menée avec le logiciel R à l'aide du programme adgenet v.1.3-4 (Jombart, 2008).

2.4.2.4.) Comparaison entre Niamey et les populations périphériques

Dans le but de décrire la distribution de la variation génétique au sein des populations de rat noir, nous avons comparé les niveaux de diversité génétique (i.e. A_r , la richesse allélique moyenne par locus corrigée ; H_e , l'hétérozygotie attendue) au sein de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) avec ceux des populations dites périphériques, c'est-à-dire échantillonnées hors de la capitale (BOU, DOS, GAY ou SAY).

Dans un premier temps, cette comparaison a été effectuée en utilisant des tests de permutation implémentés dans le logiciel Fstat v.2.9.3.2 qui permet de tester des différences de diversité (ici, A_r et H_e) entre deux groupes de populations (ici, populations de Niamey *versus* populations périphériques).

Dans un deuxième temps, nous avons considéré l'ensemble des localités intra-Niamey comme une seule et même population, puis nous avons comparé à nouveau les valeurs de A_r et H_e entre cette population et celles obtenues pour chacune des populations périphériques. Pour cela, nous avons utilisé des tests non paramétriques de signes et de rangs de Wilcoxon en considérant les 17 loci comme des réplicats.

Ces analyses ont été réalisées avec l'aide du logiciel Systat v.9 (SPSS, 1998).

4.2.4.5.) Voies de colonisation

Nous avons évalué l'importance des deux routes de colonisation de Niamey par le rat noir les plus plausibles au Niger, à savoir la route et le fleuve Niger.

Dans ce but, nous avons estimé les niveaux de différenciation génétique (F_{st}) pour toutes les paires de populations qui impliquaient un quartier de Niamey et une population hors Niamey. Les F_{st} de ces paires ont ensuite fait l'objet de comparaison deux à deux en fonction de la situation géographique des différentes populations. Sous l'hypothèse où le trafic routier influence davantage la variation génétique des rats noirs de Niamey que le trafic fluvial, l'attendu est que le F_{st} entre les quartiers de Niamey et les localités hors Niamey sous influence de la route soit plus élevé que le F_{st} entre les quartiers de Niamey et les localités hors Niamey sous influence du fleuve. Bien entendu, l'inverse est attendu sous l'hypothèse où

le trafic fluvial structure davantage la variation génétique à Niamey que ne le fait le trafic routier. Ainsi, nous avons comparé :

(i) les F_{st} entre chacune des populations de la vallée du fleuve Niger (BOU ou SAY) et chacune des populations de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR puis PEM) d'une part, avec les F_{st} entre DOS et chacune des populations de Niamey d'autre part (soit $N=21$ comparaisons) – ceci permet de comparer le rôle de la route uniquement, et celui du fleuve uniquement dans la structuration génétique observée ;

(ii) les F_{st} entre BOU ou SAY et chacune des populations de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR puis PEM) d'une part, avec les F_{st} entre GAY et chacune des populations de Niamey d'autre part (soit $N=21$ comparaisons) – ceci permet de comparer le rôle du fleuve uniquement avec celui conjoint de la route et du fleuve dans la structuration génétique observée ;

(iii) les F_{st} entre GAY et chacune des populations de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR puis PEM) d'une part, avec les F_{st} entre DOS et chacune des populations de Niamey d'autre part (soit $N=14$ comparaisons) – ceci permet de comparer le rôle conjoint de la route et du fleuve et celui de la route uniquement dans la structuration génétique observée ;

et (iv) les F_{st} entre BOU ou SAY et chacune des populations de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR puis PEM) d'une part, avec les F_{st} entre DOS ou GAY et chacune des populations de Niamey d'autre part (soit $N=28$ comparaisons) – ceci permet de comparer le rôle du fleuve uniquement à celui des localités soumises à l'influence de la route dans la structuration génétique observée ;

Pour effectuer ces comparaisons de F_{st} , des tests non paramétriques de Mann-Whitney ont été réalisés pour chacun des 17 loci considérés comme statistiquement indépendants. Puis, une probabilité combinée pour ces 17 tests a été calculée selon la méthode de Stouffer (Whitlock, 2005 ; De Meeûs et al., 2009).

3.) Résultats

3.1.) Distribution du rat noir dans la vallée du fleuve

3.1.1.) Gaya

A Gaya, plusieurs espèces ont été capturées, parfois dans les mêmes quartiers. Ainsi, dans le quartier nord de la ville, nous avons capturé 8 *R. rattus* (dans une maison en banco et une boulangerie) ainsi qu'un *Arvicanthis* sp. (dans une maison en banco, différente de celle où les rats noirs ont été trouvés).

Dans le quartier Dendi Kourey, situé à l'extrême sud de la ville et contigu à des jardins bordant le fleuve, 9 *R. rattus*, 4 *Mastomys* sp. et 1 *Arvicanthis* sp. ont été capturés à l'intérieur de maisons en banco différentes mais situées à quelques dizaines de mètres les unes des autres.

Dans le quartier des pêcheurs à l'ouest de la ville, 5 *R. rattus* ont été pris dans des habitations en banco. Un *Mastomys* sp. y a également été attrapé, mais dans une autre habitation située à quelques dizaines de mètres des précédentes.

Cinq *R. rattus* ont été attrapés dans les boutiques proches du parking des douanes, tandis que 5 autres l'ont été dans des boutiques du Marché Central. Un *Mastomys* sp. a également été capturé dans une habitation en banco situé à quelques dizaines de mètres de ce marché.

En d'autres termes, 32 rats noirs, 2 *Arvicanthis* sp. et 6 *Mastomys* sp. ont été capturés dans la ville de Gaya, soit un rendement total de 13.2%.

Les deux personnes interviewées à Gaya décrivent le rat noir sans hésitation ni ambiguïté. Elles semblent très bien connaître l'espèce qu'elles la différencient aisément des *Mastomys* et des *Arvicanthis*, citant notamment sa taille, la longueur de sa queue et sa capacité à grimper dans les toits.

3.1.2.) Boumba

Les piégeages réalisés à Boumba ont permis de capturer 9 *R. rattus*, 41 *Mastomys* sp. et 4 *Arvicanthis* sp.. Tous ces animaux ont été capturés à l'intérieur d'habitations en banco et de

huttes, sauf un *Arvicanthis* capturé dans la cour d'une maison. De façon intéressante, notons que les rats noirs et les *Mastomys* ont été piégés dans des concessions différentes, à l'exception d'un *R. rattus* et d'un *Mastomys* sp. capturés dans la même pièce, à proximité du marché et du fleuve, au cœur du village.

En résumé, 54 rongeurs ont été capturés dans le village de Boumba, ce qui correspond à un rendement de 9.6%.

Enfin, 17 spécimens de *R. rattus* capturés en 2007 (coll. G. Dobigny et al.) ont été ajoutés à notre propre échantillonnage en vue des analyses de génétique des populations.

Compte tenu de la présence non ambiguë du rat noir à Boumba (piégeages de 2007 ; cette étude), les interviews de 14 habitants avaient pour objectifs de récolter des informations sur l'ancienneté de l'installation de cette espèce dans le village. Les 14 répondants, âgés de 40 ans et plus, connaissaient parfaitement *R. rattus* (rem : nous avons pu le vérifier en leur montrant des animaux vivants). Par ailleurs, ils ont unanimement affirmé que le rat noir était déjà installé à Boumba pendant leur enfance. Cela implique sa présence depuis au moins le début des années 1970s ; en revanche, personne n'a pu nous renseigner quant à la période de son apparition.

3.1.3.) Dosso

Au total, 36 rongeurs ont été capturés à Dosso, soit un rendement total de 8.4%.

Parmi eux se trouvaient 31 *R. rattus* capturés des entrepôts de l'OPVN (N = 4) et de la DRA (N = 6), dans une habitation (N = 1) et une pièce en banco faisant office de moulin à grain (N = 2) situées dans le centre ville, ainsi que dans des boutiques en tôle et des ateliers informels situés le long de la RN1 (N = 8) et de la RN2 (N = 10), respectivement dans les parties est et sud de la ville.

Par ailleurs, quatre *Mastomys* sp. ont été piégés dans divers sites du centre ville (différents de ceux où des *R. rattus* ont été obtenus), et un autre dans un petit atelier en tôle (frigoriste) au bord de la RN2, dans la partie sud de la ville. A noter que ce dernier a été capturé au même endroit qu'un des rats noirs.

Les conversations que nous avons pu avoir à Dosso confirment que beaucoup de gens connaissent parfaitement le rat noir. C'était le cas notamment au niveau de tous les sites de

piégeage où *R. rattus* a été capturé (5 personnes dans les entrepôts ; 2 personnes dans le centre ville ; 4 personnes le long de la RN2 ; 7 personnes le long de la RN1) : ils le distinguent par une très longue queue, sa capacité à sauter et à grimper. Nous avons pu confirmer leurs connaissances en leur montrant un spécimen.

3.1.4.) Say et Hamma Dendi

Au total, 27 rongeurs ont pu être capturés dans la ville de Say, soit un rendement de 7.3%. Deux espèces étaient représentées puisque 19 *Mastomys* sp. ont été capturés dans des entrepôts de l'ONAHA (ONAHA 1, N = 7 ; ONAHA 2, N = 5), ainsi qu'à l'intérieur de bâtiments en banco situés autour du marché (N = 7), tandis que 8 *Arvicanthis* sp. ont été attrapés dans le jardin d'un camp de la Garde Nationale (N = 1) et dans la cour d'un bâtiment en banco proche du marché (N = 7). A noter qu'un des *Mastomys* a été piégé à l'intérieur de ce dernier bâtiment qui fait office de restaurant traditionnel.

Nous avons interviewé 16 personnes vivant ou travaillant à l'ONAHA (N = 2), dans les boutiques et les habitations à proximité du marché (N = 6) incluant le restaurant traditionnel (N = 4), dans le camp de la Garde Nationale (N = 2) et au Service de l'Agriculture (N = 2). Tous les répondants semblent très bien connaître les *Mastomys*, ce qui a été largement confirmé par l'exhibition de spécimens vivants. En revanche, tout le monde dit connaître le rat noir mais, suite à l'exhibition d'*Arvicanthis*, quelques personnes ont admis le confondre avec cette dernière espèce (N = 4, restaurant traditionnel).

En revanche, d'autres (N = 5, plus quelques personnes non interviewées de façon formelle) paraissent effectivement très bien connaître *R. rattus* qu'il distingue des *Mastomys* (« foura tchan », qui signifie « la souris de maison » en langue djerma) et des *Arvicanthis* (« kali tchan », c'est-à-dire « la souris des jardins ») par un nom local spécifique, « kowaya » (qui signifie « la jeune dame »). La présence de *R. rattus* à Say est d'ailleurs confirmée par un cadre du Service de l'Agriculture ainsi que deux magasiniers de l'ONAHA à qui nous avons montré des rats noirs vivants. Ces deux derniers affirment même l'avoir observé dans les entrepôts de l'ONAHA trois ou quatre années auparavant, mais ne plus le voir depuis.

Dans le village de Hamma Dendi, seuls des *R. rattus* ont été capturés (N = 30, soit un rendement total de 9.5%), tous à l'intérieur d'habitations en banco ou de hutte situées à

proximité du fleuve. A cela s'ajoute la capture à la main d'une *Nannomys* sp. dans la cour d'une concession.

La totalité des 12 personnes interrogées semblent très bien connaître le rat noir (ils le désignent eux aussi par « kowaya ») que nous avons pu leur montrer vivant, et affirment qu'il est le seul rongeur présent dans les maisons de leur village. Par ailleurs, le chef de village et ses notables disent que *R. rattus* était absent lors de la fondation de Hamma Dendi, en 1964, mais qu'il est apparu immédiatement après (1964, 1965) et qu'il a progressivement remplacé les « souris des maisons » (i.e. *Mastomys* sp.). Hamma Dendi étant tout de suite devenu une escale (parfois de quelques jours) fluviale, ils associent son arrivée aux accostages (500 mètres le long de la rive bordant le village) des grandes pirogues qui circulent entre le Nigéria et le Mali.

Enfin, notons que quelques discussions informelles à Hamma Dendi mais avec des habitants des villages alentours suggèrent que le rat noir, appelé également « kowaya » par ces gens, est également présent dans plusieurs autres localités du bord du fleuve situées en aval de Say (i.e. Baban Kofi, Koba et Mangorori). Ces très petits villages sont tous très proches de Hamma Dendi (< 4 kms) et y sont connectés essentiellement par le fleuve. De même, un témoignage indique que *R. rattus* pourrait aussi avoir colonisé le village de Wadoukou, à ~1.5 km à l'est de Hamma Dendi, donc à ~1.5 km du fleuve via une piste pour les charrettes. Ce dernier village est relié par une piste latéritique à Kirtachi, autre localité située au bord du fleuve, à environ 25 kms en aval.

3.1.5.) Tillabéri

Au total, 23 rongeurs ont été capturés dans la ville de Tillabéri, soit un rendement global de 3.8%. Deux genres étaient représentés dans les captures : un *Taterillus* sp. a été capturé dans une haie d'épineux dans la cour de l'abattoir, tandis que 22 *Mastomys* sp. ont été piégés dans des entrepôts (N = 3), dans des habitations (N = 12) et le long de haies d'épineux (N = 8, dont celle où a été attrapé le *Taterillus*). A noter que le cytochrome b de trois de ces *Mastomys* a été séquencé (coll. C. Tatard, CBGP ; données non fournies) et qu'ils correspondaient tous à des *M. erythroleucus* provenant d'une maison, d'un entrepôt et d'une haie d'épineux. Enfin, il convient d'ajouter qu'un spécimen supplémentaire appartenant au genre *Arvicanthis* a été capturé (ce qui confirme sa présence à Tillabéri) mais qu'il s'est échappé.

Parce que les piégeages n'ont pu confirmer la présence de *R. rattus* à Tillabéri, et que l'absence est toujours plus difficile à démontrer que la présence, nous avons intensifié nos enquêtes auprès des populations.

D'une part, le terme « kowaya » n'y est jamais employé. D'autre part, plusieurs témoignages recueillis à l'usine de décorticage de riz (N = 3), à la station de recherche de l'INRAN (N = 1), à l'ONAHA (N = 1), à la coopérative de Daikaina (N = 3) et au Service de la Protection des Végétaux (N = 3) suggèrent l'absence du rat noir à Tillabéri. En particulier, le responsable de la PV à Tillabéri, qui connaît bien le rat noir pour avoir suivi des formations en rodentologie (cycles TS puis Ingénieur de la filière « protection des végétaux » du Centre Régional Agrhymet) certifie qu'il n'a jamais vu de *R. rattus* à Tillabéri malgré deux longs séjours dans cette ville (2003-2006, et depuis 2009).

Néanmoins, certaines personnes disent connaître *R. rattus* (station de l'INRAN, N = 2 ; groupement mutuel de production de fruits et légumes de Tillakaina, N = 16). Par contre, il est probable que la grande majorité d'entre eux le confonde avec *Arvicanthis* (« gros », « vu le jour dans les haies d'épineux », « fait des dégâts sur les tubercules de manioc, les melons et les tomates ») ou même avec les musaraignes (« long museau », « sent mauvais », « même les chats ne les mangent pas »).

En revanche, parmi les 16 personnes de Tillakaina, les témoignages de deux agriculteurs sont plus ambigus et pourraient indiquer qu'ils ont effectivement peut être déjà observé le rat noir dans la ville de Tillabéri (« très noir, aussi noir que la musaraigne », « ne sent pas mauvais », « n'a pas le long museau », « gros » ; aucune indication quant à la queue ou la capacité à grimper de l'animal).

3.2.) Analyse de génétique des populations

Nous avons pu génotyper avec succès 17 loci microsatellites chez 232 *Rattus rattus* provenant de sept localités différentes dans la ville de Niamey (N = 115 : ABA, N = 32 ; CGA, N = 19 ; CYA, N = 4 ; GRM, N = 11 ; J-CYA, N = 12 ; KIR, N = 24 ; PEM, N = 13), de deux localités situées au bord du fleuve Niger en aval de la capitale (BOU, N = 25 ; SAY,

N = 29), ainsi que de deux localités situées sur un axe routier majeur (DOS, N = 31) et/ou au bord du fleuve (GAY, N = 32).

Après correction pour les tests multiples, nous n'avons détecté que 32 associations significatives entre loci sur les 1496 testées (2%). Cependant, les paires de loci impliqués dans ces 32 associations ne sont jamais les mêmes (données non montrées). Autrement dit, nous pouvons considérer qu'aucun déséquilibre de liaison n'existe entre nos 17 loci, et que ces derniers sont indépendants.

Les tests de l'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque locus et dans chaque population ont montré que 10 des 17 loci étaient à l'équilibre, tandis que d'autres présentaient des déficits (6 loci) ou des excès (1 locus) significatifs d'hétérozygotes (données non montrées). Ces écarts à l'équilibre peuvent être dus à de la structuration intra-populations (i.e. consanguinité) ou à l'existence d'allèles nuls (i.e. des allèles non détectés pour cause de régions flanquantes divergentes). Nous avons estimé la fréquence d'allèles nuls par locus et par population à l'aide du logiciel Genepop v. 4.1.2 : ces fréquences sont pour la plupart très faibles, et concerne des loci différents dans des populations différentes (données non montrées). La possible présence d'allèles nuls dans ce jeu de données est donc attendue avoir peu d'influence sur les analyses de génétique des populations conduites dans notre étude (Chapuis et al., 2008).

3.2.1.) Diversité génétique au sein des populations

La richesse allélique corrigée (A_r), les hétérozygoties observée (H_o) et attendue (H_e), l'indice de structuration intra-populationnel (F_{is}) et la probabilité de rejet de l'équilibre de Hardy-Weinberg évalués sur l'ensemble des 17 loci et pour chacune des 11 populations sont présentés dans le tableau 9. Après correction pour les tests multiples, toutes les populations sauf trois (GAM, CYA et PEM) présentent un écart significatif à l'équilibre de Hardy-Weinberg qui correspond dans chacun des cas à un déficit d'hétérozygote (i.e. valeurs de F_{is} positifs ; cf. Tab. 9). Au delà des allèles nuls qui, nous l'avons vu, touchent peu de loci qui plus est différents dans des populations différentes, ces écarts ont de fortes chances d'être causés par la structure interne aux populations considérées. En effet, de tels écarts à l'équilibre de Hardy-Weinberg sont souvent observés, y compris dans le genre *Rattus*, lorsque

les animaux sont organisés en groupes familiaux (Gardner-Santana et al., 2009 ; K. Berthier, comm. pers.).

Tableau 9 - Nombre d'individus (N), richesse allélique corrigée (Ar), hétérozygoties attendue (He) et observée (Ho), indice de structuration intra-populationnelle (Fis) et probabilité de rejet de l'hypothèse de l'équilibre de Hardy-Weinberg [p(HW)] associée à chacune des 11 populations étudiées au cours de nos analyses de génétique des populations.

Population	N	Ar	He	Ho	Fis	p(HW)
Abattoirs (ABA)	32	2,94	0,58	0,54	0,069	0,006
Corniche Gamkalleye (CGA)	19	2,27	0,45	0,42	0,053	<0,001
Corniche Yantala (J-CYA)	12	3,01	0,59	0,54	0,087	0,018
Corniche Yantala Kombo (CYA)	4	2,35	0,45	0,50	-0,133	1,000
Grand Marché (GRM)	11	2,85	0,57	0,49	0,151	0,002
Usine de Kirkissoye (KIR)	24	2,58	0,46	0,45	0,034	<0,001
Petit Marché (PEM)	13	2,67	0,53	0,50	0,053	0,250
Boumba (BOU)	25	2,96	0,53	0,48	0,104	<0,001
Dosso (DOS)	31	3,28	0,62	0,55	0,110	<0,001
Gaya (GAY)	32	3,32	0,61	0,50	0,183	<0,001
Say / Hamma Dendi (SAY)	29	3,16	0,60	0,60	0,001	<0,001

3.2.2.) Structure génétique globale

Toutes les paires de populations sont différenciées de façon hautement significative ($p < 0.0001$) et les valeurs de Fst entre paire de populations varient de 0.114 (entre DOS et GAY) à 0.357 (entre KIR et CYA) (cf. Tab. 10) pour un Fst moyen de 0.234. Autrement dit, les onze populations étudiées ici sont à considérer comme génétiquement très différentes.

Tableau 10 - Valeurs de Fst calculées à partir des 17 loci et pour toutes les paires de populations.

	BOU	DOS	GAY	CGA	J-CYA	CYA	ABA	GRM	KIR	PEM
DOS	0,196									
GAY	0,160	0,114								
CGA	0,309	0,252	0,258							
J-CYA	0,238	0,134	0,165	0,241						
CYA	0,332	0,216	0,255	0,314	0,181					
ABA	0,283	0,180	0,190	0,300	0,161	0,205				
GRM	0,306	0,196	0,207	0,327	0,193	0,303	0,192			
KIR	0,256	0,189	0,163	0,337	0,202	0,357	0,261	0,334		
PEM	0,329	0,196	0,245	0,307	0,175	0,256	0,165	0,117	0,339	
SAY	0,168	0,173	0,120	0,352	0,173	0,292	0,231	0,254	0,207	0,279

Le nombre de migrants de première génération détectés à l'aide de GeneClass2 s'est élevé à 9 individus. En d'autres termes, seuls 3.9% des animaux génotypés ont été identifiés comme des rongeurs provenant d'autres populations génétiques que la population où ils ont été capturés. Ceci traduit un très faible niveau d'échange entre populations, et ce tant au niveau du sud ouest nigérien que de celui, pourtant plus réduit, de la seule ville de Niamey.

Le test de Mantel entre le logarithme des distances géographiques et la différenciation génétique entre chaque paire de populations ne révèle aucune relation significative ($p=0.894$; Fig. 18). Autrement dit, il n'existe pas d'isolement par la distance (i.e. absence d'IBD).

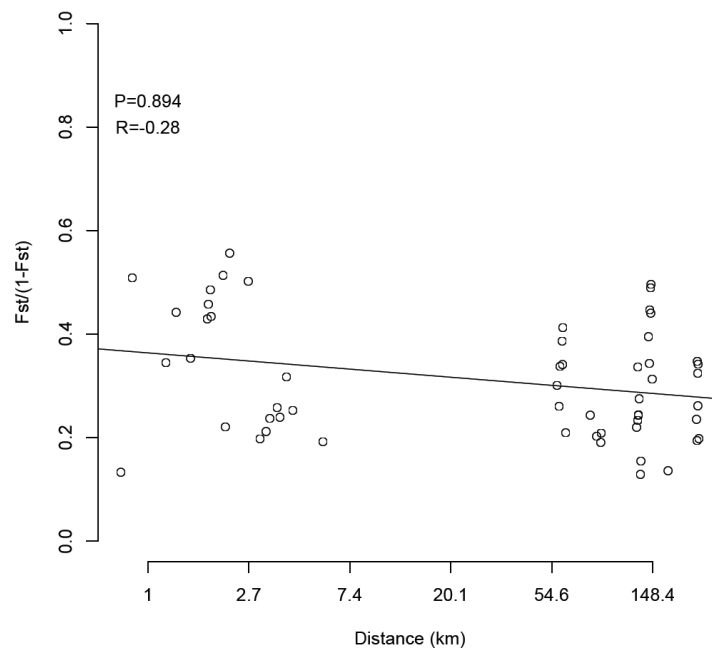


Figure 18 - Graphe de la différenciation génétique entre paires de populations (en ordonnée) en fonction de la distance géographique euclidienne (en abscisse). Le coefficient de corrélation (R) et la probabilité associée (p) sont indiqués sur le graphe (test de Mantel).

L'analyse DAPC a été réalisée en considérant que le nombre de clusters génétiques n'était pas connu *a priori*. Sous cette condition, le nombre optimal de clusters déterminé à l'aide du BIC est de $k=12$. Nous avons représenté sur la figure 19 la proportion du génome de chaque individu appartenant aux 12 clusters génétiques identifiés (1 cluster = 1 couleur). Par souci de clarté, chaque individu est replacé dans la population où il a été effectivement piégé. Plusieurs tendances souvent très nettes apparaissent :

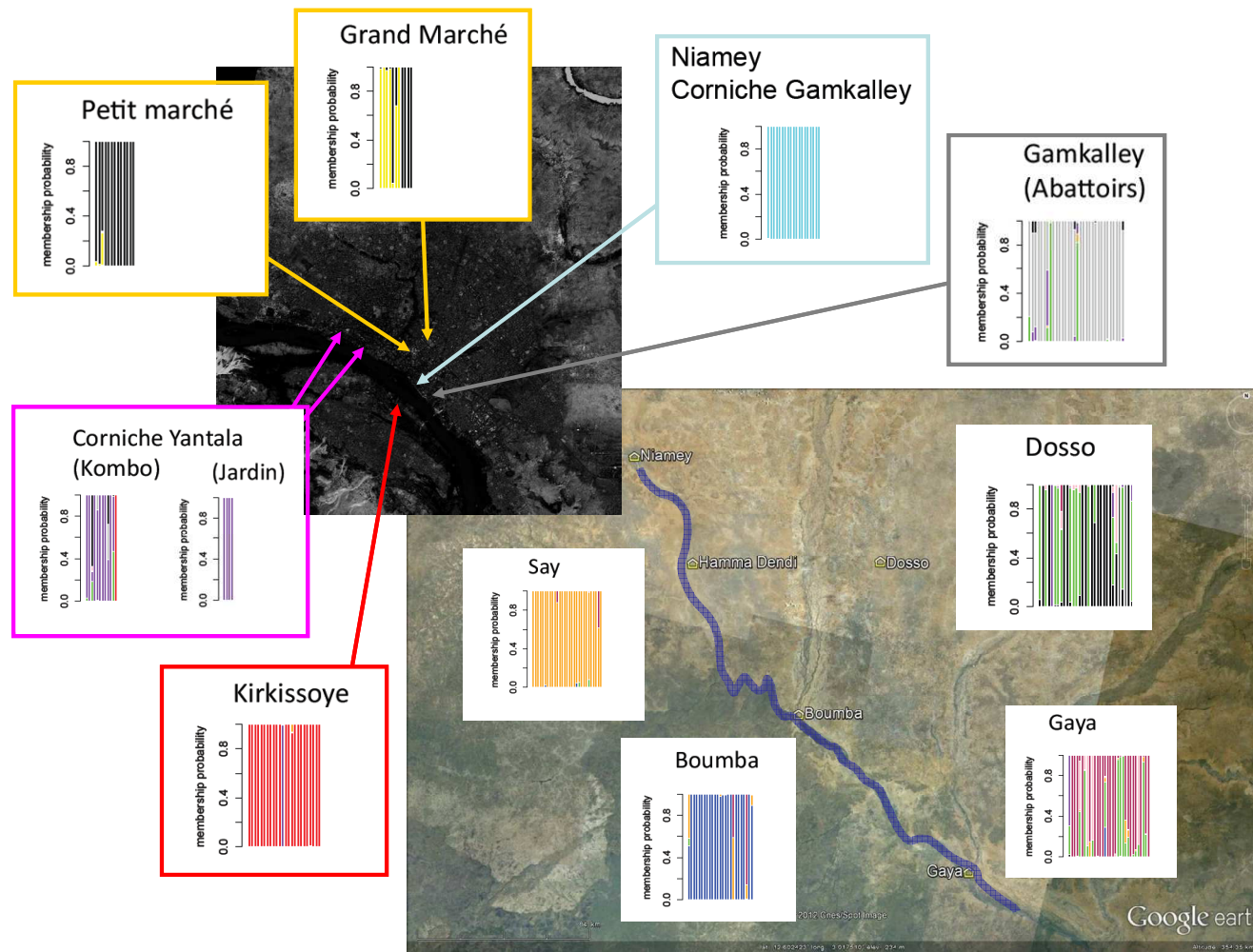


Figure 19 - Projection sur la carte du sud ouest Nigérien et de la ville de Niamey (Google Earth ©) des résultats de l'analyse DAPC. Chaque barre représente le génome d'un individu, et chaque couleur correspond à un des $k=12$ clusters génétiques identifiés par la méthode BIC. Ainsi, la proportion de chaque cluster à la constitution de chaque génome individuel peut être visualisée. Par souci de clarté, les individus ont été regroupés selon leur localité d'origine.

- la grande majorité des individus présentent des profils génétiques « purs » et caractéristiques de leur population géographique d'origine ;
- en particulier, on notera l'homogénéité et la spécificité génétiques de la population de la Corniche Gamkalleye (CGA) et, dans une moindre mesure, de celle de l'usine de riz de Kirkissoye (KIR) ;
- il existe une forte ressemblance génétique entre les individus de CYA et de J-CYA ;
- plusieurs profils génétiques typiques du Petit Marché (PEM) se retrouvent au Grand Marché (GRM) ;
- on peut observer la co-existence aux abattoirs (ABA) de deux profils génétiques distincts et que l'on ne retrouve jamais majoritaires ailleurs ;
- la plupart des individus de Dosso (DOS) présente une trace génétique relativement faible mais récurrente qui caractérise habituellement les individus des marchés de Niamey (PEM et GRM) ;
- des mélanges génétiques marqués apparaissent entre les profils génotypiques des individus issus des populations ayant un lien avec le fleuve, c'est-à-dire de Gaya (GAY), Say (SAY) et Boumba (BOU).

3.2.3.) Comparaison entre Niamey et les populations périphériques

La diversité génétique des différentes populations de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) est significativement inférieure ($p=0.0128$) à celles observées dans les différentes populations situées hors de Niamey (BOU, DOS, GAY ou SAY) pour ce qui concerne la richesse allélique corrigée (A_r), mais seulement marginalement avec l'hétérozygotie attendue ($p=0.0951$).

Lorsque les localités de Niamey sont regroupées en un même échantillon populationnel, la richesse allélique de tout Niamey ($A_r=5.84$) n'est plus significativement différente de celle de DOS ($A_r=5.47$; $p=0.246$) ou de GAY ($A_r=5.55$; $p=0.723$), et devient significativement supérieure de celle de BOU ($A_r=4.95$; $p=0.049$) et de SAY ($A_r=4.81$; $p=0.031$). L'hétérozygotie attendue calculée sur l'ensemble de la capitale ($H_e=0.673$) n'est toujours pas significativement différente de celles obtenues à Dosso (DOS, $H_e=0.618$; $p=0.068$), à Gaya (GAY, $H_e=0.610$; $p=0.084$) ou à Say (SAY, $H_e=0.603$; $p=0.121$) mais devient significativement supérieure à celle de Boumba (BOU, $H_e=0.531$; $p=0.0036$).

Les différences de richesse allélique (A_r) et d'hétérozygotie attendue (H_e) observées entre Niamey, selon que l'on considère les populations de la capitale une à une ou au contraire comme un seul et même ensemble, et les autres populations périphériques suggèrent fortement que les rats noirs de Niamey constituent un regroupement d'individus provenant de populations sources elles-mêmes différenciées les unes des autres. Autrement dit, plusieurs événements de fondation semblent caractériser l'histoire des populations de rats noirs de la capitale nigérienne, ce qui se traduit ici par une diversité génétique plus faible lorsque les populations de Niamey sont considérées indépendamment, mais plus élevée lorsqu'elles sont regroupées. En d'autres termes, ceci suggère que les populations de *R. rattus* de Niamey ont des origines multiples.

3.2.4.) Voies de colonisation

La différenciation génétique (évaluée à partir des F_{st} ; cf. Tab. 10) entre chacun des quartiers de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) et chacune des localités considérées ici comme « purement fluviales » (i.e. SAY et BOU) est significativement différente de celle observée entre chacune des populations de Niamey et Dosso (DOS), localité uniquement « sous influence de la route » ($p=0.029$).

De même, la différenciation génétique entre chacun des quartiers de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) et chacune des localités considérées ici comme « purement fluviales » (i.e. SAY et BOU) est significativement différente de celle observée entre chacune des populations de Niamey et Gaya (GAY), localité « sous influence conjointe de la route et du fleuve » ($p = 0.000019$).

Par ailleurs, la différenciation génétique entre Gaya (GAY) et chacun des quartiers de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) n'est pas significativement différente de celle observée entre Dosso (DOS) et chacun des quartiers de Niamey ($p=0.15$). Ceci justifie de considérer ici une catégorie commune qui rassemble Dosso et Gaya : celle des localités « sous l'influence des axes routiers ».

Enfin, la différenciation génétique entre chacun des quartiers de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) et chacune des localités considérées ici comme « purement fluviales » (i.e. SAY et BOU) est significativement différente de celle observée entre chacun des quartiers de Niamey (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR ou PEM) et les localités « sous influence des axes routiers » (i.e. Gaya et Dosso ; GAY et DOS) ($p = 0.000011$).

Interprétés ensemble, ces résultats montrent une moindre différenciation génétique entre les populations de Niamey et celles sous influence des axes routiers [DOS et GAY ; moyenne du Fst et intervalle de confiance à 95% : Fst = 0.203 (0.181-0.225)] qu'entre les populations de Niamey et celles situées le long du fleuve [SAY et BOU : Fst = 0.267 (0.241-0.294)].

Par ailleurs, le test d'assignation de la méthode DAPC (cf. ci-dessus) a permis d'affilier 83% des individus à leur population d'origine, mais aussi de détecter 40 animaux non assignés à leur population d'origine (Tab. 11). Ainsi, des migrants sont détectés notamment entre les deux marchés de Niamey (PEM et GRM ; N = 5), entre Say et Gaya (GAY et SAY ; N = 12), entre Boumba et Say (BOU et SAY ; N = 6) et entre Dosso et Gaya (DOS et GAY ; N = 6). En revanche, il est frappant de constater que, les échanges entre marchés (PEM et GRM) mis à part, excessivement peu de migrants sont identifiés entre populations de la ville Niamey (N = 5). De la même façon, aucun migrant n'est détecté entre les populations de Niamey (PEM et GRM incluses) et les populations purement « fluviales » (BOU et SAY).

Tableau 11 - Test d'assignation fourni par la méthode DAPC : le nombre d'individus affectés aux k populations génétiques inférées (en colonne) est indiqué pour chaque population d'origine (en ligne). La situation géographique (i.e. quartiers de Niamey, localités sous influence du fleuve et/ou de la route) de chaque population est précisée. Les cases correspondant aux individus effectivement assignés à leur population d'origine sont surlignées en gris.

A s s i g n a t i o n

		Niamey						route	fleuve + route	fleuve		
		ABA	CYA ou J-CYA	CGA	GRM	KIR	PEM	DOS	GAY	BOU	SAY	
O r i g i n e	Niamey	ABA	29	2								
		J-CYA		12			1	1				
		CGA			19							
		GRM				6					5	
		CYA		4								
		KIR					1				23	
		PEM						12			1	
		route	DOS						1			26
		fleuve + route	GAY							1		4
		fleuve	BOU								19	5
		SAY								4	1	
											24	

4.) Discussion

Nos campagnes de piégeages et nos enquêtes ont donné des résultats assez nets quant à la présence ou l'absence du rat noir dans les différentes localités explorées (Fig. 20). De la même façon, l'utilisation de 17 loci microsatellites sur un échantillon conséquent et relativement bien distribué, tant au sein de Niamey que dans l'ensemble du sud-ouest nigérien, a permis d'inférer des patrons génétiques très informatifs quant à l'histoire de la bioinvasion du rat noir dans cette région du Sahel. Toutes ces informations nous permettent ici de dresser un état des lieux de la colonisation de *R. rattus* au Niger, et de tirer plusieurs conclusions quant aux modalités de son avancée. Nos résultats offrent également l'opportunité de discuter des implications en terme de lutte contre ce rongeur invasif nuisible.

4.1.) Présence et maintien du rat noir dans le sud-ouest nigérien

La présence du rat noir a déjà été signalé au Niger (Niamey : Dobigny, 2000 ; Dobigny et al., 2002c ; Boumba et Karey Kopto : Dobigny et al., 2011a) mais aucune prospection véritablement dédiée spécifiquement à cette espèce invasive n'avait jamais été menée. La présente étude, bien que restreinte au sud ouest du pays, permet néanmoins d'attirer l'attention sur sa distribution géographique potentiellement assez large, et de dresser une première liste de localités qu'elle a atteinte de façon non ambiguë. Ainsi, l'espèce n'a pas l'air rare à Dosso : elle a été capturée dans plusieurs sites de la ville, parfois éloignés les uns des autres, et les habitants semblent très bien la connaître. Nos données sont essentiellement centrées sur la vallée du fleuve Niger ; mais la présence de *R. rattus* à Dosso pose bien sûr la question de l'extension de sa répartition dans les autres régions du pays, notamment dans les principales agglomérations nigériennes (Dogondoutchi, Birni N'Konni, Maradi, Zinder, Diffa, Tahoua, Agadez, etc) qui se situent toutes plus à l'est. Seules de nouvelles prospections pourront répondre à cette question.

Le rat noir semble également bien établi à Gaya, à l'extrême sud ouest du Niger, et nous avons pu le capturer en remontant le cours du fleuve Niger, dans plusieurs villages parfois très isolés : Hamma Dendi, Boumba et Karey Kopto (Dobigny et al., 2011a ; cette étude ; Fig. 17). De plus, les témoignages recueillis ne laissent aucune ambiguïté quant à sa présence dans d'autres villages riverains, eux aussi parfois très isolés (Fig. 20), tels que Baban Kofi, Koba et

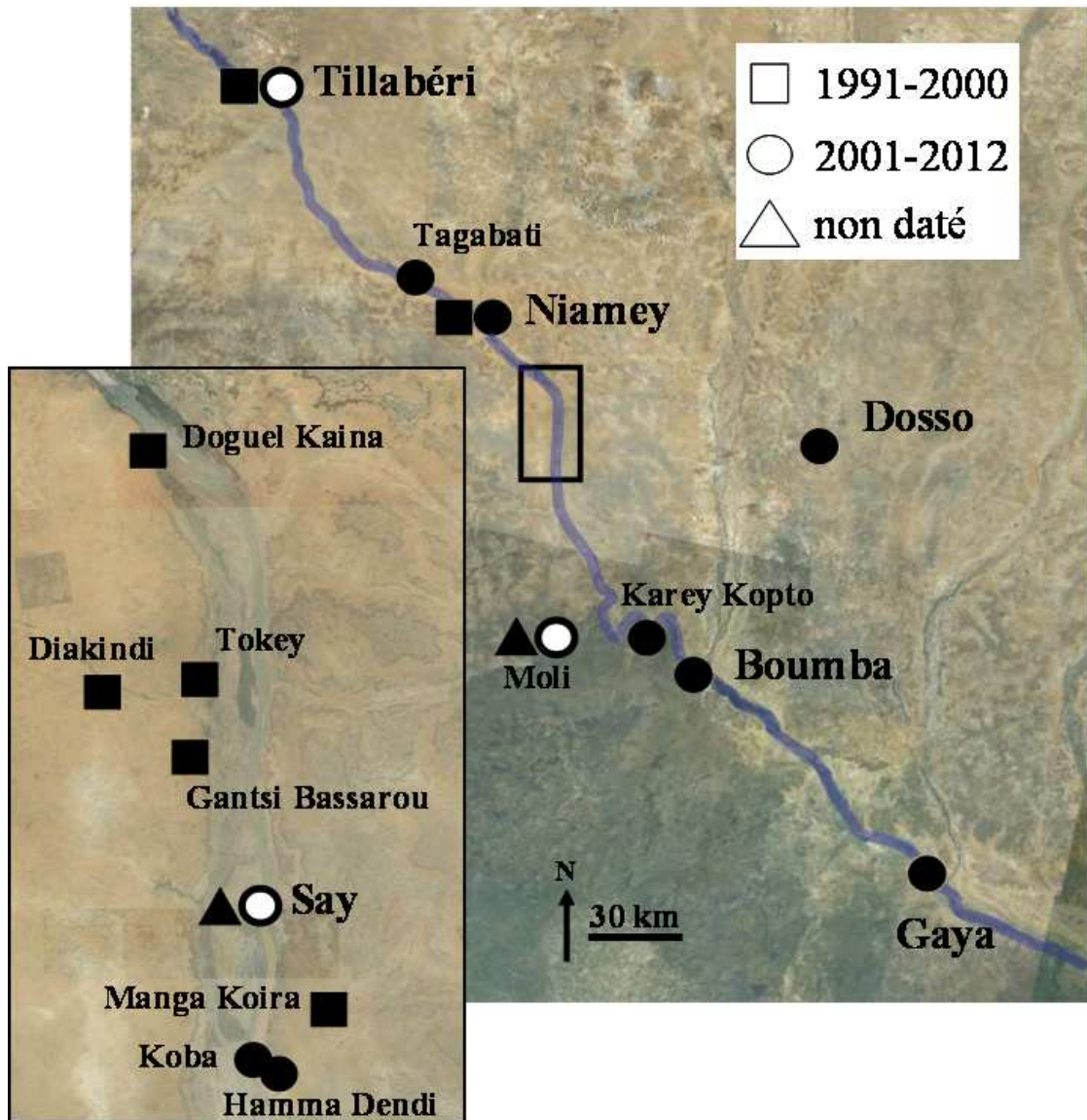


Figure 20 - Localités du sud ouest nigérien (Google Earth ©) pour lesquelles des informations concernant le rat noir ont été collectées. Comme indiqué sur la figure, les ronds et les carrés correspondent respectivement à des données datant des années 2001-2012 et 1991-2000, tandis que les triangles correspondent à des mentions non datées avec précision. La couleur blanche indique l'absence présumée du rat noir, tandis que la couleur noire indique sa présence non ambiguë ou très vraisemblable. Cf. texte pour des détails.

Mangorori, tous proches de Hamma Dendi (dans un rayon d'environ 3 kms). Un autre témoignage a priori fiable le mentionne à Wadoukou, petite bourgade rurale située à 1.5 kms de Hamma Dendi et du fleuve. De même, des campagnes précédentes effectuées en 1997 par un collègue du CRA (B. Sidiki, comm. pers.) ont permis des captures de rats noirs dans divers

petits villages des environs de Say et jusqu'à la hauteur de Kollo : à Doguel Kaïna (au bord du fleuve), Tokey (<1 km du fleuve), Gantsi Bassarou (~2 kms du fleuve), Manga Koira (~3 kms du fleuve) et Diakindi (plusieurs kms du fleuve). Malheureusement, nous ne disposons pas de données actualisées pour ces localités (Fig. 20).

Tout cela montre que *R. rattus* a atteint de nombreuses localités bordant le cours moyen du fleuve Niger entre Niamey et Gaya, et qu'il pourrait avoir été et/ou être toujours présent dans une frange large de plusieurs kilomètres autour du fleuve lui-même.

En revanche, aucun individu n'a été capturé au cours de la présente étude à Say (Fig. 20), ce qui semble exclure une présence massive et/ou étendue dans cette ville de nos jours. Néanmoins, dans ce cas particulier, plusieurs interviews se sont avérés convergents quant à la probable présence passée du rat noir dans cette localité : selon certains habitants, ce dernier y aurait été effectivement observé et même tué, mais serait devenu très rare aujourd'hui, voire aurait disparu.

Plus en amont encore, et comme nous l'avons largement décrit dans la première partie, le rat noir est présent dans plusieurs sites particuliers de Niamey (cf. ci-dessus). Par ailleurs, deux individus ont été capturés dans la capitale nigérienne lors de l'inventaire des rongeurs du Niger réalisé en 1999 et 2000 (Dobigny et al., 2002c).

Il nous a été également signalé que quelques individus avaient été tués en 2012 par les habitants de Tagabati, un village situé au bord de la RN1, à ~30 kms au nord de Niamey en direction de Tillabéri (B. Sidiki, comm. pers. ; Fig. 20).

Enfin, nous n'avons pu piéger aucun spécimen de rat noir dans la ville de Tillabéri (Fig. 20) ou ses environs malgré un effort de piégeage conséquent (609 nuit-pièges). Bien entendu, ceci ne suffit pas à affirmer avec certitude que l'espèce est actuellement absente de la ville. Néanmoins, les 26 témoignages recueillis sur place montrent qu'elle n'y est pas connue. En particulier, son absence est affirmée par au moins deux personnes averties ayant séjourné et travaillé plusieurs années dans la ville : le chef de service et un technicien de la Protection des Végétaux, tous les deux formés à la rodentologie, et qui, tous les deux, connaissent parfaitement le rat noir. Pourtant, quelques rares spécimens ont été piégés en 1991 à l'intérieur de la maison du responsable de la coopérative de Tillakaina (B. Sidiki, technicien CRA, comm. pers.). Si *R. rattus* est effectivement absent aujourd'hui de la ville de Tillabéri et des périmètres hydro-agricoles environnants, cela implique donc qu'il en a disparu. Une

explication alternative serait qu'il n'y est représenté que par quelques rares individus. En tous cas, tout concorde pour suggérer qu'il n'y possède aujourd'hui pas de populations importantes et/ou pérennes.

En résumé, les informations disponibles montrent que la présence du rat noir est non ambiguë dans la moyenne vallée du fleuve Niger au Niger, la limite nord connue actuelle se situant à quelques dizaines de kilomètres au nord de Niamey (Tagabati ; cf. Fig. 20). Il est également présent dans la seule ville nigérienne éloigné du fleuve que nous ayons échantillonnée : Dosso. Dans certaines localités, notamment les villes de moyenne (ex. Gaya) et de grande (Dosso, Niamey) importance, ses populations semblent importantes et pourraient être durablement installées. Néanmoins, plusieurs indices suggèrent que *R. rattus* n'a pas réussi à coloniser massivement et/ou sur le long terme d'autres villes (Say, Tillabéri) et villages (cas de Moli).

Tout ceci suggère que le sud-ouest du Niger est bel et bien envahi par le rat noir, mais que cette bioinvasion est clairement instable et probablement en cours : cette région constitue de ce fait un front de colonisation.

La fréquence relative des *R. rattus* et des autres espèces de rongeurs natifs que nous avons capturés par piégeage (i.e. hors captures à la main) dans toutes ces localités est très variable, bien que nous ayons systématiquement ciblé les mêmes types de milieux (habitations, entrepôts, boutiques, marchés) et que nos efforts et nos rendements de piégeage aient été assez similaires. Ainsi, elle est de 0% à Say (338 nuit-pièges et 7.3% de rendements de capture) et Tillabéri (609 et 3.8%), augmente à 16.7% à Boumba (563 et 9.6%), puis 80% et 86.1% respectivement à Gaya (304 et 13.2%) et Dosso (427 et 8.4%) pour atteindre 100% à Hamma Dendi (326 et 9.5%). Enfin, à Niamey, les rats noirs ont représenté 18.4% des rongeurs capturés (cf. première partie). A titre de comparaison, une campagne de piégeage effectuée en 2007 selon les mêmes protocoles à Boumba (528 nuit-pièges et 10% de rendements de capture) et à Karey Kopto (228 et 3.1%) avait fourni respectivement 32.1% et 85.7% de rats noirs (Dobigny, comm. pers.). Il est d'ailleurs tout à fait intéressant de remarquer que dans une même localité (i.e. Boumba) mais à quelques années d'intervalle (i.e. 2007 et 2011), la part de *R. rattus* dans les effectifs piégés a diminué de moitié, passant de 32.1% à 16.7% malgré des efforts et des rendements globaux de piégeage quasiment identiques (cf. ci-dessus).

Ces différences de fréquence relative du rat noir dans les communautés locales de rongeurs ne semblent liées ni au dispositif de piégeage, ni à la taille ou la situation géographique de la localité, ni au volume de trafic piroguier ou routier.

Toutes ces observations (i.e. grande variation de la fréquence relative du rat noir, et disparitions présumées de certaines localités) pose la question du succès de la bioinvasion de *R. rattus* dans le sud ouest nigérien : même dans les localités où sa présence est aujourd'hui avérée, et même si ses populations y semblent importantes, nous ne pouvons affirmer qu'elles y resteront stables donc durables. Les cas probables de disparition (ou de raréfaction drastique) de l'espèce signalés ci-dessus (Say et Tillabéri) laissent en effet planer un certain doute. De plus, il nous a été rapporté un autre cas intrigant (que nous n'avons pas pu vérifier nous-mêmes) : celui du village de Moli situé au sein de la Réserve de la boucle du W, à environ 15 kilomètres de l'entrée du Parc National du même nom (Fig. 20). Ce bourg est très isolé puisqu'il n'est accessible que par une piste de charrettes de plusieurs kilomètres que l'on emprunte à partir de l'unique piste latéritique connectant l'entrée du PNW (cul de sac) et la RN27 qui relie Niamey à Say (cf. Fig. 16). Un de ses habitants nous a affirmé que les seuls rongeurs qui habitaient dans les cases de Moli étaient des « petites souris marrons que tout le monde connaissait », que l'on peut raisonnablement considérer ici comme des rongeurs natifs (vraisemblablement des *Mastomys*). Puis un marché hebdomadaire a été créé, vers l'année 2000 : certains taxi-brousses et autres véhicules y faisaient du commerce de marchandises. A partir de cette période, les habitants de Moli ont vu leurs maisons être envahies par une « grosse souris noire que personne ne connaissait », et que l'on peut vraisemblablement identifier comme étant des *R. rattus*. Cette invasion a même fait l'objet de conciles villageois afin de tenter d'organiser une lutte. Pourtant, quelques années plus tard, le marché hebdomadaire de Moli a été abandonné ... et les rats noirs ont disparu, à nouveau remplacés par les rongeurs natifs !

Ces quatre exemples (Say, Tillabéri, Moli et, dans une moindre mesure, Boumba) suggèrent fortement que dans certaines localités et/ou dans certaines circonstances, le rat noir peut s'installer mais parfois ne pas se maintenir. Comment expliquer ce phénomène ? Au moins deux raisons majeures (et non exclusives) peuvent être invoquées pour expliquer l'échec d'une invasion : des conditions écologiques défavorables à l'espèce, d'une part ; une pression de propagule nulle ou trop faible, d'autre part.

Dans le Sahel, *R. rattus* est inféodé aux habitations humaines ou à leur environnement immédiat (Granjon & Duplantier, 2009 ; nos propres observations). Dans le sud ouest nigérien, notamment dans sa moitié nord, les conditions climatiques sont semi-arides avec une pluviométrie annuelle variant entre 300 et 500 mm (Lebel & Ali, 2009) - ce qui exclut une dispersion locale du rat noir sans l'intervention de l'homme à travers le milieu naturel. Autrement dit, sa répartition y est totalement dépendante de son transport par l'homme, ou de l'extension continue du milieu commensal. Aujourd'hui, les villes et les villages du Niger ne sont pas jointifs, et sont isolés les uns des autres par de vastes étendues de brousse ou de champs. Donc, dans cette zone, le rat noir ne peut envahir de nouvelles localités que par l'entremise de l'homme.

En revanche, une fois introduit dans un village, il lui devient possible de s'abriter dans les maisons en exploitant les vivres et les stocks accumulés par les gens. Néanmoins, il est probable que les conditions climatiques (forte chaleur, faible humidité) du Niger occidental soient tellement extrêmes pour l'espèce (originaire des forêts claires asiatiques, rappelons-le !) qu'une taille minimale de peuplement humain soit requise pour permettre sa survie, a fortiori sa reproduction. De ce point de vue, les villes fournissent incontestablement des conditions suffisamment « tamponnées » pour compenser les difficultés liées au climat sahélien que *R. rattus* pourrait rencontrer. De la même façon, il est probable que les gros villages doivent pouvoir abriter des populations importantes et durables de rats noirs, au moins à l'échelle de quelques années. En revanche, les hameaux doivent constituer des situations limites au-delà desquelles la survie de l'espèce est dangereusement compromise, et sa pérennisation plus vraisemblablement impossible.

Le seul facteur susceptible d'observer des populations pérennes de rats noirs dans des petits villages sahéliens est qu'ils y soient importés de façon récurrente (ensemencement multiple).

En résumé, les sites défavorables (habitations isolés, hameaux, très petits villages) n'abriteront de grandes populations stables de rats noirs que sous une pression de propagule très forte ; les sites peu à moyennement favorables (villages de moyenne à grande taille) seront envahis durablement même sous des pressions moyennes, tandis que des populations invasives pourront s'installer de façon permanente dans les sites les plus favorables (villes) sous des pressions de propagules plus faibles.

Sur cette base, il est probable que des villes comme Say et Tillabéri n'aient pas encore été soumises à des pressions de propagules suffisantes pour qu'une installation durable du rat noir soit effective. Il est également envisageable, notamment pour Tillabéri, localité la plus septentrionale, que les conditions écologiques y soient particulièrement limitées pour *R. rattus* sans que le développement urbain y soit suffisant pour les compenser. Il est tout aussi possible que sa position géographique la maintienne, pour le moment, hors d'atteinte d'une introduction massive de rats noirs.

L'évolution de la situation dans les petits villages le long de la vallée moyenne du fleuve (Boumba, Karey Kopto, Hamma Dendi, etc) est elle-aussi difficile à prédire. Selon nos hypothèses, il semble qu'un apport régulier en rats noirs y ait permis leur installation et leur maintien depuis parfois plusieurs décennies (ex. Hamma Dendi, créé en 1964 ; cf. plus haut). Néanmoins, qu'advierait-il si l'apport de rongeurs invasifs était stoppé ?

Enfin, à Niamey, Dosso et même Gaya, il est vraisemblable que le tissu urbain est désormais suffisamment dense et durable pour que les populations de rats noirs actuellement présentes s'y maintiennent et s'y développent même en l'absence de nouvelles introductions.

Bien que des invasions aient apparemment réussi parfois à partir d'un très petit nombre d'individus fondateurs (ex. poisson dans des lacs américains : Kalinowski et al., 2010 ; *R. norvegicus* sur des îles néo-zélandaises : Russel et al., 2009), ce que nous observons au Niger est tout à fait comparable à ce qui a été décrit dans le nord du Sénégal (Duplantier et al., 1991). Bien que des dates précises soient difficiles à fournir, l'étude de textes et de collections historiques suggère que *R. rattus* atteint les côtes sénégalaises à partir du XV^{ème} siècle. En revanche, sa pénétration à l'intérieur des terres a pu être beaucoup plus tardive. En particulier, il a été introduit le long de la vallée du fleuve Sénégal suite au développement du commerce fluvial aux XVII^{ème} et XIX^{ème} siècles. Néanmoins, il est aujourd'hui absent de cette région, vraisemblablement à la suite de la forte baisse de ce trafic au profit du rail, par exemple (Duplantier et al., 1991). De même, les conditions arides de la région du Ferlo et les faibles densités humaines que l'on y observe pourraient expliquer l'absence de l'espèce dans cette région aux conditions environnementales fort proches de celle du Niger (Duplantier et al., 1991).

Ceci confirme que le succès de la bioinvasion du rat noir au Niger est encore très incertain, à l'exception des grandes villes où il a toutes les chances d'être suffisamment importé puis préservé des aléas climatiques extrêmes du Sahel.

4.2.) Structuration des populations

Nos analyses de la structuration génétique des populations de rats noirs dans le sud ouest du Niger ont fourni des résultats assez clairs et congruents entre méthodes, ce qui nous rend confiants quant à leur robustesse. Ceci s'explique probablement par l'histoire propre à l'espèce dans la région (cf. plus bas), mais également par l'utilisation de nombreux marqueurs microsatellites (N=17) qui, ensemble, se sont révélés très informatifs. A titre de comparaison, la plupart des travaux portant sur la génétique des populations invasives de *R. rattus* ne se sont appuyés que sur un maximum de 10 marqueurs microsatellites (N=7 loci : Abdelkrim et al., 2007 ; N=8 : Abdelkrim et al., 2005, 2009, 2010 ; Gilibert et al., 2007 ; N=10 : Savidge et al., 2012). La situation est comparable chez *R. norvegicus* (N=8 loci : Russel et al., 2009 ; N=10 : Gardner-Santana et al., 2009).

Le premier résultat marquant que nous avons pu mettre en évidence est la très nette différenciation génétique de toutes les localités échantillonnées, qu'elles correspondent à des quartiers de Niamey ou à des villes ou des villages situés à l'extérieur de la capitale. Ceci se traduit à la fois par des valeurs de F_{st} élevées (Tab. 10) et toutes significatives, la détection de très rares migrants de première génération (N=9, sur 232 individus au total), l'identification de 12 pools génétiques selon le critère BIC, la forte homogénéité génétique obtenue par DAPC pour chacune de nos 12 populations géographiques (Fig. 19) et la bonne assignation de 83.7% des individus à leur population d'origine (Tab. 11). Il est important de préciser que cette différenciation génétique ne s'explique nullement par l'éloignement géographique puisque aucun isolement par la distance (IBD) n'a été détecté (Fig. 18).

Autrement dit, tout converge pour indiquer une très forte structuration génétique des populations du sud ouest nigérien que nous avons étudiées ici : ces dernières sont globalement très homogènes et isolées les unes des autres. Il convient néanmoins d'être prudent : la très faible migration observée ici n'est « que » génétique ; il est possible que des individus migrent d'une population vers une autre, mais soient systématiquement éliminés. Dans ce cas, aucune trace génétique ne permettrait de détecter ce flux d'individus. Ce phénomène a d'ailleurs été observé ponctuellement sur un îlot du Sine Saloum, Sénégal, où les membres d'une population installée de rats noirs ont tué tous les individus introduits expérimentalement (Granjon & Cheylan, 1989). Cependant, dans notre cas, il semble très peu vraisemblable

qu'un tel phénomène puisse expliquer à lui seul les niveaux de structuration génétique observés.

Cette structuration est particulièrement forte lorsqu'on la compare à celles obtenues dans d'autres zones envahies par les rats. Plusieurs études se sont intéressées à la diversité et la structuration génétiques des populations de rats noirs qui colonisent des milieux insulaires. Ainsi, en Guadeloupe, dans les Caraïbes, les valeurs de F_{st} entre les deux populations de l'île principale (Trace Moreau et Neuf Château) et celle d'un îlot isolé (Petite Terre) varient de 0.04 à 0.415 (valeurs avant campagnes d'éradication de rongeurs ; cf. Tab. 3, dans Abdelkrim et al., 2005). En Martinique, autre archipel caribéen, les populations insulaires des îlots Saint Anne (Burgeaux, Hardy, Percé et Poirier) présentent des F_{st} allant de 0.07 à 0.2 (Abdelkrim et al., 2007). En Corse, si l'on considère les 6 populations représentées par un échantillon raisonnable ($N > 10$), les F_{st} n'excèdent jamais 0.17 (Abdelkrim et al., 2009). Dans les Iles Vierges américaines, les 4 populations étudiées par Savidge et al. (2012) présentent des F_{st} allant de 0.008 à 0.44.

Les quelques études qui se sont focalisées sur des populations continentales de rats noirs fournissent des valeurs de F_{st} encore plus faibles puisqu'elles ne dépassent pas 0.13 pour les 16 populations (6 villages, et 3 milieux possibles) des hauts plateaux de Madagascar (Gilbert et al., 2007), et 0.052 pour les 3 populations néo-zélandaises de Puketi Forest (Abdelkrim et al., 2010). Dans un cas plus proche du nôtre, celui du Sénégal, Konecni (2009) observe des différenciations plus élevées avec un F_{st} moyen de 0.252 (0.171-0.510) pour 24 localités échantillonnées de la côte Atlantique jusqu'au Sénégal oriental (ville de Kédougou) qui est ici considéré comme un front de colonisation.

Enfin, la seule étude dédiée aux rats urbains dont nous ayons connaissance porte sur *R. norvegicus* de la ville de Baltimore, USA (Gardner-Santana et al., 2009). Ces rongeurs y sont installés depuis la révolution américaine (1775-1783), et les 11 populations échantillonnées présentent des valeurs de F_{st} compris entre 0.024 et 0.144 et 6.1% migrants de première génération (17 sur 277) ont été détectés.

Pour rappel, les F_{st} calculés à partir de nos données sur les rats noirs du sud ouest nigérien varient de 0.114 à 0.357 (Tab. 10), et seulement 3.9% de migrants de première génération ont été observés. Autrement dit, la structuration génétique y est extrêmement marquée, presque toujours plus que dans les études sus-citées. Nos valeurs sont néanmoins très similaires à celles obtenues au Sénégal, autre front de colonisation du rat noir en Afrique de l'ouest

(Konecni, 2009). Pourtant, l'histoire des populations sénégalaises est probablement plus anciennes, du moins sur la côte (Duplantier et al., 1991), tandis que celles des rats noirs nigériens est nécessairement récente, tout du moins en ce qui concerne la ville de Niamey. Il est donc vraisemblable que cette forte structuration au Niger s'explique par les modalités d'invasion en jeu, c'est-à-dire par l'origine géographique et les voies de colonisation de *R. rattus* au Niger.

4.3.) Modalités d'invasion du rat noir dans le sud ouest nigérien

Le fait d'avoir des populations invasives homogènes et isolées les unes des autres génétiquement peut être le reflet de plusieurs processus différents, pas nécessairement exclusifs (Fig. 21).

Une première hypothèse consiste en des origines géographiques multiples des populations du Niger (hypothèse 1). Ainsi, les propagules fondatrices, donc les populations dérivées, auront des profils génétiques différents. En l'absence de migration, donc de mélange génétique, chaque population aura sa propre signature génétique et la structuration sera forte (Fig. 21).

Il est également envisageable que chacune des populations fondées soit issue de la même population source, mais que les effets fondateurs soient si importants que chacune d'entre elles aura sa propre signature génétique (hypothèse 2). Par exemple, si deux rats sont à l'origine d'une population invasive, et que deux de leurs congénères sont à l'origine d'une autre, si leurs génotypes sont différents, chacune des populations composées de leurs descendants respectifs aura un profil génétique propre (Fig. 21).

D'autres scénarios alternatifs impliquant eux aussi une origine commune sont possibles mais nécessitent un pas de temps plus long. Par exemple, on peut envisager que les populations nigériennes de *R. rattus* soient toutes issues d'individus provenant d'une seule et même population source, mais que ces derniers aient dispersés à des époques différentes (hypothèse 3). Dans ce cas, l'accumulation de différences génétiques dans cette population source au fil des générations expliquerait que les migrants qui ont fondé les populations invasives du Niger aient possédé des génotypes différents (Fig. 21).

Enfin, il est également possible d'obtenir une très forte structuration de populations fondées à partir d'individus d'une même population source si chacune d'elles subit une très forte dérive génétique une fois installées (hypothèse 4 ; Fig. 21).

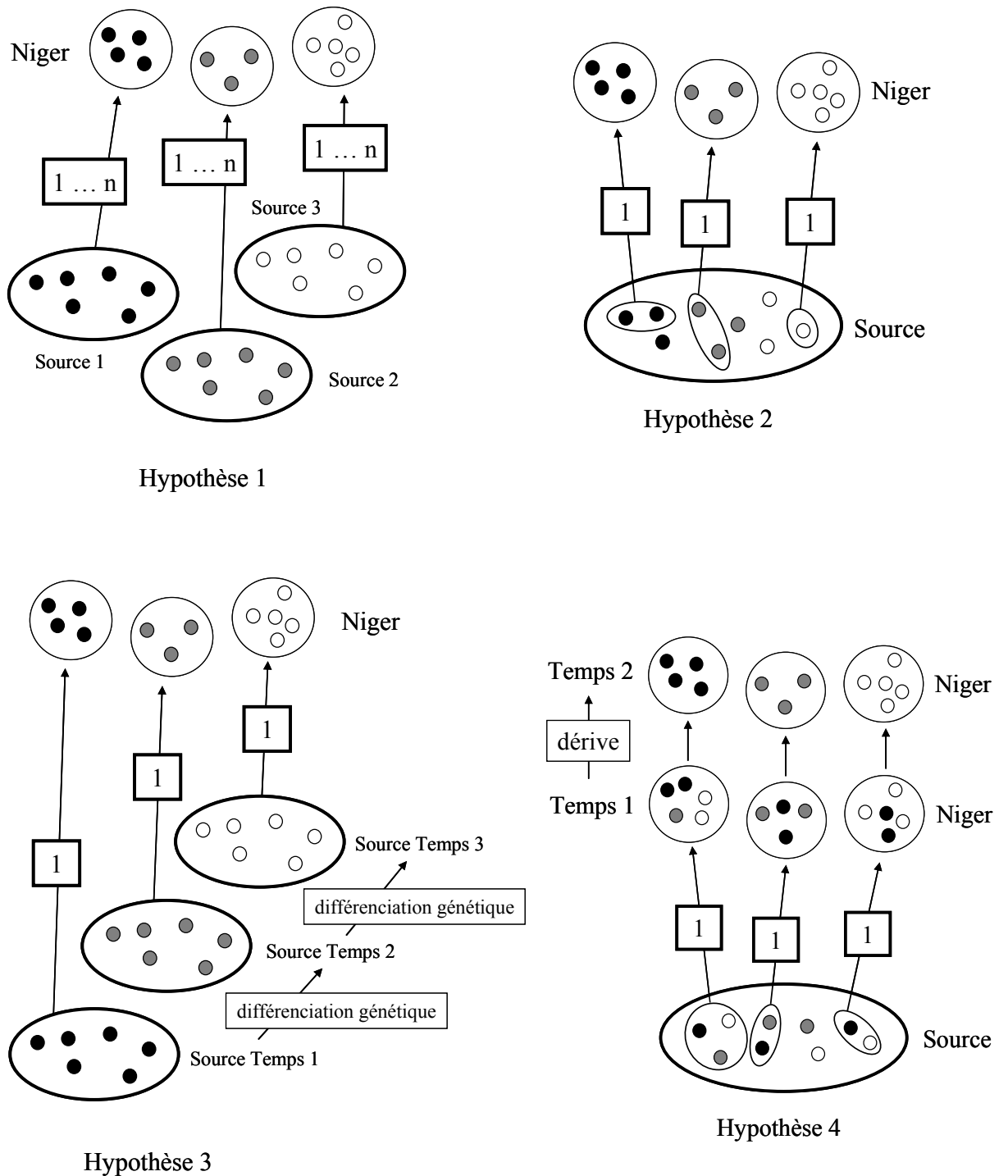


Figure 21 - Hypothèses pour expliquer la différenciation génétique observée actuellement entre les populations invasives de rats noirs dans le sud ouest nigérien. L'hypothèse 1 correspond à celle des sources multiples. L'hypothèse 2 met en avant le rôle des effets de fondation à partir d'une population source unique. L'hypothèse 3 stipule desensemencements successifs à partir d'une population source unique mais qui se différencie dans le temps. L'hypothèse 4 suppose un rôle majeur de la dérive génétique après les événements de fondation à partir d'une population unique. Les couleurs (noir, gris et blanc) symbolisent des génotypes différents. La composition génétique des populations sources et nigériennes sont précisées respectivement sous les mentions « source » et « Niger ». Les nombres dans les rectangles indiquent le nombre d'événements de colonisation que chaque hypothèse implique.

Néanmoins, l'histoire de plusieurs des populations étudiées ici est nécessairement récente : Niamey a moins de 115 ans, le Petit (PEM) et le Grand Marché (GRM) y sont installés pour la première fois respectivement en 1929 et 1954 ; la pépinière du Ministère de l'Agriculture et ses entrepôts (J-CYA) sont créés en 1952 ; les abattoirs (ABA) et l'usine de décorticage de riz (KIR) ont été construits en 1967 ; le village de Hamma Dendi (SAY) est fondé en 1964. Compte tenu de ces dates (qui constituent qui plus est des limites inférieures minimales), il semble très peu probable qu'assez de temps se soit écoulé entre chaque événement de fondation pour que les différences génétiques observées aujourd'hui aient d'abord eu le temps de se fixer dans la population source. Par ailleurs, il aurait fallu d'une part qu'une période suffisante de temps sépare tous ces événements de fondation, mais d'autre part, puisque nos populations sont homogènes génétiquement, que tous ces événements aient eu lieu à partir de la même source mais vers des localités systématiquement différentes. Au-delà des périodes de temps nécessaires qui semblent peu compatibles avec ce qui est observé au Niger, l'aspect géographique apparaît lui aussi hautement improbable. En d'autres termes, l'hypothèse 3 peut être raisonnablement écartée.

De la même façon, dans le cadre de l'hypothèse 4, l'isolement des populations nigériennes doit avoir été suffisamment long pour que la dérive génétique puisse à elle seule être responsable de leur différenciation génétique, post-fondation et à partir d'une population source unique. Comme discuté ci-dessus, cela semble peu compatible avec l'âge présumé récent des populations étudiées ici, du moins celles de Niamey et de Hamma Dendi. De plus, pour que la dérive puisse agir dans chaque population, il faut que l'ensemencement de chacune d'entre elles ait été unique, ou, à défaut, strictement interrompu à un moment donné. Sachant que les rats noirs sont a priori disséminés uniquement par les transports humains, un tel scénario, et donc l'hypothèse 4 semble très peu probable.

De façon similaire, pour que la fixation de différences génétiques dans toutes les populations créées soit due uniquement à des effets fondateurs initiaux forts, il est indispensable que tous les groupes d'individus fondateurs soient systématiquement différenciés génétiquement au moment des ensemencements. Par ailleurs, les ensemencements doivent être uniques, ou, à défaut, être systématiquement fondés par les mêmes génotypes aux mêmes endroits. Compte tenu du nombre de populations clairement différenciées observées ici ($k=12$), cela apparaît très peu réaliste et nous conduit à rejeter également l'hypothèse 2.

En revanche, un scénario impliquant des populations sources et/ou des événements de colonisation multiples (hypothèse 1) apparaît tout à fait cohérent avec nos données

génétiques. Il est d'ailleurs totalement soutenu au niveau de Niamey par la comparaison de la richesse allélique corrigée moyenne par locus (A_r) des populations situées hors de la capitale (BOU, DOS, GAY et SAY) et celle calculée en considérant toutes les populations de la capitale (ABA, CGA, CYA, GRM, J-CYA, KIR et PEM) ensemble d'une part, ou indépendamment d'autre part. En effet, ensemble, cette richesse est égale ou supérieure à celles des populations environnantes ; tandis que prises séparément, chacune de ces populations de Niamey présente une richesse allélique plus faible que celles des populations environnantes. Autrement dit, cela signifie que le pool d'allèles trouvés dans l'ensemble de Niamey ne peut prendre son origine que dans plus qu'une des populations alentours, c'est-à-dire via des ensemencements multiples. Les différences génétiques observées par la DPAC (Fig. 19) semblent même indiquer que nous n'avons identifié que très peu des populations sources dont sont dérivées celles de Niamey. A titre d'exemple, les génotypes « rouges », « jaunes » et « bleu ciel » de la figure 19 ne sont retrouvés dans aucune des populations environnantes que nous avons échantillonnées, ce qui signifie que l'origine des rats noirs fondateurs des populations invasives de Niamey sont à rechercher ailleurs, probablement au-delà. Dans ces cas précis, nous avons donc à faire vraisemblablement à une invasion de type « dispersion à longue distance » au sens de Wilson et al. (2009).

Les seuls liens génétiques conséquents qui aient été détectés par la DAPC entre les populations étudiées ici correspondent à des individus du Petit (PEM) et du Grand (GRM) Marchés d'une part, et des abattoirs (ABA), dont le génotype est identique ou proche à ceux trouvés à Dosso (DOS ; cf. respectivement les couleurs noire et verte sur la figure 19). De même, quelques profils génétiques apparaissent communs entre Dosso et Gaya (GAY ; cf. couleurs rose claire et verte sur la figure 19). Enfin, de façon plus marginale, des connections semblent exister entre Boumba (BOU), Hamma Dendi (SAY) et Gaya (cf. couleurs orange et rose foncé sur la figure 19).

Ceci semble suggérer que les rares liens existant entre les populations analysées dans cette étude correspondent aux axes routiers représentés ici par la RN7 (Gaya – Dosso) et la RN1 (Dosso – Niamey), ainsi qu'au fleuve Niger, hors Niamey (Gaya – Boumba – Hamma Dendi). Ce résultat est conforté par le test d'assignation où les rares individus mal assignés pointent le plus souvent vers des échanges entre populations associées à la route (N=11 sur 40 génotypes mal assignés ; cf. catégories « route » et « route+fleuve » dans le tableau 11) ou entre populations associés au fleuve (N=19 ; cf. catégories « fleuve » et « route + fleuve » dans le tableau 11). Par ailleurs, il est marquant de constater qu'aucun individu de Niamey n'a été

assigné à une population strictement du fleuve (catégorie « fleuve » dans le tableau 11), et qu'à l'inverse, aucun individu du fleuve n'a été assigné à Niamey. De même, les tests de Stouffer réalisés dans cette étude suggèrent que les populations de la route (DOS et GAY) contribuent plus celles du fleuve (BOU, SAY) aux flux de gènes entrant à Niamey.

Autrement toutes ces analyses, bien qu'indépendantes, suggèrent toutes un lien prépondérant entre populations situées le long des axes routiers d'une part, et entre populations situées le long du fleuve (Niamey mise à part) d'autre part. Elles indiquent également que contrairement à l'axe fluvial, le trafic routier pourrait avoir un rôle significatif dans la structuration génétique des populations de Niamey. En d'autres termes, il semble que les flux de marchandises véhiculées par les transports routiers jouent un rôle important dans la colonisation de la capitale nigérienne (et de Dosso) par le rat noir. Au contraire, nous n'avons trouvé aucun élément clair permettant d'affirmer une invasion de Niamey via le trafic fluvial. Ceci étant, cette dernière conclusion doit être modérée puisque beaucoup de populations sources n'ont pas été identifiées ici ... et pourraient s'avérer fluviales.

Nos résultats sont en accord avec les autres études menées dans d'autres parties du Monde qui lient l'introduction de *R. rattus* aux transports humains. En premier lieu, le transport maritime est souvent évoqué dans les cas d'invasion des îles (ex. Ile Christmas : Pickering & Norris, 1996 ; Madagascar : Tollenaere et al., 2010 ; RD Congo : Kalémé et al., 2011). Mais l'exemple de l'installation du rat noir le long de la vallée du Fleuve Sénégal à la suite du développement du commerce fluvial au XVIIIème et XIXème siècle (Duplantier et al., 1991) montre que les cours d'eau ont déjà joué le rôle de corridors de dispersion pour cette espèce en Afrique, comme elle semble le faire aujourd'hui dans la moyenne vallée du Niger au Niger. Enfin l'importance des échanges routiers a elle aussi déjà été mise en avant, une fois encore dans le cas du Sénégal : la mise en place d'une route goudronnée vers le Sénégal Oriental a clairement été accompagné de l'arrivée du rat noir dans cette région initialement assez enclavée (Duplantier et al., 1991 ; Konecni, 2009). Il est probable que son installation dans la plupart des grandes villes de RD Congo (Kalémé et al., 2011) reflète également une dispersion via les échanges routiers, bien que ceci n'est pas été formellement testé.

Au Niger, la route apparaît comme un vecteur important de la dispersion de *R. rattus*. Pourtant, le développement des échanges routiers, a fortiori du réseau goudronné, y a été lent et tardif. Bien entendu, au moment de la colonisation française, les transports ne s'effectuaient qu'à l'aide d'animaux de bât (Salifou, 2010). Les premières voitures de type « arabas » puis

« Lefebvre » arrivent à Niamey dès 1904, mais ne servent qu'à l'usage de l'administration coloniale ... et sont tractées par des ânes ou des bovins ! Les premiers projets d'axes routiers voient le jour entre 1917 et 1925 mais se cantonnent à la région de Zinder, alors capitale du Territoire Militaire du Niger ; à cette période, seules des pistes non carrossables entourent Niamey (Salifou, 2010). Il faut attendre 1929 pour que les deux premières routes reliant Niamey à Gaya via Dosso et Niamey au Lac Tchad soient créées. Le trafic y est néanmoins extrêmement réduit, avec par exemple un service postal uniquement hebdomadaire entre Niamey et Gaya (Salifou, 2010). La première route reliant Niamey aux localités plus septentrionales d'Anderrembokane (frontière actuelle Mali-Niger) et de Ménaka (actuel Mali) date de 1935, et un an plus tard, la Société Algérienne des Transports Tropicaux assure une liaison (administrative uniquement) entre Zinder et Niamey avec halte à Birni N'Konni : le trajet dure alors 2 jours (Salifou, 2010). Aujourd'hui, le Niger ne possède que 3912 kms de routes bitumées, 6810 kms de pistes non revêtues et 8227 kms de pistes sommaires (Direction Générale des Travaux Publics, données 2010 ; INS 2012). Ceci traduit un réseau routier somme toute sommaire, essentiellement articulé autour de la RN1 (Lac Tchad – Niamey – Ayorou, qui draine les connections routières avec le Nigéria et, à partir de Dosso, du Bénin via la RN7 ; cf. Fig. 16).

Autrement dit, on peut raisonnablement supposé que si le rat noir a été disséminé par la route, il l'a été via cet axe, par des camions ou des camionnettes, et donc probablement pas avant les années 1960s / 1970s. Ceci conforte l'idée selon laquelle l'invasion du rat noir en cours dans le sud ouest nigérien a démarré récemment, avec une exception possible pour les villages de la vallée du fleuve. Cela a également des implications en terme de lutte contre cette bioinvasion.

4.4.) Conséquences pour le contrôle des populations invasives de rat noir

Une politique de lutte contre les rongeurs invasifs présente évidemment beaucoup de points communs avec les stratégies habituelles de contrôle des populations de rongeurs (revue dans Leirs, 2003). Mais elle revêt également des aspects particuliers inhérents aux processus de bioinvasion. En effet, l'éradication d'une population cible peut être réussie ponctuellement mais s'avérer totalement inutile à court, moyen et/ou long terme si une réinfestation a lieu. Dans ce cas précis, connaître les modalités de l'invasion (source et voie de colonisation) peut fournir des informations clés permettant d'envisager une lutte adaptée et rentable dans la

durée, par exemple en maîtrisant les populations sources si elles sont plus faciles à contrôler que les populations cibles, et/ou en profitant des voies de colonisation pour mettre en œuvre une stratégie plus efficace.

Dans le sud ouest du Niger, et à Niamey notamment, nos résultats montrent clairement un ensemencement multiple, a priori à longue distance, et menant à la présence de populations de rats noirs relativement isolées les unes des autres. Ceci a donc plusieurs implications pratiques.

En premier lieu, l'isolement des populations permet de considérer des stratégies de lutte localisée (par exemple au niveau des usines, des entrepôts, des marchés et des gares routières). En revanche, afin de rendre cette lutte ponctuelle efficace et rentable, il serait souhaitable de l'accompagner d'une politique visant à empêcher, ou pour le moins limiter les possibilités de ré-ensemencement. Deux stratégies sont alors envisageables : (i) traiter toute l'« unité d'éradication », c'est-à-dire la population cible et toutes ses sources (Abdelkrim et al., 2007, 2010 ; Savidge et al., 2012) ; (ii) mettre à profit les voies de colonisation pour faciliter le travail de lutte à fournir (au même titre que l'on démontique les avions au départ de zones impaludées vers des destinations où le paludisme n'existe pas).

Dans le cas de *R. rattus* au Niger, les deux volets sont à prendre en compte. Néanmoins, à l'heure actuelle, nos connaissances quant aux populations sources sont trop incomplètes pour pouvoir appliquer un contrôle qui inclurait ces dernières. Par ailleurs, et bien que des recherches supplémentaires soient nécessaires pour le confirmer, la distribution du rat noir en Afrique de l'ouest (avec notamment une présence importante dans les villes des pays côtiers, au Nigéria en particulier), les indices selon lesquels le trafic routier jouerait un rôle majeur dans sa dissémination au Niger, et la prépondérance des flux routiers entre les villes nigériennes et celles du Bénin, du Togo et du Nigéria laissent présager des sources multiples correspondant aux grands ports du Golfe de Guinée (Abidjan, Accra, Cotonou, Lomé, etc) et aux grandes agglomérations des pays environnants (Ouagadougou, Kano, Sokoto, etc). Si tel est le cas, lutter contre les sources de l'invasion de Niamey devient un problème en soi, problème peut-être plus compliqué que de lutter contre les « cibles » à Niamey même. Dans tous les cas, une telle lutte inclusive impliquerait une intervention des services publics ainsi que des accords internationaux pour être efficacement coordonnée. Certes, un comité de travail Nigéro-Nigérian a été constitué à travers une commission mixte entre les deux pays en vue d'une gestion concertée des ennemis transfrontaliers (oiseaux granivores et acridiens

essentiellement). Il serait intéressant d'ajouter la thématique des « rongeurs invasifs » dans ses prérogatives. Néanmoins, cela semble une lutte très difficile à mettre en œuvre d'un point de vue concret.

Au contraire, tirer bénéfice d'une bonne connaissance des voies de colonisation semble être une piste intéressante en terme de contrôle des réinfestations des villes nigériennes, notamment de Niamey. En effet, si, comme nous le croyons, le transport routier des marchandises joue un rôle prépondérant dans la dissémination des rats noirs, il devient alors possible d'organiser des luttes ponctuelles sur le territoire national, à la condition de bien choisir les sites en question. Certains d'entre eux apparaissent dorés et déjà intéressants, tels que les gares routières, les parkings de camions et les boutiques et habitations qui les bordent, mais aussi les lieux de chargement / déchargement ou de pesée (ex. le pont à bascule à la sortie de Dosso). Inclure cette réflexion dans le cadre du lancement du port sec de Dosso (qui doit devenir fonctionnel dans les années à venir et accueillir tous les véhicules en provenance du sud – Bénin, Nigéria) serait également important. Des contrôles et des campagnes d'empoisonnement pourraient être effectués dans tous ces sites. Il serait même possible de penser à un traitement des véhicules eux-mêmes, d'autant que les services d'inspection sanitaire sont censés être installés dans la plupart de ces lieux d'échanges commerciaux stratégiques.

CONCLUSION GENERALE

Les études sur les communautés de rongeurs en milieux urbains sont rares, a fortiori en Afrique et particulièrement dans le Sahel. En ce sens, nos travaux peuvent être considérés comme pionniers dans ce domaine. Par ailleurs, nous avons utilisé de nombreuses approches variées mais complémentaires : enquêtes socio-écologiques, identification taxonomique non ambiguë (cytogénétique et moléculaire) et cartographie fine, analyses des assemblages d'espèce, génétique des populations. Ceci nous a permis de faire apparaître des patrons clairs et donc d'éclairer plusieurs aspects importants de l'écologie et de l'évolution des populations de rongeurs, natifs ou invasifs, du sud ouest du Niger. Ces résultats donnent doré et déjà des éléments utiles à la mise en place de politiques de contrôle des rongeurs nuisibles, et ouvrent de nouvelles perspectives de recherche dans des disciplines en plein essor, telles que l'écologie des communautés ou la biologie de l'invasion.

Nos investigations au sein de la capitale nigérienne montrent clairement l'existence de deux groupes d'espèces qui s'excluent géographiquement : les *Arvicanthis niloticus*, les *Cricetomys gambianus* et probablement les *Taterillus gracilis* et les *Nannomys haussa* constituent les espèces dites « champêtres » et sont trouvées dans les jardins maraîchers et les friches intra- et péri-urbains ; les *Mastomys natalensis* et deux espèces invasives, à savoir *Rattus rattus* et *Mus musculus* sont elles inféodées aux quartiers habitations et forment le groupe dit « citadin ». Au sein de ce dernier groupe, une tendance nette se dessine, avec la large distribution de l'espèce native, *M. natalensis*, au sein de laquelle on trouve des populations isolées de souris et de rats noirs. La première n'a pour le moment été identifiée que dans un quartier central de Niamey, tandis que la seconde a été capturée dans plusieurs sites particuliers : deux sites industriels, deux marchés, une gare routière, des bâtiments publics et quelques rares habitations. Néanmoins, il semble fort probable que ces deux espèces soient en phase d'expansion au sein de la ville où elles pourraient remplacer *M. natalensis*. Bien entendu, ceci demanderait à être confirmé par exemple par des suivis diachroniques à des échelles spatiales plus fines.

Par ailleurs, les rongeurs citadins semblent omniprésents et présentent des densités importantes, puisque nous les avons vraisemblablement sous-estimés mais qu'elles atteignent au moins 35 rongeurs par hectare en moyenne, avec des valeurs locales dépassant 90 pour les *M. natalensis*, et plus de 250 pour les souris. Les rongeurs étant connus pour être d'importants ravageurs des cultures et des stocks, de telles densités doivent engendrer de nombreuses nuisances domestiques. Ceci est d'ailleurs confirmé par les habitants interviewés dont 96% s'en plaignent. Néanmoins, les dégâts en question n'ont pas été véritablement quantifiés ici, et mériteraient incontestablement d'être rigoureusement évalués.

Malgré des analyses statistiques variées, nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation significative entre la présence et/ou l'abondance de ces rongeurs citadins et la présence ou l'absence de bétail, de chiens, de musaraignes ou de végétation dans les sites prospectés. De même, ni l'âge des quartiers, ni la source d'approvisionnement en eau, ni le nombre d'habitants ni la densité des habitations ne semblent influencer la répartition des rongeurs commensaux. En revanche, si ces derniers sont plus rares à l'extérieur des bâtiments, nous avons obtenu des rendements de capture significativement supérieurs dans les maisons en banco et dans les boutiques de quartier. Il est possible que ce résultat soit lié aux conditions d'hygiène et de salubrité, ce qui mériterait d'être vérifié en faisant appel à des critères spécialement dédiés dans le cadre d'une étude spécifique.

Néanmoins, toutes ces données indiquent déjà que la mise en place d'une lutte contre les rongeurs urbains sera difficile, et ce d'autant plus que leur reproduction a été trouvée continue au cours de l'année, ce qui nécessite un contrôle permanent. Par ailleurs, Niamey présente une croissance radiale rapide, et chaque nouveau quartier semble quasi instantanément infesté, au moins par *M. natalensis* qui montre de très fortes capacités de colonisation des nouvelles habitations. La lutte doit être donc très réactive. Selon nos enquêtes, les traitements par poisons ou piégeages, généralement traditionnels, ne semblent pas avoir d'impact perceptible sur le niveau d'infestation des habitations. Seule la présence de chats, domestiques ou errants, pourraient contribuer à réduire les populations de rongeurs, ce qui constitue une piste intéressante en terme de lutte. Néanmoins, cette tendance mériterait d'être vérifiée plus précisément, nos résultats étant basés ici uniquement sur des informations tirées d'interview qui sont parfois à considérer avec précaution. Toujours est-il que compte tenu de l'omniprésence des rongeurs dans la ville, et quels que soient les moyens mis en œuvre, une politique de contrôle des rongeurs urbains ne pourra être efficace que si elle est concertée et

menée à grande échelle. Autrement dit, il est indispensable qu'elle soit menée par les services techniques publics avec la participation effective des populations locales.

De plus, nos prospections à Dosso et dans la moyenne vallée du fleuve Niger montrent clairement que le sud ouest du pays constitue un front actif d'invasion par le rat noir. L'espèce semble ne pas pouvoir toujours se maintenir, mais certaines localités semblent au contraire bel et bien envahies de façon durable. C'est le cas notamment de villes comme Gaya, Dosso et, bien sûr, Niamey. Nos analyses de génétique des populations démontrent que ces populations sont homogènes et isolées d'un point de vue génétique, ce qui suggère des échanges très réduits. Elles permettent également d'affirmer que l'origine géographique des populations invasives de Niamey est multiple. Quelques indices pointent notamment vers un rôle important du trafic routier dans la dispersion à longue distance de *R. rattus* vers le Niger, et notamment de l'axe Gaya – Dosso – Niamey dans l'invasion de la capitale. Ceci étant, beaucoup de populations sources n'ont pas pu être identifiées ici : une étude basée sur un échantillonnage plus large sera nécessaire pour répondre à cette question. En particulier, il serait intéressant d'inclure des individus provenant de localités situées le long des grands axes commerciaux qui relient Niamey avec les pays côtiers (Bénin, Togo, Ghana et Nigéria).

Tous ensemble, nos résultats sur la structure génétique des populations de rats noirs dans le sud ouest nigérien et les modalités de leur invasion peuvent une fois encore alimenter la réflexion sur les stratégies les plus adaptées pour contrer l'installation et la progression de cette espèce hautement nuisible. En effet, le défi majeur propre à la lutte contre les organismes nuisibles est de pouvoir à la fois éradiquer les populations invasives et d'éviter la ré-infestation. Ainsi, dans notre cas précis, il semble illusoire de traiter globalement les unités d'éradication au sens large (i.e. les populations invasives et leurs populations d'origine) car ces dernières correspondent probablement à des zones bien plus infestées (ex. villes nigérianes, Cotonou, Lomé, etc ...), donc bien difficiles à contrôler, que ne l'est le sud ouest du Niger. En revanche, le traitement local des populations invasives au Niger (puisqu'elles sont aujourd'hui isolées) et la mise à profit de leur voie de colonisation principale, à savoir le trafic routier, peuvent s'avérer efficace. En effet, il serait tout à fait envisageable d'effectuer des contrôles et des campagnes de lutte au niveau de sites limités mais pertinents, tels que les sites de chargement / déchargement et de stockage de marchandises, notamment dans les « carrefours commerciaux » tels que Gaya, Dosso, Niamey, etc ...

Il est fort à parier que si la réaction des instances concernées n'est pas rapide et efficace, l'invasion du rat noir se perpétuera et sa progression continuera au Niger, peut-être jusqu'à envahir totalement nos villes et nos villages à la place des espèces locales, comme cela est désormais le cas par exemple en Europe. De même, il est probablement très urgent de mener le même genre d'études que la nôtre sur la souris domestique, elle aussi redoutable invasif nuisible. Enfin, une vigilance accrue est probablement nécessaire pour prévenir une éventuelle invasion d'un autre invasif majeur déjà présent dans plusieurs pays environnants : *Rattus norvegicus*.

Pour terminer, il serait très intéressant de mener plusieurs travaux épidémiologiques afin d'identifier les conséquences probables que l'arrivée et l'installation de rongeurs tels que les rats et la souris dans nos villes et nos villages ne manqueront pas d'avoir. En effet, ils sont réservoirs de nombreux pathogènes humains, dont plusieurs sont aujourd'hui absents -ou inconnus- en Afrique sahélienne. De telles études auraient plusieurs intérêts. D'une part, elles permettraient de tester le rôle des parasites dans le succès des bioinvasions (théories de l'« Enemy release », du « Spill over » et du « Spill back » ; cf. introduction). D'autre part, elles constitueraient un moyen rapide et peu onéreux de veille sanitaire, en identifiant précocement certaines zoonoses potentiellement véhiculées par les rongeurs et aujourd'hui non listées comme présentes sur le territoire nigérien (leptospirose, borréliose, peste, fièvres hémorragiques virales, etc ...).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBOTT, R. J., JAMES J. K., MILNE R. I. & GILLIES A. C. M. 2003. Plant introductions, hybridization and gene flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 358, 1123-1132.
- ABDELKRIM, J., BYROM A. E. & GEMMELL N. J. 2010. Fine-scale genetic structure of mainland invasive *Rattus rattus* populations: implications for restoration of forested conservation areas in New Zealand. *Conservation Genetics*, 11, 1953-1964.
- ABDELKRIM, J., PASCAL M. & SAMADI S. 2005. Island colonization and founder effects : the invasion of the Guadeloupe islands by ship rats (*Rattus rattus*). *Molecular Ecology*, 14, 2923-2931.
- ABDELKRIM, J., PASCAL M. & SAMADI S. 2007. Establishing causes of eradication failure based on genetics : case study of ship rat eradication in Ste. Anne Archipelago. *Conservation Biology*, 21, 719-730.
- ABDELKRIM, J., PASCAL M. & SAMADI S. 2009. Genetic structure and functioning of alien ship rat populations from a Corsican micro-insular complex. *Biological Invasions*, 11, 473-482.
- ADAMO, A. 2012. Mobilité résidentielle et processus d'étalement de la ville de Niamey (Niger), thèse de doctorat unique, Département de Géographie, FLSH, Université Abdou Moumouni, Niamey, 301 p.
- ADKINS, R. M., WALTON A. H. & L, H. R. 2003. Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26, 409-420.
- AGORAMOORTHY, G. & HSU, M. J. 2007. Ritual releasing of wild animals threatens island ecology. *Human Ecology*, 35, 251-254.
- AKINBOADE, O. A., DIPEOLU O. O., OGUNJI F. O. & ADEGOKE G. O. 1981 The parasites obtained and bacteria isolated from house rats (*Rattus rattus*) caught in human habitations in Ibadan Nigeria. *Integrative Journal of Zoology*, 8, 26-32.
- ALVAR, J., VELEZ I. D., BERN C., HERRERO M., DESJEUX D., CANO J., JANNIN J., DEN BOER M. & THE WHO LEISHMANIASIS CONTROL TEAM. 2012. Leishmaniasis worldwide and global estimates of its incidence. *PLoS One*, 7, e35671.
- ANGELICI, F. M. & LUISELLI, L. 2005. Patterns of specific diversity and population size in small mammals from arboreal and ground-dwelling guilds of a forest area in southern Nigeria. *Journal of Zoology, London*, 265, 9-16.
- APLIN, K. P., CHESSER T. & HAVE J. T. 2003. Evolutionary biology of the genus *Rattus*: profile of an archetypal rodent pest. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 487-498.
- APLIN, K. P., SUZUKI H., CHINEN A. A., CHESSER R. T., HAVE J. T., DONNELLAN S. C., AUSTIN J., FROST A., GONZALEZ J. P., HERBRETEAU V., CATZEFLIS F., SOUBRIER J., FANG Y-P., ROBINS J., MATISOO-SMITH E., BASTOS A. D. S., MARYANTO I., SIGANA M. H., DENYS C., VAN DEN BUSSCHE R. A., CONROY C., ROWE K. & COOPER A. 2011.

Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. *PLoS One*, 6, e26357.

ARNTZEN, L., WADEE A. A. & ISAÄCSON M. 1991. Immune response of two *Mastomys* sibling species to *Yersinia pestis*. *Infections and Immunity*, 59, 1966-1971.

AUDOIN-ROUZEAU, F. & VIGNE, J.-D. 1994. La Colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie*, 13, 125-145.

BA, K. 2002. Systématique, écologie et dynamique de populations de petits rongeurs potentiellement réservoirs ou hôtes de virus au Sénégal. Pour l'obtention du diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes 126 p.

BALARESQUE, P. 2007. Les microsatellites des génomes eucaryotes: de leur cycle de vie et de leur neutralité. *Médecines / Sciences*, 23, 729-734.

BALIRWA, J. S., CHAPMAN C. A., CHAPMAN L. J., COWX I. G., GEHEB K., KAUFMAN L., LOWE-MCCONNELL R. H., SEEHAUSEN O., WANINK J. H., WELCOME R. L. & WITTE F. 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the lake victoria basin : An unexpected marriage? *BioScience*, 53, 703-715.

BASTOS, A. D., NAIR D., TAYLOR P. J., BRETTSCHEIDER H., KIRSTEN F., MOSTERT E., VON MALTITZ E., LAMB J. M., VAN HOOFT P., BELMAIN S. R., CONTRAFATTO G., DOWNS S. & CHIMIMBA C. T. 2011. Genetic monitoring detects an overlooked cryptic species and reveals the diversity and distribution of three invasive *Rattus* congeners in South Africa. *BMC Genetics*, <http://www.biomedcentral.com/1471-2156/12/26>, 1-18.

BAVERSTOCK, P. R., ADAMS M., MAXSON L. R. & YOSIDA T. H. 1983. Genetic differentiation among karyotypic forms of the black rat *Rattus rattus*. *Genetics Society of America*, 969-983.

BÉKÉLÉ, A., LEIRS H. & VERHAGEN R. 2003. Composition of rodents and damage estimates on maize farms at Ziway, Ethiopia. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia pp. 262-263.

BELMAIN, S. R., MEYER A. N., TIMBRINE R. & PINECELA L. 2003. Managing rodent pests in households and food stores through intensive trapping. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia 440-445.

BENJAMINI, Y. & HOCHBERG, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological)* 57, 289-300.

BERGMANS, W. 1999. Les rongeurs du Bénin : espèces trouvées et espèces attendues. *Les éditions du flamboyant* pp. 23-44.

BHARTI, A. R., NALLY J. E., RICARDI J. N., MATTHIAS M. A., DIAZ M. M., LOVETT M. A., LEVETT P. N., GILMAN R. H., WILLIG M. R., GOTUZZO E. & VINETZ J. M. 2003. Leptospirosis: a zoonotic disease of global importance. *The Lancet Infectious Diseases*, 3, 757-771.

BLANCHARD, R. J., WALL P. M. & BLANCHARD D. C. 2003. Problems in the study of rodent aggression. *Hormones and Behavior*, 44, 161-170.

- BONHOMME, F., ORTH A., CUCCHI T., RAJABI-MAHAM H., CATALAN J., BOURSOT P., AUFFRAY J.-C. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2011. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proc. R. Soc. B.*, 278, 1034-1043.
- BOURSOT, P., AUFFRAY J. C., BRITTON-DAVIDIAN J. & BONHOMME F. 1993. The evolution of house mice. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 24, 119-152.
- BRADMAN, A., CHEVRIER J., TAGER I., LIPSETT M., SEDGWICK J., MACHER J., VARGAS A. B., CABRERA E. B., CAMACHO J. M., WELDON R., KOGUT K., JEWELL N. P. & ESKENAZI B. 2005. Association of housing disrepair indicators with cockroach and rodent infestations in a cohort of pregnant latina women and their children. *Environmental Health Perspectives*, 113, 1795-1801.
- BROWN, P. R., DAVIES M. J., CROFT J. D. & SINGLETON G. R. 2003. Impact of farm management practices on house mouse populations and crops in an irrigated farming system. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & M., S. D. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia, 338-342.
- BROWN, P. R., HUNG N. Q., HUNG N. M. & VAN WENSVEEN M. 1999. Population ecology and management of rodent pests in the Mekong River Delta, Vietnam. In: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Leirs, H. and Zhang, Z.(ed.) *Ecologically based management of rodent pests*. ACIAR Monograph No. 59. Canberra, Australian Centre for International Agricultural Research, 319–337.
- BUCKLE, A. P. & SMITH, R. H. 1994. *Rodent pests and their control*, CAB international, University Press, Cambridge.
- BUYSSE, W., ROGER STERN R. & COE R. 2004. *GenStat Édition Discovery pour usage Quotidien* ICRAF Nairobi, Kenya. 122 pp.
- CERQUEIRA, G. M. & PICARDEAU, M. 2009. A century of *Leptospira* strain typing. *Infection, Genetics and Evolution*, 9, 760-768.
- CHAPUIS, M.-P., LECOQ M., MICHALAKIS Y., LOISEAU A., SWORD G., PIRY S. & ESTOUP A. 2008. Do Outbreaks Affect Genetic Population Structure? A worldwide survey in *Locusta Migratoria*, a pest plagued by microsatellite null alleles. *Molecular Ecology*, 17, 3640-3653.
- CHESSEL, D., DUFUR A. B. & TAHIULOUSE J. 2004. The Ade 4 package : One -table methods *R. News* 4 5-10
- CHEVRET, P. & DOBIGNY, G. 2005. Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 674-688.
- CHIAPPERO, M. B., PANZETTA-DUTARI G. M., GOMEZ D., CASTILLO E., POLOP J. J. & GARDENAL C. N. 2011. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Mammalian Biology*, 76, 41-50.
- CLAIR, M. 2008. PCR diagnostiques et épidémiologie de la leishmaniose dans deux foyers endémiques, le Sénégal et les îles Baléares. Mémoire de DES option Biologie Médicale, Université Montpellier I, France.
- COLANGELO, P., CASTIGLIA R., FRANCHINI P. & SOLANO E. 2009. Pattern of shape variation in the eastern African gerbils of the genus *Gerbilliscus* (Rodentia, muridae): Environmental correlations and implication for taxonomy and systematics. *Mammalian Biology*, 75, 302-310.

- COLAUTTI, R. I., RICCIARDI A., GRIGOROVIC I. A. & MACISAAC H. J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7, 721-733.
- COQUERY-VIDROVITCH, C. 1993. *Histoire des villes d'Afrique noire. Des origines à la colonisation*. Editions Albin Michel, Paris, France, 412 p.
- COURCHAMP, F., BEREK L. & GASCOIGNE J. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University press, 255 pp.
- COURCHAMP, F. & CAUT, S. 2005. Use of biological invasions and their control to study the dynamics of interacting populations. In: CADOTTE, M. W., MCMAHON S. M. & FUKAMI T. (eds.) *Conceptual ecology and invasions biology* 253-279.
- COURCHAMP, F., CHAPUIS J-L. & PASCAL M. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews*, 78, 347-383.
- COURCHAMP, F. & SUGIHARA, G. 1999. Modeling the biological control of an alien predator to protect island species from extinction. *Ecological Applications*, 9, 112-123.
- D. G. P. V. 2012 Bulletins d'informations phytosanitaires décennaires 1995-2011, Direction Générale de la Protection des Végétaux, Ministère de l'Agriculture, République du Niger.
- DASZAK, P., CUNNINGHAM A. A. & HYATT A. D. 2000. Emerging Infectious Diseases of Wildlife Threats to Biodiversity and Human Health. *Science*, 287, 243-249.
- DE BRUYN, P. J. N., BASTOS A. D. S., EADIE C., TOSH C. A. & BESTER M. N. 2008. Mass mortality of adult male subantarctic Fur Seals: Are alien mice the culprits? *PLoS One*, 3 e3757.
- DE MEEUS, T., GUEGAN J-F. & TERIKHIN A.T. 2009. MultiTest V.1.2, a program to binomially combine independent tests and performance comparison with other related methods on proportional data. *BMC Bioinformatics*, 10, 443-451.
- DE PARAJD, M. & DE PARAJD, M. 1988. *Regards sur l'habitat traditionnel au Niger: Créer, Nouette, France*, Des cahiers de construction traditionnelle 101pp.
- DELANY, J. M. 2004. Rodents. In: COGGER, H., GOULD E., FORSHAW J., MCKAY G. & ZWEIFEL R. (eds.) *The encyclopedia of Animals*, 2004 : The Fog City Press, 814 Mont gomery Street, San Francisco.
- DELATTRE, P. & LE LOUARN, H. 1981. Dynamique des populations du rat noir, *Rattus rattus*, en mangrove lacustre. *Mammalia*, 45, 278-288.
- DEVELOUX, M., CANDOLFI E., HANGA-DOUMBO S. & KIEN T. 1988. Toxoplasmosis in Niger. A serological analysis of 400 subjects. *Bulletin de la Société de Pathologies Exotiques*, 81, 253-259.
- DEVELOUX, M., ROBERT V., DJIBO A. & MONJOUR L. 1992. Etude séro-épidémiologique de la leishmaniose viscérale chez les écoliers de l'oasis d'Iférouâne, Niger. *Bulletin de la Société de Pathologies Exotiques*, 85, 302-303.
- DICKMAN, C. R. & DONCASTER, C. P. 1987. The Ecology of small mammals in urban habitats (I) populations in a patchy environment. *Journal of Animal Ecology*, 56, 629-640.
- DICKMAN, C. R. & DONCASTER, C. P. 1989. The Ecology of small mammals in urban habitats (II) Demography and dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 58, 119-127.

- DJIDINGAR, D., CHIPPAUX J-P., GRAGNIC G., TCHANI O., MEYNARD D. & JULVEZ J. 1997. La leishmaniose viscérale au Niger : six nouveaux cas confirmés parasitologiquement. *Bulletin de la Société de Pathologies Exotiques*, 90, 27-29.
- DOBIGNY, G. 2000 Inventaire et Biogéographie des Rongeurs du Niger : Nuisances aux cultures, Implications dans certains problèmes de santé publique et vétérinaires. Rapport de Coopération pour le Service National, Ministère de la Coopération, République Française. 71 p.
- DOBIGNY, G., BA K. & PETTER F. 2001. Cytogénétique et espèces jumelles de rongeurs. Aspects fondamentaux et appliqués. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 154, 319-330.
- DOBIGNY, G., ANISKIN V. & VOLOBOUEV V. 2002a. Explosive chromosome evolution and speciation in the gerbil genus *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): a case of two new cryptic species. *Cytogenetics and Genome Research*, 96, 117-124.
- DOBIGNY, G., BAYLAC M. & DENYS C. 2002b. Geometric morphometrics, neural networks and diagnosis of sibling *Taterillus* species (Rodentia, Gerbillinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 319-327.
- DOBIGNY, G., NOMAO A. & GAUTUN J-C. 2002c. A cytotaxonomic survey of Rodents from Niger : implications for systematics, biodiversity and biogeography. *Mammalia* 66, 495-523.
- DOBIGNY, G., GRANJON L., ANISKIN V., BA, K. & VOLOBOUEV V. 2003. A new sibling species of *Taterillus* (Muridae, Gerbillinae) from West Africa. *Mammalian Biology*, 68, 299-316.
- DOBIGNY, G., OUZOUF-COSTAZ C., BONILLO C. & V., V. 2004. Viability of X-autosome translocations in mammals : an epigenomic hypothesis from a rodent case-study. *Chromosoma*, 113, 34-41.
- DOBIGNY, G., ANISKIN V., GRANJON L., CORNETTE R. & VOLOBOUEV V. 2005. Recent radiation in West African *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae) the concerted role of chromosome and climatic changes. *Heredity*, 95, 358-368.
- DOBIGNY, G., LECOMPTE E., TATARD C., GAUTHIER P., BA K., DENYS C., DUPLANTIER J-M. & GRANJON L. 2008. An update on the taxonomy and geographic distribution of the cryptic species *Mastomys kollmannspergeri* (Muridae, Murinae) using combined cytogenetic and molecular data. *Journal of Zoology, London*, 276, 368-374.
- DOBIGNY, G., CATALAN J., GAUTHIER P., O'BRIEN P. C. M., BROUT C., BA K., TATARD C., FERGUSON-SMITH M. A., DUPLANTIER J-M., GRANJON L. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2010. Geographic patterns of inversion polymorphisms in a wild African rodent, *Mastomys erythroleucus*. *Heredity* 104, 378-386.
- DOBIGNY, G., POIRIER P., HIMA K., CABARET O., GAUTHIER P., TATARD C., COSTA J-M. & BRETAGNE S. 2011a. Molecular survey of rodent-borne trypanosoma in Niger with emphasis on *T. lewisi* imported by invasive black rats. *Acta Tropica* 117, 183-188.
- DOBIGNY, G., TATARD C., KANE M., GAUTHIER P., BROUAT C., K., B. & DUPLANTIER J-M. 2011b. A cytotaxonomic and DNA-based survey of rodents from Northern Cameroon and Western Chad. *Mammalian Biology*, 76, 417-427.
- DOUZERY, E. J. P., DELSUC F., STANHOPE M. J. & HUCHON H. 2003. Local molecular clocks in three nuclear genes : Divergence times for rodents and other mammals and incompatibility among fossil calibrations. *Journal of Molecular Evolution*, 57, 201-213.

- DUCROZ, J.-F., GRANJON L., CHEVRET P., DUPLANTIER J.-M., LOMBARD M. & VOLOBOUEV V. 1997. Characterization of two distinct species of *Aricanthis* (Rodentia: Muridae) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. *Journal of Zoology, London*, 241, 709-723.
- DUCROZ, J.-F., VOLOBOUEV V. & GRANJON L. 1998. A Molecular perspective on the systematics and evolution of the Genus *Arvicantis* (Rodentia, Muridae): inferences from complete cytochrome b gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 10, 104-117.
- DUPLANTIER, J.-M., CATALAN J., ORTH O., GROLLEAU B. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2003. Systematics of the black rat in Madagascar: consequences for the transmission and distribution of plague. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 335-341.
- DUPLANTIER, J.-M., GRANJON L., ADAM F. & BA K. 1991. Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal : Facteurs historiques et écologiques. *Le Rongeur et l'Espace*, 339-346.
- DUPLANTIER, J.-M., GRANJON L. & BA K. 1997. Répartition biogéographique des petits rongeurs au Sénégal. *Journal of African zoology*, 111, 17-26.
- DUPLANTIER, J.-M., GRANJON L. & BOUGANALY H. 1996. Reproductive characteristics of three sympatric species of *Mastomys* in Senegal, as observed in the field and in captivity. *Mammalia*, 60, 629-638.
- DUPLANTIER, J.-M. & RAKOTONDRAVONY, D. 1999. The Rodent Problem in Madagascar : Agricultural Pest and Threat to Human Health. Ecologically-based rodent management. . In: SINGLETON G. R., HINDS L., LEIRS H. & ZANG Z. (eds.) ACIAR editions, pp 441-459 ed.
- DUPLANTIER, J.-M. & SENE, M. 2000. Rodents as reservoir hosts in the transmission of *Schistosoma mansoni* in Richard-Toll, Senegal, west Africa. *Journal of Helminthology* 74, 129-135.
- DUPLANTIER, J.-M. & SENE, M. 2006. 24 Rodents as definitive hosts of *Schistosoma*, with special reference to *S. mansoni* transmission. *Micromammals and Macroparasites*, 527-543.
- EBENEZER, A. & BURUBAI, W. 2012. Effects of urbanization and agricultural expansion on the upsurge of wild rats (*Rattus rattus*) in Yenagoa metropolis of Bayelsa state, Nigéria. *Research Journal of Applied Science in Engineering and Technology*, 4, 273-276.
- ESTOUP, A., BAIRD S. J. E., RAY N., CURRAT M., CORNUET J.-M., SANTOS F., BEAUMONT M. A. & EXCOFFIER L. 2010. Combining genetic, historical and geographical data to reconstruct the dynamics of bioinvasions: application to the cane toad *Bufo marinus*. *Molecular Ecology Resources*, 10, 886-901.
- EVANS, E. P., BRECKON G. & FORD C. E. 1963. An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. *Cytogenetics*, 3, 289-294.
- FABRES, G. & BOUSSIENGUE, J. 1981. Bioécologie de la Cochenille du Manioc (*Phenacoccus manihoti* Homoptere Pseudococcidae) en République du Congo, Cycle évolutif et paramètres biologiques. *Agronomie Tropicale*, 36, 82-89.
- FACON, B., GENTON B. J., SHYKOFF J., JARNE P., ESTOUP A. & DAVID P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Ecology and Evolution*, 21, 130-135.
- FENNER, F. 2010. Deliberate introduction of the European rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, into Australia. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 29, 103-111.

- FICHET-CALVET, E., KOULEMOU K., KOIVOGUI L., SOROPOGUI B., SYLLA O., LECOMPTE E., DAFFIS S., KOUADIO A., KOUASSI S., AKOUA-KOFFI C., DENYS C. & MEULEN J. T. 2005. Spatial distribution of commensal rodents in regions with high and low Lassa fever prevalence in Guinea. *Belgian Journal Zoology*, 135, 63-67.
- FICHET-CALVET, E., LECOMPTE E., KOIVOGUI L., SOROPOGUI B., DORÉ A., KOUROUMA F., SYLLA O., DAFFIS S., KOULEMOU K. & MEULEN J. T. 2007. Fluctuation of Abundance and Lassa Virus Prevalence in *Mastomys natalensis* in Guinea, West Africa. *Vector-borne and Zoonotic Diseases* 7, 119-128.
- FIEDLER, L. A. 1988. Rodent problems in Africa. In: Prakash, I., ed., Rodent pest management. Boca Raton, Florida, CRC Press, 35–65.
- FITZGERALD, K. & GORDON, D. M. 2012. Effects of vegetation cover, presence of a native ant species, and human disturbance on colonization by Argentine ants. *Conservation Biology*, 26, 525-538.
- FRITTS, T. H. & RODDA, G. H. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems : a Case of history of Guam. *Annual Review Ecology and Systematics*, 29, 113-140.
- GARDNER-SANTANA, L. C., NORRIS D. E., FORNADEL C.M., HINSON E. R., KLEIN S. L. & GLASS G. E. 2009. Commensal ecology, urban landscapes, and their influence on the genetic characteristics of city-dwelling Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Molecular Ecology*, 18, 2766-2778.
- GAUNT, M. W., SALL A. A., DE LAMBALLERIE X., FALCONAR A. K. I., DZHIVANIAN T. I. & GOULD E. A. 2001. Phylogenetic relationships of flaviviruses correlate with their epidemiology, disease association and biogeography. *Journal of General Virology*, 82, 1867-1876.
- GAUTUN, J.-C., TRANIER M. & SICARD B. 1985a. Liste préliminaire des rongeurs du Burkina-Faso (ex Haute Volta) *Mammalia*, 49, 537-542.
- GENTON, B. 2005. Intérêt d'une approche évolutive pour l'étude des invasions biologiques : L'invasion d'*Ambrosia artemisiifolia* dans la vallée du Rhône. Doctorat de l'ENGREF, Ecole Nationale du Génie rural, des Eaux et Forêts 104 p.
- GEOFFROY, E. 1803 *Catalogue des mammifères du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris 272 p.
- GIBAN, J. 1967. Les rongeurs des cultures vivrières des régions du Niger (delta central au Mali). Inventaire des questions et projet d'un programme d'Etudes en vue de la lutte 41 p.
- GIDEL, R., ALBERT J-P., LE MAO G. & RETIF M. 1974. La brucellose en Afrique occidentale et son incidence sur la santé publique : résultats de dix enquêtes épidémiologiques effectuées en Côte d'Ivoire, en Haute Volta et au Niger de 1970 à 1973. *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux*, 27, 403-418.
- GILABERT, A., LOISEAU A., J-M., D., RAHELINIRINA S., RAHALISON L., CHANTEAU S. & BROUAT C. 2007. Genetic structure of black rat populations in a rural plague focus in Madagascar. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 965-972.
- GILLIARD, P. 2003. Mendier ou mourir : Dynamiques spatiales de l'extrême pauvreté au Niger. Doctorat ès Lettres, Université de Lausanne 346 p.

- GLASS, G. E., GARDNER-SANTANA L. C., HOLT L. D., CHEN J., SHIELDS T. M., ROY M., SCHACHTERLE S. & KLEIN L. 2009. Trophic garnishes : cat-rat interactions in an urban environment. *PLoS One* 4, e5794.
- GOMEZ, M. D., PROVENSAL M. C. & POLOP J. J. 2008. Effect of interspecific competition on *Mus musculus* in an urban area. *Journal of Pest Science*, 81, 235-240.
- GOTELLI, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606-2621.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. 2006. EcoSim : Null models software for ecology. Version 7.72 Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. Jericho, VT 05465.
- GOUDET, J. 2001. Fstat, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available from [http:// www.unil.ch/izea/software/fstat.html](http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html).
- GOUYON, P.-H., HENRY J-P. & ARNOULD J. 1997. Les avatars du gène. Regards sur la Science. Belin (eds.) Paris. 336 pp
- GRANJON, L. & CHEYLAN, G. 1989. Le sort de rats noirs (*Rattus rattus*) introduits sur une île, révélé par radio-tracking. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 309, 571-575.
- GRANJON, L., COSSON J-F., QUESSEVEUR E. & SICARD B. 2005. Population dynamics of the multimammate rat *Mastomys huberti* in an annually flooded agricultural région of central Mali. *Journal of Mammalogy*, 86, 997-1008.
- GRANJON, L. & DOBIGNY, G. 2003. The importance of cytotaxonomy in understanding the biogeography of African rodents : Lake Chad murids as an example. *Mammal Rev.*, 33, 77-91.
- GRANJON, L. & DUPLANTIER, J.-M. 2009. *Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne*, Publications Scientifiques I.R.D./ Muséum, pp. 215.
- GRANJON, L., DUPLANTIER J-M. & CASSAING J. 1986. Etudes des relations sociales dans plusieurs populations du genre *Mastomys* (Rongeur, Muridé) au Sénégal : Implications évolutives. In: CNRS (ed.) Coll. Nat.
- GRANJON, L., DUPLANTIER J-M., CATALAN J. & BRITTON-DAVIDIAN J. 1997. Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia: Muridae). *Belgian Journal of Zoology*, 127, 7-18.
- GRIMM, N. B., FAETH S. H., GOLUBIEWSKI N. E., REDMAN C. L., WU J., BAI X. & BRIGGS J. M. 2008. Global change and the Ecology of cities. *Science*, 319, 756-760.
- HAMA, B. 1967. Histoire traditionnelle d'un peuple, les Zarma-Songhay, *Présence Africaine*, Paris, 280 P.
- HAMILTON, P. B., STEVEN J. R., HOLZ P., BOAG B., COOKE B. & GIBSON W. C. 2005. The inadvertent introduction into Australia of *Trypanosoma nabiasi*, the trypanosome of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), and its potential for biocontrol. *Molecular Ecology*, 14, 3167-3175.
- HARRY, M. 2001. *Génétique moléculaire et évolutive*. Maloine (eds.), Paris. 326 p.
- HASSANIN, A., ROPIQUET A., GOURMAND A-L., CHARDONNET B. & RIGOLET J. 2007. Mitochondrial DNA variability in *Giraffa camelopardalis* : consequences for taxonomy, phylogeography and conservation of giraffes in West and Central Africa. *Comptes Rendus de Biologie*, 330, 265-274.

- HEMME, R. R., THOMAS C. L., CHADEE D. D. & SEVERSON D. W. 2010. Influence of Urban Landscapes on Population Dynamics in a Short-Distance Migrant Mosquito: Evidence for the Dengue Vector *Aedes aegypti*. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 4, e634.
- HERBRETEAU, V., JITTAPALAPONG S., RERKAMNUAYCHOKE W., CHAVAL Y., COSSON J-F. & MORAND S. 2011. Protocols for field and laboratory rodent studies. *Kasetsart University Press*, 46 p.
- HEWITT, G. M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10, 537-549.
- HEWITT, G. M. 2004. A climate for colonization. *Heredity*, 92, 1-2.
- HIMA, K. 2010. Biologie évolutive de *Gerbillus nigeriae* (Rodentia, Gerbillinae), principal ravageur des cultures céréalières au Niger : aspects chromosomique, morphologique et populationnel. Thèse de Doctorat, Université Abdou Moumouni, Niamey, Niger, 218 p.
- HOWIE, S., GUY M., FLEMING L., BAILEY W., NOYES H., FAYE J. A., PEPIN J., GREENWOOD B., WHITTLE H., MOLYNEUX D. & CORRAH T. 2006. A Gambian Infant with Fever and an Unexpected Blood Film. *PLoS Medicine*, 3, e3553.
- HUBERT, B. 1980. Les rongeurs et les problèmes qu'ils posent aux cultures et aux stocks In : L'amélioration des systèmes post-récoltes en Afrique de l'Ouest. ACCT éd., Paris.
- HUCHON, D., CHEVRET P., JORDAN U., KILPATRICK C. W., RANWEZ V., JENKINS P. D., BROSIUS J. & SCHMITZ J. 2007. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 7495-7499.
- HUCHON, D., MADSEN O., SIBBALD M. J. J. B., AMENT K., STANHOPE M. J., CATZEFLIS F., DE JONG W. W. & DOUZERY, E. J. P. 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of glires : Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 1053-1065.
- JOMBART, T. 2008. Adegnet : a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24, 1403-1405.
- JOMBART, T., BALLOUX F. & DRAY S. 2010. Adephylo : new tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits. *Bioinformatics*, 26, 1907-1909.
- JONES 1959. Manioc in Africa, *Stanford University Press, Stanford, USA*, 353 p.
- JULVEZ, J., MAGNAVAL F-J., MEYNARD D., PERIE C. & BAIXENCH M. T. 1996. Séro-épidémiologie de la toxoplasmose à Niamey, Niger. *Médecine Tropicale*, 56, 48-50.
- JULVEZ, J., MICHAULT A. & Kerdélhué C. 1997. Etude sérologique des rickettsioses à Niamey, Niger. *Méd. Trop.*, 57, 153-156.
- KALÉMÉ, P. K., BATES J. M., BALESI H. K., GAMBALEMOKE M., KERBIS-PETERHANS J., MICHAUX J., MWANGA J. M., NDARA B. R., TAYLOR P. J. & JANSEN VON VUUREN B. 2011. Origin and putative colonisation routes for invasive rodent taxa in Democratic Republic of Congo. *African Zoology* 40, 133-145.
- KALINOWSKI, S. T., MUHFELD C. C., GUY C. S. & COX B. 2010. Founding population size of an aquatic invasive species. *Conservation Genetics*, 11, 2049-2053.

- KELLY, D. W., PATERSON R. A., TOWNSEND C. R., POULIN R. & TOMPKINS D. M. 2009. Parasite spillback : A neglected concept in invasion ecology? *Ecology*, 90, 2047-2056.
- KERR, P. J. 2012. Myxomatosis in Australia and Europe: A model for emerging infectious diseases. *Antiviral Research*, 93, 387-415.
- KHIEM, N. T., CUONG L. Q. & VAN CHIEN H. V. 2003. Market study of meat from field rats in the Mekong Delta. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 543-547.
- KING, M. 1993. Species evolution. The role of chromosome change. *Cambridge University Press*. 336 p.
- KING, M. C., INNES J. G., GLEESON D., FITZGERALD N., WINSTANLEY T., O'BRIEN B., BRIDGMAN L. & COX N. 2011a. Reinvasion by ship rats (*Rattus rattus*) of forest fragments after eradication. *Biological Invasions*, 13, 2391-2408.
- KINZIGER, A. P., NAKAMOTO R. J., ANDERSON E. C. & HARVEY B. C. 2011. Small founding number and low genetic diversity in an introduced species exhibiting limited invasion success (speckled dace, *Rhinichthys osculus*). *Ecology and Evolution*, 73-84.
- KONECKNY, A. 2009. Consequences of anthropogenic changes on rodent communities and populations : study cases on native and introduced species in Eastern Senegal. . Université Montpellier 2 Faculté des Sciences, Ecole Doctorale SIBAGHE : 156 p.
- KONGJAIMUN, A., KAGA A., TOMOOKA N., SOMTA P., VAUGHAN D. A. & SRINIVES P. 2012. The genetics of domestication of varlong bean, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. ssp. *unguiculata* cy-gr *sesquipedalis*. *Annals of Botany*, 109, 1185-11200.
- KOUASSI, S. K., VIOLAINE N., ANISKINE V., LALIS A., CRUAUD C., COULOUX A., COLYN M., DOSSO M., KOIVOGUI L., VERHEYEN E., AKOUA-KOFFI C. & DENYS C. 2008. Taxonomy and biogeography of the African pygmy mice subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, *Mus*) in Ivory Coast and Guinea (west Africa). *Mammalia*, 72, 237-252.
- LABO, R., ERNOULD J-C., DJIBRILLA A., SIDIKI A. & CHIPAUX J-P. 2003. Transmission de *Schistosoma haematobium* dans la ville de Niamey. *Bulletin de la Société de Pathologies Exotiques*, 96, 178-182.
- LANGTON, S. D., COWAN D. P. & MEYER A. N. 2001. The occurrence of commensal rodents in dwellings as revealed by the 1996 English House Condition Survey. *Journal of Applied Ecology*, 38, 699-709.
- LAPORTE, P., DECROIX Y. & CHEVAUCHÉE P. 1988. Un foyer de Kala-Azar dans l'Aïr, Niger : premier cas nigérien autochtone confirmé. *Médecine Tropicale*, 48, 263-265.
- LAVERGNE, S. & MOLOFSKY, J. 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 3883-3888.
- LEBARBENCHON, C., POITEVIN F., ARNAL V. & MONTGELARD C. 2010. Phylogeography of the weasel (*Mustela nivalis*) in the western-Palaeartic region: combined effects of glacial events and human movements. *Heredity*, 105, 449-462.

- LEBEL, T. & ALI, A. 2009. Recent trends in the Central and Western Sahel rainfall regime (1990–2007). *Journal of Hydrology*, 1-13.
- LECOMPTE, E., APLIN K. P., DENYS C., CATZEFLIS F., CHADES M. & CHEVRET P. 2008. Phylogeny and biogeography of African Murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 1-21.
- LECOMPTE, E., BROUAT C., DUPLANTIER J-M., GALAN M., GRANJON L., LOISEAU A., MOULINE K. & COSSON J-F. 2005. Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 33, 681-689.
- LECOMPTE, E., DENYS C., GRANJON L. & VOLOBOUEV V. 2003. Integrative systematics : contributions to *Mastomys* phylogeny and evolution. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : Rodent Biology and Management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 536-540.
- LECOMPTE, E., FICHET-CALVET, E., DAFFIS S., KOULEMOU K., SYLLA O., KOUROUMA F., DORÉ A., SOROPOGUI B., ANISKIN V., ALLALI B., KAN S. K., LALIS A., KOIVOGUI L., GUNTHER S., DENYS C. & MEULEN J. 2006. *Mastomys natalensis* and Lassa Fever, West Africa. *Emerging Infectious Diseases*, 12, 1971-1974.
- LECOMPTE, E., MEULEN J., EMONET S., DAFFIS S. & CHARREL R. N. 2007. Genetic identification of Kodoko virus, a novel arenavirus of the African pigmy mouse (*Mus Nannomys minutoides*) in West Africa. *Virology*, 364, 178-183.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology. 2nd English edition, Amsterdam: Elsevier.*
- LEIRS, H. 2003. Management of rodents in crops : the Pied Piper and his orchestra. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 183-190.
- LEIRS, H., SKONHOFT A., STENSETH N. C. & ANDREASSEN H. 2003. A bioeconomic model for the management of *Mastomys natalensis* mice in maize fields. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 358-361.
- LEIRS, H., STENSETH N. C., NICHOLS J. D., HINES J. E., VERHAGEN R. & VERHEYEN W. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature*, 389, 176-180.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, Tenth ed. vol 1 Laurentii Salvii, Stockholm 824 p.
- LOISEAU, A., RAHELINIRINA S., RAHALISON L., KONECKNY A., DUPLANTIER J-M. & BROUAT C. 2008. Isolation and characterization of microsatellites in *Rattus rattus*. *Molecular Ecology Resources*, 8, 915-918.
- LUNIACK, M. 2004. Synurbization - adaptation of animal wildlife to urban development. In: SHAW ET AL. (ed.) *4th International Urban Wildlife Symposium*, 2004. 50-55.
- MAFIANA, C. F., OSHO M. B. & SAM-WOBO S. 1997. Gastrointestinal helminth parasites of the black rat (*Rattus rattus*) in Abeokuta, southwest Nigeria. *Journal of helminthology*, 71, 217-220.

- MAHABIR, R. S., SEVERSON D. W. & CHADEE D. D. 2012. Impact of road networks on the distribution of dengue fever cases in Trinidad, West Indies. *Acta Tropica*, 123, 178-183.
- MAKUNDI, R. H., BEKELE, A., LEIRS, H., MASSAWE, A. W., RWAMUGIRA W. & MULUNGU L. S. 2005. Farmer's perceptions of rodents as crop pests: knowledge, attitudes and practices in rodent pest management in Tanzania and Ethiopia. *Belgian Journal of Zoology*, 135, 153-157.
- MALLEY, J. 2001. The impact of arid phases on the african rain forest through geological history. *African rain forest ecology and conservation ; an interdisciplinary perspective*, 68-87.
- MALLEY, J. 2002. Science and the policy Process : Perspectives from the forest. *I. D. S. Bulletin*, 33.
- MANLY, B. 1997. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. 2nd edition, Londres, Chapman & Hall.
- MARSHALL, P. A. & MURPHY, G. R. 2003. Investigating residents' perceptions of urban rodents in Manchester, UK. *In: SINGLETON, G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management. Australian Centre for International Agricultural Research Canberra Australia : pp 473-476.*
- MASUZAWA, T., OKAMOTO Y., UNE Y., TAKEUCHI T., TSUKAGOSHI K., KOIZUMI N., KAWABATA H., OHTA S. & YOSHIKAWA Y. 2006. Leptospirosis in Squirrels Imported from United States to Japan. *Emerging Infectious Diseases*, 12, 1153-1155.
- MATISOO-SMITH, E. & ROBINS J. H. 2004. Origins and dispersals of Pacific peoples : Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 9167-9172.
- MATTHEY, R. 1969. Chromosomes de Gerbillinae, genres *Tatera* et *Taterillus*. *Mammalia*, 33, 522-528.
- MATTHEY, R. & PETTER, F. 1970. Etude cytogénétique et taxonomique de 40 *Tatera* et *Taterillus* provenant de Haute-Volta et de République Centrafricaine (Rongeurs, Gerbillidae). *Mammalia*, 34, 585-597.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*, Harvard University Press, Cambridge.
- MCINTOSH, S. K. 1995. Excavations at Jenne-Jeno, Hambarketolo, and Kaniana (Inland Niger Delta, Mali): the 1981 Season. *Berkeley, CA: University of California Press.*
- MEERBURG, B., SINGLETON G. R. & LEIRS H. 2009a. The year of the Rat ends – time to fight hunger! *Pest Management Science*, 65, 351-352.
- MEERBURG, B. G., SINGLETON G. R. & KIJLSTRA A. 2009b. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Crit. Rev. Microbiol.*, 35, 221-270.
- MEYER, A. 2003. Urban commensal rodent control: fact or fiction? . *In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People: rodent biology and management. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 446-450.*
- MILLER, S. D., RUSSELL J. C., MACINNES H. E., ABDELKRIM J. & FEWSTER R. M. 2010. Multiple paternity in wild populations of invasive *Rattus* species. *New Zealand Journal of Ecology*, 34, 360-363.

- MILLS, J. N. & CHILDS, J. E. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs : their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases*, 4, 529-537.
- MIURA, O. 2007. Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions *Ecological Research*, 22, 876-883.
- MOTCHO, H. K. 1991. Cadre de vie et système de santé à Niamey (Niger). Bordeaux, Université Michel de Montaigne de Bordeaux 3, UFR de géographie et de gestion des espaces, thèse pour le doctorat en géographie des espaces tropicaux, 310 p.
- MOTCHO, H. K. 1998. Actes du colloque du Département de Géographie/FLSH/UAM. Urbanisation et pauvreté en Afrique de l'Ouest, numéro hors série.
- MURPHY, G. R. & MARSHALL, P. A. 2003. Factors influencing the occurrence of rodent infestations in an inner city area of Manchester. *In*: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People : rodent biology and management. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 469-472.
- MURPHY, W. J., EIZIRIK E., JOHNSON W. E., ZHANG Y. P., RYDER O. A. & O'BRIEN S. J. 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409, 617-614.
- MURPHY, W. J., EIZIRIK E., JOHNSON W. E., ZHANG Y. P., RYDER O. A. & O'BRIEN S. J. 2003. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409, 614-618.
- NAIDENKO, S. V., NAIDENKO S. V., CLARK L. & VOZNESSENKAYA V. V. 2003. Predator presence affects the reproductive success of prey in outdoor conditions. *In*: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People: rodent biology and management. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 148-150.
- NICOLAS, N., SCHAEFFER B., MISSOUP A. D., KENNIS J., COLYN M., DENYS C., TATARD C., CRUAUD C. & LAREDO C. 2012. Assessment of Three Mitochondrial Genes (16S, Cytb, CO1) for Identifying Species in the Praomyini Tribe (Rodentia: Muridae). *PLoS One*, 7, e36586.
- 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 Kollo (Niger). Doctorat de 3ème cycle, Université Abdou Moumouni de Niamey. 215 p.
- OJWANG, D. O. & OGUGE, N. O. 2003. Testing a biological control program for rodent management in a maize cropping system in Kenya. *In*: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People: rodent biology and management. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 251-253.
- OLASEHA, I. O., SRIDHAR M. K. C., OBIAKO P. C. & OLADAPP A. 1994. Rat Infestations in Urban and Rural Areas in Nigeria : public health implications. *Journal of the Royal Society of Health*, 114, 300-303.
- OLAYEMI, A., NICOLAS N., HULSELMANS J., MISSOUP D. A., FICHET-CALVET, E., AMUNDALA D., DUDU A., DIERCKX, T., WENDELEN W., LEIRS H. & VERHEYEN E. 2012. Taxonomy of the African giant pouched rats (Nesomyidae : *Cricetomys*) : molecular and craniometric evidence support an unexpected high species diversity. *Zoological Journal of the Linnean Society* 165, 700-719.
- OLSEN, K. M. 2004. SNPs, SSRs and inferences on cassava's origin. *Plant Molecular Biology*, 56, 517-526.

- OMUDU, E. A. & ATTI, T. T. 2010. A Survey of rats trapped in residential apartments and their ectoparasites in Makurdi, Nigeria. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 6, 144-149.
- OUMAR, I., MARIKAK C., PHAM J-L. & VIGOUROUX Y. 2008. Phylogeny and origin of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theoretical and Applied Genetics*, 117, 489-497.
- PADILLA, D. K. & WILLIAMS, S. L. 2004. Beyond ballast water : aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2, 131-138.
- PAETKAU, D., SLADE R., BURDEN M. & ESTOUP A. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate : a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology*, 13, 55-65.
- PAGÈS, M., CHAVAL Y., HERBRETEAU V., WAENGSOTHORN S., COSSON J-F., HUGOT J-P., MORAND S. & MICHAUX J. 2010. Revisiting the taxonomy of the Rattini tribe : a phylogeny-based delimitation of species boundaries. *BMC Evolutionary Biology* 10, 1-27.
- PANTI-MAY, J. A., HERNÁNDEZ-BETANCOURT S., RUÍZ-PIÑA H. & MEDINA-PERALTA S. 2012. Abundance and population parameters of commensal rodents present in rural households in Yucatan, Mexico. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 66, 77-81.
- PAPPAS, G., PAPADIMITRIOU P., SIOZOPOULOU V., CHRISTOU L. & AKRIDITIS N. 2008. The globalization of leptospirosis : worldwide incidence trends. *International Journal of Infectious Diseases*, 12, 351-357.
- PERDEREAU, E. 2010. Biologie de l'Invasion d'un termite américain en France : Evolution de l'organisation sociale et conséquences sur le succès invasif. Doctorat de l'université François Rabelais Université François Rabelais de Tours 245 p.
- PIALEK, J., HAUFFE H. C. & SEARLE J. B. 2005. Chromosomal variation in the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society*, 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.
- PICKETT, S. T. A., CADENASSO L. M., GROVE J. M., NILON C. H., POUYAT R. V., ZIPPERER W. C. & COSTANZA R. 2001. Urban Ecological Systems : Linking Terrestrial Ecological, Physical, and Socioeconomic Components of Metropolitan Areas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 127-157.
- PIRY, S., ALAPETITE A., CORNUET J-M., PAETKAU, D., BAUDOUIN L. & ESTOUP A. 2004. GeneClass 2 : a software for genetic assignment and first generation migrants detection. *Journal of Heredity*, 95, 536-539.
- 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 ès Sciences Naturelles.
- POULET, A. R. & DUPLANTIER, J.-M. 1983. Rongeurs et denrées stockées en zone sahéenne Symposium sur la protection des stocks céréaliers en zone sahéenne Dakar. 251-269.

- R CORE TEAM 2012 R 2012. A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- RAHELINIRINA, S., DUPLANTIER J.-M., RAKOTONDRAVONY D., RAMILJAONA O., RATSIMBA M. & RAHALISON L. 2010. Study on the Movement of *Rattus rattus* and Evaluation of the Plague Dispersion in Madagascar. *Vector-borne and Zoonotic Diseases*, 10, 77-84.
- RANNALA, B. & MOUNTAIN, J.-L. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 94, 9197-9201.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995. Genepop (version 1.2) : population genetics software for exact tests and ecumenism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.
- REINHART, K. O., PACKER A., VAN DER PUTTEN W. H. & CLAY K. 2003. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters*, 6, 1046-1050.
- RICCIARDI, A. 2007. Are Modern Biological Invasions an Unprecedented Form of Global Change? *Conservation Biology*, 21, 329-336.
- RICHARDSON, D. M. & PISEK, P. 2007. The ecology of invasions by animals and plants. *Progress in Physical Geography*, 31, 659-666.
- ROBINS, C. B. & STRAETAN, V. D. 1996. Small mammals of Togo and Benin. II. Rodentia. *Mammalia*, 60, 231-242.
- ROURA-PASCUAL, N., HUI C., IKEDA T., LEDAY G., RICHARDSON, D. M., CARPINTERO S., ESPADALER X., GOMEZ C., GUENARD B., HARTLEY S., KRUSHHELNYCKY P., LESTER P. J., MCGEOCH M. A., MENKE S. B., PEDERSEN J. S., PITT J. P. W., REYES J., SANDERS N. J., SUAREZ A. V., TOUYAMA Y., WARD D., WARD P. S. & WORNER S. P. 2011. Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 220-225.
- ROUSSET, F. 1997. Genetic Differentiation and Estimation of Gene Flow from F-Statistics Under Isolation by Distance. *Genetics*, 145, 1219-1228.
- RUSSELL, J. C., ABDELKRIM J. & FEWSTER R. M. 2009. Early colonisation population structure of a Norway rat island invasion. *Biological Invasions*, 11, 1557-1567.
- RUSSELL, J. C. & CLOUT, M. N. 2004. Modelling the distribution and interaction of introduced rodents on New Zealand offshore islands. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 497-507.
- SALIFOU, A. 2010. Histoire du Niger : époques précoloniale et coloniale, Nathan, 317 p.
- SANG, P. M., HUAN N. H., ESCALADA M. M. & HEONG K. L. 2003. Farmers' beliefs and practices in rat management in the Mekong Delta, Vietnam. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People: rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 426-430.
- SAVIDGE, J. A. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*, 68, 660-668.
- SAVIDGE, J. A., HOPKEN M. W., WITMER G. W., JOJOLA S. M., PIERCE J. J., BURKE P. W. & PIAGGIO A. J. 2012. Genetic evaluation of an attempted *Rattus rattus* eradication on Congo Cay, U.S. Virgin Islands, identifies importance of eradication units. *Biological Invasions*, 1-12.

- SEARLE, J. B. 2008. The genetics of mammalian invasions: a review. *Wildlife Research*, 35, 185-192.
- SEARLE, J. B., JAMIESON P. M., GUNDUZ L., STEVENS M. I., JONES E. P., GEMMILL C. E. M. & KING C. M. 2008a. The diverse origins of New Zealand house mice. *Proceedings of the Royal Society B*, 1-9.
- SEARLE, J. B., JONES C. S., GUNDUZ L., SCASCITELLI M., JONES E. P., HERMAN J. S., RAMBAU R. V., NOBLE L. R., BERRY R. J., GIMENEZ M. D. & JOHANNESDOTTIR F. 2008b. Of mice and (Viking?) men : phylogeography of British and Irish house mice. *Proceedings of the Royal Society B*, 1-7.
- SEASTEDT, T. 2009. Traits of plant invaders. *Nature* 459, 783-784.
- SETO, K. C., FRAGKIAS M., GUNERALP B. & REILLY M. K. 2011. A Meta-Analysis of Global Urban Land Expansion. *PLoS One*, 6, e23777.
- SIDIKOU, H. A. 2011. Notes sur l'Histoire de Niamey. *In Niamey à 360°*, Ascani, M., Niamey, Niger.
- SILVERMAN, J. & BRIGHTWELL, R. J. 2008. The Argentine Ant : Challenges in Managing an Invasive Unicolonial Pest. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 231-252.
- SIMON, K. S. & TOWNSEND, C. R. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, 48, 982-994.
- SINGLETON, G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. 2003. *Rat, mice and people : Rodent biology and management* Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia 560 p.
- SKONHOFT, A., LEIRS H., ANDREASSEN H., MULUNGU L. S. A. & STENSETH N. C. 2006. The bioeconomics of controlling an African rodent pest species. *Environment and Development Economics*, 11, 453-475.
- SMITH, A. 1834. An epitome of African Zoology ; or a concise description of the objects of the animal kingdom inhabiting Africa, its lands and seas. *South African Quarterly Journal* 2, 16-32, 49-64, 81-96, 113-128, 145-160, 169-192, 209-224, 233-248.
- SPOONER, D. M., MCLEAN K., RAMSAY G., WAUGH R. & BRYAN G. J. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academys of Science, USA*, 102, 14694-14699.
- SPRINGER, M. S., MURPHY W. J., EIZIRIK E. & O'BRIEN S. J. 2003. Placental mammal diversification and the cretaceous-tertiary boundary. *Proceedings of the National Academys of Science, USA*, 100, 1056-1061.
- SPSS INC. 1998. Systat V. 9 Statistics Chicago
- STEPPAN, S. J., ADKINS R. M., SPINKS P. Q. & HALE C. 2005. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 370-388.
- STONE, L. & ROBERTS, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.

- STONEKING, M. & KRAUSE, J. 2011. Learning about human population history from ancient and modern genomes. *Nature*, 12, 603-614.
- STREFTARIS, N. & ZENETOS, A. 2006. Alien Marine Species in the Mediterranean : the 100 'Worst Invasives' and their Impact. *Mediterranean Marine Science*, 7, 87-118.
- SUAREZ, A. V., HOLWAY D. A. & CASE T. J. 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 98, 1095-1100.
- SWEENEY, M. & MCCOUCH, S. 2007. The Complex History of the Domestication of Rice. *Oxford Journal*, 100, 951-957.
- TAYLOR, P. J., ARNTZEN L., HAYTER M., ILES M., FREAN J. & BELMAIN S. 2008. Understanding and managing sanitary risks due to rodent zoonoses in an African city : beyond the Boston Model. *Journal of Integrative Zoology*, 3, 38-50.
- TAYLOR, P. J., DOWNS S., MONADJEM A., EISEB S. J., MULUNGU L. S., MASSAWE A. , W., MAHLABA T. A., KIRSTEN F., VON MALTITZ E., MALEBANE P., MAKUNDI R. H., LAMB J. & BELMAIN S. 2012. Experimental treatment-control studies of ecologically based rodent management in Africa: balancing conservation and pest management. *Wildlife Research*, 39, 51-61.
- TCHAM, M., BA K. & DUPLANTIER J-M. 2008. Impacts of climatic changes on small mammal communities in the Sahel (West Africa) as evidenced by owl pellet analysis. *African Zoology*, 43, 135-143.
- THOMAS, O. 1892. On some new Mammalia from the East Indian Archipelago. *Annals and Magazine of Natural History, Serie 6*, 9, 250-254.
- THOMAS, O. & HINTON, M. A. C. 1920. On the group of African zorils represented by *Ictionys libyca*. *Annals and Magazine of Natural History, Serie 9*, 5, 367-369.
- TOLLENAERE, C., BROUAT C., DUPLANTIER J-M., RAHALISON L., RAHELINIRINA S., PASCAL M., MONE H., MOUAHID G., LEIRS H. & COSSON J-F. 2010. Phylogeography of the introduced species *Rattus rattus* in the western Indian Ocean, with special emphasis on the colonization history of Madagascar. *Journal of Biogeography*, 37, 398-410.
- TRAPE, J-F., GODELUCK B., DIATTA G., ROGIER C., LEGROS F., ALBERGEL J., PEPIN Y. & DUPLANTIER J-M. 1996. The spread of tick-borne borreliosis in west Africa and its relationship to sub-sahara drought. *Annual Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 54, 289-293.
- TUAN, N. P., WILLIAMS S. J., BROWN P. R., SINGLETON G. R., TAN T. Q., HUE D. T., HA P. T. T. & HOA P. T. 2003. Farmers' perceptions and practices in rat management in Vinh Phuc province, northern Vietnam. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) Rats, Mice and People: rodent biology and management. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 399-402.
- VALERY, F., FRITZ H., LEFEUVRE J-C. & SIMBERLOFF D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10, 1345-1351.
- VEYRUNES, F., BRITTON-DAVIDIAN J., ROBINSON T. J., CALVET E., DENYS C. & CHEVRET P. 2005. Molecular phylogeny of the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, Mus) : Implications for chromosomal evolution. *Molecular, Phylogenetics and Evolution*, 36, 358-369.

- VEYRUNES, F., CATALAN J., SICARD B., ROBINSON T. J., DUPLANTIER J-M., GRANJON L., DOBIGNY G. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2004. Autosomal and sex chromosome diversity among the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Murinae; Mus). *Chromosome Research*, 12, 369-382.
- VEYRUNES, F., CATALAN J., TATARD C., HOLZEM E. C., WATSON J., CHEVRET P., ROBINSON T. J. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2010. Mitochondrial and chromosomal insights into karyotypic evolution of the pygmy mouse, *Mus minutoides*, in South Africa. *Chromosome Research*, 18, 563-574.
- VEYRUNES, F., WATSON J., ROBINSON T. J. & BRITTON-DAVIDIAN J. 2007. Accumulation of rare sex chromosome rearrangements in the African pygmy mouse, *Mus* (*Nannomys*) *minutoides*: a whole-arm reciprocal translocation (WART) involving an X-autosome fusion. *Chromosome Research*, 15, 223-230.
- VIAL, L., DIATTA G., TALL A., BA E., BOUGANALI H., DURAND P., SOKHNA C., ROGIER C., RENAUD F. & TRAPE J-F. 2006. Incidence of tick-borne relapsing fever in West Africa : longitudinal study. *The Lancet*, 368, 37-43.
- VIGNE, J-D. 2011. The origins of animal domestication and husbandry : A major change in the history of humanity and the biosphere. *Comptes Rendus de Biologies*, 334, 171-181.
- VOLOBOUEV, V. T., DUCROZ J-F., ANISKIN V., BRITTON-DAVIDIAN J., CASTIGLIA R., DOBIGNY G., GRANJON L., LOMBARD M., CORTI M., SICARD B. & CAPANNAD E. 2002. Chromosomal characterization of *Arvicanthis* species (Rodentia, Murinae) from western and central Africa: implications for taxonomy. *Cytogenetics and Genome Research*, 96, 250-260.
- VOZNESENKAYA, V. V., NAIDENKO S. V., FEOKTISTOVA N. Y., KRIVOMAZOV G. J., MILLER L. A. & CLARK L. 2003. Predator odours as reproductive inhibitors for Norway rats. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People: rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 131-136.
- WATTERHOUSE, G. R. 1839. Observations on the Rodentia with a view to point out groups as indicated by the structure of the crania in this order of mammals *Magazine of Natural History Serie* 2, 3, 90-96.
- WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38, 1358-1370.
- WHITLOCK, M. C. 2005. Combining probability from independent tests : the weight Z-method is superior to Fisher's approach. *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 1368-1373.
- WILLIS, C. G., RUHFEL B. R., PRIMACK R. B., MILLER-RUSHING A. J., LOSOS J. B. & DAVIS C. C. 2010. Favorable Climate Change Response Explains Non-Native Species' Success in Thoreau's Woods. *PLoS One*, 5, e8878.
- WILSON, D. E. & REEDER, D. M. 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd edition ed. Baltimore The Johns Hopkins University Press 2142 pp.
- WILSON, J. U. R., DORMONTT E. E., PRENTIS P. J., LOWE A. J. & RICHARDSON D. M. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Ecology and Evolution*, 24, 136-144.

WINNEY, B. J., HAMMOND R. L., MACASERO W., FLORES B., BOUG A., BIQUAND V., BIQUAND S. & BRUFORD M. W. 2004. Crossing the Red Sea: phylogeography of the hamadryas baboon, *Papio hamadryas hamadryas*. *Molecular Ecology*, 13, 2819-2827.

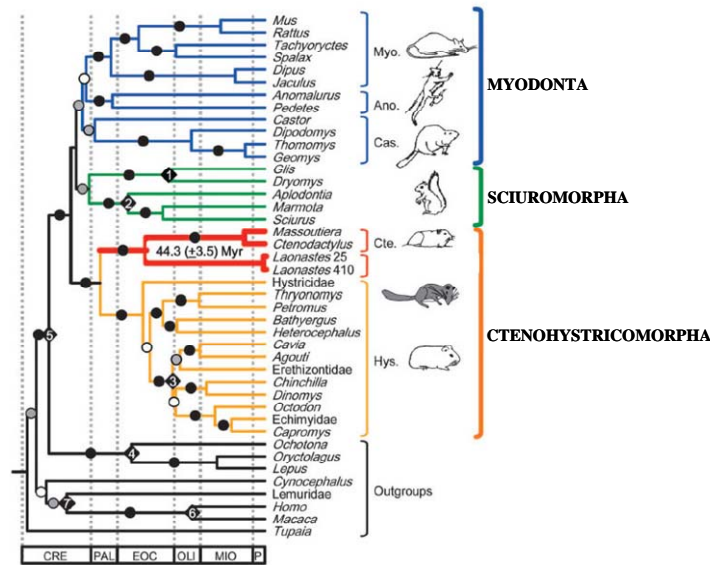
WOODS, M., MCDONALD R. A. & HARRIS S. 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Review*, 33, 174-188.

WRIGHT, S. 1965. The interpretation of population structure by f-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19, 395-420.

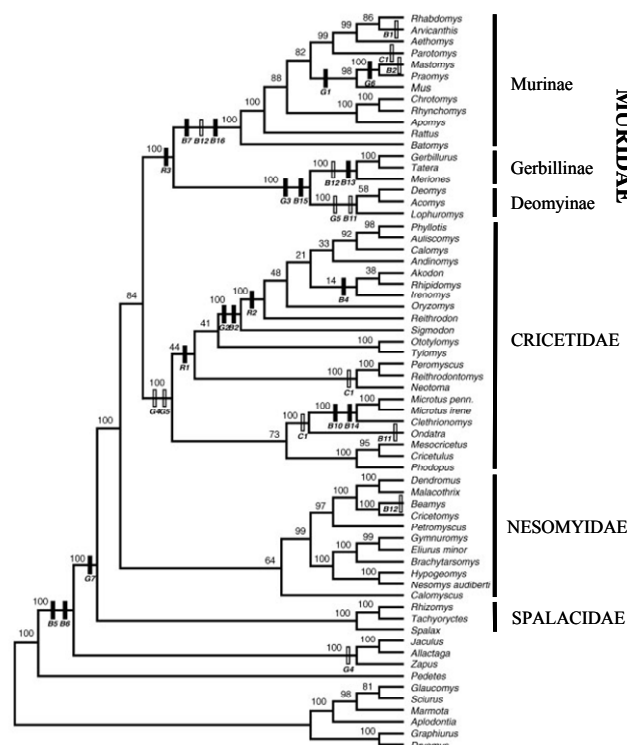
WYATT, K. B., CAMPOS P. F., GILBERT M. T. P., KOLOKOTRONIS S. O., HYNES W. H., DESALLE R., DASZAK, P., MACPHEE R. D. E. & GREENWOOD A. D. 2008. Historical Mammal Extinction on Christmas Island (Indian Ocean) Correlates with Introduced Infectious Disease. *PLoS One*, 3, e3602.

ZANG, Z., ZONG W. & FAN N. 2003. Rodent problems and management in the grasslands of China. In: SINGLETON G. R., HINDS L. A., KREBS C. J. & SPRATT D. M. (eds.) *Rats, Mice and People : rodent biology and management*. Australian Center for International Agricultural Research, Canberra, Australia. pp. 316-319 ed.

Annexe 1 – Éléments de phylogénie chez les rongeurs (Ordre des Rodentia).



Phylogénie moléculaire (modifiée d'après Huchon et al., 2007) faisant apparaître les trois grandes lignées de rongeurs : les Myodonta (souris, rats, gerbilles, gerboises, etc ...), les Sciuromorpha (écureuils et loirs) et les Cténohystricomorpha (goundis, porc-épics, rat-taupes, etc ...).



Phylogénie moléculaire (modifiée d'après Steppan et al., 2004) faisant apparaître les principales sous-familles de Muridae étudiées dans cette étude (Murinae, Gerbillinae et Deomyinae), ainsi que les familles de Muroidés les plus proches des Muridae (Cricetidae, Nésomyidae et Spalacidae).

**Local perception of rodent-associated problems in Sahelian urban areas:
a survey in Niamey, Niger.**

Madougou GARBA ^{1,2,3} Mamadou KANE ⁴, Sama GAGARE ¹, Ramatou SIDIKOU ²,
Jean-Pierre ROSSI ⁵ & Gauthier DOBIGNY ^{1,5*}

- 1 Centre Régional Agrhymet, Département Formation Recherche, BP1011, Niamey, Niger.
 - 2 Université Abdou Moumouni, Faculté des Sciences, BP 10662, Niamey, Niger.
 - 3 Direction Générale de la Protection des Végétaux, Ministère de l'Agriculture, BP 323, Niamey, Niger.
 - 4 Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP, UMR IRD-INRA-Cirad-SupAgro Montpellier), Campus ISRA-IRD de Dakar-Bel-Air, BP 1386, Dakar CP 18524, Senegal.
 - 5 IRD, CBGP, Campus International de Baillarguet, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez, France.
- * tel: 227 + 90 30 98 19 / Email: Gauthier.Dobigny@ird.fr

Abstract

Rodents are involved in the epidemiology of many pathogens and are major pests for agriculture. Local perception and beliefs about rodents and their damages is a key element of control programs. We here present the first survey focusing on the human perception of rodent-associated problems in an African town, namely Niamey, Niger. In total, 170 interviews were conducted in 18 different urban districts where rodents (*Mastomys natalensis*, *Rattus rattus* and *Mus musculus*) were found numerous and widespread. Rodent-associated problems were mentioned in almost all instances (96.5%). Eight different categories of rodent-induced nuisances could be recurrently identified. The most cited one consists in damages on food and food stocks (63.1%), followed by damages on houses (47.3%), furniture (19.5%) and clothes (16.8%). No significant association between damages and districts could be retrieved, thus showing similar perceptions all over the city. Our survey strongly suggests that rodents may represent major pests not only for farmers, but also for inhabitants of towns, thus contributing to reinforce economic vulnerability. Finally, no mention of sanitary or medical problems was ever recorded during our survey, thus pointing towards an apparent absence of knowledge about the potential role of rodents in some public health issues.

Keywords: pest rodents – food security – public health – West Africa – Sahelian area

Running title: Human perception of rodent nuisances in Niger

Introduction

Rodents are known to be involved in the maintaining, circulation and/or transmission of many human pathogens (e.g., Singleton et al., 2003a; RatZooMan Workshop, 2006; review in Meerburg et al., 2009a). They are also considered as major pests for crops and food stocks, especially in developing countries (Leirs, 2003; Meerburg et al., 2009b). In Tanzania, *Mastomys natalensis* (Smith, 1834) was shown to impact maize production at a 5-15% level, thus potentially representing a 60 millions USD loss per year (Skonhofs et al., 2006, and references therein). In Sahel, investigations were conducted in two different regions of Senegal: 58% and 46% of farms displayed signs of rodents attacks, thus suggesting that rodents represent major domestic and agricultural pests in rural areas (Duplantier and Handschumacher, unpublished results quoted by Granjon and Duplantier, 2009). However, proper assessment of agricultural damages remains rare, especially in the Sahelian region, most probably due to the lack of quantitative and large-scale data.

Niger is no exception and only two surveys of local pest rodent population dynamics have been conducted so far (Nomao, 2002; Hima, 2010), while no data are available at the national scale. Yet, rodent-associated damages on crops and food stocks in this country may be quite high. Indeed, according to local traditions, the year 1989, during which an outstanding rodent outbreak and subsequent massive destructions of millet and cowpea occurred, is even referred to as “the year of mice” (*chekaran kusu*, in hausa). From 1995 to 2011, 149 “attacks on crops by rodents” were signalled in 57 agricultural districts from 6 (out of 8) regions by the Nigerien Minister of Agriculture (DGPV, 1995-2011): among those, only seven bulletins provided quantitative estimations about seedlings destructions which ranged from 5-15% (N=2) to 30-60% (N=5).

In Africa, when available, data usually focus on agricultural damages in fields (e.g., Hopf et al., 1976; Gautun, 1999; Mulungu et al., 2003; Bekele et al., 2003). To our knowledge, information about rodent-associated damages in homes remains very rare (see Granjon and Duplantier, 2009, and below, for an example in rural areas of Senegal). Yet, such damages may be economically important (Mwanjabe et al., 2002; Skonhofs et al., 2006), especially in developing countries where traditional, either formal or informal, settlements are numerous, and where hygienic conditions can be poor. Gathering direct and measurable observations may not be easy, mainly in large cities where one may rely on indirect source of information, such as questionnaires. It has been shown that popular feelings about rodents and rodent-associated damages may be largely misleading for the design of control strategies *per se* (Singleton et al., 2003b). Nevertheless, a scientific approach to people’s perception of such damages may provide indirect yet helpful insights into the overall impact of rodents in the human domestic environment (e.g. Phu Tuan et al., 2003). In turn, it is also very useful for evaluating the degree of knowledge as well as beliefs on rodents by inhabitants: having people well informed and aware is the first required step of any efficient rodent control policies (Marshall and Murphy, 2003; Taylor et al., 2008).

As part of a wider program that deals with rodent communities and their epidemiological role in the context of an explosive urbanization process, we conducted various investigations in Niamey, main city of Niger. As part of this long-term study, we here present the results about the perception by local inhabitants of rodent-associated problems as revealed through questionnaires used in some of our rodent sampling sites.

Material and Methods

Niamey, the capital city of Niger, lies within the typical Sahelian region, and receives ~515 mm rain per year (average 1982-2010; CRA meteorological database). Though reaching 1.1 million inhabitants in 2009 (last population census, National Institute of Statistics, Niger), it is yet quite recent as it was created *ex nihilo* at the very end of the 19th century. It has since then undergone impressive demographic and spatial expansions, especially during the last four decades (Sidikou, 2010).

Sampling of rodents lasted from December 2009 to May 2011. It involved both Sherman and locally made wire mesh traps which were baited with a mixture of peanut butter and traditionally prepared “soumbala” powder (pounded grain of *Parkia biglobosa*). The detailed procedures, results and analyses of trapping sessions *per se* will be described elsewhere; only the trapping success rates relevant to the present study are presented here below.

A total of 18 intra-urban popular “districts” were sampled (see Tab. 1 and Fig. 1). Within each district, 4-18 “sampling sites” were randomly selected, thus leading to a total of 170 sampling units (Tab. 1). A site typically consisted of what was considered as a habitat unit, namely either a single building if isolated, or, more often, an assemblage of houses aggregated within the same closed space (i.e. a “concession”, as routinely called in Niger).

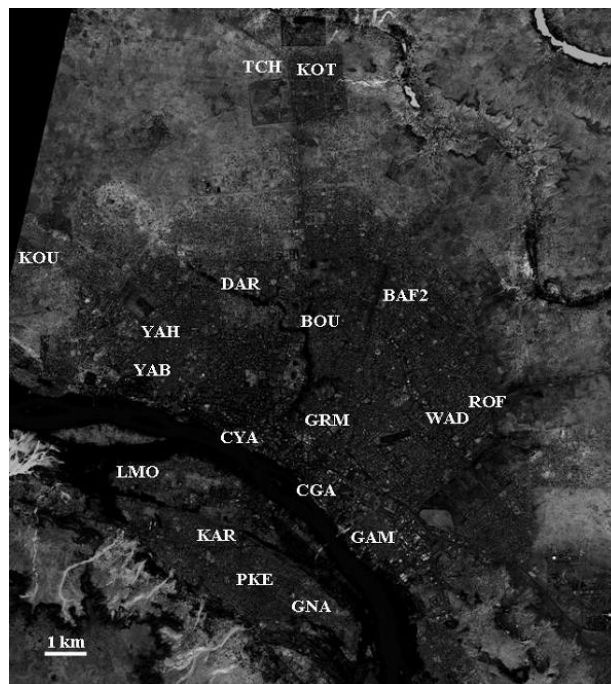


Figure 1: Distribution maps of the 18 districts of Niamey where rodent trapping and questionnaires were concomitantly performed. Acronyms refer to as: LMO for Lamordé, BOU for Boukoki, KOT for Koira Tégui, KOU for Koubia, BAF-2 for Banifandou II, DAR for Dar Es Salam, CYA for Corniche Yantala, CGA for Corniche Gamkalleye, GNA for Gnalga, GRM for Grand Marché, ROF for Route Filingué, WAD for Wadata, YAH for Yantala Haut, YAB for Yantala Bas, PKE for Pont Kennedy and KAR for Karadjié.

Table 1: Answers obtained to our questionnaires and presented per categories and per district (see text for details), as well as for the whole city of Niamey. In each case, the numbers of both exploitable and positive answers are presented. Percentages of positive answers are calculated in comparison to exploitable answers only.

		LMO	BOU	KOT	KOU	BAF-2	DAR	CYA	CGA	GAM	GNA	GRM	ROF	TCH	WAD	YAH	YAB	PKE	KAR	All Niamey
	N interviews	7	8	7	12	10	8	14	9	13	11	7	4	5	7	9	12	9	18	170
Rodent-associated troubles	N exploitable answers	7	8	7	12	10	8	14	9	13	11	7	4	5	7	9	12	9	18	170
	N positive answers	7	8	7	12	10	8	13	9	12	10	6	4	5	7	9	11	9	17	164
	% positive answers	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	92,9	100,0	92,3	90,9	85,7	100,0	100,0	100,0	100,0	91,7	100,0	94,4	96,5
Damages on food and stocks	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	0	7	9	13	149
	N positive answers	4	6	6	5	7	8	11	0	7	7	3	3	3	7	-	1	7	9	94
	% positive answers	57,1	75,0	85,7	45,5	70,0	100,0	78,6	0,0	53,8	63,6	42,9	75,0	60,0	100,0	-	14,3	77,8	69,2	63,1
Damages on houses	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	1	7	9	13	150
	N positive answers	2	4	4	7	3	6	8	3	11	5	4	0	3	2	0	2	2	5	71
	% positive answers	28,6	50,0	57,1	63,6	30,0	75,0	57,1	37,5	84,6	45,5	57,1	0,0	60,0	28,6	0,0	28,6	22,2	38,5	47,3
Damages on furnitures	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	0	7	9	13	149
	N positive answers	3	1	2	2	1	3	3	2	0	0	1	1	1	4	-	2	2	1	29
	% positive answers	42,9	12,5	28,6	18,2	10,0	37,5	21,4	25,0	0,0	0,0	14,3	25,0	20,0	57,1	-	28,6	22,2	7,7	19,5
Damages on clothes	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	0	7	9	13	149
	N positive answers	1	2	1	2	4	1	2	0	3	1	0	0	1	2	-	2	2	1	25
	% positive answers	14,3	25,0	14,3	18,2	40,0	12,5	14,3	0,0	23,1	9,1	0,0	0,0	20,0	28,6	-	28,6	22,2	7,7	16,8
Fear, disturbance and noise	N exploitable answers	7	8	7	12	10	8	14	9	13	11	7	4	5	7	8	11	9	18	168
	N positive answers	2	0	0	0	0	0	2	3	1	1	2	0	0	0	0	2	1	1	15
	% positive answers	28,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	14,3	33,3	7,7	9,1	28,6	0,0	0,0	0,0	0,0	18,2	11,1	5,6	8,9
Rubbish and dirt	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	1	7	9	13	150
	N positive answers	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	8
	% positive answers	14,29	0,0	28,6	9,1	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	11,1	0,0	5,3
Bites	N exploitable answers	7	8	7	12	10	8	14	9	13	11	7	4	5	7	8	11	9	18	168
	N positive answers	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	1	0	9
	% positive answers	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	5,4
Others	N exploitable answers	7	8	7	11	10	8	14	8	13	11	7	4	5	7	0	7	9	13	149
	N positive answers	0	2	0	0	3	0	1	0	0	0	1	0	1	1	-	0	2	4	15
	% positive answers	0,0	25,0	0,0	0,0	30,0	0,0	7,1	0,0	0,0	0,0	14,3	0,0	20,0	14,3	-	0,0	22,2	30,8	10,1

Each district was investigated for the presence of rodents during four successive nights, for a total of 7,576 night-traps (details not shown). Captured rodents were brought alive in the lab (Centre Régional Agrhymet, Niamey) in order to be euthanized and sampled for further genetic and epidemiologic analyses. Many West African rodent genera consist of sibling species complexes (reviewed in Granjon and Duplantier, 2009). This is the reason why a particular attention was paid to taxonomic identification. To do so, unambiguous species-specific identification was performed through direct observation in the case of non problematic groups (*Rattus* and *Mus*) or through a cytochrome *b* gene-based RFLP protocol developed by Lecompte et al. (2005) for the more difficult *Mastomys* genus.

Immediately following the trapping sessions, ecological and sociological investigations were systematically conducted in all 170 sites. In each site, questions were directly asked using local languages (djerma and hausa) to one person assumed to be able to provide accurate information (usually a family chief or, in some instances, his first wife or older son). Two questions were relevant to the present study. The first one was a closed question (i.e. expected answers were ‘yes’ or ‘no’) about the presence of problems linked with rodents within the concession. The second question was open (open answer, no suggestion being given) and concerned the type of problems encountered, if any. Once answers for all the 170 questionnaires were gathered, those that were explicit and unambiguous were classified into 8 clearly identified categories: (i) damages on food stocks, (ii) damages on houses (e.g., holes in walls), (iii) damages on furniture, (iv) damages on clothes, (v) fear, disturbance and noise, (vi) rubbish and dirt, (vii) bites and (viii) others (e.g., nibbling on soap, theft of money and jewels, etc). Ambiguous or non explicit answers were considered as non exploitable, thus resulting in differences in the number of exploitable answers per categories. As an example, if an answer was restricted to “problems inside the house”, we were not able to score the precise type of damages (categories i, ii, iii, iv, v, vi and viii scored as “?”, i.e. non exploitable), but we could still consider the absence of bites (category vii scored as “yes”). Among exploitable answers, presence (yes) / absence (no) of each category of answers was scored for each site. Altogether, these data allowed us to provide a percentage of sites per district where each type of damage was perceived.

Multiple *Khi2* tests were performed to assess potential non random associations between districts and the number of positive answers about rodent-associated troubles, as well as between districts and each major type of cited rodent-associated troubles (namely, damages on stocks, houses, furniture and clothes; see Results).

Results

Trapping was successful in 125 out of 170 concessions (73.5%), and rodents were found to be widespread and numerous in all investigated districts (data not shown). In total, 557 individual rodents were captured, comprising 465 *Mastomys*, 62 *Mus musculus* Linnaeus, 1758 and 30 *Rattus rattus* Linnaeus 1758, reaching an overall trapping success rate of 7.5%. Among the former genus, 322 individuals were investigated through species discriminating RFLP: 320 displayed clear *M. natalensis* profiles, while 2 individuals showed atypical patterns (data not shown). The complete mitochondrial cytochrome *b* genes of these two specimens were sequenced, and unambiguously shown to belong to the *M. natalensis* type (Tatard, pers. comm.; see Dobigny et al., 2008, 2010 for details about the method). Importantly, on the 119 sites where *Mastomys* individuals were trapped, at least one individual was molecularly analysed for 118 of them. Altogether, these results consistently

suggested that *M. natalensis* is the only *Mastomys* species encountered within our sampling sites.

Mastomys natalensis was by far the most widespread domestic rodent found in the sites investigated here, with house mice and black rats being found only in one (GRM) and three (CYA, CGA and GRM) districts, respectively (data not shown). Analysis of trapping results as well as proper investigations about commensal rodent communities and their spatial distribution within Niamey are beyond the scope of the present paper, and will be fully investigated in another study (Garba et al., in prep.).

All 170 interviewed persons provided answers about rodent-associated troubles in their home, 164 (96.5%) of which being clearly affirmative about the existence of such problems. Most of them ($N > 149$ of exploitable answers; Tab. 1) mentioned nuisances that could be unambiguously classified into 8 distinct categories (see Methods). The compilation of all answers from the whole city (see Tab. 1 for details per district) shows that damages on food and stocks are the most cited ones (94 of 149, i.e. 63.1%, of the interviewed persons), followed by damages on houses (71 of 150, i.e. 47.3%), furniture (29 of 149, i.e. 19.5%) and clothes (25 of 149, i.e. 16.8%). Less frequently do interviews reveal feelings of disturbance (fear, noise; 15 of 168, i.e. 8.9%) or repulsion due to dirtiness (8 of 150, i.e. 5.3%). Interestingly, some cases of bites were formally reported (9 of 168, i.e. 5.4%). Finally, a number of answers could not be classified into any of the seven explicit categories (15 of 149, i.e. 10.1%; see “others” in Tab. 1).

Multiple χ^2 tests showed no significant association either between districts and the mentions of rodent-associated problems as a whole ($df=17$, $\chi^2=9.1$), or between districts and mentions of damages on houses ($df=17$, $\chi^2=24$), clothes ($df=16$, $\chi^2=11.6$) and furniture ($df=16$, $\chi^2=19.4$). On the contrary, the test showed a significant association between districts and damages on food stocks ($df=16$, $\chi^2=37.9$). However, in the latter case, answers obtained in one district strongly deviate from others: in CGA, none of the 8 interviewed persons did mention attacks on food stocks (Tab. 1). If this particular district is removed from the analysis, association between districts and mentions of damages on food stocks is not significant ($df=15$, $\chi^2=24.5$).

Discussion

Surveys on local perception of rodent-associated problems in Africa are not so frequent (see Makundi et al., 2005 for an example). The study presented here is, to our knowledge, the first one that focuses on an urban context. Here, rodent-induced damages were not directly assessed, thus precluding any reliable quantitative conclusions about their socio-economic impact. Nevertheless, the interviews are all congruent in showing that rodents do represent an important source of nuisance for inhabitants of Niamey: at least 85% of them complain in each district, with 12 of 18 districts reaching 100% for a global rate of 96.5% all over the city (Tab. 1). Though indirect, these results clearly demonstrate that rodents are important and widespread urban pests in Niamey.

Clear trends also appear when looking at the types of nuisance that are quoted by interviewed people. First, we were able to unambiguously attribute most answers to seven well defined categories (damages on food and stocks, houses, furniture, clothes, disturbance, dirtiness and bites), with only 10% of the answers being classified as “others” and a relatively low rate of non exploitable answers (see Tab. 1). Since interviews were all independently conducted, this suggests that rodent-induced problems are recurrent and similar between sites and districts.

Such results also suggest that our interviews are reliable since they provide repeatable answers, hence being potentially reliable indicator of nuisances by themselves. Nevertheless, caution is needed and two major caveats of such indicators should be considered. First, we lack repeated interviews through time. Second, our data are only qualitative and would be greatly improved by the addition of a proper quantification of rodent impacts. Indeed, people may quote a particular type of damages that actually occur everyday or, alternatively, occurred only once and/or a long time ago. These cases are obviously very different in terms of impact, and therefore in terms of rodent populations management. Potential improvements to counteract these caveats may include diachronic surveys and/or questions more specific to the frequencies and/or the last dates of a particular problem once the latter has been spontaneously cited.

Anyway, we propose that questionnaire-based surveys such as ours, which are relatively cheap and easy to perform, may be an important step for providing guidelines for further targeted (in both time and space) qualitative studies.

In one district, CGA, no damage on food and food stocks was reported (Tab. 1). Although we are unable to unambiguously explain this atypical case, it may be due to local inhabitant communities: they are essentially made of fishermen families who live along the Niger riverside (Fig. 1) and who may not afford and/or are not used to accumulate important quantities of food. In great contrast, in all other districts, damages on food and/or food stocks were the most important type of rodent-induced nuisances reported by inhabitants. This is in good agreement with other studies showing that rodents are indeed important enemies of crops (see references above), and explains why they are indeed perceived accordingly by traditional farmers (e.g. Sang et al., 2003), sometimes far beyond insects (e.g. Phu Tuan et al., 2003; Makundi et al., 2005). In Sahel, investigations were conducted in two different regions of Senegal: 58% and 46% of farms displayed signs of rodents attacks, thus suggesting that rodents represent major domestic and agricultural pests in rural areas (Duplantier and Handschumacher, unpublished results quoted by Granjon and Duplantier, 2009). Altogether, these results point towards a major role of pest rodents as an important yet often neglected threat to human food security not only in rural, but also in urban areas of Sudano-Sahelian regions.

Another striking result of our survey in Niamey is the widespread and frequent reports of some less expected categories of damages. For instance, almost half of the interviewed persons (47.3%) report damages on their houses which usually corresponded to holes at the bottom of the walls. Niger is one of the poorest countries in the World (Human Development Index 2011: 186 out of 187; see <http://hdr.undp.org/en/statistics/>) and most habitations are traditional. Niamey is no exception and encompasses many informal districts. As an illustration, 1,220 buildings were inventoried among the 170 concessions investigated here, and 742 of them (60.8%) were made of 'banco' (a mixture of clayey-sandy mud, straw and animals faeces) or consisted of huts (M. Garba, unpubl. results). Rodents easily dig holes through such materials, thus quickly reaching the sandy soil where they can nest. During the short rainy season, violent storms and subsequent short but significant flooding occur; rodent holes favour water infiltration, as explicitly testified by several persons. Similar testimonies were also associated with increases in the Niger River level in the riverside districts (GAM, KAR, CYA and CGA; Fig. 1). These interviews-based trends are in line with the results retrieved in two rural areas of Senegal where rodent-induced damages were observed in 70-80% of the investigated houses (Duplantier and Handschumacher, quoted by Granjon and Duplantier, 2009).

Two rather surprising problems associated with rodents were damages on furniture (19.5%) and clothes (16.8%). Furniture made of painted wood are relatively rare within houses, and are considered precious since they are usually expensive and bought by parents for their daughter when she gets married. Similarly, clothes have an important symbolic value since they are essentially worn for traditional ceremonies (baptisms, weddings, religious celebrations, etc). In several instances, rodent nesting and even litters were reported within clothes storage spaces, something that clearly seemed to shock people. For those reasons, we believe that these quite high percentages are misleading in that they may reveal infrequent but marking events, rather than a proper quantitative picture of such rodent attacks. Nevertheless, these damages remain to be further investigated and quantified since similar to higher values were obtained in Senegalese villages: 25%-44% and 13-20% of houses showed attacks on clothes and furniture, respectively (Duplantier and Handschumacher, quoted by Granjon and Duplantier, 2009).

Finally, 9 rather isolated cases of bites (5.4%) were mentioned from 8 different districts (Tab. 1). This is slightly higher than what was obtained in rural areas of Senegal (2% to 3.5%; Duplantier and Handschumacher quoted by Granjon and Duplantier, 2009).

People usually specified that bites occurred at night on tips or toes. Although rodent bites are most probably rarely imply in pathogen transmission to human, except maybe following secondary infection (Granjon and Duplantier, 2009), the obviously widespread and very frequent contacts between rodents and humans in Niamey raises the question about consequences for public health. Indeed, rodents may be reservoirs for a wide range of human pathogens (reviews in Gratz, 1997; Meerburg et al., 2009a) and commensalism is expected to increase transmission risks (Mills and Childs, 1998). This is particularly true in cities like Niamey where domestic animals (bovids and ovids, poultries, dogs, cats, etc) live in very close promiscuity with human beings (out of the 170 concessions investigated here, 15.8%, 28.8% and 64.7% of them sheltered poultries, ovids+caprids and bovids, respectively; M. Garba, unpubl. results). Interestingly, in absolutely no instance did we hear about medical or sanitary aspects during the 170 interviews performed in the framework of the present study. In other words, another major result of our survey is that Niamey inhabitants never associate rodents with potential risks for health. This is in striking contrast with what retrieved from a similar survey conducted in Manchester City, United Kingdom, where more than 96% of the interviewed people associated mice, rats and diseases (Marshall and Murphy, 2003). Yet, several human pathologies that involve rodents as reservoirs were described in Niger, such as leishmaniases (Laporte, 1988; Gaultier et al., 1989; Develoux et al., 1992; SNIS, 2010), brucellosis (Gidel et al., 1974), toxoplasmosis (e.g., Julvez et al., 1996) or rickettsial diseases (Julvez et al., 1997), and many others most probably remain overlooked due to the lack of appropriate studies and diagnostic medical facilities (e.g., Dobigny et al., 2011). Epidemiological investigations in domestic and peri-domestic rodent communities are currently on progress, and may reveal the existence of rodent-borne human pathogens that were never recorded in Niger to date. If this was to be the case, popularization campaigns could play an important role in making local people aware of potential sanitary risks associated with rodents.

Acknowledgements

We are grateful to K. Hima, L. Granjon and J.M. Duplantier for their help on the field and/or comments on the present study. C. Tatard provided the cytochrome b sequences. Field and lab works were funded by the IRD. M. Garba is provisionally transferred from the DGPV (Minister of Agriculture, Niger) to Abdou Moumouni University (Niamey, Niger) as a PhD

student (2009-2012; decision number 0326/MFP/T). The satellite image of Niamey used for figure 1 is part of a Spot Image (scene reference number 506 132 308 121 010 151 32 T, CNES 2008 ©) and was obtained under licence through the ISIS program (file number 553). Researches in Niger were conducted in the framework of the scientific partnership agreement (number 301027/00) between IRD and the Republic of Niger.

References

Bekele A, Leirs H, Verhagen R. 2003. Composition of rodents and damage estimates on maize farms at Ziway, Ethiopia. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 262-263.

Develoux M, Robert V, Djibo A, Monjour L. 1992. Etude séro-épidémiologique de la leishmaniose viscérale chez les écoliers de l'oasis d'Iférouâne, *Niger. Bull. Soc. Path. Ex.* **85**: 302-303.

D. G. P. V. 1995-2011. *Bulletins d'informations phytosanitaires décennaires 1995-2011*, Direction Générale de la Protection des Végétaux, Ministère de l'Agriculture et de l'Élevage, République du Niger.

Dobigny G, Poirier P, Hima K, Cabaret O, Gauthier P, Tatar C, Costa JM, Bretagne S. 2011. Molecular survey of rodent-borne *Trypanosoma* in Niger with special emphasis on *T. lewisi* imported by invasive black rats. *Acta Tropica* **117**: 183-188.

Gaultier Y, Peccarère JL, Develoux M. 1989. Visceral Leishmaniasis in Niger. *Trans. Royal Soc. Trop. Med. Hyg.* **83**: 339.

Gautun JC. 1999. *Les rongeurs nuisibles aux cultures et aux denrées stockées*. Rapport du Centre Régional Agrhymet, DFPV, Niamey, Niger.

Gidel R, Albert JP, Le Mao G, Retif M. 1974. La brucellose en Afrique occidentale et son incidence sur la santé publique : résultats de dix enquêtes épidémiologiques effectuées en Côte d'Ivoire, en Haute Volta et au Niger de 1970 à 1973. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.* **27**: 403-418.

Granjon L, Duplantier JM. 2009. *Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne*. Publications Scientifiques du Muséum. Editions I.R.D., Marseille, France.

Gratz NG. 1997. The burden of rodent-borne diseases in Africa south of the Sahara. *Belg. J. Zool.* **127**: 71-84.

Hima K. 2010. Biologie évolutive de *Gerbillus nigeriae* (Rodentia, Gerbillinae), principal ravageur des cultures céréalières au Niger : aspects chromosomique, morphologique et populationnel. PhD Thesis, Abdou Moumouni University, Niamey, Niger, p. 217.

Hopf HS, Morley GEJ, Humphries JRO. 1976. *Rodent damage to growing crops and to farm and village storage in tropical and subtropical regions*. Center for Overseas Pest Research, London, p. 115.

- Julvez J, Michault A, Kerdélhué C. 1997. Etude sérologique des rickettsioses à Niamey, Niger. *Méd. Trop.* **57**: 153-156.
- Julvez J, Magnaval JF, Meynard D, Perie C, Baixench MT. 1996. Séro-épidémiologie de la toxoplasmose à Niamey, Niger. *Méd. Trop.* **56**: 48-50.
- Laporte P, Decroix Y, Chevauchée P. 1988. Un foyer de Kala-Azar dans l'Aïr, Niger : premier cas nigérien autochtone confirmé. *Méd. Trop.* **48**: 263-265.
- Lecompte E, Brouat C, Duplantier JM, Galan M, Granjon L, Loiseau A, Mouline K, Cosson JF. 2005. Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Bioch. Syst. Ecol.* **33**: 681-689.
- Leirs H. 2003. Management of rodents in crops: the Pied Piper and his orchestra. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 183-190.
- Makundi RH, Bekele A, Leirs H, Massawe AW, Rwamugira W, Mulungu LS. 2005. Farmer's perceptions of rodents as crop pests: knowledge, attitudes and practices in rodent pest management in Tanzania and Ethiopia. *Belg. J. Zool.* **135**: 153-157.
- Marshall PA, Murphy RG. 2003. Investigating residents' perceptions of urban rodents in Manchester, UK. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 473-476.
- Meerburg B, Singleton GR., Kijlstra A. 2009a. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Crit. Rev. Microbiol.* **35**: 221-270.
- Meerburg B, Singleton GR, Leirs H. 2009b. The year of the Rat ends – time to fight hunger! *Pest Manag. Sci.* **65**: 351-352.
- Mills JN, Childs JE. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerg. Inf. Dis.* **4**: 529-537.
- Mulungu LS, Makundi RH, Leirs H, Massawe AW, Vibe-Petersen S, Stenseth NC. 2003. The rodent density-damage function in maize fields at an early growth stage. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 301-303.
- Mwanjabe PS, Sirima FB, Lusingu J. 2002. Crop losses due to outbreaks of *Mastomys natalensis* (Smith, 1834) (Muridae, Rodentia) in the Lindi Region of Tanzania. *Int. Biodeterioration Biodegradation* **49**: 1336-137.
- 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 Kollo (Niger). PhD Thesis, Abdou Moumouni University, Niamey, Niger, p. 215.

Phu Tuan N, Williams SJ, Brown PR, Singleton GR, Quang Tan T, Thi Hue D, Thi Thu Ha P, Thi Hoa P. 2003. Farmers' perceptions and practices in rat management in Vinh Phuc province, northern Vietnam. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 399-402.

RatZooMan. 2006. *Rats and human health in Africa: proceedings of an international workshop on rodent-borne diseases and the RatZooMan research project*. RatZooMan workshop, 3-6 May 2006, Malelane, South Africa.

S. N. I. S. 2010. *Rapport annuel 2010 du Système National d'Information Sanitaire*. Ministère de la Santé Publique, République du Niger.

Sang PM, Huan NH, Escalada MM, Heong KL. 2003. Farmers' beliefs and practices in rat management in the Mekong Delta, Vietnam. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 426-430.

Sidikou HA. 2010. Notes sur l'Histoire de Niamey. In *Niamey à 360°*, Ascani M (ed), Niamey, Niger; 3-14.

Singleton GR, Smythe L, Smith G, Spratt DM, Aplin K, Smith AL. 2003. Rodent diseases in Southeast Asia and Australia: inventory of recent surveys. In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 25-30.

Singleton GR, Kenney A, Tann CR, Sudarmaji Quy Hung N. 2003b. Myth, dogma and rodent management: good stories ruined by data? In *Rats, Mice and People: rodent biology and management*, Singleton GR, Hinds LA, Krebs CJ and Spratt DM (eds). Australian Center for International Agricultural Research, Australia, Canberra; 554-560.

Skonhofs A, Leirs H, Andreassen HP, Mulungu LSA, Stenseth NC. 2006. The bioeconomics of controlling an African rodent pest species. *Environ. Dev. Econ.* **11**: 453-475.

Taylor PJ, Arntzen L, Hayter M, Iles M, Freaux J, Belmain S. 2008. Understanding and managing sanitary risks due to rodent zoonoses in an African city: beyond the Boston model. *Integr. Biol.* **3**: 38-50.

**Toxoplasmosis seroprevalence in urban rodents:
a survey in Niamey, Niger**

MERCIER Aurélien*¹, GARBA Madougou *^{2,3,4}, BONNABAU Henri ⁵, KANE Mamadou ⁶,
Jean-Pierre ROSSI ⁷, DARDÉ Marie-Laure ^{1,8} & DOBIGNY Gauthier ^{2,9#}

* equal contribution

- 1 Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, UMR1094, Neuroépidémiologie Tropicale, Laboratoire de Parasitologie-Mycoologie, Faculté de Médecine, Université de Limoges, Limoges, 87025, France.
- 2 Centre Régional AGRHYMET, Département Formation Recherche, Rive Droite, BP11011, Niamey, Niger.
- 3 Université Abdou Moumouni, Faculté des Sciences, BP10662, Niamey, Niger.
- 4 Direction Générale de la Protection des Végétaux, BP323, Niamey, Niger.
- 5 CHU Limoges, Service de l'Information Médicale et de l'Evaluation, Unité Fonctionnelle de Recherche Clinique et de Biostatistique, Limoges, 87042, France.
- 6 Institut de Recherche pour le Développement, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (UMR IRD/INRA/CIRAD/MontpellierSupAgro), Campus de Bel-Air, BP 1386, Dakar, CP 18524, Senegal.
- 7 Institut National de Recherche Agronomique, CBGP, Campus de Baillarguet, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez, France.
- 8 Centre National de Référence Toxoplasmose / *Toxoplasma* Biological Resource Center, Centre Hospitalier-Universitaire Dupuytren, Limoges, 87042, France.
- 9 IRD, CBGP, Campus de Baillarguet, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez, France.

corresponding author: gauthier.dobigny@ird.fr / tel: 227+ 90 30 98 19

Abstract

A serological survey of *Toxoplasma gondii* was conducted in 766 domestic and peridomestic rodents from 46 trapping sites throughout the city of Niamey, Niger. When necessary, rodents were unambiguously identified at the species-specific level using cytotaxonomy, genotyping and/or PCR-RFLP-based methods. A low seroprevalence was found over the whole town with only 1.96% of the rodents found seropositive. However, differences between species were important, ranging from less than 2% in truly commensal *Mastomys natalensis*, *Rattus rattus* and *Mus musculus*, while garden-associated *Arvicanthis niloticus* displayed 9.1% of seropositive individuals. This is in line with previous studies on tropical rodents -that we reviewed here- which altogether show that *Toxoplasma* seroprevalence in rodent is highly variable, depending on many factors such as locality and/or species. Moreover, although we were not able to decipher statistically between habitat or species effect, such a contrast between Nile grass rats and the other rodent species points towards a potential important role of environmental toxoplasmic infection. This would deserve to be further scrutinized since intra-city irrigated cultures are extending in Niamey, thus potentially increasing *Toxoplasma* circulation in this yet semi-arid region. As far as we are aware of, our study is one of the rare surveys of its kind performed in Sub-Saharan Africa, and the first one ever conducted in the Sahel.

Keywords: *Toxoplasma gondii*, epidemiology, zoonotic disease, Africa, Sahel

Running title: Urban rodent-borne *Toxoplasma* in Niger

Introduction

Sahel is a sub-arid region that undergoes rapid climatic changes (Lebel & Ali, 2009) with dramatic consequences on food production and availability. Such a critical situation leads to massive rural exodus and extensive urbanisation. Niamey, main town of Niger, is no exception. Since the 1960s, the population of this rather young city (it was created *ex nihilo* at the very end of the 19th century, mostly by colonizing Europeans; Sidikou, 2011) has been undergoing an explosive increase due to a very important demographic growth (natality and fecundity rates in Niger are the highest in the World, with 3.3% and 7.1 children per woman in 2006, respectively; cf. SNIS 2010), arrival of once rural populations fleeing from recurrent famines as well as absorption of surroundings villages (Sidikou, 2011). Inhabitants number increased from ~3,000 in the 1920s, >30,000 in the late 1950s to 707,000 in 2001 and reached more than 1,200,000 in 2010 (Sidikou, 2011; Adamou, 2012). As often in such cases, this was accompanied by many informal settlements and insufficient growing of sanitary services. In 2011, Niger was classified as the 186th country (out of 187) for the Human Development Index (UNDP data, 2012).

Along with other problems, public health is a primordial concern with low clinical capacities and poor accessibility to medical care. In addition, robust epidemiological data for Niger remain scarce for many major diseases such as malaria or HIV. From there, other pathologies are even more poorly documented, when not undetected, due to weak screening programs and/or diagnostic facilities. Among them, the worldwide distributed toxoplasmosis is induced

by the intracellular protozoan *Toxoplasma gondii* whose infection may be asymptomatic to lethal, with primo-infection being particularly dangerous during pregnancy due to subsequent abortion or severe clinical consequences on foetus and neonate (Montoya et al. 2004). Moreover, toxoplasmosis appears as an opportunistic disease in immuno-depressed patients such as HIV-positive ones (Luft et al., 1992).

In sub-Saharan Africa, human prevalence (reviewed in Mercier, 2010) ranges from 3.9% in Niger (Delacroix et al., 1989) to 83.5% in Madagascar (Lelong et al., 1995). In Niger, toxoplasmosis has only been the focus of five studies and seroprevalence values were found to be quite variable, ranging from 3.9% to 50.5%, with an average of 12.8% for the whole country (Tab. 1). A survey conducted on 218 pregnant women in Niamey showed a slightly higher value (i.e. 15.1%), and the most recent survey for the city indicated a global seroprevalence of 18.1% (Tab. 1). On these bases, previous authors have considered toxoplasmosis not to be of primary importance for public health in Niger. Serological monitoring of pregnant women exists, at least in areas where equipment is available, meaning it should be essentially restricted to larges cities, including Niamey. Nevertheless, medical monitoring of pregnancy is still poor -when not null- for many women, thus making robust statistics difficult to obtain. Perinatal troubles, including spontaneous abortions and stillborn children, seem not to be rare in Niger: the National Service for Sanitary Information (SNIS) evaluate stillborn children to reach 8% (SNIS, 2010). In 2010, 37% of patient admissions in the reference maternity hospital in Niamey concerned “abortions” (SNIS, 2010). However, such statistics need to be handled with great care since many -if not most- of these cases may be due to complications following illegal abortions (voluntary termination is prohibited in Niger). Such a large amount of perinatal troubles may cast doubt on our perception of the real incidence of the disease in the country. Unfortunately, we are aware of no systematic and large-scale monitoring of the disease (there is no mention of toxoplasmosis in the 2010 annual report of the National Service for Sanitary Information; SNIS, 2010) that would allow one to robustly address the respective part of toxoplasmosis.

Table 1: Recapitulation of studies conducted in Niger and dealing with *Toxoplasma* seroprevalence in human.

References	Geographic level	Target population	Raw seroprevalence	
			NIT*	%
Dumas <i>et al.</i> , 1985	na	Infants	14	42,9
		Their mother	14	58,1
Develoux <i>et al.</i> 1988	Niamey and surroundings	General population	400	18.2
		Urban population	199	11.5
		Rural population	201	24.8
Develoux <i>et al.</i> , 1989	Niamey	Pregnant women	218	15.1
Delacroix <i>et al.</i> , 1989	Akokan (Arlit)	Women of reproductive age	229	3,9
Dumas <i>et al.</i> , 1991	Arlit	Pregnant women	242	5,4
		Infants	77	2,6
Julvez <i>et al.</i> , 1996	Niamey and surroundings	General population	371	18

*Number of individuals tested for toxoplasmosis

Although felids are the only known definitive host, *T. gondii* may infect all homeotherm animals (i.e. birds and mammals) which then act as intermediate hosts (Tenter et al., 2000). Among them, rodents are found in most types of terrestrial biotopes, where they constitute important preys for wild as well as domestic felids that feed on. Moreover, they are usually among the last wild mammals to persist in highly human-modified environments, like large towns. For these reasons, rodents most probably play a pivotal role in maintain and circulation of *T. gondii* in urban habitats (Murphy et al., 2008). A study conducted in the city of Lyon, France, suggested that low *Toxoplasma* prevalence in stray cats may be in part associated with low rodent densities (Afonso et al., 2006). Surprisingly, however, epidemiological surveys of *T. gondii* in rodents are scarce, especially those dealing with tropical regions (reviewed in Tab. 2). Seroprevalences were found to be highly variable depending on the species and/or the region. In Sub-Saharan Africa, where only two studies were conducted (Tab. 2), 100% of seropositive *Thryonomys swinderianus* individuals (n=104) were found in South Western Nigeria, while only 2.7% and 2.3% of positive wild and commensal rodents were detected in Gabon (n=37 and 43, respectively; Tab. 2). To our knowledge, no such survey has ever been conducted in Sahelian countries.

Here, we provide serological results obtained from 766 individuals trapped in Niamey during a two years long survey on domestic and peridomestic rodents and associated parasites. Seroprevalence data are then discussed in regard to native and invasive rodent host species distribution, as well as urban environments in terms of transmission risk to human populations.

Material and Methods

Sampling and species-specific identifications of rodents

From 2009 to 2011, a multi-approach monitoring of urban rodents was performed in order to address several issues including epidemiological ones. To do so, a total of more than 14,560 night-traps were performed using both Sherman and locally made wire-mesh traps in various sites and habitats (houses, gardens, markets as well as industrial-like structures) dispersed throughout the city. As part of this project, we here focus on a serologic survey of rodent-borne *Toxoplasma*, which concerns a sub-total of 46 trapping sites (Fig. 1 and Tab. 3).

A trapping site corresponds either to one or several contiguous gardens (J-CGA, J-CYA, J-DAR, J-KIR1, J-KIR2, J-LMO and J-NOG in Table 3), fallow lands (CRA-1, CRA-2 and CRA-3), administrative buildings (PGP), markets (PEM and GRM-M), industrial food stores (COA, RTO), slaughter house (ABA) or habitation areas (all others; Tab. 3). All sites lie within the city of Niamey (Fig. 1) where they were precisely geo-referenced (e.g., each individual habitation where rodents were captured) in order to be mapped onto a satellite image (CNES 2008, see Acknowledgements; Fig. 1). However, for the purpose of table 3 as well as figures 1 and 2, they were aggregated for a clearer visualization at the whole town scale.

Rodents were live-trapped and brought to the lab where they were usually sacrificed within 1-8 days, except for 45 of them which were autopsied within 8-23 days (data not shown). All procedures were carried out in agreement to current ethical guidelines for animal care. Weight and external measurements were noted for all animals. The age was scored according to

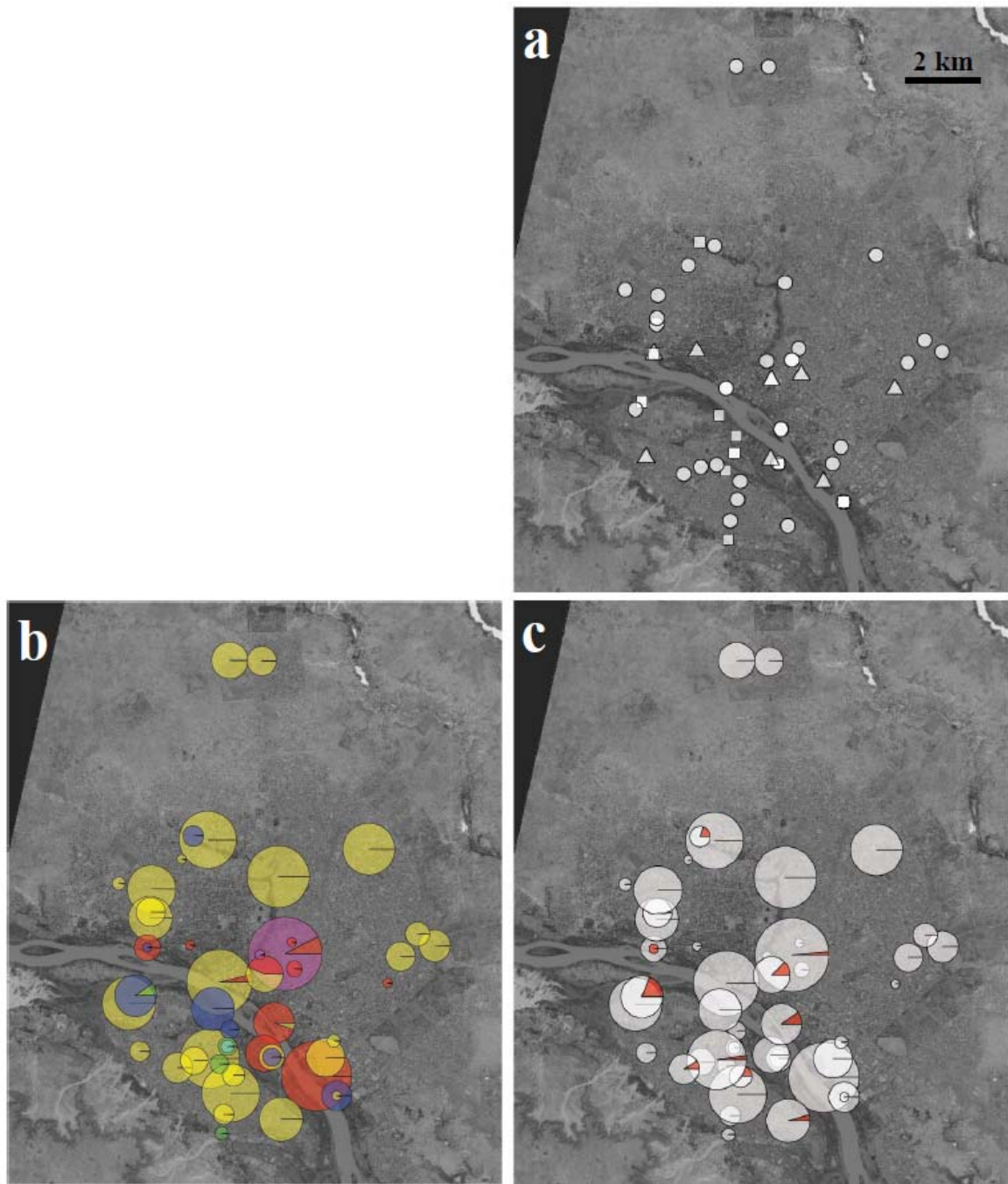


Figure 1a: Distribution map of the different trapping sites within Niamey with squares, circles and triangles corresponding to (i) fallow lands and gardens, (ii) habitations and (iii) other site types (industrial-like spots, public buildings, markets and transport stations), respectively.

Figure 1b: Respective parts of rodent species trapped at each trapping site. Circle sizes are proportional to the number of rodent captures. Dark blue, light blue, green, yellow, red and pink colours stand for *Arvicanthis niloticus*, *Cricetomys gambianus*, *Taterillus gracilis*, *Mastomys natalensis*, *Rattus rattus* and *Mus musculus*, respectively.

Figure 1c: Respective parts of seropositive and seronegative rodents detected at each trapping sites. As for figure 1b, circle sizes are proportional to the number of rodents that were investigated for *Toxoplasma* serology. White and red colours indicate seronegative and seropositive rodents, respectively.

Table 2: Recapitulation of studies dealing with *Toxoplasma* seroprevalence in rodents within intertropical regions. Taxonomic nomenclature follows the last edition of the mammalian systematics reference book (Wilson & Reeder, 2005).

Species	Region	Seroprevalence (n/N)	References
Rodents (not specified)	China	0.9% (9/955)	Lin et al., 1990
Wild rodents	Gabon	2.7% (1/37)	Mercier, 2010
<i>Bandicota indica</i>	Thailand	2.7% (1/37)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Bandicota savilei</i>	Thailand	0% (0/11)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Cuniculus paca</i>	French Guiana	60.9% (14/23)	Carme et al., 2002
	French Guiana	60% (22/37)	de Thoisy et al., 2003
<i>Dasyprocta leporina</i>	French Guiana	23.3% (10/43)	Carme et al., 2002
	French Guiana	18% (8/45)	de Thoisy et al., 2003
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Brazil	69.8% (104/149)	Canon-Franco et al., 2003
	Brazil	75% (49/64)	Yai et al., 2008
	Brazil	61.5% (16/26)	Truppel et al., 2010
<i>Leopoldamys sabanus</i>	French Guiana	6.7% (2/30)	Halos et al., 2007
	Thailand	12.5% (2/16)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Maxomys surifer</i>	Thailand	5.3% (2/38)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Menetes berdmorei</i>	Thailand	7.7% (4/52)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Mus musculus</i>	Brazil	0% (0/19)	Araujo et al., 2010
	Costa Rica	5% (5/100)	Chinchilla, 1978
	Mexico	3.1% (4/127)	Dubey et al., 2009
	Panama	0.035% (2/571)	Frenkel et al., 1995
<i>Myoprocta acouchy</i>	French Guiana	4% (1/26)	de Thoisy et al., 2003
<i>Niviventer fulvescens</i>	Thailand	0% (0/13)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Rattus</i> spp.	Costa Rica	30% (7/23)	Chinchilla, 1978
	Mexico	0.8% (2/249)	Dubey et al., 2009
<i>Rattus exulans</i>	Hawaii	7% (5/85)	Wallace, 1973a, 1973b
	Thailand	1.3% (1/79)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Rattus tanezumi</i>	China	3% (3/101)	Yin et al., 2010
	Thailand	7.1% (11/156)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Rattus norvegicus</i>	China	3.4% (4/116)	Yin et al., 2010
	Costa Rica	11.2% (12/107)	Ruiz & Frenkel, 1980
	Egypt	26.7% (16/60)	El Nahal et al., 1982
	Egypt	34% (34/100)	Rifaat et al., 1971
	Florida (USA)	12% (2/8)	Burridge et al., 1979
	Grenada Island	0.8% (2/238)	Dubey et al., 2006
	Hawaii	1.4% (1/73)	Wallace 1973a, 1973b
	India	0% (0/186)	Mir et al., 1982
	Panama	23.3% (52/226)	Frenkel et al., 1995
	Philippines	60% (50/83)	Salibay & Claveria, 2005
	Thailand	0% (0/34)	Jittapalapong et al., 2010
<i>Rattus rattus</i>	Africa	8.2% (5/61)	de Roever-Bonnet, 1972
	Brazil	0% (0/24)	Araujo et al., 2010
	Egypt	42.7% (47/110)	Rifaat et al., 1973
	Egypt	16.7% (2/12)	El Nahal et al., 1982
	Florida	13.8% (5/38)	Burridge et al., 1979
	Gabon	2.3% (1/43)	Mercier, 2010
	Hawai	8% (36/476)	Wallace, 1973a, 1973b
	Micronesia	3% (7/238)	Wallace, 1973a, 1973b
Philippines	50% (37/74)	Salibay & Claveria, 2005	
<i>Spermophilus variegatus</i>	Mexico	0% (0/69)	Dubey et al., 2009
<i>Thryonomys swinderianus</i>	Nigeria	100% (104/104)	Arene, 1986

weight (following Granjon & Duplantier, 2009) together with sex activity (external testicles plus active seminal vesicles in males; developed mammaes and uterus, presence of embryos and/or embryo scars in females). Intra-cardiac blood was sampled immediately after death and deposited onto LDA22 Guthrie cards (LDA Laboratory; Saint Brieux, France). The blotting papers were dried and stored in a plastic bag at room temperature.

In order to avoid misidentification of rodents due to the possible co-existence of sibling species in West African rodents (reviewed in Granjon & Duplantier, 2009), a special attention was paid to species-specific diagnosis. Some species could be identified with certainty directly from morphologic criteria (e.g. *Cricetomys gambianus*). Others (i.e. *Arvicanthis niloticus*, *Rattus rattus* and *Mus musculus*) were first recognized on the basis of morphologic features (quite reliable in West Africa for the two latter invasive rodents; Granjon & Duplantier, 2009) that were further confirmed through karyotyping (3 *Arvicanthis* and 5 *Mus*) or genotyping (most *Rattus*) (data not shown). *Taterillus* individuals were all karyotyped since this is the only method that permits reliable identification within the genus (Dobigny et al., 2003). Importantly, the most widespread and problematic genus, namely *Mastomys*, was investigated in details using either cytotaxonomy (see Dobigny et al., 2008, 2011) or the molecular PCR-RFLP-based method developed by Lecompte et al. (2005). For such a purpose, in each trapping sites where *Mastomys* were captured, at least 1 representative individual was chromosomally and/or genetically analysed (see Table 3).

Serological survey of Toxoplasma gondii

Dried blood spot samples collected on Guthrie card were tested for the detection of *T. gondii* antibodies. Seven hundred sixty six rodents were screened at 1:16, 1:32, 1:320 and 1:640 dilutions using a modified agglutination test (MAT) technique (Desmonts & Remington, 1980) adapted for blood sample from Guthrie cards. Two 5 mm diameter dried blood spot were punched out of each blotting paper circle and placed into the well of a flat bottomed microtitre plate. The blood was eluted out in 80 µl of phosphate buffered saline, pH 7.2 (PBS; bioMerieux). Plates were covered and left to elute overnight at room temperature and at 300 rpm agitation. Ten microliter of each eluted sample was used in MAT technique. For serological control, fresh blood from seronegative and seropositive Swiss mice (*Mus musculus*; Charles River France; L'Arbresle, France) for *T. gondii* antibodies were spotted onto a 5 mm diameter circle on Guthrie card and allowed to dry at room temperature for 24 hours, before storage at room temperature in sealed bags.

Statistical analysis

Descriptive analyses of the serological data were based on frequencies, percentage for qualitative variables and means, standard deviations for quantitative variables. Relationships between rodent seroprevalence and factors such as sex, species and habitats were investigated through chi-2 test or Fisher's exact test, depending on the expected sample size. For each significant factor, a Cochran-Mantel-Haenszel Chi-Squared test was conducted in order to obtain a p-value adjusted for the other factors. All statistics were performed using the software R v2.10.1 (R Development Core Team, 2009).

Results

From the 46 trapping sites sampled for the present study, 766 rodents could be surveyed for *Toxoplasma* serology: 123 were black rats (*Rattus rattus*), 61 were house mice (*Mus musculus*; 2N=40 chromosomes), 66 were Nile grass rats (*Arvicanthis niloticus*; 2N=62), 12 were giant Gambian rats (*Cricetomys gambianus*), 2 were slender gerbils (*Taterillus gracilis*; 2N=36/37) and 502 belong to the genus *Mastomys* (Tab. 3). Among the latter, 287 were investigated using PCR-RFLP designed by Lecompte et al. (2005), and all but two individuals displayed characteristic *Mastomys natalensis* profiles as defined by Lecompte et al. (2005). Two animals possessed atypical profiles (not shown) and so were fully sequenced for their cytochrome b mitochondrial gene. These DNA sequences allowed to bare-code them and to unambiguously identify them as *M. natalensis* as well (see Dobigny et al., 2008, 2011 for details about the use of cytochrome b gene-based bare-coding method in *Mastomys*). In addition, all karyotyped *Mastomys* (20 of which had not been molecularly characterized) showed a 2N=32 karyotype typical of *M. natalensis* (Dobigny et al., 2008). These 307 unambiguously identified *Mastomys natalensis* represent 61.2% of the whole *Mastomys* sample available in the present study. Moreover, they originated from all 30 trapping sites where *Mastomys* individuals were trapped (Tab. 3). In addition, no representative of other *Mastomys* species has ever been found within the city of Niamey even in the framework of wider investigations (N>650 *Mastomys*; Garba, Hima, unpublished data). This is the reason why we can confidently consider that all *Mastomys* that were trapped in the present survey belong to one single species, namely *M. natalensis*.

Seropositive individuals (MAT > 1/16) represent 1.96% of the total rodent samples (15 out of 766; Tab. 3 and 4). The 15 seropositive animals were found in 9 different trapping sites (Fig. 2 and Tab. 3) which include popular habitation areas (CGA, GAW, GNA, GRM, KAR and KAR-1), market (PEM) and gardens (J-CYA and J-LMO) (Tab. 3 and 4). They belong to four different species: the native *Mastomys natalensis* (N=6 out of 502, 1.2%) and *Arvicanthis niloticus* (N=6 out of 66, 9.1%) on the one hand, and the invasive *Rattus rattus* (N=2 out of 123, 1.6%) and *Mus musculus* (N=1 out of 61, 1.6%) on the other hand (Tab. 3). No seropositive individuals were found in *Cricetomys gambianus* and *Taterillus gracilis*; however, these two species were represented by very low sample sizes (N=12 and 2, respectively; Tab. 3).

Seropositive individuals included both juvenile and adult animals as well as males and females (Tab. 5). In most instances, they corresponded to one single seropositive specimen found within 5-65 specimens from one particular trapping site; only in two exceptions (CGA and J-LMO) did we find several seropositive animals within the same trapping site (Tab. 3 and 5). Finally, in three instances, seropositive individuals were part of multiple captures (i.e. several rodents trapped together inside the same trap): two juvenile *M. natalensis* that were both seropositive, one adult *Rattus rattus* female trapped with a seronegative juvenile, and two juvenile *Arvicanthis niloticus* caught with a seronegative female (Tab. 5).

There was no significant relationship between seropositivity and sex of the rodents ($p=0.3$). On the contrary, both species and habitat significantly affected seropositivity ($p=0.0017$ and $p=0.0001$, respectively) with no interaction ($p=0.77$). Accordingly, the relationships between species and seropositivity (adjusted for habitat) and habitat and seropositivity (adjusted for species) were both significant by the Mantel Haensel test ($p=0.0001$ and $p=0.0001$, respectively).

Table 3: Nomenclature, type and GPS coordinates of all 46 trapping sites. Rodent species and number of captures (N), methods of rodent species-specific identification as well as the number of seropositive individuals (seropos.) are provided for each of them. M, K, G and RFLP stand for morphology, karyotyping, genotyping and PCR-RFLP-based methods of taxonomic diagnosis, respectively, with the number of individuals analyzed with K and RFLP provided into brackets (see text for details).

Site	Description	GPS		Rodents			
		Lat (N)	Long (E)	species	N	identification	seropos.
na*	na	na		<i>R. rattus</i>	1	M	0
ABA	slaughter house	13.48950	2.12275	<i>R. rattus</i>	59	M, G	0
BAF2	habitations	13.54401	2.13570	<i>M. natalensis</i>	32	RFLP (18)	0
BAN	habitations	13.52161	2.11670	<i>R. rattus</i>	1	M	0
BOU	habitations	13.53742	2.11331	<i>M. natalensis</i>	46	RFLP (30), K (4)	0
CGA	habitations	13.50222	2.11235	<i>M. natalensis</i>	1	RFLP (1)	0
				<i>R. rattus</i>	19	M, G	2
COA	habitations	13.53571	2.07399	<i>M. natalensis</i>	2	RFLP (1)	0
CRA-1	fallow lands	13.49235	2.09877	<i>C. gambianus</i>	4	M	0
CRA-2	fallow lands	13.49655	2.10079	<i>C. gambianus</i>	4	M	0
				<i>T. gracilis</i>	2	K (2)	0
CRA-3	fallow lands	13.50060	2.10141	<i>A. niloticus</i>	4	M	0
CYA	habitations	13.51204	2.09884	<i>M. natalensis</i>	49	RFLP (26)	0
				<i>R. rattus</i>	2	M, G	0
DAR	habitations	13.54624	2.09594	<i>M. natalensis</i>	39	RFLP (39), K (2)	0
GAM	habitations	13.49392	2.12501	<i>M. natalensis</i>	18	RFLP (10)	0
GAM-1	habitations	13.49792	2.12705	<i>M. natalensis</i>	2	RFLP (1)	0
GAW	habitations	13.48970	2.10232	<i>M. natalensis</i>	6	RFLP (1)	1
GNA	habitations	13.47908	2.11402	<i>M. natalensis</i>	23	RFLP (16), K (2)	1
GOU	habitations	13.51856	2.10883	<i>M. musculus</i>	1	M	0
				<i>M. musculus</i>	60	M, K (5)	1
GRM	habitations	13.51882	2.11500	<i>R. rattus</i>	5	M, G	0
GRM-M	market	13.51527	2.11732	<i>R. rattus</i>	3	M, G	0
J-CYA	industrial store house	13.52029	2.08104	<i>R. rattus</i>	8	M, G	0
				<i>A. niloticus</i>	1	M	1
J-DAR	gardens	13.54714	2.09238	<i>A. niloticus</i>	5	M	1
J-GAM	gardens	13.48473	2.12775	<i>A. niloticus</i>	11	M, K (2)	0
				<i>M. natalensis</i>	1	RFLP (1)	0
J-KIR1	houses within garden	13.49397	2.11170	<i>A. niloticus</i>	4	M	0
				<i>M. natalensis</i>	8	RFLP (2)	0
J-KIR2	gardens	13.47573	2.09936	<i>C. gambianus</i>	2	M	0
J-LMO	gardens	13.50880	2.07810	<i>A. niloticus</i>	19	M, K (2)	4
				<i>C. gambianus</i>	2	M	0
J-NOG	gardens	13.50558	2.09723	<i>A. niloticus</i>	22	M	0
KAR	habitations	13.49366	2.09650	<i>M. natalensis</i>	42	1RFLP (6), K (2)	1
KAR-1	habitations	13.49143	2.08843	<i>M. natalensis</i>	11	K (5)	1
KAR-2	habitations	13.49316	2.09262	<i>M. natalensis</i>	9	RFLP (1)	0
KIR	industrial complex	13.49489	2.10978	<i>R. rattus</i>	16	M, G	0
KIR-1	habitations	13.48022	2.09984	<i>M. natalensis</i>	5	RFLP (1)	0
KOT	habitations	13.58922	2.10928	<i>M. natalensis</i>	10	RFLP (8)	0
KOU-1	habitations	13.56106	2.04155	<i>M. natalensis</i>	3	RFLP (1)	0
LMO	habitations	13.50696	2.07653	<i>M. natalensis</i>	34	RFLP (22), K (4)	0

Site	Description	GPS		Rodents			
		Lat (N)	Long (E)	species	N	identification	seropos.
PEM	market	13.51396	2.10997	<i>M. natalensis</i>	9	RFLP (3)	2
				<i>R. rattus</i>	7	M, G	0
PGP	public building	13.52093	2.09161	<i>R. rattus</i>	1	M	0
PKE	habitations	13.48536	2.10164	<i>M. natalensis</i>	40	RFLP (23), K (2)	0
REC	habitations	13.54157	2.08950	<i>M. natalensis</i>	1	RFLP (1)	0
ROF	habitations	13.52081	2.15193	<i>M. natalensis</i>	12	RFLP (9), K (2)	0
ROF-1	habitations	13.52358	2.14766	<i>M. natalensis</i>	7	RFLP (2)	0
RTO	store house	13.49539	2.07916	<i>M. natalensis</i>	5	RFLP (1)	0
TCH	habitations	13.58936	2.10137	<i>M. natalensis</i>	16	RFLP (16)	0
WAD	habitations	13.51820	2.14351	<i>M. natalensis</i>	10	RFLP (9), K (2)	0
WAD-1	coach station	13.51186	2.14032	<i>R. rattus</i>	1	M	0
YAB	habitations	13.52740	2.08175	<i>M. natalensis</i>	23	RFLP (10), K (1)	0
YAB-1	habitations	13.52891	2.08186	<i>M. natalensis</i>	10	RFLP (1)	0
YAH	habitations	13.53435	2.08208	<i>M. natalensis</i>	28	RFLP (17), K (4)	0

* Individual from Niamey, but with no precise geographic origin

Discussion

The present study, the first one of its kind in Sahel, relies on an important collection of rodent blood samples (N=766). Represented rodent species are typical Sahelian species that were all already known in the area (Dobigny et al., 2002), with both native (*A. niloticus*, *C. gambianus*, *M. natalensis* and *T. gracilis*) and invasive (*M. musculus* and *R. rattus*) species (Granjon & Duplantier, 2009). Although differentiating between rural and urban environments in Niamey may sometimes be tricky since the two types of habitats are often continuous when not fully intermingled (houses closely surrounding or lying within gardens and rice fields; gardens within familial concessions; etc), rodent species distribution in regards to biotopes was quite clear: *A. niloticus*, *C. gambianus* and *T. gracilis* inhabit gardens and fallow lands, while *M. natalensis*, *R. rattus* and *M. musculus* are typical commensal animals.

Global *Toxoplasma gondii* seroprevalence in Niamey was low (<2%), a result that closely matches those found in Gabon during one of the rare other rodent-focused study performed to date in Sub-Saharan Africa (Mercier, 2010; 2.3% and 2.7% of 43 commensal and 37 wild rodents, respectively). Although prevalence and seroprevalence are not always directly comparable, this parallels previous studies where positive urban rodents are usually rare. For instance, surveys in Brazilian cities showed 4.7% (out of 43 *Mus musculus* and *Rattus rattus*), 5% (out of 181 *Rattus rattus*) and 0.46% (out of 217 *R. rattus*, *R. norvegicus* and *Mus musculus*) of *Toxoplasma* rodent careers in Umuarama, Londrina and Sao Paulo, respectively (Ruffolo, 2008; Araujo et al., 2010; Muradian et al., 2011; see also Table 2 for a review about data for rodents in the tropics).

When considered separately, seroprevalences in Niamey show quite significant variations depending on the species, with low (<2% in *Mastomys*, *Mus* and *Rattus*) to moderate (>9% in *Arvicanthis*) values. This once again fits to what was observed for rodents elsewhere in the World, with species-specific seroprevalence – calculated on reasonable sample – ranging from close to null (e.g., 0.035% of 571 house mice in Panama; Frenkel et al., 1995) to 100% (e.g., 104 *Thryonomys swinderianus* in Nigeria; Arene, 1986; Tab. 2). It is also noteworthy

Table 4: Rodent captures as well as number of seropositive individuals per species and habitat types.

Species	Total	N rodents (N seropositive)				N seropos. (%)
		industrial*	gardens	houses	markets	
<i>Arvicanthis niloticus</i>	66	0	66 (6)	0	0	6 (9.1%)
<i>Rattus rattus</i>	122**	82 (0)	3 (0)	27 (2)	10 (0)	2 (1.6%)
<i>Mus musculus</i>	61	0	0	61 (1)	0	1 (1.6%)
<i>Mastomys natalensis</i>	502	7 (0)	9 (0)	477 (4)	9 (2)	6 (1.2%)
<i>Taterillus gracilis</i>	2	0	2 (0)	0	0	0
<i>Cricetomys gambianus</i>	12	0	12 (0)	0	0	0
Total	765	89 (0)	92 (6)	564 (7)	19 (2)	15 (1.96%)

* Firms, slaughter house, industrial storage houses and public buildings (cf. Tab. 3).

** One seronegative rat has an ambiguous geographic origin (see Tab. 3), and could not be included

Table 5: Individual characteristics (age, sex, date of captures, multiple captures, status of rodents trapped within the same site) of all seropositive rodents identified in the present study. "M", "F", "Ad" and "Juv" stand for male, female, adult and juvenile, respectively.

Species	Individual	Sex	Age	Date	Number of other rodents trapped on the same site*		Remarks
					total**	seropos.	
<i>Mastomys natalensis</i>	NIA 125	M	Ad	march 2010	5 Mn	0	double capture
	NIA 143	M	Ad	march 2010	10 Mn	0	
	NIA 205	F	Ad	oct. 2010	41 Mn	0	
	NIA 217	M	Ad	june 2010	21 Mn	0	
	NIA 243	F	Juv	march 2011	7 Mn + 7 Rr	0	
	NIA 243b	F	Juv				
<i>Mus musculus</i>	NIA-GRM-31	M	Ad	jan. 2011	59 Mm + 5 Rr	0	double capture with a seronegative juvenile
	<i>Rattus rattus</i>	NIA-CGA-13	F	Ad	april 2010	1 Mn + 18 Rr	
	NIA-CGA-15a	F	Ad	april 2010	1 Mn + 18 Rr	1 Rr	
<i>Arvicanthis niloticus</i>	NIA-CYA-4	F	Ad	oct. 2009	8 Rr	0	
	NIA-DAR-1	F	Ad	nov. 2009	4 An	0	
	NIA-LMO-2	F	Ad	oct. 2009	18 An + 2 Cg	3	
	NIA-LMO-7	F	Ad	oct. 2009	18 An + 2 Cg	3	
	NIA-LMO-20	F	Juv	oct. 2009	17 An + 2 Cg	2	triple capture with a third seronegative adult female
NIA-LMO-21	M	Juv					

* But not necessarily at the same date.

** "An", "Cg", "Mn", "Mm" and Rr stand for *A. niloticus*, *C. gambianus*, *M. natalensis*, *M. musculus* and *R. rattus*, respectively.

that the same rodent species can display extremely different seroprevalence depending on localities or countries. For instance, seroprevalence in *R. rattus* from Niamey is 1.6% while it reaches 3% (out of 238 black rats) in Micronesia (Wallace, 1973a, 1973b), up to 50% (out of 74) in the Philippines (Salibay & Claveria, 2005).

These specific as well as geographic variations point toward a complex *Toxoplasma gondii* epidemiology that most probably involves several interacting biotic and environmental factors (such as hosts communities structure, individual immunologic characteristics, climatic variables, water, landscape physiognomy and composition, as well as their respective spatio-temporal dynamics), thus making each situation potentially different from one another, even locally (e.g., Afonso et al., 2006).

Seropositive individuals were found at very various dates (Tab. 5) which encompass all Sahelian seasons (from the warm and dry season – march and april –, through the rainy season – june – to the cool and dry season – october and november), thus suggesting that *Toxoplasma* infection may occur throughout the year in Niamey's rodents. However, diachronic monitoring within the same site was not feasible, thus precluding any conclusion about potential seasonal seroprevalence peaks. Moreover, seroprevalence is a not reliable indicator for such a survey since antibodies may persist life-long in rodents.

Another question about *Toxoplasma* sylvatic cycle is vertical transmission from a female rodent to its litter (Hide et al., 2009). Although our data are limited both in nature (we score antibodies, not proper infection cases) and sample size, we can rely on three instances of multiple captures to partly address this point (Tab. 5). Indeed, when an adult female is caught with one or several juveniles, one can confidently consider that they are mother and descents; in the same manner, co-captured juveniles have good chances to belong to the same litter (Granjon & Cosson, 2008, and references therein).

First, two seropositive juveniles of multimammate rats were captured together (see NIA 243 and NIA 243b in Tab. 5). Unfortunately, no data about any adult is available here, thus making it impossible to decipher between independent environmental infections -for example at the same place, such as the nest- and vertical transmission. Second, an adult seropositive female of black rat (NIA-CGA-15a in Tab. 5) was caught with a seronegative juvenile. Third, a triple capture included a seronegative adult female and two seropositive juveniles of *A. niloticus* (NIA-LMO-20 and NIA-LMO-21 in Tab. 5). These two latter cases bring poor support (though not refute) to vertical transmission, and rather suggest that animals get infected from the environment (soil and water).

Interestingly, the more typical commensal species found in Niamey (*Mastomys natalensis*, *Mus musculus* and *Rattus rattus*) all display low seroprevalences. In particular, only 6 individuals of the native and widespread species in Niamey, i.e. *M. natalensis*, were found with detectable *Toxoplasma* antibodies in spite of a very important sample size (N=501). This species is found within houses in all investigated parts of the city. Importantly, in these urban districts, cats may be numerous since a recent survey in 170 habitations in Niamey revealed that 119 of them (70%) may be associated with the presence of domestic or stray cats (Garba et al., submitted). These cats mainly survive from garbage and wild preys, something that may maximize the risk for them to get infected by ingestion of infected rodents. Low seroprevalence in *Mastomys* (which is, from far, the dominating species in most habitations, hence the most susceptible to be a major cats' prey) may limit cat predation-mediated infections through commensal rodents, hence in turn decreasing potential transmissions from cats to humans. Another important aspect for public health is the similarly low seroprevalences observed in *Mus musculus* and *Rattus rattus*. Indeed, these two invasive

species recently established in Niamey (Garba et al., in prep.) and it is possible that their populations may potentially extend within the city, potentially partly replacing the native *Mastomys natalensis* (as this was observed for instance in some parts of Senegal; Duplantier et al., 1991).

Bovine and ovine meat is traditionally well cooked in Niger. Moreover, no seropositive rodent could be found in our large sample (n=59 black rats) from the slaughter house (ABA in Tab. 3). In addition, rodent meat consumption is rather rare in Niger, especially in Niamey, and most exclusively concerns young boys that occasionally hunt in gardens. Also, previous studies conducted in Nigeria (Olusi et al., 1994) suggest that rodent meat consumption, even not or poorly cooked, may not play a major role in human contamination. For all these reasons, following previous authors (Develoux et al., 1988; Julvez et al., 1996), we believe that contamination through meat consumption is most probably anecdotic in Niamey.

Low levels of *Toxoplasma gondii* prevalence are congruent with Sahelian climatic conditions such as very low hygrometry, soil and air temperatures as well as high UV irradiations levels which are poorly suitable for oocysts survival and sporulation (Dumas et al., 1991; reviewed in Tenter et al. 2000). This most probably also limits the chance of environmental contaminations. Nevertheless, such extreme and unfavourable conditions may be locally counteracted by human-mediated modifications of the habitat. In particular, the possibly major role of waterborne *Toxoplasma* in direct contamination has been receiving increasing support (e.g., Eng et al., 1999; De Moura et al., 2006; reviewed in Jones & Dubey, 2010). In the absence of other satisfying explanation, water was even speculated as a major source of toxoplasmic infection in pregnant women and children from Northern Niger (Dumas et al., 1991). Interestingly, we found here significantly higher seroprevalence in *Arvicanthis niloticus* (9.1%) which, in Niamey, is only found within irrigated gardens (Garba et al., in prep.). It was found in six out of the seven gardens that were investigated in the present survey (Tab. 3), and seropositive Nile grass rats were found in three of them (J-CYA, J-DAR and J-LMO; see Fig. 2 and Tab. 3) with local seroprevalence ranging between 20%-100% (Tab. 3). Unfortunately, we were not able to statistically address this particular issue here, since we could not decipher between *Arvicanthis*-specific epidemiological properties and environmental (i.e. garden-associated) conditions. If rodent-borne toxoplasmosis was to be more frequent in such habitats/species, as strongly suggested by our data, *Toxoplasma* prevalence in Niamey may increase during the coming years, following current extension of irrigated and cultivated surfaces all along the Niger River as well as the Gountou Yena wadi which both cross the city (cf. Djima et al., 2010). Indeed, food habits are clearly switching towards higher consumption of vegetables (e.g., salads, cabbages) that are produced in urban gardens and sold directly on the different markets of town. Sources of watering are the river itself and/or wells where water temperatures should be consistent with oocyst survival (Jones & Dubey, 2010). Rodents such as Nile grass rats feed mainly on the cultivated vegetables (Dobigny et al., 2002; our own observations and many farmers' personal communications). It was previously shown that risk of infection in French cats was higher with warm and moist weather (Afonso et al., 2006). In Niamey, temperatures are always high (the coldest month January is characterized by a normal minimal temperature of 16.6°C for the 1971-2000 period; CRA meteorological database), and regular human-mediated irrigation may locally compensate the Sahelian aridity, thus favouring *Toxoplasma* infection of rodents inhabiting gardens. As such, the connection in Sahelian cities between oocysts, watered vegetables and rodents could be a key element of *Toxoplasma* circulation that may deserve to be further scrutinized.

To our knowledge, the present study is the first one to focus on *T. gondii* epidemiology in a Sahelian community of rodents. In spite of a large sample size, seroprevalence was found to be rather low, with a possible exception in *Arvicanthis niloticus* that may sign species-specificity and/or a predominant role of water-mediated infection in irrigated gardens. For a clearer view of the whole picture, several aspects need to be investigated. First, a proper study of true infection cases deserves to be conducted to confirm the absence of vertical transmission. Second, other epidemiological agents, such as water, cats, cattle and, of course, human are important to include. Finally, genomic data about of *T. gondii* that circulate in Africa are very rare (Mercier et al. 2010), and no data exist for Niger. Relevant analyses are thus urgently required to fill this gap since infectivity and morbidity of toxoplasmosis have been related to the protozoan genotype (Boothroyd et al., 2002; Ajzenberg et al., 2002, 2009).

Acknowledgements

We thank Pr Mazier and the technical team of the Parasitology-Mycolology Department (INSERM/UPMC UMR S 945) from the Centre Hospitalier Universitaire Pitié-Salpêtrière (Paris, France) for facilitating our work by welcoming A. Mercier in their laboratory. We thank Isabelle Villena and Dominique Aubert (University of Reims, National Center for Toxoplasma, France) for providing antigen for serological detection. Field and some of the lab works were funded by the Institut de Recherche pour le Développement. M. Garba is provisionally transferred from the DGPV (Minister of Agriculture, Niger) to Abdou Moumouni University (Niamey, Niger) as a PhD student (2009-2012; decision number 0326/MFP/T) and benefited from a DSF-IRD bursary. The satellite image of Niamey used for figures is part of a Spot Image (scene reference number 506 132 308 121 010 151 32 T, CNES 2008 ©) and was obtained under licence through the ISIS program (file number 553). Researches in Niger were conducted in the framework of the scientific partnership agreement (number 301027/00) between IRD and the Republic of Niger.

References

- Adamou, A., 2012. Mobilité résidentielle et processus d'étalement de la ville de Niamey, Niger. PhD Thesis, Université Abdou Moumouni, Niamey, Niger.
- Ajzenberg, D., Cogne, N., Paris, L., Bessieres, M.H., Thulliez, P., Filisetti, D., Pelloux, H., Marty, P., Darde, M.L., 2002. Genotype of 86 *Toxoplasma gondii* isolates associated with human congenital toxoplasmosis, and correlation with clinical findings. *J. Infect. Dis.* 186, 684-689.
- Ajzenberg, D., Year, H., Marty, P., Paris, L., Dalle, F., Menotti, J., et al., Genotype of 88 *Toxoplasma gondii* isolates associated with toxoplasmosis in immunocompromised patients and correlation with clinical findings. *J. Infect. Dis.* 199, 1155-1167.
- Afonso E, Thulliez P, Gilot-Fromont E. 2006. Transmission of *Toxoplasma gondii* in an urban population of domestic cats (*Felis catus*). *Int. J. Parasitol.* 36, 1373-1382.
- Araujo, J.B., da Silva, A.V., Rosa, R.C., Mattei, R.J., da Silva, R.C., et al., 2010. Isolation and multilocus genotyping of *Toxoplasma gondii* in seronegative rodents in Brazil. *Vet. Parasitol.* 174, 328-331.

- Arene, F.O., 1986. Prevalence of *Toxoplasma gondii* among West African rodent, *Thryonomys swinderianus* from the Niger Delta. J. Hyg. Epidemiol. Microbiol. Immunol. 30, 215-217.
- Boothroyd, J.C., Grigg, M.E., 2002. Population biology of *Toxoplasma gondii* and its relevance to human infection: do different strains cause different disease? Curr. Opin. Microbiol. 5, 438-42.
- Burridge, M.J., Bigler, W.J., Forrester, D.J., Hennemann, J.M., 1979. Serologic survey for *Toxoplasma gondii* in wild animals in Florida. J. Am. Vet. Med. Assoc. 175, 964-967.
- Canon-Franco, W.A., Yai, L.E., Joppert, A.M., Souza, C.E., D'Auria, S.R., et al., 2003. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* antibodies in the rodent capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) from Brazil. J. Parasitol. 89, 850.
- Carme, B., Aznar, C., Motard, A., Demar, M., de Thoisy, B., 2002. Serologic survey of *Toxoplasma gondii* in non carnivorous free-ranging neotropical mammals in French Guiana. Vect. Borne Zoo. Dis. 2, 11-17.
- Chinchilla, M., 1978. Epidemiology of toxoplasmosis in Costa Rica: the importance of domestic rodents. Rev. Biol. Trop. 26, 113-124.
- De Moura, L., Bahia-Oliveira, L.M.G., Wada, M.Y., Jones, J.L., Tuboi, S.H., Carmo, E.H., Ramalho, W.M., Camargo, N.J., Trevisan, R., Graça, R.M.T., da Silva, A.J., Moura, I., Dubey, J.P., Garrett, D.O., 2006. Waterborne toxoplasmosis, Brazil, from field to genes. Emerg. Inf. Dis. 12, 326-329.
- de Roever-Bonnet, H., 1972. Toxoplasmosis in tropical Africa. Trop. Geogr. Med. 24, 7-13.
- De Thoisy, B., Demar, M., Aznar, C., Carme, B., 2003. Ecologic correlates of *Toxoplasma gondii* exposure in free-ranging neotropical mammals. J. Wildl. Dis. 39, 456-459.
- Delacroix, Y., Laporte, P., 1989. Prevalence of toxoplasmosis in a Sahelian zone. Med. Trop. 49, 161-162.
- Desmonts, G., Remington, J.S., 1980. Direct agglutination test for diagnosis of *Toxoplasma* infection: method for increasing sensitivity and specificity. J. Clin. Microbiol. 11, 562-568.
- Develoux, M., Candolfi, E., Hanga-Doumbo, S., Kien, T., 1988. Toxoplasmosis in Niger: a serological analysis of 400 subjects. Bull. Soc. Pathol. Exot. Filiales 81, 253-259.
- Develoux, M., Chandénier, J., Tinni, A., 1989. Toxoplasmosis in pregnant women in Niamey (Niger). Bull. Soc. Pathol. Exot. Filiales 82, 406-409.
- Djima, I.T.H., N'Diaye, M., Ali, M., Saadou, M., 2010. Les algues des zones humides de Niamey : le genre *Micrasterias* Agardh ex Rahlfs (Desmidiaceae). Ann. Univ. Abdou Moumouni, Niamey, Sér. A XI, 134-141.
- Dobigny, G., Nomao, A. & Gautun, J.C., 2002. A cytotoxic survey of Rodents from Niger: implications for systematics, biodiversity and biogeography. Mammalia 66, 495-523.

- Dobigny, G., Granjon, L., Aniskin, V., Bâ, K. & Volobouev, V., 2003. A new sibling species of *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae) from West Africa. *Mammal. Biol.* 68, 299-316.
- Dobigny, G., Lecompte, E., Tatard, C., Gauthier, P., Bâ, K., Denys, et al., 2008. An update on the taxonomy and geographic distribution of the cryptic species *Mastomys kollmannspergeri* (Muridae, Murinae) using combined cytogenetic and molecular data. *J. Zool.* 276, 368-374.
- Dobigny, G., Tatard, C., Kane, M., Gauthier, P., Brouat, C., Bâ, K., Duplantier, J.M., 2011. A cytotoxic and DNA-based survey of rodents from Northern Cameroon and Western Chad. *Mammal. Biol.* 76, 417-427.
- Dubey, J.P., Bhaiyat, M.I., Macpherson, C.N., de Allie, C., Chikweto, A., et al., 2006. Prevalence of *Toxoplasma gondii* in rats (*Rattus norvegicus*) in Grenada, West Indies. *J. Parasitol.* 92, 1107-1108.
- Dubey, J.P., Velmurugan, G.V., Alvarado-Esquivel, C., Alvarado-Esquivel, D., Rodriguez-Pena, S., et al., 2009. Isolation of *Toxoplasma gondii* from animals in Durango, Mexico. *J. Parasitol.* 95, 319-322.
- Dumas, N., Cazaux, M., Rivailier, P., Seguela, J.P., 1985. Toxoplasmosis in the African tropical zone : preliminary studies. *Bull. Soc. Pathol. Exot. Filiales* 78, 795-800.
- Dumas, N., Cazaux, M., Seguela, J.P., Charlet, J.P., 1991. Epidémiologie de la toxoplasmose chez la mère et l'enfant en Afrique tropicale. *Bull. Soc. Pathol. Exot. Filiales* 84, 645-658.
- Duplantier, J.M., Granjon, L., Adam, F., Bâ, K., 1991. Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal : facteurs historiques et écologies. In *Le rongeur et l'espace* (eds) Le Berre, M., Le Guelts, L., Chabaud, R.. Paris, Pp. 339-346.
- El Nahal, H.S., Morsy, T.A., Bassili, W.R., El Missiry, A.G., Saleh, M.S., 1982. Antibodies against three parasites of medical importance in *Rattus* sp. collected in Giza Governorate, Egypt. *J. Egypt Soc. Parasitol.* 12, 287-293.
- Eng, S.B., Werker, D.H., King, A.S., Marion, S.A., Bell, A., Issac-Renton, J.L., Irwin, G.S., Bowie, W.R., 1999. Computer-generated dot maps as an epidemiologic tool: investigating an outbreak of toxoplasmosis. *Emerg. Inf. Dis.* 5, 815-819.
- Frenkel, J.K., Hassanein, K.M., Hassanein, R.S., Brown, E., Thulliez, P., et al., 1995. Transmission of *Toxoplasma gondii* in Panama City, Panama: a five-year prospective cohort study of children, cats, rodents, birds, and soil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 53, 458-468.
- Granjon, L., Cosson, J.F., 2008. Social relationships in *Mastomys huberti* as deduced from field and genetic analyses of multiple capture data. *Mammalia* 72, 161-168.
- Granjon, L., Duplantier, J.M., 2009. *Les rongeurs d'Afrique Sahélo-Soudanienne*. IRD Editions, Publications Scientifiques du MNHN, Marseille, France.

- Halos, L., De Broucker, C.A., Perret, C., Thomas, M., Marié, J.L., Bretagne, S., Boireau, P., Davoust, B., 2007. Prevalence of *Toxoplasma gondii* in wild game meat from French Guyana. 19th-23rd August 2007, Gent, Belgium. Pp. 474.
- Hide, G., Morley, E.K., Hughes, J.M., Gerwash, O., Elmahaishi, M.S., Elmahaishi, K.H., et al., 2009. Evidence for high levels of vertical transmission in *Toxoplasma gondii*. *Parasitology* 136, 1877-1885.
- Jittapalapong, S., Sarataphan, N., Maruyama, S., Hugot, J.P., Morand, S., Herbreteau, V., 2010. Toxoplasmosis in Rodents: ecological survey and first evidences in Thailand. *Vect. Borne Zoonot. Dis.* 11, 231-237.
- Jones, J.L., Dubey, J.P., 2010. Waterborne toxoplasmosis: recent developments. *Exp. Parasitol.*, 124: 10-25.
- Julvez, J., Magnaval, J.F., Meynard, D., Perie, C., Baixench, M.T., 1996. Séro-épidémiologie de la toxoplasmose à Niamey, Niger. *Méd. Trop.*, 56, 48-50.
- Lebel, T., Ali, A., 2009. Recent trends in the Central and Western Sahel rainfall regime (1990-2007). *J. Hydrol.* 375, 52-64.
- Lecompte, E., Brouat, C., Duplantier, J.M., Galan, M., Granjon, L., Loiseau, A., et al., 2005. Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Biochem. Syst. Ecol.* 33, 681-689.
- Lelong, B., Rahelimino, B., Candolfi, E., Ravelojaona, B.J., Villard, O., Rasamindrakotroka, A.J., Kien, T., 1995. Prevalence of toxoplasmosis in a population of pregnant women in Antananarivo (Madagascar). *Bull. Soc. Pathol. Exot.* 88, 46-49.
- Lin, S., Ling, Z.C., Zeng, B.C., Yang, H.Y., 1990. Prevalence of *Toxoplasma gondii* infection in man and animals in Guangdong, Peoples Republic of China. *Vet. Parasitol.* 34, 357-360.
- Luft, B.J., Remington, J.S., 1992. Toxoplasmic encephalitis in AIDS. *Clin. Infect. Dis.* 15, 211-222.
- Mercier, A., 2010. Approche écologique, épidémiologique et génétique de la biodiversité de *Toxoplasma gondii* en zone tropicale humide : exemples du Gabon et de la Guyane Française. PhD Thesis, Université de Limoges, Limoges, France. Available online at <<http://epublications.unilim.fr/theses/2010/mercier-aurelien/mercier-aurelien.pdf>>.
- Mercier, A., Ajzenberg, D., Devillard, S., Demar, M.P., de Thoisy, B., Bonnabau, H., Collinet, F., Boukhari, R., Blanchet, D., Simon, S., Carne, B., Dardé, M.L., 2011. Human impact on genetic diversity of *Toxoplasma gondii*: example of the anthropized environment from French Guiana. *Infect. Genet. Evol.*, 11, 1378-1387.
- Mir, N.A., Chabra, M.B., Bhardwaj, R.M., Gautam, O.P., 1982. *Toxoplasma* infection and some other protozoan parasites of the wild rat in India. *Indian Vet. J.* 59, 60-63.
- Montoya, J.G., Liesenfeld, O., 2004. Toxoplasmosis. *Lancet* 363, 1965-1976.

- Morsy, T.A., Sabry, A.H., Habib, K.S., Arafa, M.A., El Bahrawy, A.F., Al Dakhil, M.M., 1994. Antibodies against *Toxoplasma* in commensal rodents trapped in Riyadh region, Saudi Arabia. *J. Egypt. Soc. Parasit.* 24, 279–284.
- Mosallanejad, B., Avizeh, R., Jalali, M., Hamidinejat, H., 2012. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* among wild rats (*Rattus rattus*) in Ahvaz District, Southwestern Iran. *Jundishapur J. Microbiol.* 5, 332-335.
- Muradian, V., Ferreira, L.R., Lopes, E.G., Esmerini, P.O., Pena, H.F., Soares, R.M., Gennari, S.M., 2012. A survey of *Neospora caninum* and *Toxoplasma gondii* infection in urban rodents from Brazil. *J. Parasitol.* 98, 128-134.
- Murphy, R.G., Williams, R.H., Hughes, J.M., Hide, G., Ford, N.J., Oldbury, D.J., 2008. The urban house mouse (*Mus domesticus*) as a reservoir of infection for the human parasite *Toxoplasma gondii*: an unrecognised public health issue? *Int. J. Environ. Health Res.* 18, 177-185.
- Olusi, T.A., Ajaya, J.A., Makinde, A.A., 1994. Antibodies to *Toxoplasma gondii* in a rat-eating population on Benue State, Nigeria. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 88, 217-218.
- R Development Core Team, 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rifaat, M.A., Mahdi, A.H., Arafa, M.S., Nasr, N.T., Sadek, M.S., 1971. Isolation of *Toxoplasma* from *Rattus norvegicus* in Egypt. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 65, 788-789.
- Rifaat, M.A., Nasr, N.T., Sadek, M.S., Arafa, M.S., Mahdi, A.H., 1973. The role of the domestic rat, *Rattus alexandrinus* as a reservoir host of *Toxoplasma gondii* in Egypt. *J. Trop. Med. Hyg.* 76, 257-258.
- Ruffolo, B.B., 2008. *Toxoplasma gondii* e enteroparasitoses em ratos urbanos capturados em locais de reciclagem de resíduos sólidos na cidade de Londrina, PR, 2008. MSc. Thesis. Animal Science Masters Program, Londrina State University, Londrina, Brazil, 60 pp.
- Ruiz, A., Frenkel, J.K., 1980. Intermediate and transport hosts of *Toxoplasma gondii* in Costa Rica. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 29, 1161-1166.
- Salibay, C.C., Claveria, F.G., 2005. Serologic detection of *Toxoplasma gondii* infection in *Rattus* spp. collected from three different sites in Dasmariñas, Cavite, Philippines. *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health* 36, 46-49.
- S. N. I. S., 2010. *Rapport annuel 2010 du Système National d'Information Sanitaire*. Minister of Public Health, Republic of Niger.
- Sidikou, H.A., 2011. Notes sur l'Histoire de Niamey. In *Niamey à 360°* (ed.) Ascani, M., Niamey, Niger. Pp. 3-14.
- Tenter, A.M., Heckeroth, A.R., Weiss, L.M., 2000. *Toxoplasma gondii*: from animals to human, *Int. J. Parasitol.* 30, 1217-1258

Truppel, J.H., Reifur, L., Montiani-Ferreira, F., Lange, R.R, de Castro Vilani, R.G., et al., 2010. *Toxoplasma gondii* in Capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) antibodies and DNA detected by IFAT and PCR. Parasitol. Res. 107, 141-146.

Wallace, G.D., 1973a. Intermediate and transport hosts in the natural history of *Toxoplasma gondii*. Am. J. Trop. Med. Hyg. 22, 456-464.

Wallace, G.D., 1973b. The role of the cat in the natural history of *Toxoplasma gondii*. Am. J. Trop. Med. Hyg. 22, 313-322.

Wilson, D.E., Reeder, D.A.M., 2005. Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, 2nd edition. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.

Yai, L.E., Ragozo, A.M., Aguiar, D.M., Damaceno, J.T., Oliveira, L.N., et al., 2008. Isolation of *Toxoplasma gondii* from capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*) from Sao Paulo State, Brazil. J. Parasitol., 94, 1060-1063.

Yin, C.C., He, Y., Zhou, D.H., Yan, C., He, X.H., et al., 2010. Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* in rats in southern China. J. Parasitol. 96, 1233-1234.

Annexe 4 - Exemple de fiche de terrain décrivant l'organisation d'un site du protocole standardisé (ici, le site C-KOT-5 de la localité KOT) et le dispositif de piégeage qui y a été déployé.

Localité	KOIRA TEGUI (KOT)	Site	C-KOT-5
----------	-------------------	------	---------

GPS	13.58922 N 2.10928 E	Date	du 19 / 07 / 2010 au 23 / 07 / 2010
-----	----------------------	------	-------------------------------------

Bâtiment	Compartiment	Fonction	Sol	Remarques	Piégeage
MD-A	1	2e salon	ciment		+
	2	chambre	ciment		+
	3	chambre	ciment		+
	4	1er salon	ciment		+
	5	magasin	ciment	effets en vrac	+
SD-A	1	Anti chambre	ciment	plastique	
	2	chambre	ciment		+
	3	chambre	ciment		+
MD-B	1	cuisine			+

Bâtiment	Compartiment	Nuit 1	Nuit 2	Nuit 3	Nuit 4
MD-A	1	G56 ; S28	G56 ; S28	G56 ; S28	G56 ; S28
	2	G137 ; S25	G137 ; S25	G137 ; S25	G137 ; S25
	3	G73 ; S47	G73 ; S47	G73 ; S47	G73 ; S47
	4	G136 ; S38	G136 ; S38	G136 ; S38	G136 ; S38
	5	G42 ; S22	G42 ; S22	G42 ; S22	G42 ; S22
SD-A	2	G45 ; S29 ; S36	G45 ; S29 ; S36	G45 ; S29 ; S36	G45 ; S29 ; S36
	3	G227 ; S23	G51 ; S23	G51 ; S23	G51 ; S23
MD-B	1	G46 ; G109	G46 ; G109	G46 ; G109	G46 ; G109

Piège	Individu	Espèce	Compartiment	Remarques
G227	NIA-KOT-1	<i>M. natalensis</i>	SD-A-3	capture double avec NIA-KOT-1b
G227	NIA-KOT-1b	<i>M. natalensis</i>	SD-A-3	capture double avec NIA-KOT-1
Total rongeurs				2

Annexe 5 - Exemple de fiche de terrain décrivant les caractéristiques d'un site du protocole standardisé (ici, le site C-KOU-11 de la localité Koubia, KOU) et les réponses à l'interview qui y a été mené.

Site	C-KOU-11	Localité	KOUBIA (KOU)
GPS	13.55203 N 2.05421 E	Date	08/06/2010
Type	Maison familiale	Photo(s)	Non

Répondant	Sexe	F	Habitants	Adultes	3
	Age	53		Enfants	1
	Ethnie	Haoussa		Transit	?
	Activité	commerce		Ethnie(s)	
	Fonction sur le site	mère de famille			
Fonction dans le quartier	-				

Surface	20 x 20 = 400 m2	Date 1ère construction	2000
Cour commune	oui	Date dernière construction	
Cour(s) individuelle(s)	oui	Date entrée du répondant	2000
Nb de cuisines	1		

Nb Bâtiments	4	dont jointifs	4	dont habités	4
		dont isolés	0	dont non habités	0

Divers	
---------------	--

Etat sanitaire général	propre
-------------------------------	--------

Végétation	arbres	oui	espèce(s)	neem	
	arbustes	non		espèce(s)	
	ornements	non		type	
	jardins	non		cultures	

Animaux	chats	oui	chevaux	non	
	chiens	non		ânes	non
	volailles	oui		dromadaires	non
	bovins	non		autres	
	ovins	non			

Source d'eau	
---------------------	--

Denrées stockées	aliments	intérieur	type	mil, riz	
	fouillage	non		type	
	bois	non		type	
	autres			type	

Problèmes de rongeurs	type	creusent des trous ; dégâts sur les vivres
	fréquence	toute l'année
	période	rien, sauf les chats du quartier

Remarques	"les chats du quartier les font fuir, puis ils reviennent après"
------------------	--

Annexe 6 - Protocole de cytogénétique : caryotypage en coloration conventionnelle

Produits et solutions

Solution de Levure (pour 5 ml) :

- Mélanger 0.5 g de levure boulangère et 1.1 g de glucose dans 5 ml d'eau distillée.
- Laisser fermenter à température ambiante pendant 10 à 20 mn, puis conserver au frais (4°C) jusqu'à utilisation.

REM : la solution de levure peut être utilisée pendant quelques jours ; au-delà, il est préférable de la refaire.

Solution anti-mitotique de Velbé (pour 40 ml) :

- Préparer 40 ml d'une solution de NaCl 8,5⁰/₀₀ (obtenue par exemple en diluant 1 g de NaCl dans 118 ml d'eau distillée).
- Dissoudre 10 mg de Velbé (Sulphate de Vinblastine) dans 40 ml de NaCl 8,5⁰/₀₀.
- Aliquoter dans des tubes 2 ml et conserver à -20°C jusqu'à utilisation.

Solution de choc hypotonique KCl 0,075M (pour 100 ml) :

- Diluer 0.56 g dans 100ml d'eau distillée (1X).

REM : il est préférable de refaire la solution de choc hypotonique à chaque séance. Néanmoins, il est possible de le stocker à 4°C sous une concentration 10X (i.e. 5.6 g dans 100 ml d'eau distillée) pendant quelques jours.

Solution de Carnoy (Fixateur) :

- Mélanger du méthanol à de l'acide acétique en proportion 3 : 1 (v/v).
- Conserver à -20°C.

REM : il est préférable de refaire la solution de Carnoy à chaque séance.

Solution de coloration au Giemsa (pour 1 litre) :

- Préparer une solution de tampon phosphate à pH = 6,88 (ex. 1 tablette Buffer Tablets Gurr 33199 diluée dans 1 litre d'eau distillée).
- Diluer le Giemsa R à raison de 4% dans le tampon phosphate.

REM : la solution de Giemsa doit être refaite à chaque séance.

Préparation d'une suspension de moelle osseuse

- Injecter la solution de levure (injection sous-cutanée au niveau du dos) à raison de 0.02 ml/g de poids de l'animal (ex. injection de 0.4 ml à un individu de 20 g) 12 à 24 heures avant l'injection du Velbé.
- Injecter le Velbé (par voie intrapéritonéale, au niveau du ventre) à raison de :
 - 0,01 ml/g de poids si l'animal pèse moins de 50 g,
 - 0.005ml/g de poids si l'animal pèse plus de 50 g.
- Laisser agir le Velbé pendant 45 mn à 1 heure après l'injection.
- Faire chauffer un bain-marie à 37°C et y placer la solution de choc hypotonique (KCl 1X).
- Sacrifier l'animal et extraire les deux fémurs le plus rapidement possible.
- A l'aide d'une seringue fine, percer les deux extrémités des fémurs.
- Récupérer la moelle osseuse fémorale dans un tube Falcon 15 ml à l'aide d'une seringue fine en injectant environ 8 ml de KCl à 37°C.

REM : les têtes osseuses sont généralement riches en cellules.

- Homogénéiser vigoureusement en agitant le tube Falcon fermement rebouché.
- Laisser reposer au moins 20 mn à 37°C dans le bain-Marie.
- Ajouter 2ml de solution de Carnoy (fixateur) et mélanger très délicatement.
- Centrifuger pendant 5 mn à 12 000 t/mn.
- Enlever le surnageant et reprendre le culot dans environ 2 ml de fixateur.
- Compléter avec environ 6 ml de fixateur puis placer à 4°C pendant au moins 20 mn.
- Centrifuger à nouveau pendant 5 mn à 12 000 t/mn.
- Enlever le surnageant et reprendre le culot dans 1 à 1,5 ml de fixateur.
- Transférer dans un nouveau tube 2ml et conserver à -20°C jusqu'à utilisation.

Dépôts sur lames et coloration conventionnelle (Giemsa 4%)

- Préparer des lames microscopiques qui doivent être propres, dégraissées et conservées dans de l'éthanol 96° à 4°C avant utilisation.
- Maintenir bien au frais l'extrait de moelle osseuse et le fixateur en les plaçant dans un bac rempli de glace.
- Remettre délicatement l'extrait en suspension à l'aide d'une micropipette.
- Sortir une lame et la sécher la lame en la passant légèrement à la flamme (ex. brûleur à gaz).
- Prélever puis déposer 50 µl d'extrait sur la lame à l'aide de la micropipette.
- Déposer immédiatement 1 goutte de fixateur pour permettre à l'extrait de bien s'étaler.
- Passer très légèrement la lame au feu pour évaporation du fixateur.
- Déposer à nouveau 1 de fixateur sur la lame pour optimiser la qualité de la préparation, puis laisser sécher complètement à température ambiante.

REM : la qualité des préparations peut être vérifiée à ce stade, avant coloration, par observation au microscope en contraste de phase.

- Verser 50 ml de solution de Giemsa dans une jarre de Coplin.
- Tremper les lames dans la solution pendant 5 mn à 10 mn (selon l'intensité souhaitée).
- Rincer les lames abondamment à l'eau du robinet puis à l'eau distillée.
- Laisser sécher les lames puis observer au microscope.

REM : les lames sèches, colorées au Giemsa ou non, peuvent être conservées plusieurs jours à 4°C, et de façon plus durable à -20°C.

Annexe 7 – Protocole d'identification moléculaire espèce-spécifique chez *Mastomys*

Extraction (Protocole QIAGEN pour tissus animaux)

- Couper 1 morceau de tissu (environ 25 mg) et le placer dans un tube Eppendorf 1.5 ml.
- Ajouter 180 µl de Buffer ATL puis 20 µl de protéinase K.
- Vortexer vigoureusement avant incubation à 56°C jusqu'à lyse complète des tissus (toute une nuit si nécessaire).
- Vortexer à nouveau pendant 15 sec.
- Ajouter 200 µl de Buffer AL, puis vortexer vigoureusement.
- Ajouter 200 µl d'éthanol 96-100% puis vortexer à nouveau.
- Pipeter la solution ainsi obtenue dans une colonne DNeasy placée au dessus d'un tube de 2 ml et centrifuger à 13 000 rpm pendant 1 mn.
- Placer la colonne DNeasy sur un nouveau tube 2 ml, y ajouter 500 µl de Buffer AW1 et centrifuger à nouveau à 13 000 rpm pendant 1 mn.
- Placer la colonne DNeasy sur un troisième tube de 2 ml, y ajouter 500 µl de Buffer AW2 et centrifuger une nouvelle fois à 13 000 rpm pendant 3 mn.
- Placer la colonne DNeasy sur un dernier tube de 1.5 ou 2 ml, y ajouter 200 µl de Buffer AE directement sur la membrane de la colonne DNeasy et incubé à température ambiante pendant 1 mn avant de centrifuger à 13 000 rpm pendant 1 mn.
- Répéter cette dernière étape pour optimiser l'élution de l'ADN.
- Doser les ADN au Nanodrop.
- Conserver la solution d'ADN à -20°C jusqu'à utilisation.

Migration électrophorétique sur gel d'agarose

1) Préparation du gel d'agarose

- Peser l'agarose nécessaire (ex. gel à N % = N g d'agarose) et mélanger dans 100 ml de TAE 0.5X.

REM : gel à 1.5% pour contrôler la qualité de l'ADN extrait
 gel à 1.5% pour contrôler une PCR
 gel à 2% pour contrôler une digestion enzymatique BsmAI

- Chauffer le mélange au micro-onde jusqu'à dissolution complète de l'agarose.
- Couler l'agarose encore liquide dans le moule prévu à cet effet, placer le peigne permettant de créer l'emplacement des puits et laissez le gel durcir.
- Enlever les peignes délicatement (en veillant à ne pas abîmer les puits), démouler puis déposer le gel dans la cuve à électrophorèse préalablement remplie de TAE 0.5X.

2) Préparation et dépôt des échantillons

- Mélanger les échantillons avec du Bleu de Charge dans une proportion d'environ 2 µl de bleu pour 5 à 10 µl d'échantillon. Veiller à laisser puits libre pour y déposer le marqueur de poids moléculaire (PM).
- Déposer les échantillons et le marqueur dans les puits.

3) Migration, coloration et visualisation des fragments d'ADN

- Mettre en place le couvercle et programmer la migration (voltage ~100 V).
REM : 20-25 mn pour contrôler la qualité de l'ADN extrait
 20-25 mn pour contrôler une PCR
 40-45 mn pour contrôler une digestion enzymatique
- Après migration, colorer le gel en le trempant dans un bain de bromure d'éthidium (BET) à 1 µg/ml pendant 10 à 15 mn.
REM : Le BET est hautement toxique et doit impérativement être manipulé dans un endroit spécialement dédié, isolé, avec des gants nitriles, une blouse toile. Tout ustensile et liquide ayant été en contact avec du BET doit faire l'objet d'un traitement adéquat.
- Rincer le gel coloré dans une bassine d'eau pendant 2 à 3 mn de façon à éliminer le BET présent dans le gel mais non fixé à l'ADN afin de diminuer le bruit de fond.
- Placer le gel sur une table UV dans une chambre noire, allumer la lumière blanche, régler le zoom et la mise au point avec la caméra, puis éteindre la lumière blanche, allumer les UV pour visualiser les profils de bandes. Prendre éventuellement un cliché du gel.

Amplification du cytochrome b par PCR

- Diluer les solutions d'amorces (H15915 et L 14723) jusqu'à 10 µM.
- Préparer la solution de Mix (pour 36 tubes de 25 µl) :
 - eau milliQ = 514.8 µl
 - Tampon Qiagen 10X = 90 µl
 - dNTP (A, T, G et C) = 36 µl
 - amorces = 90 µl de chaque
 - Taq Qiagen (5U/µl) = 7.2 µl
- Distribuer 23 µl de Mix par tube.
- Ajouter 2 µl de l'ADN cible dans chaque tube et placer les sur le thermocycleur.
- Lancer le programme :
 - dénaturation initiale à 94°C pendant 3 mn,
 - puis 40 cycles composés de :
 - dénaturation à 94°C pendant 45 sec,
 - hybridation à 50°C pendant 1 mn,
 - élongation à 72°C pendant 1.5 mn.
 - et élongation finale à 72°C pendant 10 mn.
- Conserver le produit amplifié à -20°C jusqu'à utilisation.

Digestion enzymatique pour analyse RFLP

- Mélanger 5 µl d'ADN amplifié, 0.2 µl (1U) d'enzyme de restriction BsmAI, 2 µl de tampon de digestion (1X) et 12.8 µl d'eau distillée.
- Laisser digérer à 55°C pendant 2 heures.
- Placer à -20°C jusqu'à visualisation sur gel d'agarose.

Annexe 8 - Nombre de *Mastomys* identifiés par PCR-RFLP (BM) et/ou par caryotypage (Cyto) pour chacun des bâtiments, des sites et/ou des localités où des *Mastomys* ont été capturés au cours des protocoles standardisés et opportunistes.

Localité	site	bâtiment	BM	Cyto	Remarques
Piégeages du protocole standardisé					
BAF2	C-BAF2-1	H-A-1	2		
		H-E-1	3		
		H-G-1	2		
		H-I-1	2		
	C-BAF2-3	MD-B-1	1		
		MD-B-2	1		
	C-BAF2-8	B-A-1	1		
		MD-A-2	1		
		MD-A-3	1		
	C-BAF2-9	Cour	2		
MD-A-1		1			
C-BAF2-10	H-A-1	1			
	H-C-1	1			
	H-D-1	1			
BOU	C-BOU-1	B-A-1	1		
		B-A-2	1		
		B-C-1	1		
		SD-A-1	1		
		H-A	1		
	C-BOU-2	H-A	1		
	C-BOU-3	H-A-1	2		
	C-BOU-6	B-A-1	2		
		B-B-1	1	1	
		B-B-2	1		
		B-C-1	1	1	
		B-D-1	1		
		B-D-2	1	1	
		B-E-1	1		
		B-F-1	2		
		B-F-2	2		
		B-G-1	2		
	H-A-1	2			
	C-BOU-7	MD-D-1	1		
MD-D-2		1			
MD-E-2		1			
C-BOU-8	MD-A-2	1			
	MD-B-1	2	1		
	MD-B-2	1			
	MD-C-1	1			
	MD-D-2	1			
CGA	C-CGA-4	B-B-1	1		
	CYA	C-CYA-1	B-A-1	1	
C-CYA-2		B-A-1	1		
		B-B-1	1		
		B-B-2	1		
		B-C-2	2		
		B-D-1	1		
		B-D-2	1		
		B-E-1	1		
C-CYA-3		B-A-1	1		
		B-A-2	1		
C-CYA-4		B-A-1	1		
		B-A-3	1		
C-CYA-5		B-A-1	2		
		B-A-2	1		
	B-A-3	2			
C-CYA-6	B-C-1	1			

Localité	site	bâtiment	BM	Cyto	Remarques
DAR	C-CYA-7	B-E-1	1		
		B-E-2	1		
		B-B-1	1		
		B-B-2	1		
		B-C-2	1		
	C-CYA-8	B-D-1	2		
		B-C-1	1		
		B-D-1	2		
		B-D-2	1		
		B-D-3	1		
	C-CYA-9	B-A-2	1		
	C-CYA-14	B-A-1	1		
	C-DAR-1	B-B-2	1		
		SD-A-1	1		
		SD-A-2	1		profil HUB-like - cyt. b complet séquencé
	C-DAR-2	B-A-1	8		
		B-C-1	1		
		B-C-2	1		
	C-DAR-4	MD-A-1	1		1
		MD-B-1	2		
		MD-C-1	1		
		MD-D-1	1		
		MD-F-2	2		
		MD-G-1	1		
		MD-G-2	3		1
		MD-H-2	1		
		C-DAR-5	H-2	1	
		H-3	2		
C-DAR-6	H	4			
GAM	C-DAR-7	MD-A-3	1		
		MD-F-1	1		
		MD-F-2	3		
	C-DAR-8	SD-B-1	1		
		SD-C-3	2		
	C-GAM-3	B-A-3	1		
		B-B-2	1		
	C-GAM-4	Cour B-B-3	1		
		A	0		
	C-GAM-5	B-A-1	1		
		B-A-3	1		
	C-GAM-6	B-A-2	1		
	C-GAM-8	B-A-1	1		
	B-A-2	1			
C-GAM-9	SD-A-2	1			
	B-A-1	1			
	B-A-2	1			
	B-D-1	1			
	B-A-1	1			
C-GAM-11	B-A-1	1			
C-GAM-12	B-A-1	1			
C-GAM-13	B-C-1	0			
J-GAM		B	1		
GNA	C-GNA-1	MD-F-1	2	1	
	C-GNA-2	MD-B-3	1	1	
	C-GNA-3	B-A-2	1		
	C-GNA-4	B-A-1	1		
		B-A-2	2		
	C-GNA-5	B-A-2	1		
	C-GNA-6	MD-C-1	1		
	C-GNA-8	MD-A-1	1		
	C-GNA-9	B-B-2	1		
	C-GNA-10	B-A-2	1		
	B-A-3	1			
	B-A-4	1			
	B-B-1	1			
	SD-A-1	1			

Localité	site	bâtiment	BM	Cyto	Remarques
PKE	C-LMO-3	B-D-1	1		profil ERY-like - cyt b complet séquencé
		B-E-1	1		
	C-LMO-4	B-A-1	1		
		B-A-2	1	1	
	C-LMO-5	B-A-1	2		
		B-A-2	0	1	
		MD-A-3	1		
	C-LMO-7	B-A-1	1		
		B-A-2	1	1	
		B-B-1	1		
	C-PKE-1	B-C-1	1		
		B-E-1	1		
		B-E-2	1		
		B-F-1	1		
		B-F-2	1		
		B-G-1	1		
	C-PKE-3	B-A-1	1		
		B-B-2	1		
		B-C-1	1		
		B-C-2	1		
	C-PKE-4	B-C-1	1		
	C-PKE-6	B-B-2	1		
		B-D-1	1		
		B-D-2	2		
		B-E-2	1		
		B-H-2	1		
		B-I-2	1		
C-PKE-7	A	1			
C-PKE-8	B-C-1	1			
C-PKE-9	B-A-3	0			
	B-C-2	1	1		
	B-F-1	1			
	B-F-2	0			
	B-F-3	1	1		
ROF	C-ROF-1	A	1		
	C-ROF-2	H-A-2	1		
		H-B-1	1		
		H-B-2	3	1	
		H-E-1	1	1	
	C-ROF-3	A	1		
	C-ROF-4	A	1		
TCH	C-TCH-1	MD-A-1	1		
		MD-B-3	2		
	C-TCH-2	A	1		
	C-TCH-3	A	2		
	C-TCH-4	MD-A-1	1		
		MD-A-2	1		
		MD-A-3	1		
		MD-A-4	2		
		MD-A-5	1		
		MD-A-6	3		
WAD	C-TCH-5	MD-A-6	1		
	C-WAD-1	MD-C-2	1		
	C-WAD-3	MD-E-2	1		
		MD-F-2	1		
	C-WAD-4	MD-A-1	1	1	
		MD-A-2	1		
	C-WAD-5	MD-A-2	1	1	
		MD-D-1	1		
	C-WAD-6	MD-E-1	1		
		MD-F-1	1		
	C-WAD-7	MD-C-2	1		
		MD-D-1	1		
YAB	C-YAB-3	B-A-1	1		
		B-A-2	1		

Localité	site	bâtiment	BM	Cyto	Remarques
YAH	C-YAB-4	B-B-2	1		
		B-E-1	1		
	C-YAB-5	A	1		
	C-YAB-6	A	1		
	C-YAB-9	A	1	1	
	C-YAB-10	B-A-1	1		
		B-B-1	1		
	C-YAB-12	MD-C-1	1		
		MD-C-2	1		
	C-YAH-1	B-B-2	1		
	C-YAH-2	A	3		
	C-YAH-3	SD-A-2	1		
		SD-B-2	1		
		SD-D-2	1		
		SD-E-1	1		
		SD-E-2	1		
	C-YAH-4	B-B-2	1		
	C-YAH-5	B-D-2	1		
		A	1	2	
	C-YAH-6	MD-A-2	1	1	
	MD-G-2	1			
C-YAH-7	MD-B-1	1			
	MD-C-1	0	1		
	MD-C-2	1			
C-YAH-8	MD-B-1	1			
Piégeages opportunistes					
COA	-	-	1		
CYA	C-CYA-5	?	1		
GAM	C-GAM-3	?	1		
GAM-1	-	-	1		
GAW	-	-	1		
GNA	C-GNA-4	?	0		cf. protocole standardisé
KAR	C-KAR-3	?	0		cf. protocole standardisé
	C-KAR-5	?	0		cf. protocole standardisé
	C-KAR-7	?	0		cf. protocole standardisé
	C-KAR-12	?	1		
KAR-1	-	-	0	5	
KAR-2	-	-	1		
KIR-1	-	-	1		
J-KIR1	-	-	2		
KOU-1	-	-	1		
PEM	-	-	6		
REC	-	-	2		
ROF	C-ROF-4	?	0		cf. protocole standardisé
ROF-1	-	-	2		
RFN	-	-	2		
RTO	-	-	1		
TCH	C-TCH-4	?	0		cf. protocole standardisé
WAD	C-WAD-1	MD-C-2	0		cf. protocole standardisé
YAB-1	-	-	1		
YAH	?	?	1		
	C-YAH-2	?	0		cf. protocole standardisé
	C-YAH-7	MD-B-1	0		cf. protocole standardisé
		MD-C-1	0		cf. protocole standardisé

Annexe 9 - Résultats de piégeage (rendements total et spécifiques) et données brutes des enquêtes réalisées dans les 172 sites explorés lors du protocole standardisé. Chaque site issu des 18 quartiers d'habitation (N=170) est désigné par un code de type "C-XXX-N" où XXX désigne la localité. ABA et KIR correspondent aux deux sites industriels. "Rra", "Mna", "Mmu" et "Cro" correspondent respectivement à *R. rattus*, *M. natalensis*, *M. musculus* et *Crocidura* sp. La variable Surface (Surf) est fournie en mètres carrés. Le type de site est indiqué comme une habitation (H), un atelier (A), une boutique (B) ou une usine (U). Les variables Végétation (Vég), Volailles (Vol), Bovins (Bov), Ovins et/ou Caprins (Ov/Cap), Chats et Chiens sont de type présence (O) ou absence (N). La source d'eau (Eau) est soit extérieure (ext ; robinet du quartier) soit intérieure (int ; robinet privatif). Le nombre de cuisine (N cuis), ainsi que le nombre de bâtiments habités (Hab), non habités (N.Hab), jointifs (Join) et isolés (Isol) sont indiqués.

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-BAF2-1	0,12	0,00	0,12	0,00	0,00	8000	H	N	O	N	O	O	O	ext	9	9	0	0	9
C-BAF2-10	0,13	0,00	0,13	0,00	0,06	1200	H	O	O	N	O	O	O	ext	2	4	0	0	4
C-BAF2-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	200	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-BAF2-3	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	O	N	int	2	2	0	2	0
C-BAF2-4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	O	O	O	N	O	N	int	1	1	0	0	1
C-BAF2-5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9	B	N	N	N	N	O	N	ext	0	0	1	0	1
C-BAF2-6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	12	A	N	N	N	N	N	N	ext	0	1	0	0	1
C-BAF2-7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	6	A	N	N	N	N	N	N	ext	1	0	1	0	1
C-BAF2-8	0,08	0,00	0,08	0,00	0,03	400	H	O	O	N	O	N	N	ext	2	2	0	2	0
C-BAF2-9	0,16	0,00	0,16	0,00	0,06	400	H	N	O	N	O	N	N	ext	2	2	0	0	2
C-BOU-1	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	O	N	ext	4	4	0	4	0
C-BOU-2	0,06	0,00	0,06	0,00	0,13	400	H	O	N	N	N	O	N	ext	5	5	0	0	5
C-BOU-3	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	12	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	1	0	0	1
C-BOU-4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	16	B	N	N	N	N	N	N	rien	0	0	1	0	1
C-BOU-5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	N	O	N	O	N	N	int	1	2	0	0	2
C-BOU-6	0,22	0,00	0,22	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	8	8	0	4	4
C-BOU-7	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	int	5	5	0	5	0
C-BOU-8	0,07	0,00	0,07	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	int	7	8	0	6	2
C-CGA-1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	273	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	2	1	0	3
C-CGA-2	0,47	0,47	0,00	0,00	0,00	12	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	6	0	2	4

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-CGA-3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	255	H	O	O	N	N	O	N	ext	2	2	0	0	2
C-CGA-4	0,04	0,02	0,02	0,00	0,00	299	H	O	O	N	O	O	N	ext	3	3	0	3	0
C-CGA-5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	300	H	O	O	N	O	O	N	ext	3	4	0	2	2
C-CGA-6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	70	H	O	N	N	N	O	N	ext	1	3	1	3	1
C-CGA-7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	391	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-CGA-8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	150	H	N	O	N	O	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-CGA-9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	280	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	4	0	2	2
C-CYA-1	0,21	0,00	0,21	0,00	0,00	221	H	O	O	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-CYA-10	0,13	0,13	0,00	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	N	N	ext	1	2	2	2	2
C-CYA-11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	500	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	2	0	0	2
C-CYA-12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	600	H	O	N	N	N	O	N	ext	5	7	0	4	3
C-CYA-13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	50	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-CYA-14	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	130	H	N	N	N	N	O	N	ext	2	2	0	2	0
C-CYA-2	0,23	0,00	0,23	0,00	0,00	300	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	4	1	4	1
C-CYA-3	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	42	H	N	N	N	N	N	N	ext	0	1	0	0	1
C-CYA-4	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	150	H	N	N	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-CYA-5	0,38	0,00	0,38	0,00	0,00	150	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-CYA-6	0,10	0,00	0,10	0,00	0,00	450	H	N	O	N	N	N	N	ext	3	5	0	3	2
C-CYA-7	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	300	H	N	O	N	N	N	N	ext	4	4	1	4	1
C-CYA-8	0,23	0,00	0,23	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	4	5	0	4	1
C-CYA-9	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	200	H	O	N	N	N	O	N	mix	5	5	0	5	0
C-DAR-1	0,03	0,00	0,03	0,00	0,01	600	H	O	O	N	O	N	N	rien	4	7	1	5	3
C-DAR-2	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	600	H	O	N	O	O	O	N	int	1	9	2	9	2
C-DAR-3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-DAR-4	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	600	H	O	N	N	N	O	N	int	1	6	2	8	0
C-DAR-5	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	600	H	O	O	N	N	O	N	ext	8	8	0	0	8
C-DAR-6	0,50	0,00	0,50	0,00	0,00	12	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-DAR-7	0,16	0,00	0,16	0,00	0,00	600	H	O	N	N	N	O	N	int	4	7	0	6	1
C-DAR-8	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	600	H	O	O	N	O	O	N	ext	8	11	2	11	2

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-GAM-1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	224	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	2	1	2	1
C-GAM-10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1200	H	O	O	N	O	O	O	int	2	4	1	2	3
C-GAM-11	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	12	H	N	N	N	N	O	N	ext	0	1	0	0	1
C-GAM-12	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	100	H	O	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-GAM-13	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	150	H	N	O	N	N	O	N	ext	4	4	0	2	2
C-GAM-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	80	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-GAM-3	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	320	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	4	0	2	2
C-GAM-4	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	775	H	O	O	N	N	O	N	ext	3	6	0	4	2
C-GAM-5	0,16	0,00	0,16	0,00	0,00	400	H	N	O	O	N	O	N	ext	3	3	0	0	3
C-GAM-6	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	300	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-GAM-7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	270	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-GAM-8	0,16	0,00	0,16	0,00	0,00	195	H	N	O	O	N	O	N	ext	4	4	0	2	2
C-GAM-9	0,07	0,00	0,07	0,00	0,00	690	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	3	1	2	2
C-GNA-1	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	600	H	O	O	N	N	O	N	ext	6	6	0	6	0
C-GNA-10	0,11	0,00	0,11	0,00	0,00	600	H	O	O	N	N	N	N	ext	1	1	2	2	1
C-GNA-11	0,38	0,00	0,38	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	N	N	int	3	3	1	2	2
C-GNA-2	0,02	0,00	0,02	0,00	0,04	400	H	N	O	N	N	O	N	int	2	2	0	0	2
C-GNA-3	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	1	1	2	0	3
C-GNA-4	0,125	0,000	0,125	0,000	0,000	400	H	O	O	N	N	O	N	int	2	2	0	2	0
C-GNA-5	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	N	N	int	2	2	0	2	0
C-GNA-6	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	400	H	O	O	N	N	N	N	int	5	5	0	3	2
C-GNA-7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	O	O	O	O	O	O	int	1	1	0	0	1
C-GNA-8	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	1800	H	O	O	N	O	O	O	ext	1	2	0	2	0
C-GNA-9	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	600	H	O	O	N	N	N	O	ext	2	2	0	0	2
C-GRM-1	0,20	0,02	0,00	0,17	0,00	200	A	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-GRM-2	0,06	0,00	0,00	0,06	0,00	225	H	N	N	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-GRM-3	0,40	0,25	0,00	0,15	0,00	9	A	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-GRM-4	0,06	0,00	0,00	0,06	0,00	100	H	N	N	N	N	N	N	ext	0	1	0	0	1
C-GRM-5	0,17	0,00	0,00	0,17	0,01	825	H	O	O	N	N	N	N	int	5	5	0	4	1
C-GRM-6	0,44	0,00	0,00	0,44	0,06	4	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-GRM-7	0,35	0,00	0,00	0,35	0,02	1040	H	N	O	N	O	N	N	ext	5	5	0	3	2
C-KAR-1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	800	H	O	O	O	N	O	N	ext	2	3	0	2	1
C-KAR-10	0,055	0,000	0,055	0,000	0,009	620	H	O	O	O	O	N	N	ext	5	7	0	5	2
C-KAR-11	0,14	0,00	0,14	0,00	0,00	700	H	O	O	N	O	O	N	ext	3	3	0	2	1
C-KAR-12	0,065	0,000	0,065	0,000	0,013	600	H	O	O	N	N	O	N	int	3	3	1	3	1
C-KAR-15	0,04	0,00	0,04	0,00	0,04	70	H	N	O	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-KAR-17	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	120	H	N	O	O	N	O	N	ext	2	3	0	2	1
C-KAR-18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	42	H	N	O	O	N	N	N	ext	2	2	0	2	0
C-KAR-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	500	H	O	O	O	N	O	N	ext	2	2	0	2	0
C-KAR-21	0,09	0,00	0,09	0,00	0,00	100	H	N	N	N	N	N	N	ext	2	2	0	0	2
C-KAR-22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9	B	N	N	N	N	N	N	rien	0	0	1	0	1
C-KAR-23	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	150	H	N	N	N	N	N	N	ext	2	2	0	2	0
C-KAR-3	0,094	0,000	0,094	0,000	0,063	156	H	N	O	O	N	N	O	ext	1	1	0	0	1
C-KAR-4	0,089	0,000	0,089	0,000	0,089	150	H	O	O	O	N	O	N	ext	1	1	1	0	2
C-KAR-5	0,33	0,00	0,33	0,00	0,00	1500	H	O	O	O	N	O	N	ext	4	5	1	2	4
C-KAR-6	0,032	0,000	0,032	0,000	0,032	160	H	N	O	O	O	N	N	ext	3	3	0	3	0
C-KAR-7	0,086	0,000	0,086	0,000	0,017	300	H	N	O	O	O	N	N	ext	2	2	1	3	0
C-KAR-8	0,21	0,00	0,21	0,00	0,00	100	H	O	O	O	O	O	N	ext	1	1	2	0	3
C-KAR-9	0,03	0,00	0,03	0,00	0,03	1200	H	O	O	N	O	O	N	ext	1	2	0	0	2
C-KOT-1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	600	H	O	O	N	N	O	N	int	1	1	1	0	2
C-KOT-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-KOT-3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	N	N	O	O	O	N	ext	2	3	0	0	3
C-KOT-4	0,01	0,00	0,01	0,00	0,01	1600	H	O	O	O	O	O	N	int	1	8	1	8	1
C-KOT-5	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	1400	H	O	O	O	O	O	N	int	1	2	1	0	3
C-KOT-6	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	400	H	O	N	N	O	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-KOT-7	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	O	N	ext	2	2	0	0	2
C-KOU-1	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	1200	H	O	O	N	O	O	N	ext	2	4	0	2	2
C-KOU-10	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	546	H	O	O	N	O	O	N	ext	5	6	0	5	1
C-KOU-11	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	4	0	0	4

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-KOU-12	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	300	H	N	O	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-KOU-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	800	H	N	O	N	N	N	N	ext	1	4	0	2	2
C-KOU-3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	975	H	N	N	N	N	O	N	ext	2	2	0	2	0
C-KOU-4	0,04	0,00	0,04	0,00	0,04	280	H	N	O	N	O	O	N	ext	1	2	0	0	2
C-KOU-5	0,28	0,00	0,28	0,00	0,00	238	H	N	N	N	N	O	N	ext	2	2	0	0	2
C-KOU-6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	360	H	N	O	N	N	O	N	ext	9	9	0	9	0
C-KOU-7	0,06	0,00	0,06	0,00	0,03	500	H	O	O	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-KOU-8	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	2	0	0	2
C-KOU-9	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	340	H	O	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-LMO-1	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	12	B	N	N	N	N	N	N	rien	0	0	1	0	1
C-LMO-2	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	2500	H	O	O	O	O	O	N	ext	17	17	2	13	6
C-LMO-3	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	1050	H	O	O	O	O	N	N	ext	5	6	0	3	3
C-LMO-4	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	323	H	O	O	N	N	N	N	ext	2	3	0	2	1
C-LMO-5	0,17	0,00	0,17	0,00	0,00	500	H	O	O	N	N	N	N	int	2	2	0	0	2
C-LMO-6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	225	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	1	0	0	1
C-LMO-7	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	400	H	O	N	O	O	N	N	ext	2	2	0	0	2
C-PKE-1	0,08	0,00	0,08	0,00	0,05	400	H	N	O	N	N	N	N	ext	5	6	1	6	1
C-PKE-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	60	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-PKE-3	0,06	0,00	0,06	0,00	0,03	1400	H	N	O	O	O	O	N	ext	3	5	0	4	1
C-PKE-4	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	1350	H	O	O	N	O	O	N	ext	4	4	0	4	0
C-PKE-5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	3	3	0	3	0
C-PKE-6	0,09	0,00	0,09	0,00	0,00	400	H	N	O	N	O	O	N	ext	3	11	0	9	2
C-PKE-7	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	9	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-PKE-8	0,13	0,00	0,13	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	N	N	ext	3	3	0	3	0
C-PKE-9	0,29	0,00	0,29	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	N	N	ext	3	6	0	6	0
C-ROF-1	0,01	0,00	0,01	0,00	0,02	15000	H	O	N	N	O	N	N	int	11	11	0	0	11
C-ROF-2	0,06	0,00	0,06	0,00	0,08	16000	H	O	O	O	O	O	N	ext	5	5	0	0	5
C-ROF-3	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	16	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1
C-ROF-4	0,167	0,000	0,167	0,000	0,000	12	B	N	N	N	N	N	N	ext	0	0	1	0	1

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-TCH-1	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	255	H	O	O	N	N	O	N	ext	2	2	0	2	0
C-TCH-2	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	N	N	ext	1	1	1	0	2
C-TCH-3	0,07	0,00	0,07	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	N	N	ext	0	1	0	0	1
C-TCH-4	0,16	0,00	0,16	0,00	0,00	1600	H	N	N	N	N	N	N	ext	1	1	0	0	1
C-TCH-5	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	400	H	N	O	N	N	O	N	ext	2	1	0	0	1
C-WAD-1	0,01	0,00	0,01	0,00	0,04	600	H	O	O	O	N	O	N	int	5	8	1	8	1
C-WAD-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	12	H	N	N	N	N	O	N	ext	1	1	1	0	2
C-WAD-3	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	6	7	0	3	4
C-WAD-4	0,03	0,00	0,03	0,00	0,02	400	H	O	O	O	N	O	N	ext	4	4	0	2	2
C-WAD-5	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	600	H	N	O	N	N	O	N	int	4	4	1	4	1
C-WAD-6	0,02	0,00	0,02	0,00	0,00	600	H	O	O	N	O	O	N	ext	6	6	1	5	2
C-WAD-7	0,04	0,00	0,04	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	5	5	0	4	1
C-YAB-1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	600	H	O	O	N	O	O	O	int	8	9	1	8	2
C-YAB-10	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	400	H	N	N	N	N	O	N	ext	4	4	0	4	0
C-YAB-11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	400	H	O	N	N	N	O	N	ext	4	4	0	4	0
C-YAB-12	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	3	3	0	3	0
C-YAB-2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	14	B	N	N	N	N	O	N	ext	0	1	0	0	1
C-YAB-3	0,11	0,00	0,11	0,00	0,00	400	H	N	O	N	N	O	N	ext	1	2	0	2	0
C-YAB-4	0,07	0,00	0,07	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	int	4	6	0	4	2
C-YAB-5	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	12	B	N	N	N	N	O	N	ext	0	1	0	0	1
C-YAB-6	0,31	0,00	0,31	0,00	0,00	400	A	O	N	N	N	O	N	ext	3	3	0	2	1
C-YAB-7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	12	A	N	N	N	N	O	N	ext	0	1	0	0	1
C-YAB-8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	300	H	N	N	N	N	O	N	ext	3	3	0	3	0
C-YAB-9	0,29	0,00	0,29	0,00	0,00	400	H	N	O	N	N	O	N	ext	3	4	1	0	5
C-YAH-1	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	5	6	1	5	2
C-YAH-2	0,25	0,00	0,25	0,00	0,00	20	B	N	N	N	N	O	N	ext	0	1	0	0	1
C-YAH-3	0,08	0,00	0,08	0,00	0,00	400	H	O	O	O	O	O	N	int	4	5	0	5	0
C-YAH-4	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	3	6	0	3	3

Site	Rendements de piégeage					Surf	Type	Environnement							N cuis	Bâtiments			
	Tot	Rra	Mna	Mmu	Cro			Vég	Vol	Bov	Ov/Cap	Cha	Chi	Eau		Hab	N.Hab	Join	Isol
C-YAH-5	0,07	0,00	0,07	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	N	ext	3	5	1	5	1
C-YAH-6	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	9	9	1	7	3
C-YAH-7	0,09	0,00	0,09	0,00	0,00	400	H	O	O	N	N	O	N	ext	4	4	1	4	1
C-YAH-8	0,03	0,00	0,03	0,00	0,00	400	H	O	O	N	O	O	O	int	1	3	1	2	2
C-YAH-9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	15	B	N	N	N	N	O	N	ext	0	0	1	0	1
KIR	0,03	0,03	0,00	0,00	0,00	40000	U	O	O	N	O	O	N	int	1	1	11	4	8
ABA	0,07	0,07	0,00	0,00	0,01	30000	U	O	N	O	O	O	N	int	0	0	6	5	1

Annexe 10 - Récapitulatif des ratios de corrélation entre les variables et les 3 premiers axes (i.e. poids de chaque variable) des ACM 1 à 18.

ACM	variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3
1	type.site	0,782	0,108	0,334
	nb.cuisines	0,757	0,313	0,106
	matériau	0,660	0,314	0,505
	densité.humaine	0,631	0,344	0,079
	volailles	0,451	0,010	0,074
	végétation	0,340	0,094	0,024
	bétail	0,217	0,151	0,021
	eau	0,211	0,299	0,242
	chats	0,170	0,002	0,038
	chiens	0,048	0,112	0,003
2	type.site	0,810	0,059	0,163
	nb.cuisines	0,770	0,235	0,244
	matériau	0,682	0,367	0,515
	densité.humaine	0,651	0,371	0,209
	volailles	0,445	0,052	0,040
	végétation	0,320	0,143	0,002
	eau	0,216	0,411	0,255
	bétail	0,195	0,171	0,048
	chats	0,172	0,002	0,099
chiens	0,039	0,098	0,013	
3	type.site	0,861	0,035	0,078
	nb.cuisines	0,768	0,202	0,441
	matériau	0,734	0,462	0,406
	densité.humaine	0,701	0,324	0,364
	végétation	0,266	0,169	0,005
	eau	0,258	0,478	0,166
4	chats	0,191	0,030	0,054
	chiens	0,023	0,088	0,004
	type.site	0,748	0,146	0,190
	nb.cuisines	0,732	0,218	0,065
	matériau	0,642	0,306	0,502
	densité.humaine	0,599	0,349	0,152
	volailles	0,464	0,009	0,035
	végétation	0,347	0,058	0,043
	bétail	0,246	0,138	0,014
	eau	0,206	0,308	0,190
	rdt.global	0,179	0,127	0,057
	surface	0,174	0,385	0,384
	chats	0,153	0,007	0,000
chiens	0,050	0,055	0,010	
Crocidura	0,035	0,188	0,030	
lutte	0,002	0,106	0,135	
5	type.site	0,787	0,081	0,027
	nb.cuisines	0,754	0,157	0,298
	matériau	0,670	0,349	0,439
	densité.humaine	0,628	0,341	0,209
	volailles	0,460	0,045	0,006
	végétation	0,327	0,097	0,026
	bétail	0,221	0,159	0,022
	eau	0,210	0,397	0,166
	rdt.global	0,161	0,164	0,157
	chats	0,157	0,007	0,197
	chiens	0,040	0,040	0,016
	Crocidura	0,025	0,170	0,098
	lutte	0,000	0,133	0,024

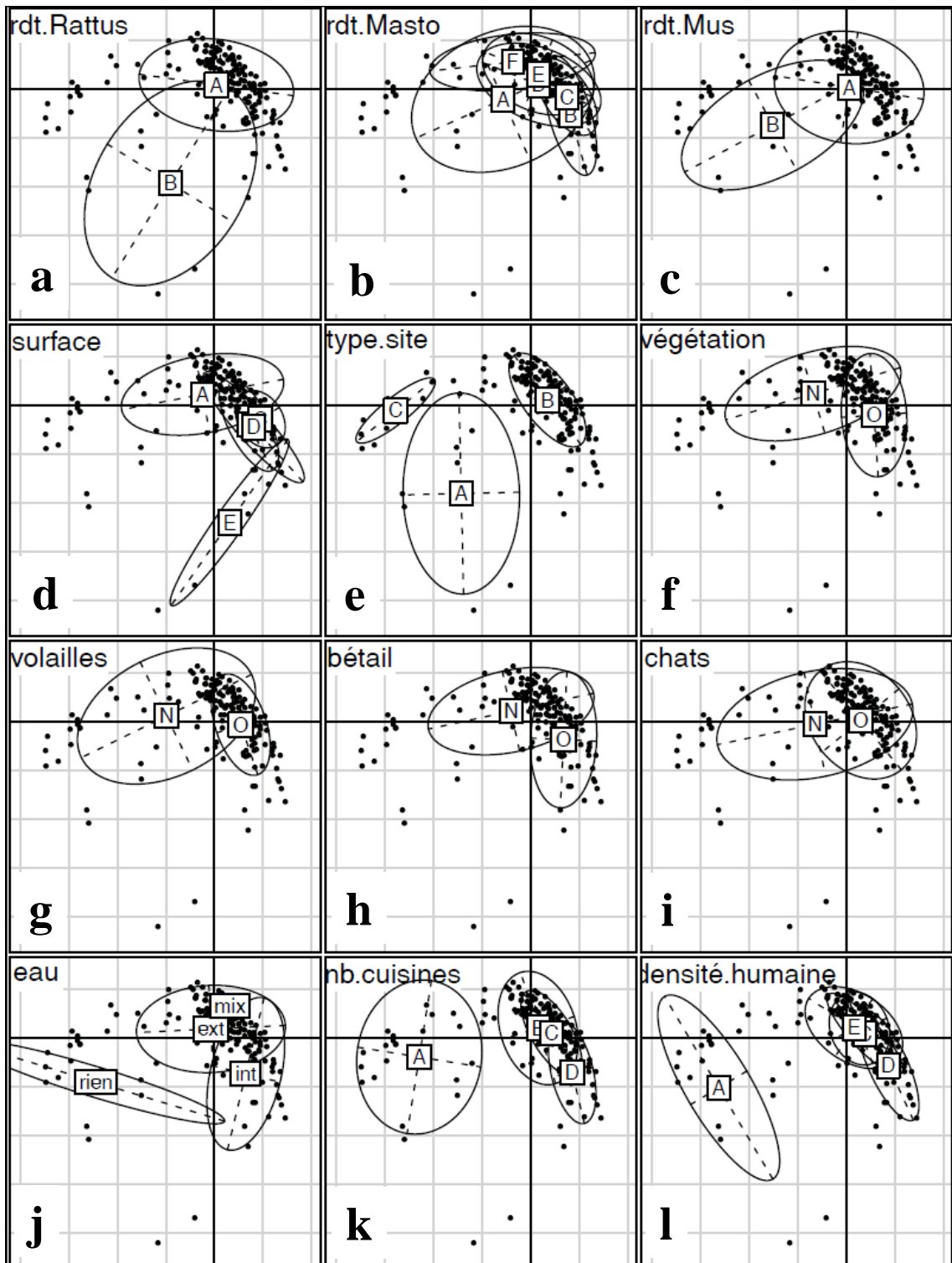
ACM	variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3
6	type.site	0,851	0,056	0,016
	nb.cuisines	0,760	0,107	0,304
	matériau	0,732	0,421	0,453
	densité.humaine	0,686	0,286	0,144
	végétation	0,276	0,133	0,022
	eau	0,255	0,450	0,074
	chats	0,178	0,000	0,240
	rdt.global	0,132	0,193	0,200
	chiens	0,024	0,029	0,028
	Crocidura	0,009	0,153	0,193
	lutte	0,000	0,178	0,000
	7	type.site	0,776	0,227
nb.cuisines		0,757	0,151	0,111
matériau		0,646	0,233	0,319
densité.humaine		0,638	0,289	0,143
volailles		0,456	0,013	0,044
végétation		0,336	0,090	0,010
bétail		0,225	0,130	0,035
eau		0,204	0,264	0,246
chats		0,162	0,002	0,019
surface		0,153	0,464	0,207
chiens		0,049	0,050	0,010
Crocidura		0,026	0,158	0,012
rdt.Rattus		0,018	0,192	0,310
lutte	0,001	0,140	0,007	
8	type.site	0,808	0,151	0,461
	nb.cuisines	0,774	0,068	0,202
	matériau	0,669	0,290	0,262
	densité.humaine	0,662	0,296	0,180
	volailles	0,449	0,053	0,031
	végétation	0,314	0,145	0,000
	eau	0,209	0,383	0,161
	bétail	0,201	0,133	0,061
	chats	0,165	0,004	0,012
	chiens	0,040	0,035	0,020
	rdt.Rattus	0,019	0,160	0,410
	Crocidura	0,018	0,146	0,011
	lutte	0,000	0,222	0,016
9	type.site	0,861	0,306	0,289
	nb.cuisines	0,776	0,020	0,241
	densité.humaine	0,722	0,196	0,280
	matériau	0,717	0,316	0,277
	végétation	0,256	0,152	0,045
	eau	0,250	0,347	0,256
	chats	0,186	0,001	0,000
	rdt.Rattus	0,027	0,310	0,296
	chiens	0,024	0,013	0,035
	Crocidura	0,004	0,083	0,018
	lutte	0,002	0,244	0,003

Annexe 10 (suite)

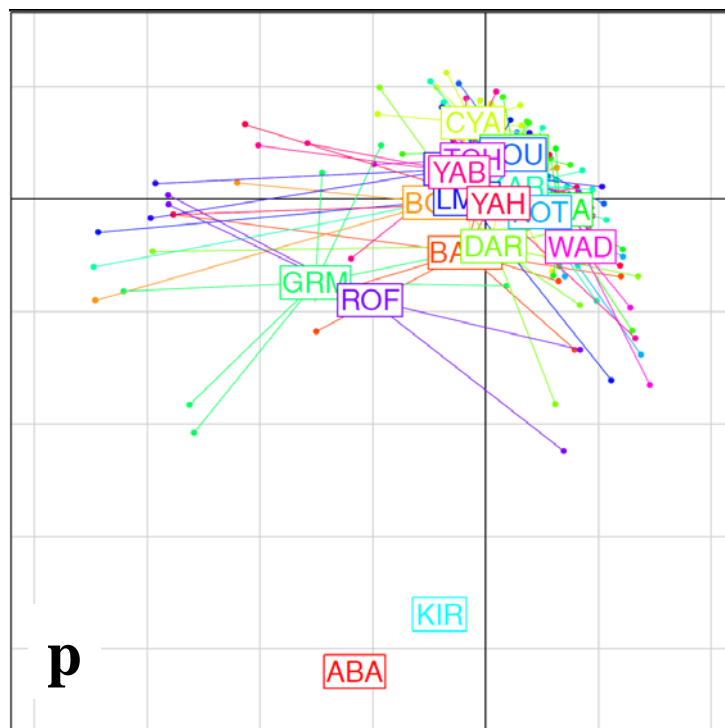
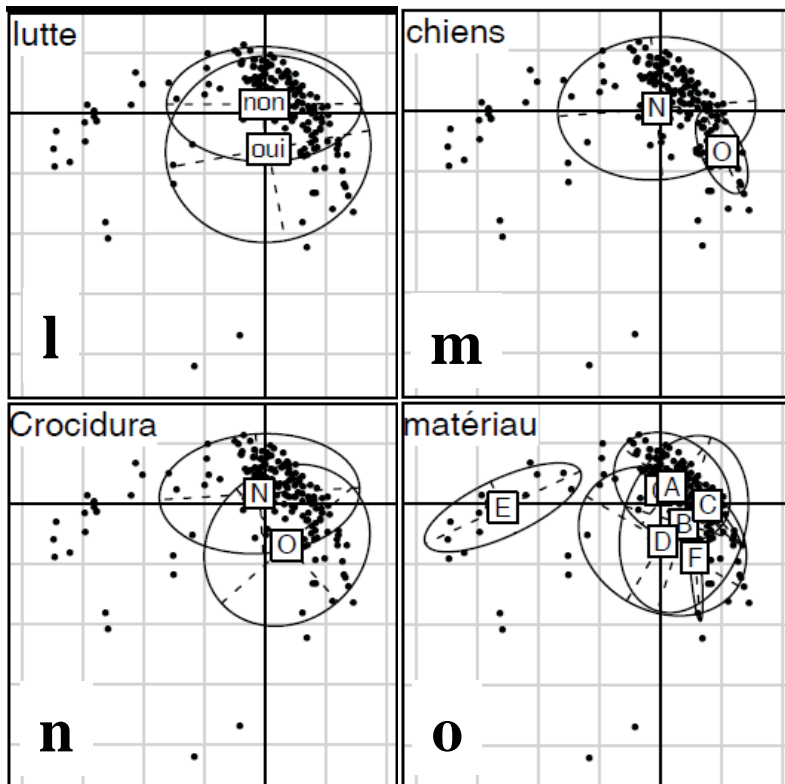
ACM	variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3
10	type.site	0,752	0,136	0,333
	nb.cuisines	0,740	0,211	0,108
	matériau	0,633	0,285	0,499
	densité.humaine	0,616	0,342	0,064
	volailles	0,463	0,012	0,053
	végétation	0,342	0,067	0,012
	bétail	0,242	0,143	0,001
	eau	0,200	0,316	0,214
	rdt.Masto	0,197	0,113	0,074
	surface	0,169	0,385	0,363
	chats	0,153	0,005	0,039
	chiens	0,049	0,058	0,014
Crocidura	0,034	0,193	0,001	
lutte	0,001	0,122	0,031	
11	type.site	0,788	0,074	0,123
	nb.cuisines	0,760	0,156	0,367
	matériau	0,659	0,332	0,310
	densité.humaine	0,643	0,334	0,268
	volailles	0,459	0,049	0,001
	végétation	0,323	0,102	0,023
	bétail	0,217	0,161	0,021
	eau	0,205	0,397	0,185
	rdt.Masto	0,184	0,153	0,233
	chats	0,157	0,007	0,069
	chiens	0,039	0,040	0,007
	Crocidura	0,024	0,179	0,014
lutte	0,000	0,145	0,094	
12	type.site	0,849	0,042	0,095
	nb.cuisines	0,767	0,114	0,437
	matériau	0,716	0,388	0,292
	densité.humaine	0,703	0,287	0,276
	végétation	0,272	0,148	0,011
	eau	0,248	0,457	0,142
	chats	0,178	0,000	0,074
	rdt.Masto	0,161	0,180	0,284
	chiens	0,023	0,026	0,013
	Crocidura	0,008	0,157	0,034
lutte	0,001	0,191	0,044	
13	type.site	0,764	0,124	0,234
	nb.cuisines	0,757	0,205	0,045
	matériau	0,638	0,289	0,478
	densité.humaine	0,629	0,326	0,152
	volailles	0,458	0,017	0,023
	végétation	0,347	0,082	0,043
	bétail	0,227	0,150	0,024
	eau	0,202	0,324	0,187
	chats	0,175	0,005	0,003
	surface	0,148	0,423	0,338
	rdt.Mus	0,068	0,001	0,091
	chiens	0,049	0,069	0,015
Crocidura	0,022	0,184	0,047	
lutte	0,002	0,116	0,139	
14	type.site	0,793	0,058	0,110
	nb.cuisines	0,773	0,124	0,180
	matériau	0,659	0,359	0,413
	densité.humaine	0,652	0,325	0,129
	volailles	0,452	0,067	0,004
	végétation	0,325	0,130	0,024
	eau	0,205	0,444	0,048
	bétail	0,203	0,159	0,026
	chats	0,179	0,006	0,255
	rdt.Mus	0,075	0,003	0,192
	chiens	0,040	0,052	0,007
	Crocidura	0,014	0,144	0,281
	lutte	0,000	0,168	0,000

ACM	variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3
15	type.site	0,845	0,033	0,238
	nb.cuisines	0,777	0,077	0,137
	matériau	0,709	0,441	0,384
	densité.humaine	0,708	0,293	0,049
	végétation	0,272	0,185	0,007
	eau	0,245	0,519	0,001
	chats	0,205	0,004	0,246
	rdt.Mus	0,075	0,016	0,221
	chiens	0,024	0,040	0,009
	Crocidura	0,003	0,080	0,345
	lutte	0,000	0,213	0,016
	16	nb.cuisines	0,752	0,122
type.site		0,746	0,262	0,445
densité.humaine		0,643	0,265	0,166
matériau		0,600	0,177	0,321
volailles		0,458	0,012	0,013
végétation		0,335	0,077	0,006
bétail		0,233	0,127	0,032
rdt.Masto		0,210	0,144	0,181
eau		0,184	0,228	0,249
chats		0,166	0,002	0,005
surface		0,158	0,430	0,084
rdt.Mus		0,083	0,037	0,106
chiens	0,048	0,040	0,014	
rdt.Rattus	0,030	0,254	0,294	
Crocidura	0,027	0,182	0,007	
lutte	0,001	0,141	0,001	
17	type.site	0,776	0,263	0,373
	nb.cuisines	0,769	0,039	0,209
	densité.humaine	0,668	0,227	0,192
	matériau	0,618	0,183	0,326
	volailles	0,453	0,036	0,017
	végétation	0,316	0,112	0,012
	bétail	0,210	0,113	0,056
	rdt.Masto	0,199	0,200	0,207
	eau	0,187	0,269	0,239
	chats	0,170	0,003	0,002
	rdt.Mus	0,092	0,055	0,130
	chiens	0,040	0,021	0,017
rdt.Rattus	0,032	0,310	0,246	
Crocidura	0,019	0,168	0,015	
lutte	0,000	0,206	0,001	
18	type.site	0,826	0,480	0,117
	nb.cuisines	0,776	0,016	0,205
	densité.humaine	0,734	0,089	0,290
	matériau	0,653	0,197	0,385
	végétation	0,264	0,082	0,090
	eau	0,220	0,198	0,373
	chats	0,193	0,000	0,001
	rdt.Masto	0,184	0,223	0,209
	rdt.Mus	0,100	0,108	0,093
	rdt.Rattus	0,047	0,483	0,059
	chiens	0,024	0,003	0,021
	Crocidura	0,005	0,086	0,054
lutte	0,002	0,170	0,066	

Annexe 11 - Projection des 172 sites sur les axes 1 et 2 de l'ACM 16 (description du milieu + variables micro-mammifères, en considérant les trois rendements spécifiques en *M. natalensis*, *R. rattus* et *M. musculus*). Tous les graphes sont identiques, mais, pour chaque variable, les sites y sont visualisés selon les modalités qui les caractérisent (a-o) ou la localité à laquelle ils appartiennent (p). Le centre de gravité de chaque modalité (a-o) ou chaque localité (p) est représenté dans un rectangle.



Annexe 11 (suite)



Annexe 12 - Protocole de génotypage (exemple de 17 loci microsatellites pour *R. rattus*)

Extraction

cf. section « Extraction » de l'annexe 6

PCR pour locus microsatellites

1) Kit 1

- Diluer les solutions d'amorces (reverse et forward) jusqu'à 10 μM pour les loci D10R20, D11R56, D7R13, D16R81, D11M5, D2M14 et D5R83, et jusqu'à 2 μM pour le locus D18R75.

- Préparer les trois solutions de Mix pour les 3 PCR du kit 1 :

1) PCR 1 (par puits) : Taq + MgCl₂ + dNTP (0.2 μM) = 5 μl

eau milliQ = 1.8 μl

6 amorces (loci D10R20, D11R56 et D5R83) = 0.2 μl chacune

2) PCR 2 (par puits) : Taq + MgCl₂ + dNTP (0.2 μM) = 5 μl

eau milliQ = 1.4 μl

8 amorces (loci D7R13, D16R81, D11M5 et D2M14) = 0.2 μl chacune

3) PCR 3 (par puits) : Taq + MgCl₂ + dNTP (0.2 μM) = 5 μl

eau milliQ = 1 μl

2 amorces (locus D18R75) = 1 μl chacune

- Placer une plaquer de 96 puits sur la glace.

- Déposer 2 μl de la solution d'ADN dans les puits correspondants.

- Distribuer 8 μl du Mix correspondant à chaque puits.

- Sceller la plaque au thermosoudeur et la placer sur le thermocycleur.

- Lancer le programme de PCR adapté au kit 1 (PCR1 et PCR2) :

dénaturation initiale à 95°C pendant 15 mn,

8 cycles à gradient de -2°C/cycle comportant :

une dénaturation initiale à 94°C pendant 30 sec,

une hybridation à 67°C (puis 65°C, 63°C, ..., 55°C) pendant 90 sec,

une élongation à 72°C pendant 60 sec,

puis 25 autres cycles comportant :

une dénaturation initiale à 94°C pendant 30 sec,

une hybridation à 53°C pendant 90 sec,

une élongation à 72°C pendant 60 sec,

extension finale à 60°C pendant 30 min (puis à 10°C à l'infini).

- Conserver à -20°C jusqu'au passage sur séquenceur.

1) Kit 2

- Diluer les solutions d'amorces (reverse et forward) jusqu'à 10 μM pour les loci Rr14, Rr17, Rr21, Rr22, Rr54, Rr67, Rr68, Rr93, Rr107 et Rr114.

- Préparer les trois solutions de Mix pour les 2 PCR du kit 2 :

1) PCR 1 (par puits) : Taq + MgCl₂ + dNTP (0.2 μM) = 5 μl

eau milliQ = 0.6 μl

12 amorces (loci Rr14, 17, 22, 54, 67 et 68) = 0.2 μl chacune

2) PCR 2 (par puits) : Taq + MgCl₂ + dNTP (0.2 μM) = 5 μl

eau milliQ = 1.4 µl

8 amorces (loci Rr21, 93, 107 et 114) = 0.2 µl chacune

- Placer une plaque de 96 puits sur la glace.
- Déposer 2 µl de la solution d'ADN dans les puits correspondants.
- Distribuer 8 µl du Mix correspondant à chaque puits.
- Sceller la plaque au thermosoudeur et la placer sur le thermocycleur.
- Lancer le programme de PCR adapté au kit 1 (PCR1 et PCR2) :
 - dénaturation initiale à 95°C pendant 15 mn,
 - 33 cycles comportant :
 - une dénaturation initiale à 94°C pendant 30 sec,
 - une hybridation à 60°C pendant 90 sec,
 - une élongation à 72°C pendant 60 sec,
 - extension finale à 60°C pendant 30 min (puis à 10°C à l'infini).
- Conserver à -20°C jusqu'au passage sur séquenceur.

Préparation des plaques pour passage sur séquenceur

- Vortexer et centrifuger toutes les plaques contenant les produits de PCR 1 à 3 du kit 1 et de PCR 1 et 2 du kit 2.
- Sur une nouvelle plaque 96, mélanger dans le même puits 2.5 µl des produits de PCR correspondants à chacun des deux kits (2.5 µl de PCR1 + 2.5 µl de PCR2 + 2.5 µl de PCR3 pour le kit 1 ; 2.5 µl de PCR1 + 2.5 µl de PCR2 pour le kit 2).
- Ajouter 100 µl d'eau milliQ par puits (soit une dilution 1/40 pour chaque produit de PCR).
- Sceller cette nouvelle plaque de dilution au thermosoudeur et vortexer.
- Diluer le marqueur de taille (LIZ500 : 4 couleurs ; ILS600 : 3 couleurs) au 1/200^{ème} dans de la formamide (ex. pour une plaque de 96 puits : 12 µl de marqueur et 1460 µl de formamide).
REM : le marqueur de taille est sensible à la lumière et ne doit pas y être exposé.
REM : la formamide et ses vapeurs sont très toxiques et doivent être absolument manipulées avec un masque et des gants.
- Préparer une nouvelle plaque de génotypage avec, dans chaque puits, 15 µl de marqueur de taille dilué et 2 µl de solution PCRs diluée.
- Sceller la plaque de génotypage au thermosoudeur et l'annoter (nom de projet, numéro unique de plaque) et la conserver à 4°C jusqu'à l'envoi au service de séquençage.

RESUME

Les rongeurs sont d'importants ravageurs des cultures et des stocks, et constituent des réservoirs pour de nombreux pathogènes humains. En premier lieu, nous avons cherché à décrire les assemblages d'espèces de rongeurs urbains de la ville de Niamey au Niger, puis de tester le rôle de certains facteurs anthropo-écologiques pouvant expliquer leur abondance. L'identification de deux espèces invasives nous a poussé à étudier les modalités de la bioinvasion de l'une d'elles, i.e. le rat noir *Rattus rattus*. Nos travaux se sont basés sur des approches alliant campagnes de piégeage et enquêtes sociologiques, taxonomie moléculaire, analyses d'écologie des communautés et de génétique des populations.

Nous avons ainsi montré l'existence de deux groupes écologiques distincts : (i) les espèces « champêtres » (essentiellement *Arvicanthis niloticus*, *Cricetomys gambianus*) dans les cultures irriguées et les jachères, et (ii) les espèces « citadines » dans les constructions humaines et leurs environs immédiats (marchés, boutiques, usines, maisons, etc). Ce dernier ensemble est composé d'une espèce native, *Mastomys natalensis*, largement répandue dans les habitations, ainsi que de deux espèces invasives, la souris domestique *Mus musculus* qui a envahi un seul quartier de la capitale nigérienne, et le rat noir, *Rattus rattus*, présent dans plusieurs sites de type industriel et marchand (entrepôts, usines, marchés, etc) et dans quelques très rares habitations. Nos analyses montrent une forte exclusion des espèces natives et invasives, suggérant un processus de remplacement de la première par les secondes. Parmi les déterminants anthropo-écologiques testés, seules les données du micro-habitat (type de matériau de construction) semblent expliquer partiellement l'abondance des rongeurs urbains. Enfin, la perception qu'ont les habitants des nuisances imputables aux rongeurs ainsi que les effets de la lutte traditionnelle (poisons, pièges) et des chats sur les populations de rongeurs sont également explorés.

En élargissant nos prospections à la moyenne vallée du fleuve Niger (environs de Say, Boumba et Gaya) et à Dosso, nous montrons que (i) le sud ouest du pays constitue un front actif de colonisation pour le rat noir, (ii) les populations de *R. rattus* sont génétiquement isolées les unes des autres, (iii) celles de Niamey ont des origines multiples et (iv) que le trafic routier joue un rôle majeur dans leur dispersion.

Tous ces résultats sont remis en perspective dans le cadre d'une politique de lutte contre les rongeurs commensaux en général, et invasifs en particulier.

Mots clés : bioinvasion, écologie des communautés, génétique des populations, urbanisation, Sahel, Niger, rongeurs nuisibles, *Mastomys natalensis*, *Rattus rattus*.

SUMMARY

Rodents are major pest for crops and food stocks as well as reservoirs of many human pathogens. Here, we first aim at describing urban rodent species assemblages within the city of Niamey, Niger, and testing for the role of various anthropo-environmental factors that may explain their distributions. Following the identification of two invasive species, we then got interested in the modalities of bioinvasion of one of them, namely the black rat *Rattus rattus*. Our study relies on several approaches that include trapping sessions accompanied by interviews, molecular taxonomy, community ecology analyses and population genetics.

Doing so, we show the existence of two ecologically distinct group of urban rodents: one living in gardens and fallow lands (essentially, *Arvicanthis niloticus* and *Cricetomys gambianus*) and another one found exclusively found in human constructions and immediate surroundings (markets, shops, factories, houses, etc). This latter assemblage is made of one native (*Mastomys natalensis*) and two invasive (*Mus musculus* and *R. rattus*): *M. natalensis* is widespread in habitations, *M. musculus* has massively invaded one single district of the town, while the black rats was trapped in several commercial- and industrial-like sites (stores, markets, factories) as well as some very rare houses. Our analyses show a strong segregation between native and invasive species, with the former being replaced by the latter. Among anthropo-ecologi factors investigated, only micro-habitat (i.e. type of building materials) appears significantly related to rodent abundance. Finally, local inhabitants' perception of rodent-induced damages, as well as the effects of control (use of traps and poisons) and cats on rodent populations were also scrutinized.

By enlarging our investigations to the Middle Valley of the Niger River (Say surroundings, Boumba and Gaya) and Dosso, we demonstrate that (i) South West Niger constitutes an active front of colonisation for the black rat, (ii) *R. rattus* populations are genetically isolated from each other, (iii) populations from Niamey have multiple origins, and (iv) road traffic plays a major role in rats dispersal.

All our results are discussed in regards to possible strategies for the control of commensal rodents in general, and of invasive ones in particular.

Keywords: bioinvasion, communauties ecology, population genetics, urbanization, Sahel, Niger, pest rodents, *Mastomys natalensis*, *Rattus rattus*.