MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
UNIVERSITE MOULOUD MAMMERI DE TIZI OUZOU
FACULTE DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET DES SCIENCES AGRONOMIQUES

THÈSE

Présentée par

Nora KHAMMES- EL HOMSI

En vue de l'obtention du titre de

DOCTEUR EN SCIENCES BIOLOGIQUES

Spécialité

Ecologie Animale

Fragmentation des Populations de Rongeurs Muridés en Méditerranée Occidentale : de l'échelle stationnelle à l'aire de répartition.

Soutenue publiquement le 24 juin 2008 devant le jury composé de :

BOUKHEMZA Mohamed	**Professeur**	**UMMT**	**Président**
AULAGNIER Stéphane	**Professeur**	**U. Paul Sabatier Toulouse**	**Rapporteur**
BELHAMRA Mohamed	**Maître de Conferences**	**UMK Biskra**	**Co Rapporteur**
DOUMENDJI Salaheddine	**Professeur**	**INA El Harrach**	**Examinateur**
LADJALI-Mohammedi Kafia	**Maître de Conférences**	**USTHB**	**Examinatrice**
AMROUN Mansour	**Maître de Conférences**	**UMMT**	**Examinateur**
BAAZIZ Belkacem	**Maître de Conférences**	**INA El Harrach**	**Invité**

à Salim
à mes parents
à mes frères et soeurs

REMERCIEMENTS

La présente thèse a été finalisée grâce au programme de Bourses National. A ce titre mes remerciements s'adressent aux responsables du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique et de l'Université Mouloud de Tizi-Ouzou.

J'exprime toute ma reconnaissance au Professeur Stéphane AULAGNIER de m'avoir accueillie dans le laboratoire Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, I.N.R.A. Toulouse et d'avoir accepté de diriger mes recherches. Il s'est montré disponible, s'est donné la peine de corriger le manuscrit malgré sa charge de travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude. Merci également à toute l'équipe du laboratoire sans oublier Cécile, Pascale, Lucette, Anne pour leur accueil chaleureux. Je remercie particulièrement Emmanuel SERRANO Post doctorant au laboratoire CEFS pour ses commentaires scientifiques et sa gentillesse.

Je remercie Monsieur François BONHOMME de m'avoir accueillie au sein de son laboratoire Génome, Populations, Interactions, Université de Montpellier II. Je remercie Annie ORTH pour la formation qu'elle m'a apportée en biologie moléculaire. Elle m'a initié aux techniques d'analyse de l'ADN mitochondrial, elle m'a fait part de ses conseils qui m'ont été d'une aide précieuse lors de la rédaction de la partie génétique. Que les membres de l'équipe du laboratoire de Paléontologie de Montpellier et notamment Sylvie soient remerciés d'avoir mis à ma disposition toute la collection de souris du Maghreb et d'Europe.

Je remercie Monsieur M. BELHAMRA, Maître de conférences, mon Co-Directeur de thèse pour son suivi, ces encouragements, son soutien et sa gentillesse. Il n'a pas hésité à me rendre visite au laboratoire CEFS Toulouse et pour ses efforts de consolider des liens de coopération. Qu'il trouve ici mes sincères sentiments.

Je remercie Monsieur M. BOUKHEMZA, professeur à l'Université Mouloud Mammeri de Tizi- Ouzou de m'avoir fait l'honneur de présider le jury de la thèse. Qu'il trouve ici l'expression de toute ma gratitude.

Monsieur S.E. DOUMANDJI Professeur à l'INA, a accepté sans hésitation d'être membre de jury de cette thèse. C'est pour moi un immense honneur que d'être examinée par cette personnalité distinguée. Je le remercie vivement.

Madame K. LADJALI-MOHAMEDI, Maître de conférences, a bien voulu examiné ce travail qu'elle en soit remerciée.

Monsieur M. AMROUN, Maître de conférences, a bien voulu prendre part à ce jury. Qu'il trouve ici l'expression de mes sincères et cordiaux remerciements.

Monsieur B. BAAZIZ, Maître de conférences, a accepté de se joindre à ce jury. Qu'il en soit remercié.

Je tiens à remercier aussi mes collègues, mes amis, mes étudiants et toutes les personnes qui ont contribué de prés ou de loin à la réalisation de ce travail, en particulier le Professeur Derridj, Doyen de la Faculté des Sciences Biologiques et des Sciences Agronomiques et Monsieur Achoui Directeur du Centre Cynégétique de Zeralda.

Enfin, je suis particulièrement reconnaissante à mes parents et mon époux pour leurs encouragements, leur soutien moral et leur aide qu'ils m'ont accordé tout au long de ce travail.

SOMMAIRE

Chapitre I : **Introduction générale** 1

1. Les rongeurs 2
   1.1. Classification- Phylogénie 2
   1.2. Traits d'histoire de vie 5
2. Evolution et spéciation 9
3. Fragmentation et isolement géographique 18
4. Diversité et fragmentation des habitats 20
5. Stabilité de développement et conditions du milieu 24
6. Objectifs de l'étude 25

Chapitre II : **Les modèles biologiques, sites d'étude et Matériel & Méthodes** 28

I. Les modèles biologiques 28
   1. Présentation du genre *Apodemus* 28
      1.1. Le Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) 29
   2. Présentation du genre *Mus* 32
      2.1. La Souris domestique *Mus musculus domesticus* (Schwarz & Schwarz, 1943) 33
      2.2. La Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* (Lataste, 1883) 36

II. Présentation des sites d'étude 39
   1. Afrique du Nord 39
   2. Algérie 39
   3. Kabylie du Djurdjura 41
   4. Les différentes stations d'étude 43
      4.1. Zeralda 44
         4.1.1. Situation géographique 44
         4.1.2. Végétation 45
      4.2. Azazga et Yakouren 45
         4.2.1. Localisation géographique 45
         4.2.2. Végétation 45
      4.3. Boukhalfa 46
         4.3.1. Situation géographique 46
         4.3.2. Végétation 46
      4.4. Attouche 47
         4.4.1. Situation géographique 47
         4.4.2. Végétation 47

III. Matériel & Méthodes 48
   1. Phase de terrain 48
   2. Méthode d'échantillonnage 48
   3. Examen des Rongeurs capturés 49
   4. Biométrie 50
   5. Analyse de l'asymétrie fluctuante 51
   6. Analyse génétique 57
   7. Analyses statistiques 64

Chapitre III **: Caractérisation Morphologique et Biométrique des souris jumelles.** 66
Identification biométrique des deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (*article 1*) 67

Chapitre IV**: Caractérisation biologique du mulot sylvestre : régime alimentaire.** 76
Diet of the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in Kabylie of Djurdjura (Algeria) 77
(*article 2*)
Chapitre V **: Stabilité de développement et taille corporelle comme indicateur du stress chez les Muridés dans les habitats fragmentés de la Kabylie du Djurdjura. Effets de la fragmentation du milieu sur la stabilité de développement du Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* en Kabylie du Djurdjura** (*article 3*) 85 91

Résumé 91
1. Introduction 91
2. Matériel et Méthodes 92
3. Résultats 95
4. Discussion 102
5. Conclusion 105
Bibliographie 105

Chapitre VI : **Morphométrie de la souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus*, dans le bassin Méditerranéen occidental (***article 4*) 108

Résumé 108
1. Introduction 108
2. Matériel et Méthodes 110
3. Résultats 113
3.1. Analyse descriptive 113
a. Kabylie du Djurdjura 113
b. Aire de répartition 115
c. Caractéristiques des mandibules 115
3.2. Etude des variables crâniennes et mandibulaires 116
a. Analyse stationnelle 116
b. Analyse globale 117
4. Discussion 120
5. Conclusion 123
Bibliographie 124

Chapitre VII : **Structure génétique et phylogénie de la Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* et de la Souris domestique *Mus musculus domesticus* de Kabylie du Djurdjura** *article 5* 128

Résumé 128
1. Introduction 128
2. Matériel et Méthodes 130
3. Résultats 135
3.1. *Mus musculus domesticus* 135
3.2. *Mus spretus* 137
3.3. *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* 137

3.4. Variabilité génétique 139
4. Discussion 139
5. Conclusion 142
Bibliographie 142

Chapitre VIII : **Discussion générale –Conclusion** 145
1. A l'échelle de la Kabylie du Djurdjura 145
2. A l'échelle de l'aire de répartition 148

Perspectives 154

Bibliographie 157

Annexes

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE

Les espèces animales évoluent le plus souvent dans un environnement très complexe caractérisé par un morcellement des paysages et des habitats. Les surfaces habitables disponibles sont pour cette raison très différentes, et les conditions abiotiques et biotiques sont très variables. Les animaux sont confrontés à des situations très diverses exigeant des adaptations pour une meilleure survie des populations. Plus un habitat est complexe plus il pourra y avoir de niches écologiques distinctes occupées par des espèces différentes ; les ressources (gîtes, nourriture, etc.) disponibles y seront abondantes, la capacité ou la charge biotique maximale par conséquent très élevée. Lorsque le morcellement des biotopes originaux atteint un degré plus élevé, les superficies disponibles sont encore plus réduites et constituent des "îlots" qui sont plus éloignés les uns des autres. Le degré de fragmentation des paysages peut alors atteindre le seuil de vulnérabilité pour certaines espèces. La fragmentation de l'habitat due aux activités humaines est de plus en plus considérée comme la principale menace à la diversité biologique mondiale (SAUNDERS *et al.* 1993, CAUGHLEY 1994). Le concept de **métapopulation**[1] est fondé sur la constatation que l'espace est fragmenté en habitats distincts et séparés et qu'il existe des habitats favorables et d'autres défavorables à l'installation d'une espèce. Ces situations complexes produisent des effets plus ou moins néfastes et conduisent à une perturbation de la faune en fragilisant les populations de certaines espèces. Le morcellement des biotopes entraîne donc un isolement géographique des populations et des communautés. Cet isolement se traduit par des modifications d'ordre structurel et fonctionnel (degrés de compétition intraspécifique variables, stratégies démographiques changeantes, etc.). Il est probable que dans cette situation les flux géniques seront limités, ce qui se traduira par des modifications locales de structure génétique qui s'exprimeront par des différences phénotypiques. Toutes ces

[1] Une métapopulation est un ensemble de sous-populations interconnectées par des individus qui se dispersent (Levins, 1969, 1970, Hanski, 1991).

modifications pourront par la suite générer des variations interindividuelles (polymorphisme) plus ou moins importantes entre les populations et les sous-populations isolées.

Par suite, il est très utile de savoir dans quelle mesure le morcellement des biotopes isole les populations et induit des modifications se traduisant par des particularités locales. Deux types de caractéristiques seront étudiées sur des populations (sous-populations) de provenances différentes : des variables morphométriques et des marqueurs génétiques (ADN). Outre la compréhension des mécanismes intimes du fonctionnement écologique des populations, ces deux approches permettront de préciser certains éléments de la systématique controversée de mammifères d'Afrique du Nord. Le modèle biologique d'étude à retenir devra être celui qui permettra d'obtenir des résultats concordants avec la problématique posée. Le modèle "Rongeur" offre de nombreux avantages : manipulation aisée des individus, relative facilité pour mener des expérimentations sur le terrain et en laboratoire, le temps de génération court, forte capacité d'adaptation, etc. Les résultats obtenus à ce jour sur la biologie de certaines espèces de Rongeurs, nous conduisent à focaliser notre attention principalement sur certaines espèces de Muridés qui sont abondantes dans la région méditerranéenne. La Kabylie, voire l'Algérie, présente à la fois une forte hétérogénéité de l'environnement et des contraintes imposant de fortes pressions de sélection. Ces contraintes sont d'ordre trophique (ressources alimentaires globalement diversifiées mais inégalement réparties dans le temps et dans l'espace), climatique (sécheresse et températures pouvant poser des problèmes d'ordre physiologique), géographique (par suite de l'altération et du morcellement des habitats) et humaine.

1. Les Rongeurs

1.1. Classification - Phylogénie

Apparus dans le registre fossile à la fin du Paléocène (-60 Ma), les Rongeurs semblent avoir connu une forte expansion vers la fin de l'Eocène (-35 Ma), en parallèle avec le développement des fruits à coque dure (COLLINSON & HOOKER 1991). Sept autapomorphies morphologiques définissent le clade Rodentia de manière «classique» (HARTENBERGER 1985), notamment la présence d'une incisive supérieure et d'une incisive inférieure élargies, à croissance continue (Simplicidentata). Les six autres autapomorphies « classiques » concernent également les dents et la mâchoire, mais d'autres autapomorphies peuvent être caractérisées sur le crâne ou la membrane fœtale (LUCKETT & HARTENBERGER 1993). Une définition purement cladistique du groupe (tous les descendants d'un ancêtre défini) est plus difficile en raison de la mauvaise résolution de la

phylogénie des Rongeurs (WYSS & MENG 1996). HARTENBERGER (1985) souligne deux problèmes de classification morpho-anatomique des Rongeurs : la convergence répétée, lors de l'histoire des mammifères, de caractères typiques des Rongeurs, et la difficulté de polariser certains caractères, pour lesquels le registre fossile témoigne de nombreuses réversions. Ces réserves apparaissent particulièrement fondées en ce qui concerne les caractères dentaires, qui constituent pourtant une part essentielle des données fossiles de Rongeurs (HARTENBERGER 1985, JAEGER 1988).

MUSSER & CARLETON (2005) dénombrent 2277 espèces de Rongeurs, soit 42% des 5416 espèces de Mammifères actuellement recensées. Cette diversité est très mal répartie entre la trentaine de familles reconnues (32 pour HARTENBERGER 1985, 29 pour NOWAK 1991, 28 pour MUSSER & CARLETON en 1993 et 33 en 2005). Dix familles sont monogénériques alors que trois familles comptent 68.6% des genres et 74.2% des espèces. Parmi celles-ci, les Muridés sont répartis en 150 genres et 730 espèces, soit prés du tiers des espèces de Rongeurs (MUSSER & CARLETON 2005).

S'il existe une relative unanimité pour reconnaître une trentaine de familles de Rongeurs, les relations entre elles sont beaucoup moins définies. Parmi les nombreuses tentatives de classification des Rongeurs, nous retenons pour la définition des familles celle de MUSSER & CARLETON (2005) (Tab.1). Certains des groupes présentés sont suspectés de paraphylie, et présentent à la fois des caractères morphologiques dérivés et plésiomorphes, mais les super-familles au moins paraissent solides.

Alors que pour beaucoup de groupes de mammifères des controverses existent sur l'attribution à tel ou tel groupe de fossiles "intermédiaires", HARTENBERGER (1985) souligne que pour les Rongeurs les premiers fossiles sont "indiscutablement" des Rongeurs. Ceci rend plus facile l'étude au sein des Rongeurs, mais plus difficile la reconstitution de l'ancêtre commun, ainsi que des relations avec les autres ordres de mammifères.

De plus, il semble que dès les premiers fossiles, qui apparaissent entre la fin du Paléocène et le début de l'Eocène (-55 à -60 Ma), la majorité des grandes lignées de Rongeurs aient été individualisées (VIANEY-LIAUD 1985, JAEGER 1988). Même la découverte récente (MENG *et al*. 1994) du fossile de Rongeur le plus ancien connu (*Tribosphenomys minutus*, -52 à -60 Ma) ne permet pas d'orienter de manière non ambiguë les changements dans les autres lignées. Les données fossiles n'apportent donc globalement que peu d'information sur les relations entre lignées de Rongeurs.

De nombreuses sources de données morpho-anatomiques ont été utilisées pour essayer de résoudre la phylogénie des Rongeurs. Malgré cela cette résolution reste faible, en raison de nombreux phénomènes de convergence ou de réversion.

Tableau 1 : Grands traits de la classification des Rongeurs, d'après MUSSER & CARLETON (2005).

Sous -ordre	Super-famille	Famille	Nombre d'espèces
Sciuromorpha		Aplodontiidae	1
		Gliridae	28
		Sciuridae	278
Castorimorpha		Castoridae	2
		Geomyidae	40
		Heteromyidae	60
Myomorpha	Dipodoidea	Dipodidae	51
	Muroidea	Platacanthomyida	2
		Spalacidae	36
		Calomyscidae	8
		Nesomyidae	61
		Cricetidae	681
		Muridae	730
Anomaluromorpha		Anomaluridae	7
		Pedetidae	2
Hystricomorpha		Ctenodactylidae	5
		Abrocomidae	10
		Bathyergidae	16
		Capromyidae	20
		Caviidae	18
		Cuniculidae	2
		Dasyproctidae	13
		Dinomyidae	1
		Echimyidae	90
		Erethizontidae	16
		Heptaxodontidae	4
		Chinchilidae	7
		Hystricidae	11
		Myocastoridae	1
		Octodontidae	13
		Petromuridae	1
		Thryonomyidae	2
		Ctenomyidae	60

Les caractères (WILSON & REEDER 2005) classiquement les plus utilisés (dentition, émail, mâchoires) sont très sujets à convergence (HARTENBERGER 1985), ce qui se retrouve également dans les données ostéologiques ou myologiques (WOOD 1985). Cette tendance est encore illustrée par le fossile *Tribosphenomys minutus*, qui ne présente pas la morphologie dentaire précédemment considérée comme basale pour les Rongeurs et les Lagomorphes (MENG *et al.* 1994). Ceci peut signifier soit que ce fossile pourtant ancien présentait déjà des caractères fortement dérivés, soit que le morphotype le plus fréquent constitue une réversion (FLYNN 1994). Dans les deux cas l'instabilité phylogénétique de ces caractères est frappante.

L'analyse d'une grande diversité de caractères, fossiles, morphologiques ou du développement (LUCKETT & HARTENBERGER 1985), aussi bien que moléculaires (CATZEFLIS *et al.* 1995, NEDBAL *et al*. 1996), pointe donc dans le même sens, à savoir des lignées bien définies, familles ou super-familles, mais dont les relations sont largement irrésolues. L'ensemble de ces données semble témoigner d'une radiation explosive très difficile, voire impossible, à résoudre en termes de dichotomies. Il est de plus frappant de constater que de nombreux problèmes non résolus avec des données morphologiques et fossiles ne le sont guère plus avec des données moléculaires. Ceci plaide fortement pour une radiation explosive de grandes lignées de Rongeurs.

1.2. Traits d'histoire de vie

Les Rongeurs sont généralement vus comme "*de petits mammifères diversifiés et terrestres, spécialisés dans le rognage, et avec une vitesse de reproduction élevée*" (HARTENBERGER 1985).

La plupart des Rongeurs sont en effet petits, quelques dizaines à centaines de grammes, et certaines espèces peuvent peser aussi peu que 2,5 g (*Mus minutoides*), bien que la plus grande, le Capybara (*Hydrochoerius hydrochoaerius*) atteigne 50 à 70 kg (NOWAK 1991). Une caractéristique frappante des Rongeurs actuels est leur diversité : "les Rongeurs sont presque mondialement distribués et leurs habitats sont nombreux et variés. Certains Rongeurs sont spécialisés dans une vie souterraine, beaucoup sont terrestres, d'autres sont arboricoles. Certains genres se déplacent en sautant, d'autres en courant, et d'autres encore en grimpant. Certains peuvent planer, et d'autres sont adaptés à une vie semi-aquatique (NOWAK 1991). On appelle traits d'histoire de vie les différents paramètres à la base des différentes stratégies évolutives : âge de maturité, fécondité, taux de survie, taux métabolique, masse corporelle, etc. (ROFF 1992).

Etant donné cette diversité des Rongeurs, faut-il renoncer à les décrire ? Un panorama extrêmement grossier de traits d'histoire de vie de Rongeurs montre que même si l'idée de petits mammifères à vitesse de reproduction élevée n'est pas exacte pour tous les Rongeurs, elle correspond à une certaine réalité. Ce sont surtout **les Muridés** qui correspondent à cette description : ils sont petits, voire très petits, à de rares exceptions près, ils ont une vitesse de reproduction élevée avec un nombre de portées toujours supérieur à une par an et un âge de maturité sexuelle qui n'atteint 12 mois que lorsque le milieu présente une contrainte saisonnière très forte, comme en milieu arctique. Leur petite taille corporelle et leur effectif important par portée ne sont dépassés que par certains insectivores (FONS *et al.* 1997). Ils correspondent à ce que les Rongeurs peuvent avoir de particulier par rapport aux autres mammifères et leur caractéristique première est l'adaptabilité.

A l'opposé, beaucoup d'**hystricognathes** ont une taille de l'ordre de quelques kilogrammes, une maturité sexuelle au-delà d'un an avec des portées d'effectif souvent peu important, c'est-à-dire la norme de la plupart des petits mammifères (Lagomorphes, Insectivores, petits carnivores, etc.). Malgré les noms que nous avons utilisé pour définir ces deux types de Rongeurs, ceux-ci ne sont pas strictement structurés selon la phylogénie, mais il est clair qu'une grande majorité des Muridés suit le premier schéma, et que la plupart des autres Rongeurs suivent le second.

Le temps de génération est une variable importante, mais difficile à définir. Il est lié à un certain nombre de traits d'histoire de vie : l'âge à la première reproduction, la distribution en âges de la procréation, la survie âge-spécifique ou la compétence parentale âge-spécifique (COCKBURN *et al.* 1990). En comparant ces paramètres entre espèces il est possible d'avoir une certaine idée des espèces à temps de génération long ou court. Il semble ainsi que des Rongeurs au régime alimentaire à base de graines (Sciuridae, Muridae, Heteromyidae) présentent plutôt des fécondités faibles et des taux de survie élevés, donc un temps de génération plutôt élevé, alors que des Rongeurs au régime alimentaire à base d'herbes et de feuilles (Cricetidae surtout), moins riches énergétiquement, présentent une forte fécondité et un taux de survie faible (EISENBERG 1981), donc un temps de génération plutôt plus court.

Mais la difficulté de ces estimations est rendue plus grande encore par la variabilité intra-spécifique : le Campagnol des pins *Microtus pinetorum* (Arvicolinae) par exemple a une à quatre portées par an en Louisiane, mais de quatre à six au Canada (NOWAK 1991).
Deux mécanismes peuvent expliquer la variabilité des traits d'histoire de vie : l'adaptation à différentes conditions de vie, et les contraintes phylogénétiques. C'est le premier mécanisme

qui est le plus souvent utilisé, sous l'hypothèse volontairement simplificatrice que l'évolution est une optimisation (ROFF 1992).

Par exemple, la physiologie de deux Otomyinae (Muridae) vivant dans un environnement aride diffère de celle de la plupart des Rongeurs désertiques (DU PLESSIS *et al.* 1989), mais est très similaire à celle des autres espèces de la sous-famille qui habite des milieux mésiques (= tempérés). Dans ce cas, il semble que l'adaptation aux conditions désertiques se soit faite par des modifications comportementales (DU PLESSIS *et al.* 1989) et non physiologiques. Ceci illustre à la fois la difficulté de tirer des règles pour l'ensemble des Rongeurs depuis l'étude de quelques modèles et la grande adaptabilité des Muridés. Pour prendre en compte ce problème, VASQUEZ (1996) a comparé le comportement de trois petits Sigmodontinae (Cricetidae) chiliens à celui des Heteromyidae nord-américains généralement pris comme modèles de comportement en milieu aride. Parmi les différences qui apparaissent, certaines peuvent être attribuées à l'adaptation à différents prédateurs, mais d'autres à des différences morphologiques entre les deux groupes de Rongeurs (= contraintes phylogénétiques).

Bien sûr, une grande part de la variabilité des traits d'histoire de vie des Rongeurs peut tout de même être attribuée à des mécanismes adaptatifs. Ainsi l'étude de 90 Muroidea (Muridae + Cricetidae) permet de les regrouper selon trois grandes stratégies écologiques qui ne suivent pas la phylogénie (KOTEJA & WEINER 1993), mais qui sont dans l'ordre décroissant des taux métaboliques :

• la stratégie "souris", exploitant une nourriture riche dans des habitats chauds et humides ou tempérés, comprenant surtout des Muridae et quelques Cricetidae,

• la stratégie "campagnol", exploitant une nourriture peu digestible dans des régions tempérées à froides, comprenant surtout des Cricetidae,

• la stratégie "hamster", exploitant une nourriture riche également, mais dans des milieux plutôt arides, ouverts, comprenant surtout des Cricetidae et quelques Muridae.

Ces résultats illustrent l'indépendance entre adaptation et phylogénie chez les Muroidea, au point que plusieurs genres (*Peromyscus*, *Phyllotis*, *Meriones* et *Rattus*) comprennent des espèces se rattachant aux deux stratégies "souris" et "hamster". Les taux métaboliques élevés pourraient être dus au développement de l'appareil digestif chez les stratégistes "campagnol", et à celui des muscles et du cerveau chez les stratégistes "souris" (KOTEJA & WEINER 1993). En effet, le taux métabolique connaît des adaptations organe-spécifiques, en relation avec la masse de ceux-ci (MCNAB 1988).

Mais en fait la grande diversité de traits d'histoire de vie s'appuie sur une grande plasticité morphologique, qui n'implique pas forcément de grands changements génétiques. Ainsi des différences morphologiques importantes entre Cricetidae peuvent-elles provenir de modifications mineures dans le développement (CREIGHTON & STRAUSS 1986). De même, des myomorphes[1] à morphologie spécialisée dans des modes de déplacement très différents, tels que la marche quadrupède (*Microtus socialis* : Arvicolinae), le saut (*Gerbillus dasyurus* et *Meriones tristami* : Gerbillidae), l'escalade (*Eliomys melanurus* : Gliridae) ou encore la marche bipèdes et le saut (*Jaculus orientalis* : Dipodidae), peuvent-ils se différencier tardivement dans le développement, après obtention de la morphologie adulte (EILAM 1997). Enfin, la variabilité de la masse des organes entre souches de *Mus musculus*, en corrélation avec le taux métabolique de ceux-ci (KONARZEWSKI & DIAMOND 1995), illustre de manière frappante le potentiel de variabilité, et donc d'adaptabilité, de certains Rongeurs. L'étude du développement montre donc que l'immense diversité des Rongeurs, ou du moins des myomorphes, est liée à une grande plasticité, qui permet leur adaptation à des milieux très divers.

Ainsi le morphe "écureuil volant" semble être apparu quatre fois indépendamment : les "écureuils volants" actuels sont des Sciuridae bien sûr, mais aussi des Anomaluridae, et des formes éteintes se retrouvent chez les Gliridae et dans le groupe fossile des Eomyidae (STORCH *et al*. 1996). D'autres formes ayant évolué de manière convergente incluent la locomotion bipède de type gerboise (Heteromyidae, Dipodidae, Muridae, Pedetidae) (KOTLER *et al*. 1994), l'adaptation au milieu aquatique (Castoridae, Cricetidae, Muridae, Myocastoridae, Hydrochaeridae) ou les "rats-taupes" (Muridae, Geomyidae, Myospalacidae, Bathyergidae) (EISENBERG 1981, NOWAK 1991).

Il existe sans doute globalement un compromis entre contraintes phylogénétiques et adaptatives, comme dans le cas des Sigmodontinae chiliens, qui certes diffèrent des Heteromyidae nord-américains par certains aspects typiques des deux groupes, mais partagent avec un grand nombre de Rongeurs la bipédie (de type "gerboise") comme adaptation convergente à l'exploitation de milieux désertiques ouverts (KOTLER *et al*. 1994, VASQUEZ 1996). De même, les "Cricetidés" sud-américains présentent-ils une certaine homogénéité due aux caractéristiques du groupe (poids faible, gestation courte, et forte fécondité), malgré une très forte diversité écologique et spécifique (BOZINOVIC &

[1] **Myomorphe** : Les myomorphes sont un sous-ordre de Rongeurs comprenant près du quart des espèces de mammifères. Les myomorphes sont caractérisés par la structure de leurs joues (deux muscles déplacés vers l'avant : le masseter médial et le masseter latéral) et celle de leurs molaires. Elle comprend notamment les Muridés, les loirs et les gerboises.

ROSENMANN 1988).

En conclusion

Les Rongeurs, notamment le rat et la souris, ont très souvent été des modèles importants dans l'étude des mécanismes de l'évolution moléculaire. Trois points méritent particulièrement d'être retenus :

- les Rongeurs présentent de nombreuses lignées bien définies, mais dont les relations sont très difficiles à résoudre, au point que la monophylie même du groupe est débattue. La très grande diversité spécifique des Rongeurs (42% des mammifères) est très mal répartie entre ces lignées, avec prés du tiers des espèces pour la seule famille des Muridés. Ce déséquilibre aussi bien que la mauvaise résolution de la phylogénie rendent très difficile la généralisation de phénomènes observés dans un petit nombre d'espèces, généralement des Muridés, à l'ensemble des Rongeurs,
- les Muridés évoluent très vite, aussi bien au niveau inter-qu'intra spécifique, aussi bien au niveau des traits d'histoire de vie que de mutations ponctuelles dans le génome. Cette rapidité se traduit à la fois par une importante diversité et par des originalités fortes par rapport aux autres mammifères. La plus grande partie des conclusions concernant "les Rongeurs" qui sont publiées concernent un petit nombre d'espèces de ce groupe (souris, rat), ce qui rend d'autant plus difficile leur généralisation,
- il existe très probablement des relations entre évolution moléculaire, traits d'histoire de vie et spéciation. Mais celles-ci ne sont pas simples à mettre en évidence, notamment en raison des corrélations entre variables (masse, taille de population, métabolisme, etc.) et de la non - indépendance de mesures effectuées sur des espèces liées par un processus historique de spéciation. La prodigieuse diversité des Rongeurs et leur utilisation en tant que modèle évolutif, que ce soit au niveau moléculaire ou organismique renforcent encore leur intérêt comme modèle.

2. Evolution et spéciation

L’évolution peut être définie succinctement comme une transformation graduelle de la composition génétique des populations. Une des étapes fondamentales de ce processus est la spéciation, qui érige des barrières d’isolement reproductif entre des populations ayant partagé un même pool génétique, les transformant en unités évolutives indépendantes. Ces nouvelles unités, ou espèces, continueront de diverger génétiquement les unes des autres en proportion des mutations différentes qu’elles incorporeront dans leurs pools génétiques respectifs.

Le déroulement de la spéciation, ainsi que ses mécanismes, ont fait l'objet de nombreuses hypothèses. Différents modèles ont été élaborés. Parmi ceux–ci, le modèle contenu dans la théorie de la spéciation géographique, développée par MAYR (1963), est celui qui possède la plus grande valeur explicative. Ce modèle postule que la première phase du processus de spéciation, c'est-à-dire la différenciation génétique des populations, ne peut se produire que dans des populations géographiquement isolées. Si la barrière géographique se maintient assez longtemps, un rétablissement ultérieur des contacts entre les populations différenciées ne conduira pas à une fusion des pools génétiques, mais au développement de mécanismes d'isolement reproducteur. Lorsque les barrières d'isolement reproducteur sont effectives, le processus de spéciation peut être considéré comme achevé.

L'avènement de la génétique biochimique, et en particulier le développement de la technique d'électrophorèse des protéines, ont permis de quantifier la variabilité génétique entre les populations et à l'intérieur de celles-ci (HUBBY & LEWONTIN 1966). L'étude du processus de spéciation était ainsi plus directement accessible à la génétique des populations. Les premiers travaux portant sur des populations naturelles ont révélé un degré de polymorphisme bien supérieur à ce que l'on attendait (HUBBY & LEWONTIN 1966). Il est alors apparu assez clairement que la spéciation, génétiquement parlant, résultait de la transformation du polymorphisme existant à l'intérieur des populations en variation entre populations. Cette continuité de la variation, de la population à l'espèce, a été démontrée par AYALA *et al.* (1974) dans le genre *Drosophila*. S'appuyant sur l'analyse de la composition génétique d'un grand nombre de populations appartenant à plusieurs espèces, semi-espèces et sous-espèces du groupe *Drosophila willistoni*, AYALA *et al.* (1974) propose un «paradigme de la spéciation » qui se révèle être conforme au modèle géographique de MAYR (1963). Ce paradigme décrit cinq degrés successifs de divergence évolutive. Le premier degré, celui des populations locales d'un même taxon, est caractérisé par une différenciation génétique quasi nulle. Le deuxième niveau correspond à des populations allopatriques qui, du fait d'un isolement géographique prolongé, ont divergé génétiquement au point de présenter les premiers signes d'un isolement reproducteur ; c'est le stade de la sous–espèce. Vient ensuite le stade de la semi-espèce, caractérisé par le développement d'un isolement sexuel (mécanismes prézygotiques) et la possibilité d'une coexistence sympatrique. Le quatrième niveau correspond à la notion d'espèces jumelles : en dépit d'une grande ressemblance morphologique, la différenciation génétique est importante et l'isolement reproducteur est total. Le cinquième degré est marqué par l'acquisition de différences morphologiques. La spéciation étant achevée, les espèces pourront continuer à diverger génétiquement.

Actuellement encore, plusieurs espèces et groupes d'espèces sont engagés dans un processus de diversification, qui se traduit par des variations chromosomiques ou morphologiques souvent localisées géographiquement. L'espèce *Microtus* (*Tericola*) *multiplex*, par exemple, comprend plusieurs formes chromosomiques, et trois sous-espèces. Le Campagnol des neiges, *Chionomys nivalis*, se distingue par une aire de répartition très morcelée, consistant en de nombreux isolats élevés généralement au rang de sous–espèces. Le Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus*, à partir d'un refuge ibérique, a recolonisé l'ensemble de l'Europe de l'ouest à la fin de la dernière glaciation (MICHAUX *et al.* 1998, 2003) et a été introduit par l'homme aux Baléares et en Afrique du Nord (LIBOIS *et al*. 2001). L'aire de répartition de cette lignée s'étend jusqu'en Ukraine et en Russie tandis qu'une lignée italo-balkanique est demeurée confinée au sud des Alpes et des Carpates. Une troisième lignée est particulière à la Sicile mais il s'agirait d'une souche italo-balkanique ancienne qui aurait subsisté alors qu'elles auraient été remplacées sur la péninsule par un petit nombre de lignées plus étroitement apparentées entre elles (MICHAUX *et al.* 2003). Cependant, des lignées de mulots ont probablement résisté dans d'autres refuges glaciaires, notamment dans un refuge situé au sud de la Mer du Nord (Irlande du Sud et voisinage de la mer des Wadden). Ces lignées ont probablement disparu suite à l'invasion postglaciaire des mulots « ibériques » mais ont transmis à ces derniers un nématode intestinal (*Heligmosomoides polygyrus*), qui avait eu le temps de se différencier (NIEBERDING *et al*. 2005).

Doit-on considérer toutes ces formes « locales » comme représentatives de stades intermédiaires du processus de spéciation ?

Quelle est l'influence de l'isolement géographique sur la différenciation génétique des populations ?

2.1. Relations entre évolution moléculaire et organismique

De manière générale, le génome nucléaire des Rongeurs, représentés par le Rat (*Rattus norvegicus*) et la Souris (*Mus musculus*) essentiellement, se caractérise par une évolution rapide par rapport aux autres mammifères : fréquence élevée des remaniements chromosomiques, des variations de répétitions dans les microsatellites, de l'érosion des îlots C+G, des substitutions, des insertions et délétions, et une structure particulière en isochores. Or les Rongeurs, et particulièrement les Muridés, sont caractérisés par un temps de génération souvent court ou encore un métabolisme élevé. D'où la question de savoir quels mécanismes, moléculaires ou non, peuvent être associés à ces particularismes de l'évolution des Rongeurs (ou des Muridés).

Il a par exemple été remarqué qu'il existait de manière générale un lien entre la taille du génome et différents traits d'histoire de vie : de grands génomes seraient associés à de grandes cellules, des cycles cellulaires longs, un développement lent, un temps de génération élevé et un métabolisme faible (CAVALIER-SMITH 1985). Or, dans l'état de nos connaissances, les Muridés tendent justement à avoir un génome plutôt petit, un développement rapide, un temps de génération court et un métabolisme élevé. Si cet effet a initialement été détecté chez des plantes et des amphibiens, VINOGRADOV (1995) l'a mis en évidence pour deux groupes d'amniotes, les oiseaux passereaux et les Rongeurs. La réalité fonctionnelle de cette liaison, notamment chez les Rongeurs, reste encore incertaine faute de données, ce qui illustre aussi les limitations de l'étude des interactions entre l'évolution au niveau du génome et à d'autres niveaux biologiques.

2.2. Causes d'une vitesse d'évolution rapide

Efficacité de la réparation

Pour expliquer les vitesses de substitution plus élevées chez le Rat et la Souris, BRITTEN (1986) a proposé une baisse d'efficacité de la réparation de l'ADN chez les Muridés. En effet, les cellules de Souris mises en culture sont très sensibles à "l'immortalisation", c'est-à-dire à l'apparition de mutations de type cancéreuse, beaucoup plus fréquentes que chez l'Homme (HOLLIDAY 1996).

Ce dernier envisage trois mécanismes permettant d'expliquer un taux de cancer plus important par année de vie chez les souris que chez l'homme :

• l'instabilité caryotypique chez la Souris (SILVER 1995),

• une différence dans l'efficacité de la réparation. Cette hypothèse est supportée par la forte sensibilité des cellules de souris aux mutagènes (HOLLIDAY 1996), et par l'absence de réparation du brin non transcrit après mutagenèse induite par les UV de cellules de hamster en culture, contrairement à ce qui est observé pour les cellules humaines (MELLON *et al.* 1987). Toutefois, au moins en ce qui concerne les UVC, les mécanismes de réparation dans des cellules de hamster ou humaines en culture ne semblent pas refléter fidèlement ce qui se produit en réaction à la lumière solaire *in vivo* (SAGE *et al.* 1996). Par ailleurs, la protection de l'ADN contre les radicaux libres semble moins bonne chez la Souris (HOLLIDAY 1996).

Métabolisme

Parmi les hypothèses de HOLLIDAY (1996) se trouve la protection contre les radicaux libres. Il semble en effet exister une relation entre le taux métabolique, tel qu'estimé

par la masse corporelle et la thermorégulation, et la vitesse de substitution (MARTIN & PALUMBI 1993), mais celle-ci ne concerne probablement que l'ADN mitochondrial. Cet effet n'a d'ailleurs pas été mis en évidence sur l'ADN nucléaire (MOOERS & HARVEY 1994). De plus, cet effet n'apparaît pas dans une analyse portant sur des gènes nucléaires et mitochondriaux de mammifères, où cette fois le taux métabolique est mesuré directement (BROMHAM *et al*. 1996). Il paraît donc improbable que ce soit le taux métabolique élevé des Muridés qui explique leur taux d'évolution moléculaire élevé. Rappelons que de toute façon ce paramètre est généralement corrélé avec la taille de population, donc l'intensité de sélection, et avec le temps de génération (OHTA 1992).

Temps de génération

WU & LI (1985) ont attribué la différence de vitesse qu'ils avaient observée à la différence de temps de génération entre des lignées de Rongeurs et de Primates. En effet, si le taux de substitution ne dépend que du taux de mutation (absence de sélection ; KIMURA 1983) et que la principale cause de mutation est constituée par les erreurs lors de la réplication de l'ADN, la vitesse de substitution devrait dépendre du nombre de divisions cellulaires par an, donc du nombre de réplications par an. Il ne s'agit donc pas véritablement dans l'hypothèse originale du temps de génération au sens propre, mais le terme est généralement utilisé dans la littérature pour désigner cet effet du nombre de réplications par an sur la vitesse d'évolution moléculaire.

S'il existe un tel effet du "temps de génération" sur les vitesses d'évolution moléculaire, il doit pouvoir être retrouvé dans d'autres comparaisons qu'homme /vache / rat + souris, espèces pour lesquelles l'ordre des vitesses semble bien suivre celui des temps de génération (LI *et al*. 1987). Toujours au sein des Mammifères, un ralentissement a été mis en évidence chez les Hominidés (WILSON *et al*. 1977, BRITTEN 1986, LI & TANIMURA 1987), qui présentent effectivement des temps de génération plus longs que les autres primates. Muridés, drosophiles et oursins semblent partager des temps de génération cellulaire court et des vitesses élevées, par rapport à nombre de Mammifères et d'Oiseaux (BRITTEN 1986, voir aussi HARLOW *et al*. 1988 pour les oursins). Des relations vitesse élevée / temps de génération court et vitesse faible / temps de génération long ont aussi été mis en évidence chez les oiseaux (SIBLEY & ALQUIST 1987) et les plantes monocotylédones (GAUT *et al.* 1997). A l'inverse, en comparant des Marsupiaux, SPRINGER & KIRSCH (1989) ont remarqué que l'espèce qui évolue le plus lentement avait le temps de génération le plus court. Mais il est probable que leur estimation du temps de génération a été très sous-évaluée pour

cette espèce (COCKBURN *et al.* 1990). Une approche moins directe, et moins sensible aux hypothèses de temps de divergence ou de relations phylogénétiques, a été développée pour mettre en évidence le rôle du nombre de divisions cellulaires sur la vitesse d'évolution moléculaire : si cette hypothèse est correcte, alors la plupart des mutations devraient se produire dans la lignée germinale qui présente le plus grand nombre de divisions cellulaires, c'est-à-dire la lignée spermatique pour les Mammifères (HALDANE 1935, CHARLESWORTH 1993).

Les séquences présentes sur différents types de chromosomes devraient alors évoluer à des vitesses différentes : Y > autosomal > X. C'est ce qui est effectivement observé (MIYATA *et al.* 1987, PAMILO & BIANCHI 1993, SHIMMIN *et al.* 1993, WOLFE & SHARP 1993). Les estimations du rapport de vitesses des lignées germinales mâle / femelle obtenues en comparant des séquences homologues (ZFX et ZFY essentiellement) varient de 1,8 à 6 (LI *et al*. 1996), selon les séquences et les espèces utilisées. Cette forte variabilité des estimations pourrait correspondre à des variations dans le rapport des nombres de divisions cellulaires dans les lignées germinales (CHANG *et al*. 1994), de l'ordre de 2 chez le Rat et la Souris (CHANG & LI 1995) contre 6 chez l'Homme (HUANG *et al.* 1997).

D'un point de vue plus mécaniste, la similitude des taux de mutations spontanées par génération cellulaire de cellules somatiques humaines en culture et de cellules germinales humaines in vivo (KUICK *et al.* 1992) plaide fortement pour la dépendance du taux de mutation sur le nombre de réplications cellulaires plutôt que sur le temps absolu. De plus, les taux de mutations spontanées de cellules germinales de Drosophile, de Souris et d'Homme sont similaires par génération (DROST & LEE 1995). Ces résultats impliquent que la source majeure de mutations est la réplication de l'ADN ou tout autre événement ne se produisant qu'une fois par cycle cellulaire germinal. Ils appuient donc fortement l'hypothèse du temps de génération telle que formulée par WU & LI (1985).

En conclusion il semble que l'hypothèse du temps de génération permet d'expliquer de manière simple qu'il y ait chez les Muridés une accélération des vitesses non seulement de substitution, mais aussi d'insertion et de délétion, ainsi que de réorganisation génomique (isochores, CpG, chromosomes) : si tous ces types de mutations s'accumulent en fonction du nombre de réplications de l'ADN, alors ils doivent augmenter ou diminuer en fréquence simultanément avec le nombre de divisions cellulaires par an. Si au contraire les différences de taux de substitution sont dues à un mécanisme particulier, alors d'autres mécanismes particuliers doivent être trouvés pour les fréquences élevées des autres types de mutation.

2.3. Spéciation et évolution du génome

Il apparaît particulièrement intéressant de comprendre les liens qui peuvent exister entre la diversité spécifique des Rongeurs et leurs taux d'évolution moléculaire élevés. Mais le handicap majeur de ce type d'étude est la faiblesse des données : si l'on dispose d'exemples d'espèces ou de groupes d'espèces de Rongeurs où la diversité est élevée, la même observation peut être faite dans d'autres ordres de Mammifères. Une comparaison rigoureuse n'est donc pas possible, mais nous allons essayer, à partir de quelques exemples, d'illustrer la concomitance, chez les Rongeurs, de traits moléculaires profondément originaux et d'une grande diversité spécifique. Si cette concomitance ne démontre pas l'existence d'un lien entre diversité spécifique et moléculaire chez les Rongeurs, elle la suggère de manière insistante.

La Souris domestique *Mus musculus domesticus* comprend de très nombreuses "races caryotypiques", c'est-à-dire des populations qui ne diffèrent, apparemment, que par leur nombre de chromosomes, de 2n = 22 à 2n = 38. Ces races ne sont pas morphologiquement distinctes, ni phylogénétiquement ni géographiquement groupées (NACHMAN *et al.* 1994). Il semble donc qu'elles soient apparues indépendamment et donc que la vitesse de différentiation caryotypique soit environ de deux ordres de grandeur plus élevée chez *M. m. domesticus* que chez la plupart des Mammifères (NACHMAN & SEARLE 1995). Ce résultat rappelle fortement les estimations de l'accélération des vitesses d'évolution moléculaire chez les Muridés, ainsi que la grande variabilité caryotypique entre Rongeurs. D'ailleurs, *M. musculus* présente également une grande diversité au niveau de nombreux marqueurs moléculaires nucléaires (SILVER *et al*. 1987, TUCKER *et al*. 1989, HORIUCHI *et al*. 1992, ARDLIE & SILVER 1996) et mitochondriaux (FERRIS *et al.* 1983, PRAGER *et al.* 1996). Cette diversité est géographiquement structurée (BOURSOT *et al.* 1993, PATNAIK *et al*. 1996), avec des zones d'incompatibilité génétique entre sous-espèces (FEL-CLAIR *et al.* 1996), ainsi que des populations centrales restées très polymorphiques (BOURSOT *et al.* 1993, ORTH *et al*. 1996). Globalement, il apparaît que *M. musculus* serait à la fois une espèce à évolution génomique très rapide et un exemple majeur d'espèce en voie de différentiation (processus de formation de plusieurs nouvelles espèces à partir d'une espèce ancestrale unique) (ORTH *et al.* 1996).

Les données de génétique des populations de Rongeurs sont dominées par la Souris, et peu d'autres études permettent de juger de la représentativité de ces observations. Pour le *Spalax ehrenbergi* (Spalacidés) une importante diversité caryotypique semble également associée à une radiation évolutive en cours (NEVO *et al.* 1990), avec sélection positive y compris au niveau de marqueurs moléculaires (NEVO *et al.* 1994). En dehors des Muridés, *Glirulus*

japonicus (Gliridés) présente au Japon des groupes géographiques aussi divergents que différentes espèces de Souris, et une divergence avec les espèces continentales de *Glirulus* comparable à celle entre *Rattus* et *Mus* (SUZUKI *et al*. 1997). Par contre la diversité entre des sous-espèces d'Ecureuils d'Abert *Sciurus aberti* (Sciuridés) n'apparaît pas particulièrement forte (WETTSTEIN *et al.* 1995). Enfin le polymorphisme entre populations de Muridés ne peut d'ailleurs pas toujours être lié à une évolution génomique rapide (JAAROLA & TEGELSTRÖM 1996). La spécificité évolutive des Rongeurs, et surtout des Muridés, ne se limite pas au niveau organismique. Elle se retrouve à différentes échelles d'organisation du génome. L'évolution du génome des Rongeurs sera considérée en partant de l'échelle la plus large (les chromosomes) pour arriver à la plus fine (les nucléotides).

2.3.1. Evolution chromosomique

Dans l'évolution des chromosomes**,** X et Y tiennent une place à part chez tous les Mammifères, en raison de leur rôle dans le déterminisme sexuel. Il est possible en effet qu'ils jouent un rôle important dans l'isolement reproducteur (NAGAMINE 1994). Deux gènes ont pu être considérés comme de bons candidats en raison de leur liaison au chromosome Y, ZFY/Zfy et SRY/Sry (notations Homme et autres Mammifères / Souris), le gène ZFY ayant été invalidé, le gène SRY est actuellement considéré comme le meilleur candidat à ce rôle (GOODFELLOW & LOVELL-BADGE 1993). Or aussi bien SRY que ZFY sont des gènes à copie unique chez tous les Mammifères étudiés, à l'exception des Muridés (PAMILO & O'NEILL 1997). Le nombre de copies de SRY varie en effet de 1 à 26 chez les Muridés étudiés (NAGAMINE 1994, LUNDRIGAN & TUCKER 1997). Ce nombre varie même au sein des Murinés, de 1 pour *Mus musculus* à 13 pour *Nannomys minutoides*, voire au sein du genre *Mus*, avec 6 copies pour *Mus cervicolor*. L'évolution rapide du nombre de copies de SRY chez les Muridés en particulier pourrait donc contribuer au rythme élevé de spéciation. Toutefois l'étude de la vitesse d'évolution de SRY chez des *Petrogales* (Diprotodontes, Macropodidés) suggère qu'il n'existe pas de sélection positive sur la divergence rapide de SRY, contrairement à ce qui avait été proposé (O'NEILL *et al.* 1997).

La variation du nombre de copies de ZFY est également importante entre Muridés, sans relation apparente avec le nombre de copies de SRY (NAGAMINE 1994). Il est à noter que, contrairement à SRY, ZFY n'est pas porté par le chromosome Y chez les Diprotodontes (GRAVES 1996). Beaucoup plus étonnant que le nombre élevé de copies de SRY chez certains Muridés, ce gène semble totalement absent dans au moins deux espèces de campagnols fouisseurs (JUST *et al.* 1995) : *Ellobius lutescens* et *E. tancrei* (Cricetidés,

Arvicolinés). Ces deux espèces n'ont pas de chromosome Y, ni de copie de SRY détectable ailleurs dans le génome, et pourtant présentent des mâles et des femelles, selon un mécanisme encore inconnu. *Ellobius* est considéré par NOWAK (1991) comme le genre de campagnol le plus spécialisé dans la vie souterraine, ce qui pourrait être en lien avec un changement du déterminisme sexuel qui reste à identifier.

La grande variabilité génomique, qui caractérise au moins certains Rongeurs, s'étend donc même au déterminisme sexuel, et apparaît ainsi comme un mécanisme évolutif majeur.

L'évolution moléculaire produit du polymorphisme et celui-ci contribue à la spéciation. Or ces trois phénomènes sont particulièrement rapides chez au moins certains Muridés. Il est difficile d'étendre cette relation à davantage de Rongeurs, puisque non seulement l'étude de l'évolution moléculaire, mais aussi paradoxalement l'étude du polymorphisme chez les Rongeurs échantillonne peu la grande diversité de ce groupe.

Chez les Rongeurs, la plupart des caryogrammes sont fondés sur l'étude des métaphases des cellules somatiques. De meilleures observations peuvent être réalisées par l'analyse des métaphases méiotiques et diploïdes. Le nombre et la morphologie des bivalents à la première division méiotique permettent de conformer le nombre de chromosomes, l'arrangement des paires d'autosomes et d'identifier les chromosomes sexuels. Ces données peuvent être vérifiées par l'étude de la seconde division méiotique. Les chromosomes peuvent être classés en plusieurs catégories en fonction de la position du centromère. Le centromère chez les chromosomes téléocentriques, acrocentriques (en I), sub-métacentriques, métacentriques (en V) est respectivement situé en position terminale, sub-terminale, sub-médiane et médiane.

Lors du réarrangement chromosomique de la méiose, les chromosomes peuvent subir des modifications importantes de structure : translocation réciproque, robertsonienne, fusion centrique, fusion centrique, fission centrique, inversions, péri- et paracentriques, hétérogénéité de condensation, duplication, délétion.

Selon VIEGAS-PEQUINOT *et al.* (1986) « l'évolution chromosomique des Rongeurs est fort complexe ». En effet, à l'exception des Sciuridés, toutes les familles étudiées présentent un tel taux de remaniements chromosomiques qu'il est impossible de retrouver l'homologie avec les caryotypes d'autres Mammifères et souvent même de reconstituer l'évolution des caryotypes au sein d'une même famille, notamment pour les Muridés et les Caviidés.

2.3.2. Structure et évolution de l'ADN génomique

L'ère du séquençage des génomes complets de vertébrés a ouvert de nouvelles perspectives en évolution moléculaire. La majorité du génome des vertébrés est contenu dans

le noyau de la cellule (=génome nucléaire). Cependant, chaque cellule contient plusieurs mitochondries, contenant chacune plusieurs copies du génome mitochondrial ou chondriome. Chaque cellule somatique comporte environ 200 à 1700 copies d'ADN mitochondrial (ADNmt) selon le type de tissu (HOLLAND & PARSONS 1999). Le séquençage de l'ADN mitochondrial, du fait de l'existence d'un grand nombre de copies, peut être réalisé sur des échantillons même très dégradés. Le génome mitochondrial de la souris a été séquencé complètement pour la première fois en 1981 (BIBB et al. 1981).

L'ADN mitochondrial des mammifères est une molécule très compacte d'ADN circulaire. Cette molécule est détaillée dans la partie « matériel et méthodes ».

L'utilisation de l'ADNmt est devenue de plus en plus fréquentes dans les études de génétique des populations et de phylogéographie ; d'abord par les développements de la méthodologie d'isolement de l'ADNmt et l'utilisation d'enzymes de restriction pour détecter des différences de nucléotides (LANSMAN *et al*. 1981) et puis avec l'amélioration de la technique PCR (Polymerase Chain Reaction) et l'utilisation des amorces universelles (KOCHER *et al.* 1989).

La région de contrôle, qui inclut la zone D-loop présente un degré de variations inter-individus relativement important. Le polymorphisme est lié principalement à des variations dans la composition en nucléotides (polymorphisme de structure). Chez *Mus musculus*, la longueur total de la région de contrôle est de 900 pb (paires de bases) (BIBB *et al*. 1981). La variation de la longueur entre sous-espèces a été attribuée à la variation du nombre de répétitions en tandem et d'une insertion /délétion (indel) de 76 pb et aussi d'autres petits indels qui se trouvent habituellement dans les 5'et 3' terminaux de la région de contrôle.

Dans la région de contrôle de la souris, une estimation récente a montré un taux de substitution 2-3 fois plus élevé que le reste de l'ADNmt (GOIOS *et al*. 2007). De plus le taux de mutation de l'ADNmt est 10 à 20 fois supérieur à celui de l'ADN génomique nucléaire du rat (SCHLICK *et al.* 2006). Ceci est probablement dû à un défaut de correction par les polymérases de l'ADNmt et au manque d'un système efficace de réparation dans les mitochondries (LYNCH *et al.* 2006).

3. Fragmentation et isolement géographique

La plupart des espèces actuelles ont vu leur habitat se transformer, du fait de changements climatiques passés ou plus récemment, du fait de changements dans les activités humaines. Nous étions 5 millions d'êtres humains aux débuts de l'agriculture (il y a environ 10 000 ans), nous sommes 6 milliards aujourd'hui. Une telle expansion démographique a

bien sûr eu des effets sur les autres espèces animales et végétales, ne serait-ce que par l'augmentation des territoires anthropisés et la réduction concomitante d'habitats naturels qui l'ont accompagnée. La moitié des extinctions connues depuis 1600 sont intervenues au XXè siècle. Au cours des 50 prochaines années, la moitié des espèces actuelles pourrait disparaître.

L'impact de l'homme sur les paysages écologiques est détectable, selon les données paléoécologiques, depuis environ 6000 ans en Europe occidentale. Néanmoins, l'évolution récente des paysages se caractérise par une augmentation croissante, des surfaces habitées, et l'introduction de cultures et d'espèces exotiques susceptibles d'interagir directement avec les espèces sauvages locales. La manière dont des populations subdivisées persistent et évoluent dans de tels habitats instables et hétérogènes reste encore mal comprise, d'un point de vue tant théorique qu'empirique. Le but de notre étude est de mieux comprendre comment évoluent les populations de souris dans un tel contexte et quelles sont les circonstances qui favorisent leur persistance et leur adaptation à de nouvelles conditions, voire leur évolution vers une spécialisation accrue (pouvant même mener à de nouvelles espèces). Des modèles théoriques généraux sont développés afin de mieux décrire comment flux de gènes et phénomènes de sélection interagissent dans des populations subdivisées et hétérogènes.

La fragmentation d'une population peut être décrite par la taille et le nombre des fragments ainsi que par l'isolement de ces fragments (qui détermine les flux de gènes entre sous–populations). Des études ont été réalisées sur les conséquences d'une réduction des échanges génétiques en fonction du degré de fragmentation initial d'une population (soit très subdivisée, moyennement subdivisée ou peu subdivisée) et également les conséquences de la fragmentation différent à court et à long terme et selon le degré initial de fragmentation du paysage (COOK *et al.* 2000).

Les effets de la fragmentation comportent d'une part des effets sur la qualité des patches d'habitat, et d'autre part des effets sur la capacité des organismes à les utiliser, les deux n'étant pas nécessairement indépendants. La réponse à la fragmentation dépend notamment du rapport entre l'échelle de l'hétérogénéité (taille des patches, distance entre patches) et les capacités de déplacement des organismes. Lorsque la distance entre patches est élevée au regard de la mobilité, les patches d'habitats favorables devraient être plus difficiles à atteindre et / ou à percevoir (LIMA & ZOLLNER 1986, WIENS 2000). Ceci résulte classiquement en une diminution de la proportion d'individus dispersant vers (ou à partir de) un habitat isolé (DIFFENDORFER *et al.* 1995) et dans l'augmentation des distances à parcourir et probablement des coûts associés (énergétique, risque de prédation,

etc.) (TURCOTTE & DESROCHERS 2005). Par conséquent, les habitats favorables peuvent être vus comme des îles plus ou moins isolées. L'application de la théorie de la biogéographie des îles et de la théorie des métapopulations à la fragmentation de l'habitat a connu un certain succès (ANDREN 1994, COOK *et al.* 2002), en considérant les patches d'habitat favorable (les « îles »), dans un environnement d'habitats défavorables, nommé « matrice paysagère » (l'« océan »). Dans ce cas, la connectivité (habitats servant de corridors de déplacement) est souvent prise en compte, au lieu de la simple distance linéaire entre fragments (LINDENMAYER *et al.* 2003).

L'isolement par la distance, ou par des barrières au déplacement, comme un habitat défavorable ou une rivière, est souvent capable de prédire la probabilité d'utilisation d'un fragment d'habitat (SEKERCIOGLU *et al.* 2002), à condition que l'espèce étudiée ne soit pas également présente dans la matrice (COOK *et al.* 2002) et qu'elle soit sensible à la taille des patches. ANDREN (1994) trouve que dans un paysage fragmenté, l'abondance d'une espèce est proportionnelle à la quantité d'habitat favorable restant lorsque la proportion de cet habitat demeure supérieure à 30%. L'effet de la taille des patches peut s'expliquer par plusieurs processus. Pour des fragments extrêmement réduits, un animal sera dans l'impossibilité de se maintenir dans un habitat qui ne contient pas son minimum vital de ressources (ANDRÈN 1994). Dans des cas moins extrêmes, la densité peut être simplement moins élevée qu'attendu d'après la surface d'habitat disponible, ce qui est fréquent, notamment pour des espèces forestières sensibles aux effets de bordure (WATSON *et al.* 2004). Cet effet est classiquement associé à un taux de prédation plus élevé en bordure de forêt (BATARY & BALDI 2004). D'autres études suggèrent que l'effet de la fragmentation serait plus généralement dû à des ressources alimentaires plus limitées dans les plus petits patches (ZANETTE. *et al.* 2000). En outre, la réduction des habitats par fragmentation aura des effets comparativement différents selon que les espèces sont généralistes (réduction de la taille de la population proportionnelle à la diminution de l'habitat), spécialistes des bordures d'habitat (moins affectées) ou spécialistes de l'intérieur (plus affectées) (BENDER *et al.* 1998).

4. Diversité et fragmentation des habitats

L'expression « Diversité Biologique » a été inventée en 1980 par Thomas Lovejoy, biologiste américain spécialiste de l'Amazonie. Biodiversité, contraction de « diversité biologique » est un néologisme de W.G. Rosen, intuité lors de la préparation du *National Forum on Biological Diversity* organisé par le National Research Council en 1986. C'est

ensuite WILSON & PETE (1988) qui les premiers publièrent ce mot en intitulant le compte rendu de ce forum, le mot « Biodiversity » ayant été jugé plus efficace en terme de communication. WILSON (2000) la définira comme la diversité de toutes les formes du vivant. Certains parlent aujourd'hui de la théorie de la biodiversité dont les deux principaux objectifs seraient de comprendre la structuration des systèmes naturels, leur fonctionnement et les mécanismes qui ont permis leur mise en œuvre. BARBAULT (1997) la qualifie de véritable « concept en émergence » « qui déborde le champ de la biologie pour interpeller l'Homme – l'Homme dépendant de la biodiversité et cause de son érosion accélérée, l'Homme responsable devant les générations futures de sa gestion des ressources de la planète ». Depuis 1992, le terme et le concept sont très utilisés par les scientifiques, les biologistes, les écologues, les écologistes, les dirigeants politiques et les citoyens. L'utilisation du terme coïncide avec la prise de conscience de l'extinction d'espèces au cours des dernières décennies du XXe siècle.

La biodiversité est généralement évaluée à trois niveaux : gènes, espèces et écosystèmes. Ces niveaux reliés entre eux, sont suffisamment distincts pour que chacun puisse être étudié seul. Cette articulation en trois paliers est commode et bien utile pour les besoins des recherches. Qu'elles soient théoriques ou expérimentales, la majorité des études s'intéressent au niveau spécifique (celui des espèces), car c'est le niveau le plus abordable tant sur le plan conceptuel que pratique.

4.1. La diversité génétique

La diversité génétique est généralement appréhendée comme la diversité biologique au niveau populationnel. HERZOG (2000) dit qu'elle est le fondement de la stabilité et de l'adaptabilité des populations et donc un facteur de première importance en biologie de la conservation pour les espèces menacées. La perte de diversité génétique (consanguinité et dérive) généralement liée à la réduction de l'effectif d'une population est, selon certains, une des causes majeurs des extinctions, surtout pour les petites populations (FRANKEL & SOULE 1981, CAUGHLEY & GUNN 1996, BALLOU 1997, HEDRICK & KALINOWSKI 2000). La faible variabilité génétique ne permettrait pas aux organismes de continuer d'évoluer pour s'adapter aux modifications du milieu (FRANKEL & SOULE 1981). La consanguinité a deux effets liés mais distincts : la diminution de l'hétérozygotie moyenne et la dérive génétique. Elle conduit à l'homozygotie et nous apparaît comme un phénomène frappant du fait qu'elle s'exprime chez l'homme par des maladies génétiques.

Les effets de la consanguinité et de la dérive génétique sont toujours présentés en termes de multiplication de gènes délétères et de perte de gènes pouvant être source d'adaptation. Or la consanguinité peut également engendrer une homozygotie « positive » dans le cas où elle élimine des gènes défectueux et le capital génétique de la population ne s'en trouvera que renforcé. La dérive génétique, par le tri aléatoire de certains allèles, permettra également parfois l'élimination d'allèles délétères. La propagation de « bons » gènes par appariements consanguins a été une méthode utilisée pour un programme de reproduction en captivité de la Gazelle de Speke (*Gazella spekei*) (TEMPLETON & READ 1984). D'autres travaux, LACY (1992) ont démontré la forte variation non prédictible des effets de la consanguinité chez la Souris. Enfin, GRAY (2000), souligne très justement que la diversité génétique caractérise pour un généticien une espèce ou un groupe d'espèces et se restreint à une séquence d'ADN du génome. Il est aisément compréhensible que cette limitation à des sous-ensembles est quasi inévitable pour pouvoir faire des comparaisons, mais de fait ce concept de diversité génétique ne prend sens que dans le cadre de ces comparaisons. Et il ne faut pas occulter que l'image que nous avons au niveau du polymorphisme génétique d'une espèce ou d'une population, n'est peut-être qu'un « reflet flou, ou même distordu, de la variété génétique réelle » (GRAY 2000). Or actuellement le lien entre des génotypes et une valeur adaptative est encore fréquent.

4.2. La diversité spécifique

L'espèce est l'unité qui offre la meilleure prise à la conceptualisation. La diversité spécifique prend en compte le nombre d'espèces d'un peuplement (sa richesse spécifique) mais également l'abondance relative de chacune d'elles. Divers indices, tels que l'indice probabiliste de Simpson ou l'indice de Shannon, sont utilisés pour la mesurer.

4.3. La diversité écosystémique

La diversité écosystémique caractérise des écosystèmes définis comme des ensembles formés par une communauté d'êtres vivants (biocénose) et leur environnement géologique, pédologique et atmosphérique (biotope). Ces éléments constituant l'écosystème développent un réseau d'interdépendances permettant le maintien et le développement de la vie. L'approche écosystémique est une façon de percevoir à la fois l'arbre et la forêt, sans que le premier masque la seconde. L'arbre est perçu comme une configuration d'interactions appropriée aux conditions de vie dans la forêt en compagnonnage avec d'autres arbres qui forment sa niche écologique.

Il existe une relation entre la diversité écosystémique d'un territoire et l'étendue moyenne des écosystèmes présents, leur contiguïté et leur arrangement spatial. L'existence d'un écosystème étant liée à des conditions abiotiques directes, et la diversité des conditions abiotiques étant principalement le reflet de variations topographiques, la diversité des écosystèmes d'une région est étroitement liée à des conditions orographiques.

Le thème de la fragmentation des habitats naturels est un sujet d'une grande actualité. Même si leurs conclusions ne sont pas toujours généralisables parce que «l'effet surface» et «l'effet d'isolement» des «îles d'habitats» sont variables selon les groupes, les régions et la proportion d'habitat d'origine perdu, de nombreuses études font état d'une réduction des diversités spécifiques sur ces petits espaces morcelés. La fragmentation des habitats a des conséquences sur les diversités locales (*alpha*) et régionale (*gamma*) et sur la structure des peuplements. Les variations dans l'espace et le temps de la diversité écosystémique sont encore mal comprises et sont actuellement les sujets de réflexion de nombreux scientifiques. Ces variations ont cependant une importance évidente pour la gestion et la protection de la diversité biologique.

Un problème fondamental se pose ici, celui de l'unité de mesure, qui doit nécessairement être l'unité utilisée pour quantifier la diversité au plus bas échelon d'organisation : le gène. Il est possible de quantifier, sur la même échelle et avec des techniques compatibles, la différenciation entre gènes d'une même espèce et entre gènes d'espèces différentes. L'intégration des niveaux intra- et interspécifiques de la diversité biologique, bien que complexe mathématiquement, semble donc possible. Par contre, il n'est pas du tout probable de quantifier la diversité écosystémique sur une échelle de divergence génétique. Il est donc difficile d'intégrer les trois niveaux de diversité biologique (NOSS, 1990).

Les indices relatifs à la diversité génétique, spécifique et écosystémique constituent une ressource pour l'étude et la gestion de la diversité. Les géographes doivent prendre part à ce grand projet scientifique car ils en ont les moyens. L'apport des outils et des techniques d'analyse spatiale et de cartographie est fondamental pour l'étude de la biodiversité. L'étude et la conservation de la biodiversité ne peut être réalisée que globalement et de manière interdisciplinaire. Il s'agit d'un enjeu majeur que sciences de la nature et sciences de l'homme et de la société doivent mener à bien.

5. Stabilité de développement et conditions du milieu

La stabilité de développement correspond à l'aptitude des organismes à corriger et minimiser les effets des diverses sources de perturbation du développement (LEARY & ALLENDORF 1989), c'est-à-dire à contrôler leur développement et obtenir la morphologie génétiquement déterminée.

Des conditions particulièrement stressantes, imposées par l'environnement physique et biologique, peuvent entraîner des erreurs lors du développement d'un organisme (PARSONS 1990).

La stabilité de développement d'un organisme se reflète dans la capacité d'un organisme à produire une morphologie parfaite sous une série particulière de conditions environnementales (ZAKHAROV 1992). Cette définition distingue bien la stabilité de développement de la canalisation. La canalisation reflète la capacité d'une structure de se développer selon une trajectoire développementale idéale sous une variété de conditions environnementales (WADDINGTON 1940). Un trait fortement canalisé montrera une faible plasticité phénotypique en réponse à différents milieux (environnements), la plasticité phénotypique correspondant à la capacité pour un trait produit par des génotypes identiques de montrer différents phénotypes sous différentes conditions environnementales.

L'importance de l'instabilité de développement est conditionnée par la nature des environnements, interne et externe, des organismes. Parmi les facteurs environnementaux ont été invoqués : la pollution et la dégradation de la qualité de l'habitat comme la présence de toxines (LEARY & ALLENDORF 1989), les valeurs extrêmes des facteurs abiotiques comme la température (PARSONS 1990), des changements de conditions environnementales (LEARY & ALLENDORF 1989). L'effet de ces facteurs sur le développement des organismes détermine un stress d'origine environnementale. S'y ajoutent des facteurs internes à l'organisme qui conditionnent un stress d'origine génétique parmi lesquels interviennent : l'hétérozygotie (PARSONS 1990), l'hybridation (LEARY & ALLENDORF 1989), l'incorporation de gènes mutants (LEARY & ALLENDORF 1989) ; mais également les phénomènes épigénétiques : cascades d'interactions entre produits des gènes qui contrôlent indirectement le développement et peuvent amplifier l'instabilité de développement (EVANS & MARSHALL 1996). De nombreux auteurs (LEARY & ALLENDORF 1989, PARSONS 1990) ont avancés que le degré d'asymétrie fluctuante de traits morphologiques peut fournir une indication précise des stress environnementaux et /ou génétiques subis par les organismes. La fragmentation de l'habitat a amené à la subdivision des populations en petites communautés plus ou moins isolées par des barrières physiques

comme les routes ou des discontinuités du milieu. Ces subpopulations sont beaucoup plus sensibles aux différentes sources de stress qu'elles soient génétiques (augmentation de la consanguinité par exemple) ou environnementales (diminution des ressources alimentaires, compétition plus intense). Tous ces facteurs entraînent une baisse de la variabilité génétique, cause principale de la disparition des petites populations (WAUTERS *et al.* 1996).

6. Objectifs de l'étude

Le but de ce travail est la compréhension des mécanismes du fonctionnement écologique des populations de souris (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*) et de Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) de l'échelle stationnelle en Kabylie du Djurdjura (Algérie) à l'échelle de l'aire de répartition ainsi que l'identification des paramètres régissant la répartition de ces espèces. Les différentes analyses sont menées sur différentes échelles de perception (stationnelle, régionale et continentale) en intégrant à chacun de ces niveaux des données morphométriques, écologiques, génétiques, voire paléo-géographiques. En menant une approche pluridisciplinaire, nous avons pour objectif principal l'analyse d'éventuelles modifications liées à la fragmentation des milieux et de leur interprétation en termes évolutifs. Nous présenterons notre travail en plusieurs chapitres avec insertion de cinq articles à partir du troisième chapitre. Il sera sujet dans le **second chapitre**, de la description, en premier lieu des caractéristiques biologiques des populations de souris étudiées, des sites d'étude et la description du matériel et méthodes utilisées. Afin d'identifier les deux espèces jumelles et sympatriques de Souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* le **chapitre III**, *article 1*, présentera les résultats d'analyses morphologiques et crâniométriques qui font ressortir les variables les plus discriminantes à l'aide d'analyses statistiques.

Etant donné que les espèces jumelles sont des espèces biologiques (MAYR 1974), c'est-à-dire isolées d'un point de vue reproducteur, mais morphologiquement indiscernable. Cette similitude morphologique entraîne certaines difficultés dans plusieurs domaines. Dans le domaine de la systématique car elles ont été souvent regroupées dans une même espèce. Dans le domaine de l'écologie, tant pour les études éco-éthologiques que biogéographiques, les résultats peuvent être fortement biaisés, surtout si les espèces en question vivent en sympatrie ou parapatrie. Les études ont montré de nombreux cas de sympatrie d'espèces jumelles avec souvent l'une des espèces plus largement répandue que l'autre et généralement des caractéristiques éco-éthologiques différentes. Les espèces jumelles constituent souvent de bons modèles biologiques dans le cadre de la compréhension des mécanismes de l'évolution. Malgré de très fortes différences chromosomiques (VOLOBOUEV 1998), le manque de

différentiation morphologique reflète une différentiation récente, il est alors possible de mettre en évidence des traces de phénomènes qui ont mené à leur spéciation.

L'étude comparée du régime alimentaire du Mulot sylvestre selon les trois grands types d'items alimentaire dans trois biotopes, forêt de chêne, maquis et zone cultivée en Kabylie du Djurdjura au cours d'un cycle annuel, présentée dans le **chapitre IV** *article 2*, permet de donner des précisions qualitatives et quantitative de son régime alimentaire dans cette région et d'évaluer les conséquences des activités anthropiques et l'influence de la fragmentation du milieu dans la répartition des ressources alimentaires et par conséquent sur le développement et la taille des individus.

Dans le **chapitre V** *article 3*, la comparaison entre les habitats a été élargie à d'autres variables individuelles et populationnelles comme le développement (asymétrie fluctuante). une étude de l'asymétrie fluctuante chez le Mulot sylvestre comme révélateur d'instabilité de développement différentielle sera abordée afin de tester l'influence de stress potentiels sur la morphologie et l'architecture des populations locales de mulots et l'importance de la variabilité de trois populations issues d'environnements contrastés. Cette analyse permettra de déterminer si les plus fortes asymétries sont bien corrélées avec les conditions les plus stressantes pour l'espèce et de mieux comprendre les mécanismes responsables de la stabilité de développement et en particulier de savoir si un individu était capable au cours de son ontogenèse de modifier et/ou d'ajuster les niveaux de cette fonction. Il sera également question de déterminer les caractères dentaires et crâniens les plus sensibles à ces stress. Les enjeux sont importants puisque la façon dont la stabilité de développement varie durant le développement des organismes peut être utilisée pour déterminer les contributions relatives des facteurs primordiaux intrinsèques (contraintes, conditions génétiques) et extrinsèques (environnement).

Le **chapitre VI** *article 4* analyse d'abord la variabilité mophométrique de la Souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus* à l'échelle locale Kabylie du Djurdjura (Algérie) puis à une échelle régionale (Maroc, Tunisie, Espagne et France). Utilisant la morphométrie crânienne et mandibulaire, cette approche permettra de comparer les populations de *M. spretus* de l'échelle stationnelle en Kabylie du Djurdjura puis à l'échelle de l'aire de répartition, déterminer les différences entre les populations d'Algérie, des autres pays du Maghreb et d'Europe, décomposer les variabilité phénotypiques et enfin aborder les différences micro et macrogéographiques.

Par un travail sur la variabilité génétique chez les deux espèces du genre *Mus* **chapitre VII** *article 5*, nous cherchons à comprendre quelle est l'importance de la nature de

la variabilité génétique chez *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus* phylogénétiquement proches mais très différentes par leur mode de vie et quelles sont en particulier les caractéristiques génétiques de ces deux espèces de Kabylie par rapport aux même espèces des autres pays du Maghreb et d'Europe. Cette approche sera peut être un moyen pour préciser la nature des mécanismes évolutives ayant conduit à la distribution géographique du polymorphisme dans chacune d'elle, en fonction de ce qui est connu sur leur biologie et leur écologie. Nous nous attacherons enfin, dans la discussion générale à synthétiser les résultats en fonction des grands thèmes étudiés.

CHAPITRE II

I. LES MODELES BIOLOGIQUES

Les modèles retenus sont des rongeurs, de la famille des muridés plus particulièrement deux espèces non anthropophiles *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 et la Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* Lataste, 1883. Ce sont les plus communs dans les plaines littorales et la zone boisée d'Algérie (KOWALSKI & KOWALSKA 1991, KHIDAS 1993, 1998) et une espèce commensale la Souris domestique *Mus musculus domesticus* (SCHWARZ & SCHWARZ 1943). Ces espèces tiennent une place importante dans le fonctionnement des écosystèmes.

1. Présentation du genre *Apodemus*

Le genre *Apodemus* regroupe les Muridés dominants de la région paléarctique. Il est représenté par vingt (20) espèces (MUSSER & CARLETON 2005). Selon ANDERSON et JONES (1984) *Apodemus* est en fait un genre qui comprend trois groupes systématiques à savoir *Sylvaemus* Ognev, 1929 (= *Nemomys* Thomas, 1924) ; *Alsomys* Dukelski, 1928 et *Petromys* Martino, 1934 (= *Karstomys* Martino, 1939), les travaux réalisés au cours de la dernière décennie ont abouti à la révision de la systématique du genre *Apodemus*. MEZHZHERIN (1997) distingue deux sous-genres *Apodemus* et *Alsomys* pour l'est de la région paléarctique et deux autres sous-genres *Sylvaemus* et *Karstomys* pour l'Ouest. MEZHZHERIN affecte le Mulot sylvestre au genre *Sylvaemus* Ognev, 1929 et le nomme *Sylvaemus sylvaticus.*

Selon SAINT GIRONS (1972), le premier auteur qui mentionne le Mulot en Afrique du Nord est POIRET (1789). Plus tard WATERHOUSE (1837, *in* SAINTGIRONS 1972) décrit *Mus hayi* (*Apodemus sylvaticus*) du Maroc. POMEL (1856, *in* SAINTGIRONS, 1972) nomme *Mus algirus* (*Apodemus sylvaticus hayi*) parmi des rongeurs récoltés dans la région d'Oran (ALGERIE).

Selon KOWALSKI & KOWALSKA (1991), la plupart des auteurs estiment que POMEL a bien décrit des mulots. Cependant sa description n'est pas entièrement satisfaisante ; certains caractères s'appliquent aux mulots (parfois une tache rousse à la poitrine), d'autres évoquent plutôt les souris (oreilles presque rondes et courtes) ; il en est de

même des dimensions: « le corps 75 mm ; la queue 60 mm ». POMEL a vraisemblablement décrit *Mus algirus*, d'après une collection hétérogène où un petit nombre de mulots était mélangé à un plus grand nombre de souris (*Mus musculus, Mus spretus*). KOBELT (1886, *in* SAINT GIRONS 1972) estime que *Mus algirus* est synonyme de *Mus sylvaticus* et ne retient qu'une sous-espèce, *Mus sylvaticus hayi*.

Auparavant, les zoologistes ont été d'avis que les populations de mulot sylvestre d'Algérie sont différentes de celles du Maroc, de Tunisie et d'Europe, et ils lui ont attribué le nom de sous espèce *Apodemus sylvaticus algirus*. SAINT GIRONS & VAN BREE (1963) ont décrit une nouvelle sous-espèce, *A. s. rufescens*. Ces auteurs supposent qu'en Algérie, il existe deux sous-espèces *d'Apodemus sylvaticus* : l'une habite les régions méditerranéennes du Maghreb *A. sylvaticus hayi* (WATERHOUSE, 1837) et l'autre, *A. sylvaticus rufescens* SAINT GIRONS & VAN BREE 1963, habite les Hauts Plateaux en Algérie et les forêts arides au Maroc. KOCK & FELTEN (1980), après avoir étudié la première série de spécimens de *A. s. rufescens* ont constaté qu'ils ne diffèrent pas des individus des régions côtières d'Algérie. Le genre *Apodemus* est représenté en Afrique du Nord par une seule espèce *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758.

1.1. Le Mulot sylvestre Apodemus sylvaticus (Linnaeus, 1758)

1.1.1. Origine et évolution

C'est à partir d'un refuge ibérique que *Apodemus sylvaticus* a recolonisé l'ensemble de l'Europe de l'ouest à la fin de la dernière glaciation (MICHAUX *et al.* 1998, 2003). La

grande divergence génétique observée entre les animaux d'Europe de l'Ouest et ceux de la péninsule italienne a également permis de montrer que la chaîne des Alpes joue le rôle de barrière biogéographique infranchissable pour le mulot (MICHAUX *et al.* 1996a). Au contraire, la chaîne pyrénéenne ne semble pas joué ce rôle. La grande proximité génétique observée entre les animaux de Corse, de Sardaigne, d'Elbe et d'Italie péninsulaire ne laisse aucun doute quant à la parenté étroite de ces populations et de la colonisation récente de ces îles par le Mulot (au plus 5000 ans). Au contraire, les animaux de l'archipel des Baléares, de Porquerolles, de Port-Cros et des petites îles atlantiques ont sans conteste une origine ouest européenne. Les mulots d'Afrique du Nord divergent nettement de l'ensemble des populations européennes tant génétiquement que morphologiquement. Ceci laisse penser à une colonisation ancienne du nord de l'Afrique à partir de l'Europe ou à une colonisation plus récente, effectuée à partir de populations orientales (Balkans, Grèce), déjà divergentes des animaux d'Europe occidentale (DOBSON 1998, DOBSON & WRIGHT 2000, LIBOIS *et al.* 2001).

1.1.2. Morphologie

Le Mulot sylvestre d'Afrique du Nord (*Apodemus sylvaticus*) est peu différent de la forme européenne. Il se distingue de la souris par une taille et une tête plus fortes ; des yeux saillants et des pattes postérieures plus longues. La coloration est gris fauve plus ou moins brunâtre. La gorge et le ventre sont blancs avec parfois une tache rousse sur la poitrine. Le pelage dorsal est de couleur variable en fonction du biotope : gris foncé chez les spécimens de haute montagne, il s'éclaircit et devient plus fauve dans les régions sèches (AULAGNIER & THEVENOT 1986). La queue, sans pinceau terminal, est aussi longue ou sub-égale à la longueur du corps, et parsemée de poils rares et courts qui ne cachent pas les anneaux. La queue des mulots est très fragile : à la moindre pression elle se détache (PETTER & SAINT GIRONS 1965). Les pattes postérieures sont plus longues (RODE 1948). Les deux premières molaires supérieures présentent trois boucles internes d'émail (RODE 1948).

1.1.3. Répartition

Le Mulot sylvestre compte parmi les rongeurs les plus largement répandus puisqu'il occupe toute l'Europe et l'Asie tempérée (CORBET 1978). C'est un mauvais indicateur biogéographique puisqu'il est présent dans pratiquement tous les milieux situés à des altitudes allant du niveau de la mer jusqu'à 2000 m (FONS *et al.*1980).

Au Maghreb, il est assez répandu en Algérie et au Maroc (KOWALSKI 1985, AULAGNIER & THEVENOT 1986). En Tunisie le mulot n'existe que dans le nord et l'ouest BERNARD 1969). Il est absent en Libye et en Egypte. Il semble donc que ce soit bien le caractère de plus en plus désertique du biotope qui arrête son expansion au sud comme à l'est.

1.1.4. Répartition en Algérie

KOWALSKI (1985) a capturé cet animal dans plusieurs localités des zones côtières, les montagnes de l'Atlas Tellien et les montagnes de l'Atlas saharien, depuis le niveau de la mer jusqu'à 2000m d'altitude (les montagnes des Aurès). Selon KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991) et KHIDAS (1998), le mulot vit exclusivement en forêt, en maquis et en haute altitude, comme en montagnes du Djurdjura où il a été trouvé dans les pelouses pseudo-alpines. KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991) ont rapporté qu'il ne fréquente que les étages bioclimatiques humide, sub-humide, voire semi-aride.

1.1.5. Habitat

D'après FONS *et al.* (1988) le Mulot est un petit rongeur qui s'adapte à tous les milieux avec une préférence pour les milieux fermés. Selon BIRKAN (1968) le Mulot sylvestre semble avoir une large adaptabilité écologique, c'est une espèce caractéristique des jeunes parcelles (0-15 ans) et des vieilles plantations de pins (35-100 ans), où la litière est constituée essentiellement par un tapis d'aiguilles.

TREUSSIER (1975) a rapporté qu'il y a accroissement de la densité du mulot avec l'hétérogénéité du milieu ; une alternance d'espaces «libres» et couverts (buissons) constitue une structure favorable à un animal sauteur qui apprécie la proximité d'abris. Un milieu complexe assure également une nourriture variée. FONS *et al.* (1980) et YOCCOZ (1992) signalent la présence du Mulot dans les forêts de conifères de l'étage montagneux et subalpin. A l'étage alpin les observations de Mulot sylvestre sont accidentelles. SAINT GIRONS (1972) signale pour le Maroc l'absence du mulot en terrain découvert, mais il est fréquent dans les buissons, dans les fourrés, les amoncellements de végétation apportée par le courant, la pelouse tondue par le bétail et parsemée de gros blocs rocheux et couronnées de buissons épineux ainsi que dans la forêt de chêne liège avec un sous-bois dense. De même, BOITANI *et al.* (1985) notent que le mulot est toujours abondant dans le maquis et les captures sont rares dans les zones ouvertes. Le Mulot sylvestre fréquente tous les biotopes qui ne sont pas totalement dépourvus de végétation herbacée parsemée de buissons. Il est

aussi présent dans les forêts feuillus à sous-bois dense que dans les champs de céréales sur pied, les prairies ou les talus plantés du bocage (LE LOUARN & QUERE 2003).

2. Présentation du genre *Mus*

Les paléontologues s'accordent sur une origine asiatique des Muridés. Elle se situerait plus particulièrement dans la région du Pakistan, où se serait également produite la dichotomie entre les lignées ***Rattus*** et ***Mus***. A partir de cette région les souris auraient colonisé le monde et se seraient différenciées (AUFFRAY ***et al***. 1991). Selon MUSSER & CARLETON (2005) le genre ***Mus*** est représenté par trente huit (38) espèces.

En Europe continentale, on distingue à l'heure actuelle quatre espèces de souris ***Mus musculus***, ***Mus spretus***, ***Mus abbotti*** et ***Mus spicilegus*** (BONHOMME 1986). Une seule espèce est commensale, ***Mus musculus***. Elle est divisée en deux semi-espèces: ***Mus musculus musculus*** en Europe centrale et orientale d'une part, et ***Mus musculus domesticus***, en Europe occidentale et dans le bassin méditerranéen d'autre part (ORSINI ***et al***. 1983, THALER ***et al***. 1981). Dans le bassin méditerranéen, les plus vieux fossiles attribués au genre ***Mus*** ont été signalés en Tunisie et ils sont datés du Pliocène supérieur (-3Ma) mais ce n'est qu'à partir du Pléistocène (-1.8Ma) que sa présence devient importante. Son occurrence en Europe semble correspondre aux périodes interglaciaires (AUFFRAY ***et al.*** 1991).

Au Pléistocène, tous les fossiles du genre ***Mus*** du pourtour méditerranéen et de l'Europe sont issus de gisements situés dans les aires de répartition actuelles des souris d'extérieur et celle des fossiles, ce qui ne présuppose pas du statut spécifique de ces fossiles. Mais la coïncidence entre les deux distributions (celle des souris actuelles d'extérieur et celle des fossiles) suggère que la plus grande partie de l'aire européenne actuelle de la souris domestique est restée vide de souris durant tout le Pléistocène.

Selon JACQUART (1986), les données paléontologiques sur l'origine nord– africaine de la Souris d'Afrique du Nord, ne contredisent pas cette idée puisque les premiers ossements de souris découverts en Afrique datent de trois millions d'années en Ethiopie et en Afrique du Nord, alors qu'en Europe occidentale aucune trace fossile de souris antérieure au Néolithique n'a été décelée. Ces muridés sont des animaux de petite taille à pelage lisse et doux de couleur gris à brun. Ils présentent une queue constituée d'anneaux presque cachés par les poils, généralement plus longue que la tête et le corps (sauf pour ***Mus spretus***). Le crâne est fragile, rond, avec un rostre court, des crêtes temporales faiblement développées et un zygomatique plat. KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991), LOCHE (1867) ont cité deux espèces d'Algérie, qui peuvent appartenir au genre ***Mus : Mus musculus*** et ***Mus***

reboudia. Et toujours d'après KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991), LATASTE (1883) décrit *Mus spretus* d'Algérie comme une nouvelle espèce ; mais plus tard, il exprime ces doutes à propos des différences spécifiques avec *Mus musculus* Linné 1758. L'analyse morphologique révèle des différences entre ces deux formes, particulièrement, la queue qui est plus longue chez *M. musculus*. La plupart des auteurs anciens qui ont étudié les Mammifères d'Algérie, ont identifié une seule espèce du genre *Mus ;* toutefois quelques uns admettent qu'elle peut être divisée en plusieurs sous-espèces. Selon KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991), des travaux utilisant des méthodes biochimiques pour l'étude des souris du sud de la France et à proximité d'Oran en Algérie, ont montré que dans ces régions il existe deux espèces sympatriques de souris. L'une d'entre elles, *Mus musculus,* vit surtout dans les habitations et la deuxième, *Mus spretus,* vit à l'extérieur des habitations.

En Algérie, le genre *Mus* est représenté par une espèce domestique *Mus musculus domesticus* et une espèce sauvage *Mus spretus* (KHAMMES & AULAGNIER 2003).

2.1. La Souris domestique *Mus musculus domesticus* (Schwarz & Schwarz, 1943)

2.1.1. Origine et évolution

La Souris domestique *Mus musculus domesticus* commence à coloniser le bassin méditerranéen à l'Epipaléolithique (-12 000 ans) (AUFFRAY *et al*. 1988). Au Néolithique, la Souris domestique n'est décrite qu'en Israël, en Turquie et à Chypre (BROTHWELL 1981, AUFFRAY *et al*. 1990, CUCCHI *et al.* 2002). *Mus musculus* arrive en Belgique à la fin du 5ème millénaire (via des déplacements le long du Danube et du Rhin), en Europe

méditerranéenne à l'âge du Bronze (4000-2800 BP) et en Grande Bretagne à l'âge du Fer (2800 BP) (AUFFRAY et *al.* 1990, BOURSOT *et al.*1993). Selon BRITTON-DAVIDIAN (1990), qui a étudié la différenciation génétique et chromosomique de cette espèce et souligné son association précoce avec l'homme, le peuplement coïnciderait avec l'apparition des premières sociétés néolithiques en Europe occidentale. La Souris domestique est arrivée en France assez tardivement vraisemblablement par voie maritime en provenance soit du Proche – Orient, soit d'Afrique du Nord (THALER *et al.* 1981) à l'époque des civilisations phéniciennes.

2.1.2. Morphologie

La Souris domestique est un rongeur de petite taille. D'aspect assez svelte, elle a un museau effilé, des yeux relativement petits, noirs, un peu saillants, des oreilles assez grandes dont les pavillons dépassent largement le pelage court. La queue, de longueur assez proche à celle du corps (rapport Q / T+C). La bouche renferme sept rangées de plis palatins bien différenciés. Le pelage est court, la coloration du dos est variable allant du gris noir au gris clair, du gris brun au brun jaunâtre ; le ventre est à peine plus clair sans ligne de démarcation nette. Cette coloration est variable selon les populations en fonction des habitats fréquentés.

La plaque zygomatique de *Mus musculus domesticus* est haute et couvre entièrement et latéralement le canal infraorbitaire, le profil est droit, un foramen nourricier est très souvent présent (DARVICHE & ORSINI 1982). L'aile ventrale du pariétal est peu profonde et sa suture antérieure avec le squamosal est sinueuse (MARSHALL & SAGE 1981). Le coefficient zygomatique (rapport du ramus dorsal de l'arcade zygomatique à la largeur de l'arcade) est voisin de 0,5 (ORSINI *et al.* 1982, KHAMMES *et al.* 2006) et toujours inférieur à 0,7 (FAUGIER *et al*. 2001).

La formule dentaire est : 1/1I, 0 /0C, 0 /0P, 3/3M. Les incisives supérieures, courtes à extrémité colorée en jaune orangé sur la face externe, portent généralement une encoche (96% des animaux), conséquences d'une répartition inégale des canalicules de dentine. Les incisives inférieures, longues et minces, sont colorées également. Les molaires sont radiculées, leur surface d'usure est formée de trois rangées longitudinales de tubercules; individualisées aux molaires supérieures. La première molaire supérieure est beaucoup plus large que les deux suivantes, le tubercule T7 est absent, contrairement aux *Apodemus* et *Micromys.* Les troisièmes molaires sont de très petite taille.

2.1.3. Répartition

La souris domestique, *Mus musculus*, est répandue dans le monde entier, à l'exception du nord du Groenland. Par ses proches relations avec l'homme *Mus musculus domesticus* occupe depuis plusieurs siècles l'ouest et le sud de l'Europe, l'Asie depuis la Turquie jusqu'à l'Himalaya, et l'Afrique du Nord, l'Amérique du Sud, l'Afrique au sud du Sahara, le nord de l'Australie et de nombreuses îles. En Europe sa répartition est limitée à l'ouest et au sud d'une ligne reliant le Danemark (Jutland) à la Bulgarie. Elle est également présente dans les îles méditerranéennes, britanniques et Féroé (ORSINI *et al.* 1983)

Elle est strictement commensale en hiver, sauf sur le pourtour méditerranéen où certaines populations ne sont pas inféodées aux constructions humaines. La souris domestique est présente dans tous les pays du Maghreb.

2.1.4. Répartition en Algérie

Selon KOWALSKI & KOWALSKA (1991), la Souris domestique a été capturée principalement à l'intérieur des bâtiments, dans de nombreuses villes et villages dans le nord du pays. Elle est également présente dans les oasis du Sahara Algérien qui reçoit régulièrement les produits alimentaires des centres urbains du nord. KHAMMES *et al*. (2006) ont capturé la Souris domestique en dehors des habitations dans plusieurs localités de la Kabylie du Djurdjura Boukhalfa, Attouche et Azazga. Elle a aussi été retrouvée dans les pelotes de rejection.

2.1.5. Habitat

La Souris domestique est hautement adaptable à des conditions environnementales très diverses. En Europe tempérée, elle est essentiellement commensale, étant toujours associée aux établissements humains : maisons, dépendances des fermes, entrepôts, immeubles urbains. En région méditerranéenne, elle peut prospérer très loin de tout contexte anthropique, colonisant principalement les milieux où elle peut satisfaire ses besoins en eau, assez importants : roselières, bord des cours d'eau, friches humides, cultures irriguées (ORSINI 1982, CASSAING 1982). Dans les milieux plus secs, elle est couramment supplantée par la souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus.* Dans les îles, son amplitude écologique est encore plus grande car elle colonise maquis et garrigues de même que certains milieux forestiers tel que la châtaigneraie (corse) ou la laurisilve (Açores), ce qui témoigne de ses étonnantes capacités d'adaptation.

2.2. La Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* (Lataste, 1883)

Une monographie détaillée de la Souris d'Afrique du Nord est développée en annexe 1 par KHAMMES & AULAGNIER (2003).

2.2.1. Origine et Evolution

L'origine nord–africaine de *Mus spretus*, suggérée par SCHWARTZ & SCHWARTZ (1943) est supportée par l'absence de souris dans les gisements d'Europe occidentale avant le Néolithique. Elle est confortée par l'évolution morphologique (ENGELS 1983) et l'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial (BOURSOT *et al*. 1985, JACQUART 1986), beaucoup plus réduit en Espagne et surtout en France qu'au Maroc et en Tunisie.

D'après ORSINI *et al*. (1982), la souris d'Afrique du Nord ou Souris à queue courte se serait différenciée au Maghreb, puis aurait migré vers l'Europe, franchissant le détroit de Gibraltar, barrière infranchissable pour le vertébrés terrestres depuis le Pliocène, grâce à l'intervention humaine (THALER 1986, DOBSON 1998). Cette intervention (transport par bateau) aurait eu lieu au Néolithique car on trouve déjà des souris dans les habitats humains datant de l'âge du Bronze en Espagne (STORCH & UERPMANN 1976).

2.2.2. Morphologie

La Souris d'Afrique du Nord est de taille sensiblement égale ou légèrement plus petite que la Souris grise. Elle se distingue par sa tête moins développée, un museau moins allongé et des pattes postérieures courtes (ORSINI *et al*. 2001).

L'examen attentif des caractères externes et les mesures biométriques constituent toutefois le moyen le plus objectif de déterminer l'espèce. En effet, la queue de *M. spretus* est plus courte que le corps et surtout plus fine que celle de *M. m. domesticus* (LE LOUARN & QUERE 2003, KHAMMES *et al*. 2006). Sur le crâne, le profil antérieur de la plaque zygomatique est régulièrement arrondi ORSINI (1982). Le coefficient zygomatique est voisin de 0,80 (DARVICHE & ORSINI 1982, CASSAING 1982, ORSINI *et al.* 1982, KHAMMES *et al*. 2006). La boucle antérieure de la première molaire inférieure (M^1) a un aspect tétralobé. L'incisive supérieure présente une échancrure sub-apicale proéminente et la première molaire supérieure (M^1) à trois racines et des couronnes plus longues que les autres molaires supérieures (M^2) et (M^3) (OSBORN & HELMY 1980).

2.2.3. Répartition

Selon ORSINI (1979), FONS *et al.* (1980) et AULAGNIER (1992) la Souris d'Afrique du Nord est, dans l'état actuel de nos connaissances, le rongeur le plus caractéristique du biome méditerranéen. Sa distribution géographique comprend les territoires suivants : Maroc, Algérie, Tunisie, Egypte (Daghalia), Libye (Barga), la quasi-totalité de l'Espagne, le Portugal et le sud de la France (ORSINI 1982, ORSINI *et al*. 1982, PALOMO *et al.* 1983, AULAGNIER & THEVENOT 1986, BOUCHARDY & MOUTOU 1989, AULAGNIER 1992, BONHOMME 1992). Elle est absente en Corse et en Sardaigne, mais elle a été trouvée aux Baléares. D'après MORENO & BARBOSA (1992), la distribution de *Mus spretus* est corrélée positivement avec la température et négativement avec les précipitations. En Europe, sa limite orientale correspond aussi à la limite orientale du chêne kermès (*Quercus coccifera*) en France alors qu'au nord, elle semble remonter la vallée du Rhône jusqu'à hauteur de Valence. En France et en Espagne, *Mus spretus* montre une forte abondance au sud (SAINT - GIRONS & VESCO 1974, BRUNET - LECOMTE & DELIBES 1984, CASTIEN. & GOSALBEZ 1992). L'espèce est particulièrement abondante dans les plantations de canne à sucre *Sacharum officinarum* (ANTUNEZ *et al*. 1990).

Au Maghreb, le désert bloque son extension vers le sud et l'est. ORSINI (1982) rapporte cependant l'existence d'ossements appartenant à *Mus spretus* en Cyrénaique (trouvés dans les pelotes de régurgitation de rapaces).

En Afrique du Nord, elle a été trouvée jusqu'en bordure du désert (à Taouz près de Rissani, Maroc) mais pas plus au Sud (AULAGNIER & THEVENOT 1986). SAINT GIRONS & THOUY (1978) et AULAGNIER *et al.* (1999) ont trouvé que les souris marocaines représentent une partie relativement faible du régime alimentaire de la Chouette

effraie (*Tyto alba*) cependant *Mus spretus* constitue la proie dominante au nord du Haut-Atlas.

2.2.4. Répartition en Algérie

Selon KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKI (1991) la Souris sauvage est commune dans le Nord de l'Algérie, depuis la mer jusqu'à la partie nord des Hauts Plateaux. KHIDAS (1993), HAMDINE *et al*. (1999), KHIDAS *et al*. (2002), KHAMMES *et al*. (2006) ont capturé *Mus spretus* dans divers biotopes de la Kabylie du Djurdjura (Algérie) et surtout dans les milieux perturbés Boukhalfa, Bouarfa, Attouche, Bou-Ilfane (Azazga) et principalement sur le littoral (Bouberak).Au sud, elle atteint les bordures nord des montagnes des Aurès. Elle est apparemment absente à Assa, Tindouf (Algérie). Elle semble faire défaut dans le désert et cela explique le morcellement de son aire de répartition. Ainsi la répartition de *Mus spretus* se calque assez bien sur la zone à climat méditerranéen (ORSINI 1982).

2.2.5. Habitat

Mus spretus fréquente de préférence les endroits les plus secs, au sol léger ; les collines parcourues de murets de pierre sèches, anciennement plantées d'olivier et plus au moins envahies d'une maigre végétation (Thym et Brachypode rameux) (ORSINI 1979). la Souris d'Afrique du Nord vit dans les campagnes (cultures, vergers, matorral et forêt). Elle n'est jamais commensale de l'Homme (AULAGNIER & THEVENOT (1986), LE LOUARN & QUERE 2003).

Les besoins hydriques très faibles de la souris sauvage lui permettent de survivre là où la Souris domestique (*Mus musculus)* est éliminée. Par contre, dans les biotopes humides (ripisylve, bordure des étangs d'eau douce, cultures irriguées) quand il y a compétition entre souris, *Mus spretus* semble systématiquement évincée (ORSINI 1982).

L'étude sur la succession des faunes de micro-mammifères dans divers milieux méditerranéens, par FONS *et al*. (1988), a révélé que la Souris d'Afrique du Nord est une espèce des zones découvertes ; qui n'est jamais fréquente en forêt et dont la présence est irrégulière dans le maquis.

II. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

1. Afrique du Nord

L'Afrique du Nord est la partie de l'Afrique qui s'étire le long de la rive sud de la Méditerranée au nord du Sahara. Elle comprend d'Ouest en Est, le Maroc, l'Algérie, la Tunisie, la Libye et l'Egypte (fig.1). Le climat, de type méditerranéen, est chaud et sec pendant la plus grande partie de l'année.

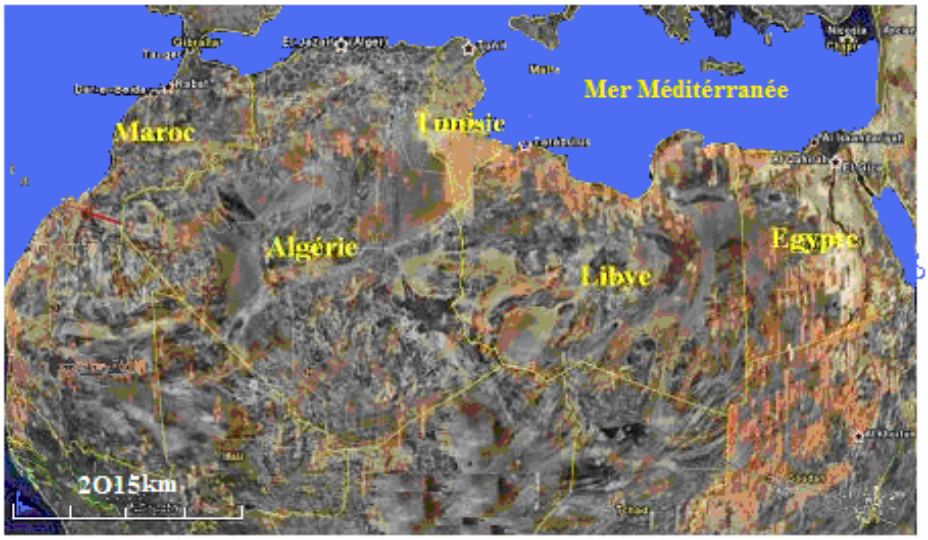


Figure 1 : Carte géographique du Maghreb et contexte régional de l'étude montrant l'Afrique du Nord comprenant d'Ouest en Est, le Maroc, l'Algérie, la Tunisie, la Libye et l'Egypte (Source : Google Earth).

2. Algérie

2. 1. Situation géographique

L'Algérie est un pays du Maghreb qui s'étend en latitude de 19°N à 37°N, en longitude de 2°O à 9°E. Deuxième pays d'Afrique par sa superficie (2 381 741 km²), l'Algérie est bordée au nord par la mer Méditerranée sur une distance de 1 200 km. L'Algérie offre une multitude de facettes allant des plaines du littoral, aux montagnes du Djurdjura (point culminant 2308m, Tamgout Lalla-Khedidja), aux steppes de l'Atlas, aux étendues désertiques du Sahara que surmontent les massifs du Hoggar (maximum 3003m, Tahat) et du Tassili (maximum 2254m, Djebel Adrar Soula).

Au nord, le long de la côte méditerranéenne, s'étend l'étroite plaine du Tell algérien. Cette plaine discontinue et de largeur variable (80 km à 190 km) ainsi que les vallées attenantes, abritent la grande majorité des terres agricoles du pays.

Elle est limitée au sud par un vaste ensemble de plus hauts reliefs : deux importantes chaînes de montagnes orientées est-ouest (l'Atlas tellien au nord, l'Atlas saharien et le massif des Aurès au sud) encadrent une région de hauts-plateaux désertiques, dont le profil en cuvette explique la présence de nombreux lacs salés (chotts) collectant les eaux de surface (Le point le plus bas : Chott Melrhir - 40 m).

Au sud de l'Atlas saharien s'étend l'immense désert du Sahara qui représente 80% de la superficie de l'Algérie. Le Sahara se compose pour une grande part de plateaux rocheux et de plaines caillouteuses. Deux vastes régions de sables (le Grand Erg occidental et le Grand Erg oriental) constituent les principaux ensembles de reliefs dunaires du désert saharien.

Enfin, au sud du Sahara s'étend le massif du Hoggar, succession de hauts-plateaux désertiques qui s'élèvent en gradins, dominée dans sa partie centrale par d'imposants reliefs au profil dentelé, qui culminent à 2 908 m au nord de Tamanrasset.

2.2. Climat

Au nord, le climat est typiquement méditerranéen. Les étés sont chauds et secs, les hivers doux et humides (400 mm à 1 000 mm de pluie par an). Les températures moyennes (25 °C en août et 12 °C en janvier à Alger) varient en fonction de l'altitude. En été, le sirocco, un vent extrêmement chaud et sec, souffle du Sahara. Sur les Hauts Plateaux et dans l'Atlas saharien, les précipitations sont peu abondantes (200 mm à 400 mm par an). Dans le Sahara, elles sont inférieures à 130 mm par an. L'amplitude thermique y est très importante (de 49 °C le jour à moins de 10 °C la nuit). L'aridité du climat est accentuée par des vents de sable parfois très violents (simoun).

2.2.3. Hydrologie

Hormis quelques cours d'eau côtiers, le seul fleuve de l'Algérie est le Cheliff (long de 725 km), qui prend sa source dans l'Atlas tellien et se jette dans la Méditerranée. Il n'existe pas de cours d'eau permanent au sud de la région du Tell. Les nombreux lacs qui parsèment les régions désertiques sont des lacs temporaires, salés pour la plupart (Chott ech Chergui, Chott el Hodna).

2. 2.4.Végétation

Les sols du nord de l'Algérie souffrent depuis plusieurs siècles des pratiques de culture intensive, de déboisement et de surpâturage. La forêt reste encore vivace dans certaines parties du Tell et de l'Atlas saharien. Les principales essences y sont les pins (*Pinus*

spp.), les cèdres de l'Atlas (*Cedrus atlantica*) et plusieurs variétés de chênes, dont le chêne-liège (*Quercus suber*). Les versants inférieurs sont dénudés ou recouverts de garrigue (genévriers (*Juniperus* spp.) et arbustes divers). La région des Hauts Plateaux est une zone de steppe semi-aride où pousse notamment l'alfa (*Stipa tenacissima*) et des herbes propices au pâturage. Dans le Sahara, la flore est très clairsemée (plantes herbacées, acacias (*Acacia* spp.), jujubiers (*Ziziphus* spp.)), voire absente.

3. Kabylie du Djurdjura

3.1. Localisation géographique

La Kabylie est située dans le centre nord de l'Algérie. Cette région est comprise entre 36°22' et 36°55' de latitude Nord et 3°35' et 5°05'de longitude Est. Elle est limitée au nord par la mer Méditerranée, au sud par une ligne suivant les pieds de la chaîne des Ait-Khalfoun et du massif du Djurdjura dans leurs versants sud, à l'ouest par l'oued Isser débouchant sur la mer et les premiers contreforts du Djurdjura marquant le début de la région et à l'est par une ligne suivant les prolongements du massif du Djurdjura qui se continue le long des chaînes de l'Akfadou et du Taourirt-Ighil, chaînes formant le versant dominant la vallée de la Soummam, oued Sahel dans sa partie moyenne et en amont, puis qui aboutit au mont de Gouraya qui surplombe Béjaïa.

3.2. Relief

Le relief du Djurdjura est l'un des plus accidentés et des plus abrupts de l'Algérie. Les dépressions creusées à sa périphérie atteignent de très basses altitudes (300 à 400 m à Ouacifs, Ouadhias et M'chedellah), alors que les sommets de la chaîne caracolent à 2123 m (La dent-du-Lion à Haïzer) et même à 2308 m (Lalla Khedidja).

3.3. Hydrologie

Cette région est drainée par un important réseau hydrographique. Le Sébaou, avec une longueur de 110 km, est considéré comme l'oued principal de la Grande Kabylie. Cet oued coule d'est en ouest d'abord, puis du sud au nord en traversant la chaîne côtière qui s'étend du Mizrana à Dellys jusqu'à son embouchure, la mer Méditerranée. Il reçoit tout au long de son parcours de nombreux affluents (les oueds Boubhir, Dis, Tamda, Stita, Aissi et Bougdoura).

Le régime des cours d'eau est très variable tout au long de l'année. Lors des périodes pluvieuses, ils se transforment en véritables torrents, agents d'érosion et de transport de sédiments. L'oued Sebaou présente des débits fluctuant énormément au cours des saisons. En

hiver, il présente fréquemment de forts débits et peut atteindre par endroits une largeur de 400 à 500 mètres. En été il se réduit en certains endroits et sur de grands tronçons en un simple filet d'eau courante et en d'autres il s'assèche totalement en surface.

Un barrage de 57 millions de m^3 d'eau a été achevé en décembre 2001 à Taksebt dans le but d'améliorer l'approvisionnement en eau potable des populations de Tizi-Ouzou, de Boumerdes et d'Alger.

3.4. Climat

Le climat joue un rôle fondamental dans la distribution des êtres vivants (OZENDA 1955). Les caractéristiques d'un climat résultent de la combinaison de composantes telles que la température, les précipitations, l'humidité atmosphérique ou le vent. La Kabylie du Djurdjura présente un climat de type méditerranéen. La saison estivale synchronisée avec les hautes températures et la carence des précipitations est caractérisé par une aridité intense (BAGNOULS & GAUSSEN 1953). En plus de son caractère saisonnier, ce climat se distingue par son irrégularité dans le temps. La Kabylie compte cependant parmi les régions du nord algérien les plus arrosées avec des précipitations variant de 700 à 1500 mm/an. En été ces précipitations ne sont pas nulles, bien que négligeables. Juin et juillet sont les mois où l'on enregistre la pluviométrie la plus faible de l'année. Les précipitations mensuelles sont très irrégulières, même pendant la saison humide, mais il demeure que les mois de décembre et janvier sont généralement les mois les plus pluvieux de l'année (fig. 2). Les températures varient de façon inverse aux précipitations : les plus sont enregistrées en janvier et les plus élevées en août, respectivement mois le plus froid et le plus chaud de l'année dans toute la région (fig.2).

3.5. Végétation

KHIDAS (1998) a dégagé quatre grands ensembles naturels de végétation, ou habitats majeurs en Kabylie du Djurdjura. Les plaines littorales et intérieures ainsi que les vallées représentent des zones de cultures maraîchères et l'action humaine y est très forte. Les contreforts, plus ou moins boisés, sont recouverts d'un mélange d'oliviers de chênes verts (*Quercus rotundifolia*) et de chênes lièges et sont soumis également à de fortes actions anthropiques. Dans les zones à faible influence humaine se développent des forêts caducifoliées à Chêne zéen (*Q. canariensis*) et Chêne afares (*Q. afares*) à l'est, et sempervirentes dominées par le Chêne vert ou le Cèdre au centre. Le Pin d'Alep (*Pinus halepensis*) apparaît sous forme de peuplement monospécifique de grande étendue sur le

versant sud du Djurdjura. Les hauteurs du Djurdjura sont occupés par l'ensemble inculte non sylvatique qui présente un aspect très ouvert avec des pelouses à xérophytes épineux, des pâturages écorchés et des pelouses humides rases.

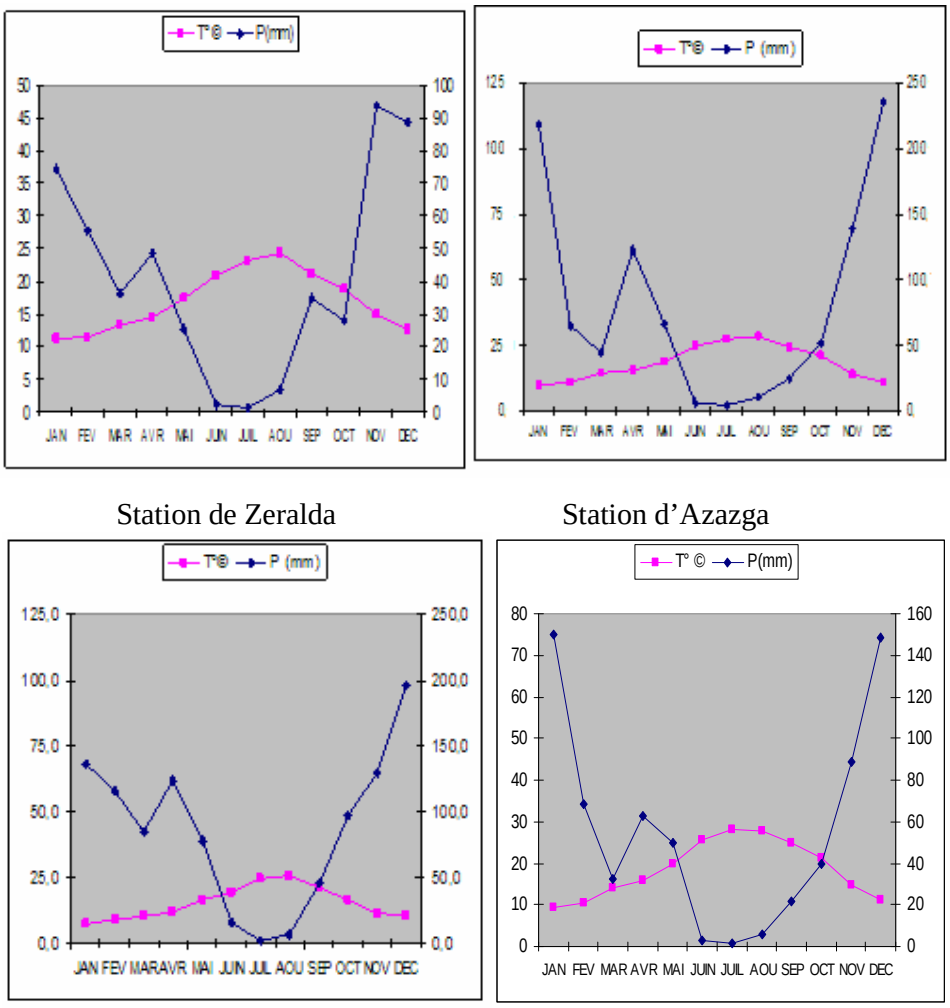


Figure 2 : Diagrammes Ombrothermiques de Bagnouls et Gaussen de quelques stations d'étude. Source : données de l'office national de la Météo 1994-2004.

4. Les différentes stations d'étude

Nous avons choisi plusieurs stations, à déterminisme écologique diversifié, suivant un gradient d'artificialisation depuis le milieu ouvert jusqu'à la forêt et du littoral jusqu'à 700m d'altitude (fig. 3). L'hétérogénéité topographique et l'action humaine ont ainsi imprimé au paysage végétal un caractère très morcelé. Dans chaque station, les différentes strates de la végétation sont notées. La nomenclature botanique adoptée suit la flore de QUEZEL & SANTA (1962, 1963).

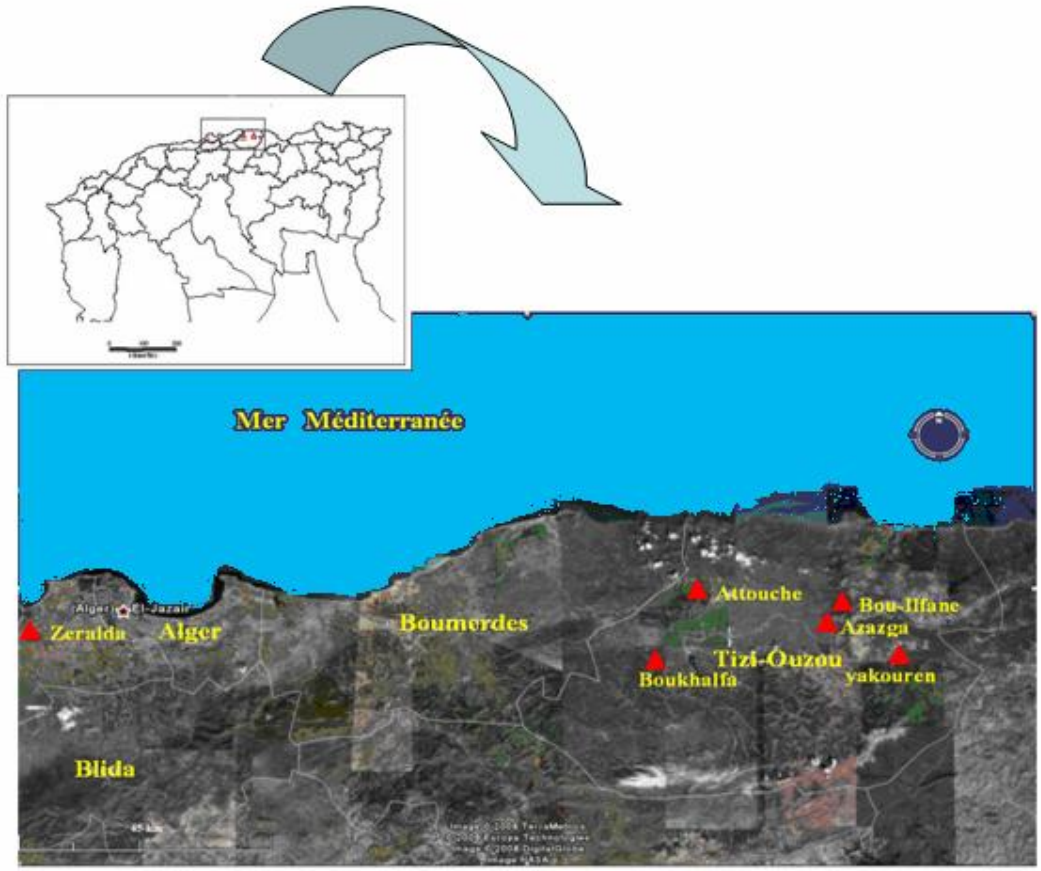


Figure 3 : Localisation des stations d'étude (Source : Google Earth).

4.1. Zeralda

4.1.1. Situation géographique

Notre station d'étude est localisée à 36° de latitude Nord, 2°53´ de longitude Est et à une altitude de 50m. Située à 30 km à l'ouest de la Wilaya d'Alger, elle est limitée au sud, à l'est et l'ouest par la réserve de chasse de Zéralda, appelée initialement forêt des Planteurs, et au nord par la route de la Wilaya n°13 reliant Zéralda à la commune de Mahelma et l'exploitation agricole collective nº67. Sur le plan administratif, notre station dépend entièrement de la Wilaya d'Alger, Daïra et commune de Zéralda. Elle est localisée au niveau du centre cynégétique Zéralda et s'étend sur une superficie de 4ha. Elle présente des hangars (stockage d'aliments), des champs de blés et autres cultures. Notre station ou zone d'étude se situe dans l'étage bioclimatique sub-humide à variante chaude dans le climagramme d'Emberger (fig. 4).

4.1.2. Végétation

La station est dominée par *Olea europea*, *Quercus suber*, le Cyprès chauve *Taxodium distichum* et *Fraxinus oxyphylla* qui s'oppose aux champs de blé, est caractérisée aussi par la présence d'un point d'eau. Dans cet arboretum, on trouve aussi bien des espèces autochtones telles que *Pinus halepensis* et *Quercus suber*, mais aussi des espèces introduites telles que *Pinus canariensis*, *Pinus penea*, *Pinus brucia*, *Grevillea robusta*, *Taxidum distichum*, *Cupressus sempervirens*, *Eucalyptus gunii*, *Fraxinus oxyphylla*, *Acacia cyanophylla* et *Celtis australis.*

4.2. Stations d'Azazga et Yakouren

4.2.1. Localisation géographique

Les sites (maquis, zone cultivée, forêt), situés à 36°45' de latitude Nord et 4°27' de longitude Est, se trouvent dans la forêt de Beni-Ghobri qui s'étend sur deux communes : Azazga et Yakouren. Cette forêt est limitée au nord par une ligne de crête la séparant de la forêt de Tamgout, au sud par la vaste plantation des villages de Cheurfa n'Bahloul, à l'est par la forêt d'Akfadou et à l'ouest par la ville d'Azazga.

Le maquis et la zone anthropisée se situent à environ 3km au nord-est d'Azazga, à proximité d'un village appelé Tachrouft Athmane.

- **Le site en maquis** est exposé sud à une altitude de 500m et se trouve en haut du village de Bou-Ilfane. Il représente les vestiges d'une forêt incendiée en 1983. Cette station se situe dans l'étage bioclimatique sub- humide à variante tempérée (fig. 4).

- **Le site en zone anthropisée** est exposé sud-ouest à une altitude d'environ 500m. Il est situé à la sortie du village de Bou-Ilfane en suivant le chemin de willaya 134.

- **Le site en forêt** est exposé nord et d'une altitude de 750m. Il se trouve à Yakouren dans un lieu appelé Taourirt, à environ 12 km au sud-est d'Azazga au-dessus de la route nationale 12 (fig.3). Cette station est située dans l'étage bioclimatique humide à variante tempérée (fig. 4).

4.2.2. Végétation

Le maquis est une formation dense, avec quelques arbustes de Chêne liège *Quercus suber*. La hauteur de la végétation est supérieure à 1m. La strate buissonnante est constituée essentiellement de *Myrtus communis*, *Genista tricuspidata*, *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Calycotome spinosa*, *Pistacia lentiscus et Arbutus unedo.* Par ailleurs, on note la présence de rochers et de blocs où se forment des points d'eau en saison pluviale.

La zone découverte ou anthropisée est un milieu soumis à une forte action anthropique. Elle est constituée de parcelles cultivées qui recouvrent 40 % de la superficie de la station. On y trouve des cultures céréalières et maraîchères, mais aussi des bosquets de *Cistus monspeliensis,* de *Calycotome spinosa* et de *Pistacia lentiscus* ainsi que des parties découvertes où le tapis herbacé domine. En haut de cette zone se trouve un massif rocheux couvert par un maquis arboré de Chêne liège.

La troisième station d'étude est une forêt mixte de Chêne liège et de Chêne zéen traitée en futaie régulière (recouvrement assez dense). Le sous-bois y est pauvre, il est constitué essentiellement de *Cytisus triflorus*, *Erica arborea*, *Calycotome spinosa*, *Rubus* sp. et *Cistus salvifolius.* On y trouve certains éléments particuliers comme des troncs d'arbres, des rochers, des blocs et des points d'eau.

4.3. Boukhalfa

4.3.1. Situation géographique

Cette station est située dans le village de Boukhalfa (36°42' de latitude Nord, 3°59' de longitude Est), à 8km de la ville de Tizi-Ouzou et à une altitude de 150 à 200m. Elle a une superficie de 32ha. Elle est caractérisée par des alignements d'arbres et d'arbustes en une formation ligneuse moyenne très dense de 5 à 10 m de hauteur sur un sol de texture argileuse et à structure fragmentaire à tendance grumeleuse. Cette station est classée dans l'étage bioclimatique sub-humide à hiver tempéré (fig.4).

4.3.2. Végétation

La physionomie de la végétation de ce milieu se compose d'une strate arborée, une strate arbustive et une strate herbacée. Pour caractériser cette station, des relevés phytosociologiques ont été réalisés. La strate arborée est constituée des espèces suivantes : *Eucalyptus camaldensis*, *Ceratonia silica, Cuprisus semperverns*, *Olea europea*, *Casuarina equisetifolia* et des arbres fruitiers (les agrumes). La strate arbustive est formée de *Arundo douax* et *Pistacia lentiscus*. Les principales espèces herbacées sont : *Urica carica*, *Dacus carota* et *Inula viscosa.*

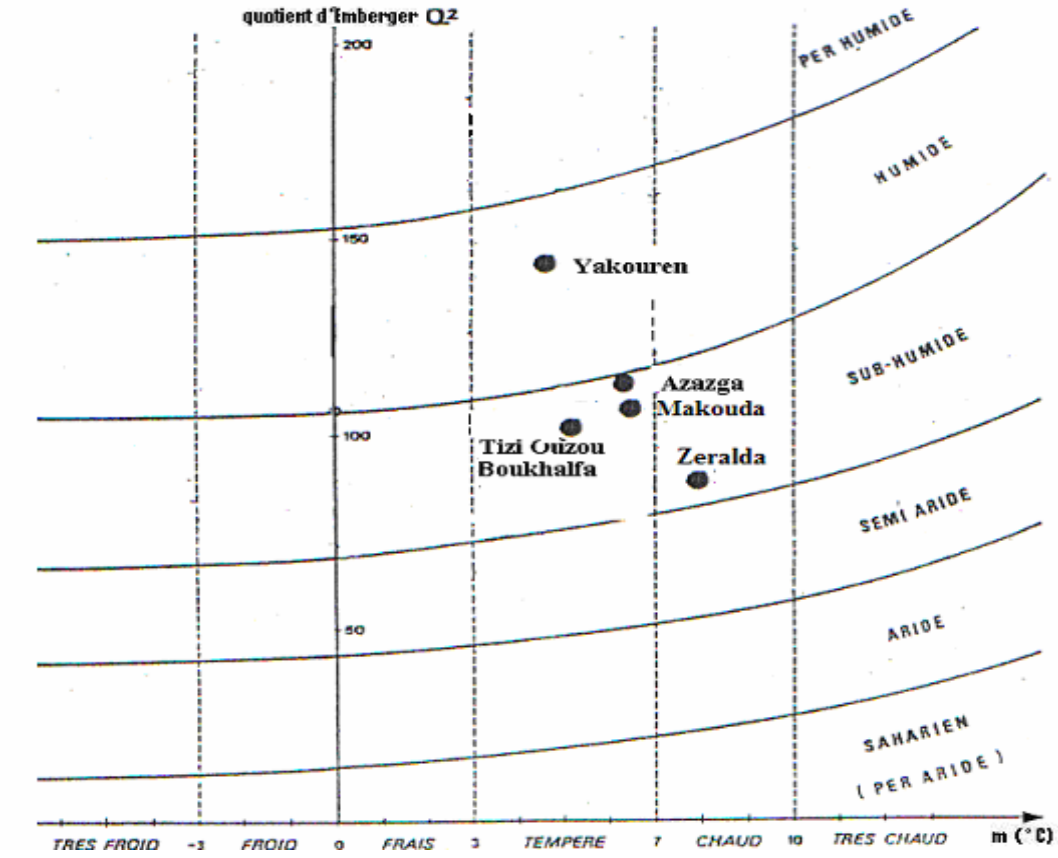


Figure 4 : Localisation des sites d'étude sur le diagramme d'EMBERGER de 1994 à 2004. Etant donné le manque de données thermiques pour les stations d'étude Yakouren et Makouda, les données sont corrigées selon la méthode de SELTZER (1946).

4.4. Attouche

4.4.1. Situation géographique

Cette station est un village de la commune de Makouda. Elle est située à 25 km de Tizi-Ouzou. Ces coordonnées géographiques sont 36°47' de latitude Nord, 4°3' de longitude Est pour une altitude moyenne de 470m. Elle a une superficie de 12ha. Cette station est classée dans l'étage bioclimatique subhumide à hiver doux (fig. 4).

4.4.2. Végétation

Cette station s'étend sur deux parcelles, l'une comprend essentiellement des bosquets de *Cistus monspeliensis*, de *Calycotome spinosa* et de *Pistacia lentiscus* (la hauteur de la végétation est inférieure à 1m), une strate herbacée, et des affleurements rocheux, l'autre est occupée par des cultures céréalières ou maraîchères et des arbres fruitiers.

III. MATERIEL ET METHODES

L'étude des micromammifères soulève chez l'écologue un certain nombre de contraintes dues surtout aux comportements discrets et compliqués de ces animaux, à leur stratégie reproductrice caractérisée par des générations chevauchantes. A ces difficultés prévisibles liées à la biologie des micromammifères s'ajoute, dans le cadre de cette étude la nécessité de capturer l'animal intact en vue de prendre des mesures biométriques, physiologiques et génétiques. Pour cela, nous avons utilisé trois types de pièges pour la capture des rongeurs dans les différentes stations d'études.

1. Phase de terrain

- Les tapettes sont formées d'une mâchoire qui se maintient ouverte grâce à une tige de fer ou d'acier. Les deux pièces étant solidaires avec un socle métallique ou en bois. L'appât est disposé à la portée de l'animal au centre sur un plateau mobile, le basculement provoqué par le rongeur pour se nourrir provoque la fermeture brusque des mâchoires métalliques. Ce type de piège présente le défaut de tuer l'animal, et de laisser l'animal capturé à la portée de prédateurs et des fourmis.

- Les Pièges de type **boite grillagée** : ce type de piège permet de capturer l'animal vivant et de le mettre à l'abri des prédateurs

- Les **Surfaces engluées** consistent à étaler de la colle sur une surface (carton ou sol) au centre de laquelle un appât est déposé, le rongeur attiré par l'appât, s´englue irrémédiablement et meurt rapidement (cf. annexe 2).

2. Méthode d'échantillonnage

Pour des raisons évidentes liées à la nature des stations et à notre objet d'étude nous avons opté pour la méthode du piégeage en ligne. Cette technique, actuellement fort usitée, est considérée comme suffisamment fiable. Elle permet de représenter le milieu prospecté suivant un transect et également de mettre en évidence la relation existant entre le peuplement (densité) du milieu considéré et la densité de capture le long de la ligne de pièges. Elle est légère à appliquer et cause assez peu de perturbations aux populations piégées (ORSINI 1981, SPITZ *et al.* 1974, KOWALSKI 1985, SAINTGIRONS & FONS 1986).

Conformément à cette méthode, nous avons disposé les pièges suivant des lignes uniques ou doubles et parallèles. Afin de minimiser l'erreur d'échantillonnage et d'éviter des biais nous avons piégé le long d'un transect de 150 m et avec des pièges espacés de 3m. Ces dispositions prennent en compte tout le domaine vital traversé par la ligne. Nous avons consacré en moyenne entre 2 à 4 jours par session de piégeages.

3. Examen des rongeurs capturés

Les animaux capturés morts sont soigneusement examinés et mesurés avec un pied à coulisse. La conservation de l'animal permet d'avoir des indications sur son âge, son état sexuel et éventuellement son régime alimentaire.

3.1. Sexe et activité sexuelle

D'abord le sexe est déterminé pour chaque cadavre, ensuite tout signe relatif à l'activité sexuelle est enregistré (enflement des testicules, de l'utérus, aspect des mamelles). Les animaux sont disséqués pour que soit précisé leur état sexuel.

Dans le cas des femelles les caractères notés sont les suivants :

La lactative visible à l'extérieur par le développement des mamelles. La perforation de l'entrée du canal vaginal et le développement de l'utérus : en relevant le nombre d'embryons ou de cicatrices placentaires dans les cornes gauches et droites de l'utérus.

Dans le cas du mâle on détermine :

La longueur et la largeur des testicules et des vésicules séminales.

3.2. Détermination de l'âge

Pour la détermination de l'âge de nos spécimens, nous avons prélevé les têtes pour les faire bouillir et enlever toute la chair. Les crânes sont ensuite plongés quelques heures dans de l'eau de Javel puis séchés pour une analyse ultérieure.

Pour le Mulot sylvestre, nous avons utilisé la table d'usure dentaire de FELTEN (1952). Cet auteur établit cinq classes d'usure, I à V (Annexe 3). L'aspect de la rangée des dents et des maxillaires varie avec le régime alimentaire et le temps.

Selon SAINTGIRONS (1972), les individus des classes I et II sont des juvéniles et ceux de la classe III correspondent aux sub-adultes et les classes IV et V aux adultes.

Pour la Souris d'Afrique du Nord, nous avons utilisé les tables d'usure des molaires supérieures établies par KELLER (1974) qui défini six classes d'âge (0 à VI) (PALOMO *et al*. 1983).

Les caractéristiques de la série molaire supérieure de la Souris sauvage établies par KELLER sont présentées en annexe 4. Pour PALOMO *et al.* (1983) les individus de classe 0 et I correspondent aux juvéniles, la classe II correspond aux sub-adultes et les classes III, IV, V et VI correspondent aux adultes. Nous avons utilisé trois stades, à savoir : juvénile, sub-adulte et adulte.

3.3. Conservation du matériel biologique

Les estomacs des individus capturés ont été prélevés puis conservés dans du formol à 10%. La détermination du régime alimentaire du Mulot sylvestre a été basée sur l'analyse de 140 estomacs: Pour le tri et la détermination des contenus stomacaux, nous avons utilisé la méthode préconisée par HUBERT *et al*. (1981) et MORO & HUBERT (1983). L'analyse du contenu stomacal représente une des méthodes les plus fiables ; mais le sacrifice des individus, constitue souvent sa principale limite d'application (BUTET 1985).

Les principaux constituants du régime reconnus sont les graines, la matière verte et les insectes. Les graines (graines véritables ou fruits) sont reconnaissables par leur couleur et leur structure. La matière verte est facilement reconnaissable par sa couleur qui se conserve ; elle se reconnaît aussi par la présence de nervures et de fibres. Les espèces n'ont pas été déterminées car cela nécessite l'établissement d'un catalogue et l'emploi de techniques fines alors que notre objectif était de dénombrer les épidermes et la recherche des graines et item de substitution entre les trois milieux. Les insectes ne représentaient qu'une quantité infime des contenus stomacaux analysés. Ils n'ont pas été déterminés car les fragments retrouvés étaient le plus souvent broyés et de très petite taille. Néanmoins, des fragments de pattes et d'ailes d'orthoptères, des pattes de fourmis et d'araignées ont été observés. (Voir « Diet of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in three habitat of Kabylie of Djurdjura (Algeria)).

Des fragments de queue ainsi que les pattes sont conservés dans des flacons numérotés contenant de l'alcool pour les analyses génétiques que nous développons plus loin.

4. Biométrie

4.1. Morphologie

Nous avons identifié les animaux capturés comme étant des Mulots ou des Souris en nous basant sur les caractères morphologiques externes décrits précédemment.

4.2. Mensurations corporelles

Les animaux ont été mesurés en utilisant un pied à coulisse manuel pour les mensurations corporelles et un pied à coulisse digital pour les mensurations crâniennes et mandibulaires, et une loupe binoculaire munie d'un micromètre au 1/25 mm pour les mensurations dentaires (cf. annexe 2).

Les mensurations corporelles ont été prises sur l'animal maintenu à plat sur le ventre après sa capture : Longueur de la tête et du corps (T+C), Longueur de la queue (Q), Longueur du pied postérieur (Pp), Longueur de l'oreille (Or) et Diamètre de la queue (DQ) .

4.3. Mensurations crânienne et dentaires

Vingt-sept variables crâniennes et dentaires inspirées des travaux de SANS-COMA *et al.* (1979), THORPE *et al.* (1982), DARVICHE & ORSINI (1982), DAVIS (1983), PALOMO *et al.* (1983), LYALYUKHINA *et al.* (1991) et MICHAUX *et al*. (1996b) ont été relevées : Longueur du crâne (Lcr), largeur du crâne (lcr), Longueur et largeur du nasal (Ln, ln), largeur bizygomatique (lbz), largeur interorbitale (io), largeur bisquamosale (lsq), largeur du foramen occipital (focc), Longueur et largeur de la bulle tympanique (Lbul, lbul), Hauteur postérieure du crâne (hcr), Longueur du foramen palatin (fopal), largeur du palais (lpal), largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz), largeur de l'arcade zygomatique (laz), longueur incisivo-palatine (de l'avant des incisives à l'arrière du palais) (Lipa), Coefficient zygomatique (coz = lraz / laz), Longueur de l'orbite (Lorb), Longueur du diastème supérieur (diasup), Longueur de la rangée dentaire supérieure (rms), Longueur de la rangée dentaire inférieure (rmi), Hauteur de la mandibule (hm), Longueur du diastème inférieur (diainf), Longueur de la mandibule (Md), Longueur et largeur de la première molaire inférieure (Lm1i, lm1i), Longueur et largeur de la première molaire supérieure (Lms, lms) (fig.5).

5. Analyse de l'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est définie comme des petites variations aléatoires par rapport à la symétrie parfaite au niveau de structures bilatérales produites par un génome. La distribution de fréquence entre les membres droit et gauche, pour un échantillon d'individus, devrait approcher une distribution normale avec une moyenne de zéro (PALMER & STROBECK 1992). Ainsi, avant de considérer toutes différences entre les côtés droit et gauche comme de l'asymétrie fluctuante, il faut effectuer certaines analyses qui détermineront son existence.

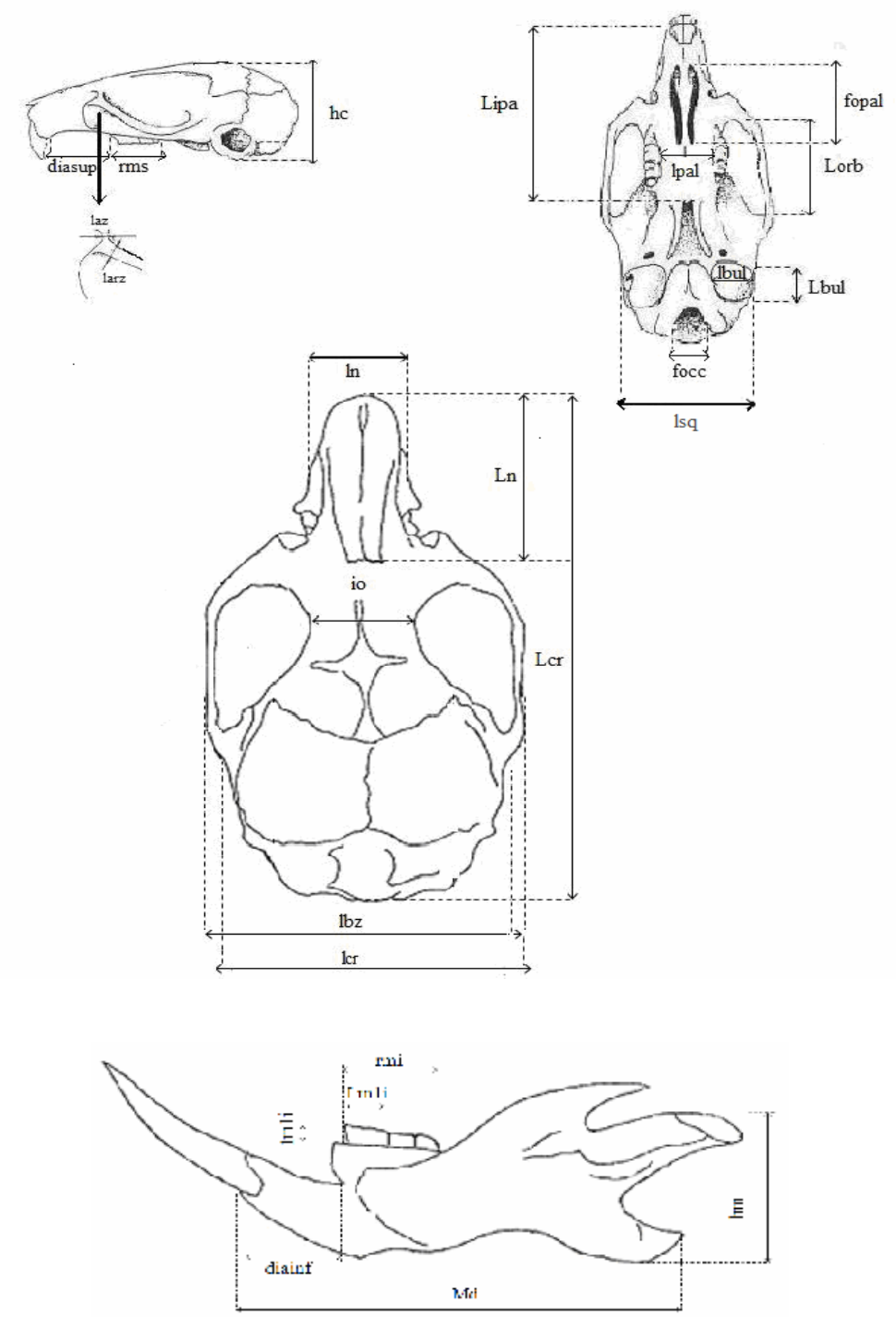


Figure 5 : Variables crâniennes mandibulaires et dentaires étudiées.

D'abord, il faut vérifier si la différence entre les côtés est significativement plus grande que les erreurs de mesure. Les différences entre les côtés sont généralement très petites (moins de 5% et souvent inférieures à 1% de la taille du caractère), pour cette raison des erreurs de mesures trop importantes peuvent amener une mauvaise interprétation des données. Ensuite, il convient de vérifier si la distribution des différences entre les côtés a une moyenne de zéro (test de l'asymétrie directionnelle) et si elle suit une loi normale (test de l'antisymétrie). Par précaution, si un caractère démontre de l'asymétrie directionnelle ou de l'antisymétrie alors il devrait être exclu de l'étude puisqu'il ne correspond pas à la définition de l'asymétrie fluctuante. Finalement, un indice approprié, parmi tous ceux pouvant être utilisés par l'évaluation de l'asymétrie fluctuante, sera choisi suite aux résultats obtenus de l'étude de la dépendance de l'asymétrie envers la taille du caractère.

5.1. Mesures d'erreurs

L'erreur de mesure est un problème particulièrement gênant dans les études puisqu'il ne correspond pas à la définition de l'asymétrie fluctuante car la valeur qui est comparée entre les échantillons est une mesure de la variation entre les deux côtés. Non seulement l'erreur de mesure peut voiler les différences entre les échantillons, comme dans n'importe quelle mesure ou étude, mais elle peut aussi donner l'illusion que la différence présente entre les deux côtés est grande et qu'elle ne diffère pas entre les échantillons. Avec les caractères que l'on mesure, l'erreur de mesure est inévitable et peut biaiser sérieusement l'estimation de l'asymétrie fluctuante. Les erreurs de mesure peuvent artificiellement créer de l'asymétrie fluctuante où celle-ci est négligeable ou gonfler l'estimation de l'asymétrie fluctuante (PALMER 1994).

Théoriquement, pour estimer l'erreur de mesure, tous les caractères devraient être mesurés au moins deux fois.

Une ANOVA à deux facteurs (côtés X individus) est effectuée pour chaque caractère dans le but de déterminer si la différence entre les deux côtés est plus grande que l'erreur de mesure. Si l'interaction n'est pas significative pour un caractère alors l'étude de l'asymétrie fluctuante n'est pas justifiée pour ce caractère (PALMER & STROBECK 1986). Cette ANOVA vérifie l'importance de toutes les variations entre les deux côtés par rapport aux erreurs de mesure incluant l'antisymétrie et l'asymétrie fluctuante (PALMER 1994). En d'autres mots, ce test revient à poser la question : est-ce que la différence entre les deux côtés varie plus entre les génotypes (=individus) que ce à quoi on s'attend pour une taille donnée d'erreur de mesure ? Ainsi la procédure ANOVA ne peut établir si la différence entre les

côtés provient de l'antisymétrie ou de l'asymétrie fluctuante. D'autres méthodes seront utilisées pour confirmer que la différence observée entre les deux côtés est statistiquement indiscernable de l'asymétrie fluctuante.

5.2. Asymétrie directionnelle

L'asymétrie directionnelle se définit comme une différence entre les côtés mais où le côté le plus long est toujours le même pour l'ensemble de la population. Dans des études sur l'asymétrie fluctuante, un test afin de vérifier la présence d'asymétrie directionnelle pour les deux raisons suivantes : (1) la présence d'asymétrie directionnelle peut augmenter artificiellement le niveau d'asymétrie fluctuante et (2) si le caractère présente de l'asymétrie directionnelle, une partie de la différence entre les deux côtés peut avoir une base génétique, ainsi la différence observée entre les deux côtés ne serait plus uniquement le résultat des perturbations aléatoires lors du développement (PALMER & STROBECK 1992).

Pour vérifier si en moyenne un côté d'un caractère est significativement plus long que l'autre (moyenne différente de zéro), un t - test[1] apparié a été effectué pour chaque caractère. Ce test a été fait sur l'ensemble des individus faisant partie de la banque de données. Tous les caractères qui démontraient de l'asymétrie directionnelle n'ont pas été considérés dans l'étude.

5.3. Déviation de la normalité (antisymétrie)

L'antisymétrie est un patron de variation bilatérale où il existe une différence entre les côtés, cependant le côté le plus long varie aléatoirement entre les individus. Les distributions de fréquence de D-G peuvent montrer un écart par rapport à la normalité de plusieurs façons comme la présence d'asymétrie (skew) (une longue queue d'un côté de la distribution), d'une courbe leptokurtique (acuité plus forte que la courbe normale, c'est-à-dire un pic étroit et de longues queues) ou d'une courbe platikurtique (aplatissement plus fort que la courbe normale, c'est–à–dire un pic large et des queues courtes ou distribution bimodale).

Les caractères montrant un écart significatif par rapport à la normalité devraient être vus comme des mesures valides de la stabilité du développement avec réserve car ils ne sont pas conformes à la distribution attendue des différences bilatérales causées par les perturbations lors du développement. Par définition, ces différences proviennent de petites disparités aléatoires dans les processus du développement qui affectent chaque côté de façon

[1]Test t pour données appariées calcule un intervalle de confiance et exécute un test d'hypothèse pour la différence entre les moyennes de deux populations quand les observations sont appariées MINITAB.12.

indépendante, ce qui devrait générer une distribution parfaitement normale de la différence entre les deux côtés (PALMER 1994). Les tests permettant de vérifier la présence de l'antisymétrie doivent être faits pour les mêmes raisons que pour l'asymétrie directionnelle (PALMER & STROBECK 1992) et les caractères qui répondent significativement à un des tests ne devraient pas être considérés dans une étude de l'asymétrie fluctuante (PALMER 1994). Le test t a été effectué pour chaque caractère sur l'ensemble des individus, pour vérifier la symétrie (skewness) et l'aplatissement (kurtosis):

5.4. Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est dépendante de la taille lorsqu'il y a une corrélation entre le niveau d'asymétrie et la taille du caractère. Une dépendance de l'asymétrie envers la taille du caractère peut influencer de trois façons les conclusions dans une étude sur la stabilité du développement :

i) si le niveau d'asymétrie dépend de la taille du caractère et que certains échantillons ont, pour ce caractère, une taille plus grande que d'autres, alors de fausses différences dans l'asymétrie fluctuante peuvent survenir entre les échantillons parce que les échantillons avec une taille plus grande montrent plus d'asymétrie fluctuante,

ii) si l'asymétrie fluctuante dépend de la taille moyenne du caractère entre les échantillons, et que la taille moyenne varie entre les échantillons, les échantillons avec une moyenne de taille plus élevée peuvent montrer plus d'asymétrie fluctuante , et

iii) si l'asymétrie fluctuante dépend de la taille moyenne du caractère lorsque différents caractères sont comparés, les différences trouvées dans la stabilité du développement entre caractères peuvent être un artefact de la différence de taille (PALMER 1994).

Pour chaque caractère, nous avons effectué une régression linéaire de la différence absolue entre les deux côtés (|D-G|) par rapport à la taille moyenne du caractère ((D+G)/2) pour détecter si l'asymétrie fluctuante est dépendante de la taille entre les caractères. Suite aux résultats obtenus, un ou plusieurs indices appropriés seront choisi pour l'évaluation de afin de vérifier si l'asymétrie fluctuante était dépendante de la taille du caractère parmi les individus. De plus, une régression entre log (var (D-G)) et moyenne ((D+G)/2) a été calculée l'asymétrie fluctuante. PALMER (1994) donne une liste des différents indices potentiels avec leurs avantages et leurs inconvénients.

5.5. Indices de Palmer

Un certain nombre d'indices ont été proposés pour quantifier la composante fluctuante de l'asymétrie (PALMER & STROBECK 1986, PALMER 1994). L'asymétrie d'un caractère est mesurée par les valeurs |R-L|, (R-L) et (R/L).

Les indices sont les descripteurs de la distribution en fréquence de ces valeurs, sous l'hypothèse que la distribution ne soit déterminée que par l'asymétrie fluctuante. Dans notre étude, trois de ces indices sont utilisés. Ceux sont les plus fréquemment employés dans les études d'instabilité de développement

- FA10, est une estimation de la variance d'asymétrie liée à l'instabilité de développement (non directionnelle), qui tient compte de l'erreur expérimentale.

- FA1, quantifie l'asymétrie fluctuante par la moyenne de la différence en valeur absolue des côtés droit et gauche : FA1 = moyenne |R-L|.

Lorsque la taille des caractères entre les individus d'un échantillon est significativement corrélée avec l'asymétrie, il est recommander d'utiliser l'indice FA2 :

- FA2=moyenne [|R-L| / ((R+L)/2)].

Le code FA4 quantifie l'asymétrie fluctuante à partir de la variance (var) de la distribution (R-L) :

FA4=var (R-L)

Puisqu'il correspond à une variance d'asymétrie, il permet de tester la différence d'asymétrie fluctuante entre deux échantillons à partir du test F de Fisher (rapport de la plus grande variance sur la plus petite). Lorsque le nombre d'échantillon augmente, la puissance de ce test diminue. Une correction par la procédure de Bonferroni sera également nécessaire.

Cependant, cet indice est sensible aux valeurs extrêmes et à l'effet de la taille des caractères sur les différences d'asymétrie. L'écart d'amplitude de l'asymétrie entre deux caractères de taille différente est dû alors à la différence de taille et non à une différence d'instabilité de développement.

L'indice FA6 permet de comparer deux caractères de taille différente en remuant la différence (R–L) à la taille du caractère :

FA6=var [(R–L)/((R+L)/2)].

Il existe d'autres indices d'asymétrie fluctuante, mais leur application est limitée à des cas particuliers. Ils sont plus difficiles à mettre en œuvre et leur interprétation est plus complexe.

6. Analyses génétiques

L'ADN, support de l'information génétique, ne se trouve pas seulement dans les chromosomes du noyau. On le retrouve également dans le cytoplasme, sous forme d'une sorte de minuscule chromosome présent dans chacun des organites cellulaires que sont les mitochondries. La mitochondrie joue un rôle central dans le métabolisme énergétique, l'homéostasie et la mort cellulaire. Les fonctions mitochondriales sont en partie sous la dépendance de l'ADN mitochondrial. Ce génome est le support de l'hérédité cytoplasmique dont la transmission est uniquement maternelle.

La matrice mitochondriale contient plusieurs copies d'ADN mitochondrial (ADNmt) ainsi que les éléments nécessaires à sa réplication et à son expression. L'ADNmt représente le support de l'hérédité cytoplasmique. C'est une molécule circulaire double brin de 16,299 kb (Souris C57BL/6J), dépourvue d'histones. Cet ADN compacté est organisé en complexes nucléoprotéiques comprenant chacun une dizaine de molécules d'ADNmt et appelés nucléoïdes. Il présente peu de régions non codantes puisque les gènes qu'il porte sont dépourvus d'introns et parfois même sont chevauchants. Il existe cependant deux régions non codantes. L'une, d'environ 877 pb chez la Souris (BAYONA-BAFALUY 2003) présentant une structure en triple brin appelée région de contrôle ou D-Loop (displacement loop), contient les principales séquences de régulation de la réplication et de la transcription du génome mitochondrial (origine de réplication, promoteurs etc.). L'autre, d'environ 30 pb, contient l'origine de réplication du brin léger. Ce chromosome est constitué par les mêmes gènes chez tous les mammifères déjà étudiés. L'ADN mt porte 37 gènes qui permettent la synthèse de 13 protéines des complexes I, III, IV et V de la chaîne respiratoire, de 22 ARN de transfert (ARNt) et de deux ARN ribosomiques (ARNr) (fig.6). Les cellules eucaryotes contiennent de quelques dizaines à quelques milliers de copies d'ADNmt (HOLLAND & PARSONS 1999). Les molécules d'ADNmt de toutes les cellules d'un individu ont généralement la même séquence de nucléotides (homoplasmie). Si un individu possède plus d'un type d'ADNmt, il est dit hétéroplasmique. Le taux de mutations de l'ADNmt est particulièrement élevé en raison de l'absence d'histone, mais surtout du fait de sa localisation à proximité de la machinerie respiratoire cellulaire, source reconnue de radicaux libres, fortement mutagènes. La seule région non codante est **une région hypervariable** en raison

de l'accumulation à ce niveau de mutations à un taux supérieur de 1,8 fois à celui du reste du génome mitochondrial.

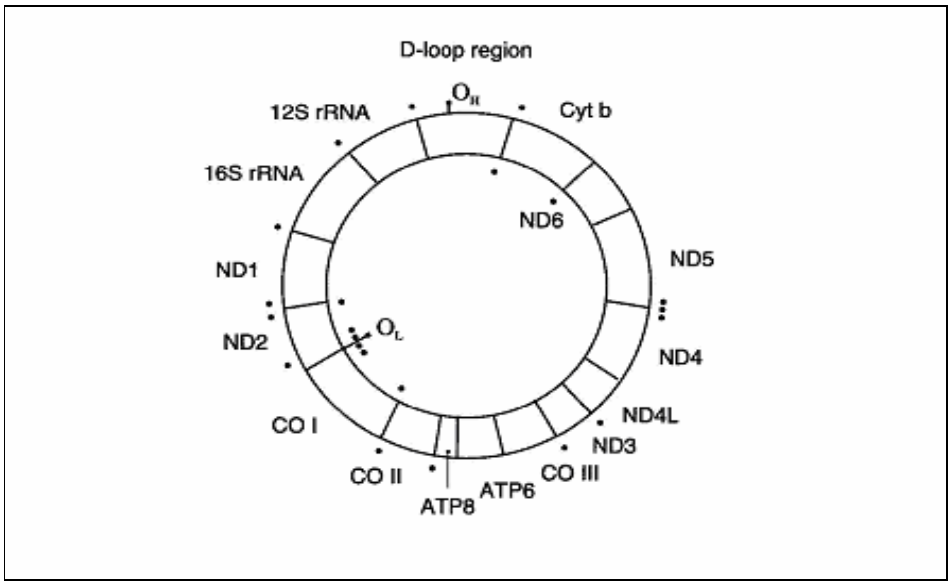


Figure 6 : Schéma de la réplication asymétrique du génome mitochondrial de Mammifères. Les points représentent les gènes des ARNt sur le brin lourd (H) et le brin léger (L) (REYES *et al.* 1998).

L'originalité du génome mitochondrial, support de l'hérédité cytoplasmique, est qu'il n'est pas transmis selon les principes mendéliens. En effet, **la transmission uniparentale maternelle** de l'ADNmt est la règle dans le règne animal. En raison de toutes ces caractéristiques l'ADN mitochondrial (ADNmt) est le marqueur le plus utilisé jusqu'à présent en phylogénie.

6.1. Extraction de l'ADN

Nous avons analysé 60 individus provenant de localités différentes, 30 *Mus musculus domesticus* et 30 *Mus spretus.*

Dans un premier temps nous avons utilisé la méthode classique au phénol-Chloroforme pour extraire l'ADN à partir des tissus conservés dans l'éthanol (cf. annexe 4).

Cette méthode a été remplacée par la suite par une autre plus efficace qui est la méthode sur colonne.

6.2. Qualité et quantité d'ADN

La qualité de l'ADN extrait a ensuite été évaluée sur un gel d'agarose à 1%. 5 µl d'échantillon ont été mélangés à 2 µl de tampon de charge. Ce tampon « bleu de charge » contient du glycérol pour rendre le mélange plus dense que le tampon de migration. Celui-ci contient un alourdisseur permettant d'entraîner l'ADN au fond du puits. Le mélange est déposé dans les puits du gel. La migration dure 15 minutes en se fiant aux marqueurs de mobilité contenus dans le bleu de charge. La concentration et la taille de l'ADN ont été évaluées en comparant l'intensité des bandes des échantillons aux marqueurs de taille et de concentration. L'ADN a ensuite été dilué dans le TE pour arriver à une quantité de 20µg/ml qui sera utilisée en PCR.

6.3. Polymerase Chain Reaction (PCR)

Cette technique permet de synthétiser plusieurs millions de copies d'une séquence donnée à partir de quelques nanogrammes d'ADN génomique. C'est en fait une cyclisation in vitro d'une réplication d'ADN effectuée à l'aide d'une ADN polymérase thermorésistante. La réaction de PCR se déroule suivant un cycle qui comprend 3 étapes (dénaturation, hybridation, élongation). La séquence de la cible à amplifier doit être connue ou au moins celle des deux régions la flanquantes. Deux oligonucléotides complémentaires (amorces) à ces régions encadrant la cible sont synthétisés. Ils sont eux-mêmes en orientation inverse l'un par rapport à l'autre. Une fois l'ADN à amplifier dénaturé par la chaleur, ces oligonucléotides pourront s'apparier sur les régions qui leur sont homologues. Ils vont alors servir d'amorces pour une synthèse complémentaire. Le milieu est ensuite dénaturé-renaturé cycliquement, conduisant à la réplication de la région encadrée par les amorces et à une amplification exponentielle de la séquence-cible.

La cyclisation de la polymérisation à également été grandement facilitée par la commercialisation de la «machine à PCR » ou thermocycleur. Ce ne sont en fait que des blocs chauffant-refroidissant programmables. Chaque amplification nécessite une programmation spécifique du thermocycleur (cf. annexe 5).

Pour contrôler l'efficacité de l'amplification d'ADN, a été effectuée une électrophorèse sur gel d'agarose à 1% dans du TBE (cf. annexe 6).

Les amorces utilisées pour l'amplification de la D-Loop et aussi le séquençage sont :

MTLP2 : située en position 41-22 dans le sens 5'-3' de l'ADNmt

MTLP3: située en position 15372-15391 dans le sens 3'-5'.

Les séquences de ces amorces sont les suivantes :

MTLP2 : 5’ AGCATTTTCAGTGCTTTGCT 3’
MTLP3 : 5’ CACCACCAGCACCCAAAGCT 3’.

6.4. Purification des produits de PCR

La purification des produits de PCR a été réalisée à partir des échantillons présentant une bande après la migration sur le gel. Cette étape permet, grâce à l’enzyme ExoSAP de supprimer l’excédent de réactifs non utilisés au cours de la PCR (amorces, nucléotides). Les échantillons purifiés sont repassés sur gel dans les mêmes conditions que précédemment (cf. Annexe 6).

6.5. Réaction de séquence

La méthode de Sanger est fondée sur une synthèse enzymatique d’ADN complémentaire à une matrice, l’échantillon à séquencer. Une ADN polymérase complète la chaîne de nucléotides à partir d’une amorce, en recopiant fidèlement la matrice d’ADN simple brin.

Pour connaître la séquence des ADN, un brin d'ADN est synthétisé par une enzyme spécifique. L'enzyme (une ADN polymérase) commence son travail à partir de l'extrémité 3' d'une sonde hybridée qui sert d'amorce. Elle ajoute des nucléotides complémentaires de ceux du brin d'ADN qu'elle copie, utilisant pour substrats des désoxynucléotides triphosphates normaux mélangés avec une très petite quantité de didésoxynucléotides triphosphates. La polymérase choisira le plus souvent un dNTP normal et la synthèse se poursuivra jusqu'à ce qu’elle incorpore un ddNTP fluorescent. A ce stade le brin en cours de synthèse n’a plus d’extrémité 3’-OH et la réaction de polycondensation ne peut se poursuivre. Les di-désoxynucléotides incorporés en dernier sont marqués spécifiquement par des molécules fluorescentes (vert pour didésoxyA, bleu pour didésoxyC, jaune pour didésoxyG et rouge pour didésoxyT).

Le séquençage de la D-Loop est réalisé avec le kit BigDye Terminator (BDT) et avec l’amorce MTLP3 (ou MTLP2) à la concentration 3 picomolaire.

Pour séquencer un fragment tel que le nôtre (900 pb) il faut mettre une quantité d’ADN suffisante pour avoir 60 ng d’ADN. Cette quantité est estimée grâce aux bandes sur le gel avant purification

6.6. Séquençage par le séquenceur automatique

Une fois la purification des réactions de séquence terminée(cf. Annexe 6) , les produits ont été analysés grâce à un automate : le séquenceur ABI Prism®3130 & 3130xl Genetic Analyzers. Ce séquenceur ABI possède 16 capillaires. Les fragments générés par le kit BigDye Terminator sont séparés dans les capillaires. Lors de la migration les fragments traversent à un instant 't' (fonction de la taille du fragment) un rayon laser excitant la fonction fluorescente du ddNTP. Le signal émis est reçu par des capteurs au niveau du séquenceur puis transmis à un ordinateur qui l'enregistre.

Ce séquenceur permet d'obtenir la séquence de nucléotide correspondant à la D-Loop, afin de pouvoir l'analyser et la comparer à d'autres séquences de Souris.

6.7. Analyse des données

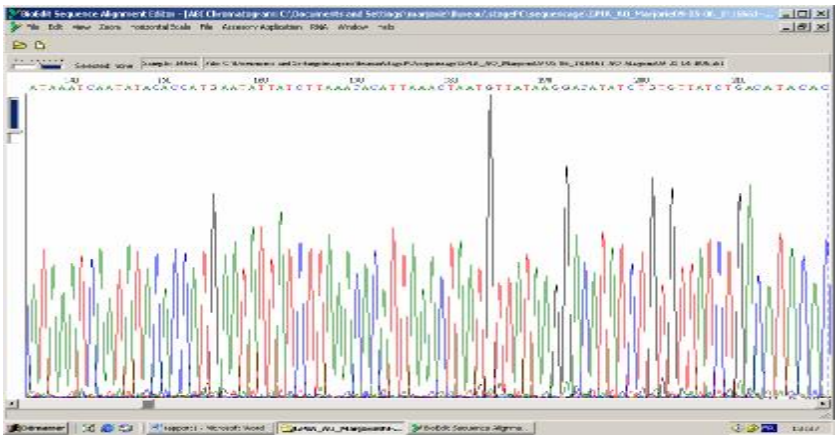
Sur l'ordinateur pilotant l'automate, le résultat du séquençage peut être déterminé par la visualisation de 3 options du programme «Sequencing Analysis AB version 5.2»,

- Option **électrophorégramme** (graphique composé de 4 courbes de couleurs différentes représentant chacune un ddNTP et donc chacune une base) : le logiciel interprète chaque pic comme la présence d'une base et définit ainsi la séquence de l'ADN voulu. Grâce à cette représentation il est possible d'observer les pics de fluorescence et en cas d'hésitation entre plusieurs bases (ambiguïté) il est possible de trancher.

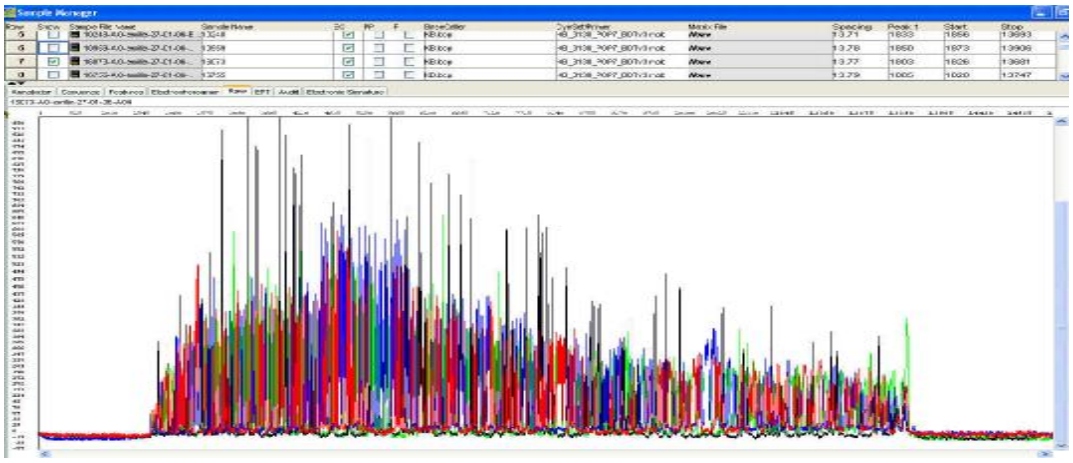
- Option **raw** : cette option permet d'avoir une visualisation globale de la séquence (plus le signal est constant, assez élevé et long, plus la séquence peut être considérée comme correcte).

- Option **séquence** : elle fait apparaître l'indice de confiance pour chaque nucléotide. Cet indice est représenté par des barres situées au-dessus de chaque base de la séquence. Deux indices symbolisent la confiance : la hauteur et la couleur des barres. Si la barre atteint sa hauteur maximale avec une couleur bleue cela signifie que l'indice de confiance du séquenceur est à son maximum. Ensuite, lorsque la confiance diminue les couleurs jaunes et rouges se succèdent et la hauteur baisse (la couleur rouge correspond à une ambiguïté au niveau de la base azotée).

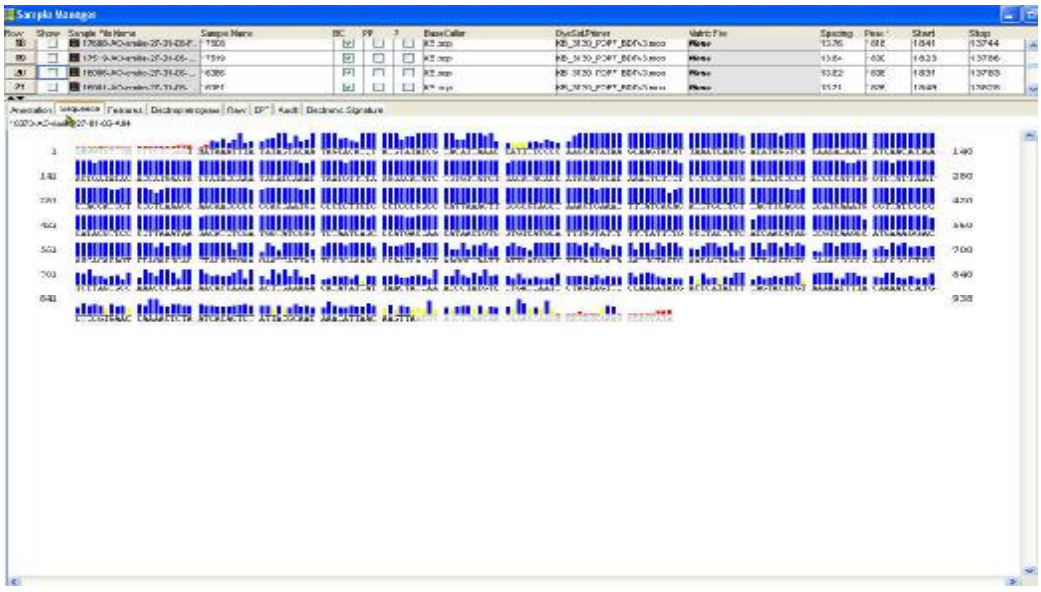
Nous avons récupéré les séquences interprétées par le programme du séquenceur dans un répertoire nommé « GPIA ». Chaque séquence est enregistrée sous deux formats, « .seq » qui est un fichier ne comprenant que la séquence nucléotidique, et le fichier « .ab1 » composé de l'électrophorégramme et de la séquence.



Electrophorégramme et séquence du fichier « .ab1 »



Raw



Séquence

Nous avons procédé par la suite à un alignement multiple des séquences grâce au logiciel Clustal inclus dans le programme «BioEDIT». Cet alignement a ensuite été affiné manuellement afin d'aligner le plus finement les sites identiques. L'alignement est la procédure destinée à préciser la position des insertions – délétions par l'introduction de gaps dans le jeu de séquences. Le but est de rechercher des homologies au niveau des différents sites des séquences.

Pour la construction des arbres phylogénétiques nous avons utilisé le logiciel « Mega4 ». C'est un très bon moyen pour traduire les relations entre les haplotypes mitochondriaux d'une part et les taxons d'autre part. Ce type d'analyse permet de classer non seulement les taxons analysés en fonction de leur ressemblance, mais aussi en fonction de leur lien de parenté, et ainsi de rendre compte des évènements évolutifs au sein des espèces, genres ou familles.

Nous avons ajouté des séquences références de Souris du pourtour Méditerranéen dans l'alignement des Souris d'Algérie.

Nous avons utilisé une méthode de distances avec l'option « pairwise délétion » pour la construction de l'arbre phylogénétique, c'est-à-dire qui utilise des matrices de distances caractéristiques de la proportion de différences entre deux séquences. Cet estimateur prend en compte les paramètres de transition-transversion : distance de KIMURA à deux paramètres (KIMURA 1980).

Une fois les distances nucléotidiques entre haplotypes calculées (c'est-à-dire le pourcentage de substitutions nucléotidiques entre séquences), la phylogénie de ces haplotypes a été réalisée par la méthode du neighbor-joining (SAITOU & NEI 1987), incluse dans le logiciel MEGA. Cette méthode de construction d'arbre phylogénétique utilise l'algorithme dit du plus proche voisin à partir des distances de la matrice, c'est-à-dire qu'elle regroupe les paires de taxons les plus proches afin de minimiser la longueur totale des branches de l'arbre.

La robustesse des nœuds de l'arbre a été testée par la méthode dite du bootstrap (FELSENSTEIN 1985). Elle repose sur la création d'un nouveau jeu de données par l'échantillonnage aléatoire avec remise des sites nucléotidiques de l'alignement. La variation aléatoire des résultats de l'analyse des données après bootstrap est considérée comme statistiquement similaire à la variation qui pourrait être observée après avoir collecté des données nouvelles. Cette procédure permet d'évaluer la solidité de la topologie d'une phylogénie.

7. Analyse statistiques

Les analyses ont été effectuées avec le logiciel SPSS Professional Statistics 6.1 (Norusis, 1994) et MINITAB.12.2.

Kruskal-Wallis

Le test de Kruskal-Wallis permet de faire l'étude des liaisons entre un caractère quantitatif et un caractère qualitatif à k classes. C'est donc un équivalent non paramétrique de l'analyse de variance. Ce test est vivement recommandé dans tous les cas où on ignore la loi de distribution d'une variable, où on possède un petit échantillon et où on veut comparer plusieurs groupes d'individus dans l'échantillon et il est suivi éventuellement d'un test des comparaisons multiples.

Test de student

Le test de Student consiste à tester l'égalité des espérances de deux échantillons en comparant la différence centrée réduite de leurs moyennes empiriques aux quantiles d'une loi de Student.

Analyse de la variance

L'analyse de la variance (terme souvent abrégé par le terme anglais **ANOVA** : ***ANalysis Of VAriance***) est une technique statistique permettant de comparer les moyennes de deux populations ou plus. Il s'agit aussi de l'équivalent, pour des variables qualitatives, de la régression linéaire. On parle d'ANOVA à un facteur lorsque les groupes analysés se distinguent par un seul facteur qualitatif, d'ANOVA à deux facteurs si les groupes se distinguent par deux facteurs qualitatifs.

En dehors des tests statistiques introduits ci-dessus, nous avons utilisé aussi des méthodes d'analyse de données multivariée (ou multifactorielle) :

Analyse en composante principale (ACP)

L'ACP est une méthode qui permet d'analyser des jeux de données complexes et d'en dégager les facteurs importants (ceux qui expliquent le mieux la variabilité des données). L'ACP est une méthode à finalité graphique, son fondement mathématique est très robuste. L'ACP permet d'obtenir des vecteurs définissant un sous–espace de dimension réduite permettant une représentation plus facilement interprétable des individus et des variables. L'ACP recherche les meilleurs vecteurs ou vecteurs optimaux permettant cette représentation graphique. Elle est un moyen simple de résumer la variabilité des données.

L'ACP permet soit :

- de représenter les données à l'aide de nuages de points dans un espace géométrique réduit. Elle permet de trouver des vecteurs qui représentent au mieux le nuage initial. Ces vecteurs sont ensuite interprétés pour être ramenés aux variables initiales.
- De rechercher parmi les p variables un ensemble réduit q de variables non corrélées. En résumé, elle permet d'éliminer les variables ne contribuant pas à expliquer la structure du tableau.

Analyse factorielle des correspondances (AFC)

L'analyse Factorielle des correspondances permet de représenter graphiquement un tableau de contingence crée par le ou les croisements (tris croisés) de deux ou plusieurs variables qualitatives. La méthode vise à rassembler sur un ou plusieurs graphiques (plan factoriel) la plus grande partie possible de l'information contenue dans le tableau en s'attachant non pas aux valeurs absolues mais aux correspondances entre les caractéristiques, c'est-à-dire aux valeurs relatives. La notion de « réduction » est commune à toutes les techniques factorielles – c'est-à-dire où l'on extrait des facteurs- l'AFC offre la particularité (contrairement aux ACP) de fournir un espace de représentation commun aux variables et aux individus. Pour cela l'AFC raisonne à partir de tableau réduit ou de fréquences.

Analyse discriminante pas à pas

L'analyse discriminante Pas à Pas permet de sélectionner à partir d'un ensemble de variables quantitatives et d'une variable qualitative découpant la population en plusieurs groupes (2 ou plus), le sous-ensemble des variables quantitatives les plus explicatives des groupes qui seront alors utilisées pour définir des fonctions discriminantes robustes. Cette analyse est complétée par une analyse discriminante avec validation croisée qui détermine l'affectation de chaque individu à partir de l'apprentissage réalisé sur tous les autres.

CHAPITRE III

CARACTERISATION MORPHOLOGIQUE ET BIOMETRIQUE DES SOURIS JUMELLES.

Etant donné que les espèces jumelles sont des espèces biologiques, c'est-à-dire isolées d'un point de vue reproducteur, mais morphologiquement indiscernable (MAYR 1974). Cette étude a pour objectif de préciser les critères d'identification morphométriques (biométrie corporelle et crânienne) des deux souris jumelles *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* présentes en Algérie.

Article 1

Identification biométrique des deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (Algérie).
Nora KHAMMES, Sovan LEK & Stéphane AULAGNIER (2006). *REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE* 113 (2): 411-419.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 113 (2): 411-419; juin 2006

Identification biométrique des deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (Algérie)

Nora KHAMMES[1], Sovan LEK[2] & Stéphane AULAGNIER[3]
[1] Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques, Université Mouloud Mammeri, route d'Hassnaoua, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie. E-mail: n_khammes@hotmail.com
[2] Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 4, France. E-mail: lek@cict.fr
[3] Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, B.P. 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France. E-mail: aulagnie@toulouse.inra.fr

Biometrical identification of the sympatric mouse species *Mus musculus domesticus* and *Mus spretus* in Kabylie du Djurdjura (Algeria). -
This work aimed to validate biometric dentification criteria (body and cranial measurements) for the two sympatric mouse species living in Algeria: the House mouse *(Mus musculus domesticus)* and the Algerian mouse *(M. spretus).* Trapped in three localities of Kabylie du Djurdjura, mice were first identified according to morphological criteria and second computing stepwise discriminant analyses and leave-one-out discriminant analyses on sets of the most relevant variables. Body measurements revealed more efficient than cranial measurements to discriminate the species. According to the original diagnosis of *M. spretus*, the Algerian mouse's tail was shorter than the House mouse's tail. The ratio 'tail length over head and body length' was highly discriminant (95% of correct classification); the score was still better (97%) when the diameter of the tail was included in the discriminant analysis. On the skull, the zygomatic ratio 'width of the dorsal ramus of the zygomatic arch over width of the zygomatic arch' was the only discriminant variable (90.4% of the correct classification). No identification was reliable with mandible measurements. Relevant discriminant values were then compared with values obtained from European samples.

Keywords: Algeria - biométries - skull - discriminant analysis - *Mus spretus* - *Mus musculus domesticus.*

INTRODUCTION

En 1846 déjà, Loche identifie deux espèces de souris en Algérie: *Mus musculus* et *Mus reboudi,* mais il s'est avéré par la suite que ces deux formes étaient conspécifiques. Puis, toujours en Algérie, Lataste (1883) décrit *Mus spretus* comme une nouvelle espèce, caractérisée par une oreille elliptique, une queue environ moitié plus

courte que le corps et un talon supplémentaire en avant de la première molaire. Mais plus tard (Lataste, 1887), il exprime des doutes à propos de cette différence spécifique, aussi par la suite *spretus* a souvent été considérée comme une sous-espèce d'une autre souris à queue courte *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 (e.g. Miller, 1912; Cabrera, 1914, 1932) ou de *Mus musculus* Linnaeus, 1766 (e.g. Schwarz & Schwarz, 1943; Ellerman & Morrison-Scott, 1951).

Le statut spécifique de *Mus spretus* Lataste, 1883 a été rétabli lorsque vers la fin des années 70 deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* Rutty, 1772 et *Mus spretus* ont été différenciées génétiquement dans le sud de la France (Britton *et al.,* 1976, Britton & Thaller, 1978). Deux interrogations étroitement liées se sont immédiatement imposées: comment les identifier? où les trouver? Très rapidement, en étudiant la morphometrie externe et crânienne des animaux identifiés sur la base de leur polymorphisme enzymatique, des critères d'identification ont été proposés ou confirmés (Darviche, 1978; Marshall & Sage, 1981; Orsini, 1982; Darviche & Orsini, 1982). Parallèlement, l'examen des spécimens conservés en collection a permis de préciser l'aire de répartition de l'espèce en Afrique du Nord, dans la péninsule Ibérique et en France (Saint Girons & Thouy, 1978; Palomo *et al.,* 1983). Puis des travaux sur des populations naturelles et expérimentales ont permis d'appréhender les facteurs écologiques et comportementaux à l'origine de la sympatrie, voire de la syntopie de la Souris à queue courte avec le morphe *(brevirostris)* ou écotype sauvage de la Souris domestique, caractéristique de la région méditerranéenne (Orsini *et al.,* 1982, Cassaing, 1982, 1984; Cassaing & Croset, 1985).

De récentes synthèses ont fait le point sur l'identification des souris européennes (Gerasimov *et al.,* 1990; Macholân, 1996a, 1996b) ou françaises (Orsini *et al.,* 2001), mais aucune étude approfondie n'a été consacrée aux souris d'Afrique du Nord, alors que la plus grande diversité génétique locale des *Mus spretus* (Boursot *et al.,* 1985) peut laisser envisager une variabilité morphologique particulière.

C'est ce travail de calibration des critères d'identification morphométriques (biométrie externe et crânienne) des deux souris présentes en Algérie qui a été entrepris à partir d'un échantillon conséquent en provenance de trois stations de Kabylie du Djurdjura.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LOCALISATION DES STATIONS D'ETUDE

Station 1: village de Boukhalfa à 8 km de Tizi-Ouzou (36°42' N, 4°2' E; altitude: 150 m). Cette station est classée dans l'étage bioclimatique subhumide à hiver tempéré. Située à proximité d'un verger, la végétation y est composée d'une strate arbustive haute à *Genista tricuspidata* et *Calycotome spinosa,* et une strate arbustive basse à *Rubus* sp. et *Cistus salvifolius.*

Station 2: village d'Attouche (commune de Makouda) à 25 km de Tizi-Ouzou (36°47' N, 4°3' E; altitude: 470 m). Cette station est classée dans l'étage bioclimatique subhumide à hiver doux. Délimitée par de grands rochers, cette station s'étend sur deux parcelles, l'une comprend essentiellement une strate herbacée et des affleurements rocheux, l'autre est occupée pour les grandes cultures céréalières, maraîchères et d'arbres fruitiers.

Station 3: village de Bou-Ilfane, au nord-est d'Azazga, à environ 45 km de Tizi-Ouzou (36°45' N, 4°27' E; altitude : 500 m). Cette station est classée dans l'étage bioclimatique subhumide à variante tempérée. C'est un maquis, formation dense issue de la dégradation de la forêt de Chêne liège *Quercus suber*, qui comprend principalement une strate arbustive constituée de *Myrtus communis, Genista tricuspidata, Cistus monspeliensis, Erica arborea* et *Calycotome spinosa.*

ANIMAUX

Le nombre total d'individus capturés au moyen de surfaces engluées (Tripathi *et al.,* 1994) est de 138 souris des deux espèces pour 1200 nuits-pièges (longueur totale des lignes de pièges: 6000 mètres). En retirant les juvéniles (usure dentaire nulle, Keller, 1974; Palomo *et al.,* 1981) dont la croissance n'est pas terminée, le nombre d'animaux étudiés est de 101, soit 33 + 20 + 2 *Mus musculus domesticus* et 28 + 12 + 6 *Mus spretus* (stations 1+2 + 3). Les deux espèces ont été identifiées en fonction du nombre de plis palatins (avant la préparation ostéologique du crâne): *Mus spretus* possède six rangées de plis palatins alors que *Mus musculus domesticus* en possède sept (Darviche, 1978; Orsini, 1982).

MESURES

Les animaux ont été mesurés en utilisant un pied à coulisse au 1/10 mm pour les mensurations corporelles, au 1/100 mm pour les mensurations crâniennes et mandibulaires, et une loupe binoculaire munie d'un micromètre au 1/100 mm pour les mensurations dentaires.

Les mensurations corporelles ont été prises sur l'animal maintenu à plat sur le ventre après sa capture: longueur de la tête et du corps (T+C), longueur de la queue (Q), longueur du pied postérieur (Pp), longueur de l'oreille (Or) et diamètre de la queue (DQ); le rapport Q / T+C a été calculé.

Vingt-six variables crâniennes et dentaires inspirées des travaux de Sans-Coma *et al.* (1979), Thorpe *et al.* (1982), Darviche & Orsini (1982), Davis (1983), Palomo *et al.* (1983) et Lyalyukhina *et al.* (1991) ont été relevées: longueur du crâne (Lcr), longueur et largeur du nasal (Ln, In), largeur bizygomatique (lbz), largeur interorbitaire (io), largeur bisquamosale (lsq), largeur du foramen occipital (focc), longueur et largeur de la bulle tympanique (Lbul, lbul), hauteur postérieure du crâne (hcr), longueur du foramen palatin (fopal), largeur du palais (lpal), longueur incisivo-palatine (de l'avant des incisives à l'arrière du palais) (Lipa), largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz), largeur de l'arcade zygomatique (laz), coefficient zygomatique (coz = lraz/laz), longueur de l'orbite (Lorb), largeur du crâne (lcr), longueur du diastème supérieur (diasup), longueur de la rangée molaire supérieure (rms), longueur de la rangée molaire inférieure (rmi), hauteur de la mandibule (hm), longueur du diastème inférieur (diainf), longueur de la mandibule (Md), longueur et largeur de la première molaire inférieure (Lml, 1ml).

ANALYSE STATISTIQUE

Outre des statistiques descriptives et tests de Student, l'identification des deux espèces a été réalisée au moyen d'une analyse discriminante pas à pas qui sélectionne successivement la (puis les) variable(s) la (les) plus discriminante(s), complétée par une analyse discriminante avec validation croisée qui détermine l'affectation de

chaque individu à partir de l'apprentissage réalisé sur tous les autres. Les calculs ont été effectués avec le logiciel SPSS Professional Statistics 6.1 (Norusis, 1994).

RÉSULTATS

BIOMETRIE CORPORELLE

Toutes les variables corporelles, à l'exception de la longueur du pied postérieur, différencient très significativement les deux espèces (Tableau 1), tout en restant faiblement corrélées. La Souris d'Afrique du Nord a une queue plus courte que la longueur tête plus corps contrairement à la Souris domestique qui a une queue plus longue que la longueur tête plus corps. Le rapport Q/T+C, qui permet classiquement de caractériser chacune des deux espèces varie de 0,48 à 0,99 chez *Mus spretus* et de 0,93 à 1,31 chez *Mus musculus domesticus*. De fait, les mesures de la queue permettent objectivement de déterminer la quasi totalité des individus. Toutefois la première analyse

TABLEAU 1. Mensurations des deux espèces de souris, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (Algérie) (n; effectif de l'échantillon; min: minimum; moy: moyenne; max: maximum; Et: écart-type; t: test de Student; ddl: degrés de liberté; s: seuil de signification du test de Student).

	Mus musculus domesticus					*Mus spretus*						
	N	min	moy	Max	Et	n	min	moy	max	Et	*t*	*ddl*	s
T+C	55	50,0	65,81	86,0	10,93	46	60,0	76,77	98,0	11,43	612,54	99	0,000
Q	55	52,5	71,20	88,5	11,91	46	44,6	57,83	70,5	7,46	584,60	99	0,000
Pp	55	15,0	18,55	20,1	1,08	46	14,8	16,38	19,6	1,56	2,97	99	0,098
Or	55	11,9	13,53	15,0	0,77	46	10,0	12,76	15,5	1,53	6,06	99	0,000
DQ	55	1,8	2,74	3,7	0,40	46	1,5	1,98	2,5	0,24	8,42	99	0,000
Q/T+C	55	0,9	1,08	1,3	0,08	46	0,4	0,77	0,9	0,12	7,11	99	0,000
Lcr	38	15,61	19,57	21,90	1,74	38	17,38	20,38	22,90	1,22	9,36	74	0,000
Ln	50	5,62	7,21	9,00	0,74	45	5,85	7,67	9,72	0,91	2,93	93	0,000
In	50	1,72	2,29	2,88	0,27	45	1,54	2,57	3,60	0,48	1,51	93	0,074
lbz	38	7,55	9,39	10,10	0,53	41	8,49	9,47	10,10	0,40	1,15	77	0,523
io	44	2,99	3,76	4,89	0,33	46	2,99	3,79	4,96	0,42	1,73	88	0,523
lsq	38	7,42	8,59	9,43	0,53	38	8,29	9,11	9,83	0,44	1,22	74	0,360
focc	40	3,63	4,54	5,71	0,60	38	3,48	4,47	5,58	0,63	1,49	76	0,063
Lbul	38	2,76	3,98	5,32	0,53	29	2,99	3,98	5,17	0,60	1,25	65	0,304
lbul	38	2,14	3,07	4,52	0,50	29	2,30	2,97	4,15	0,52	1,03	65	0,879
hcr	38	6,33	7,46	8,34	0,48	35	6,57	7,39	7,97	0,39	1,30	71	0,251
fopal	47	3,10	3,96	6,16	0,61	45	3,12	4,78	6,5	0,84	2,79	90	0,000
lpal	46	2,00	2,70	3,79	0,32	46	2,21	2,80	3,96	0,34	2,28	90	0,000
Lipa	46	6,81	8,88	12,10	0,97	45	8,01	9,81	11,1	0,76	3,90	89	0,000
Lraz	47	0,22	0,41	0,84	0,11	46	0,27	0,57	0,81	0,12	11,98	91	0,000
Laz	47	0,48	0,84	1,80	0,24	46	0,36	0,76	1,06	0,14	6,15	91	0,000
Coz	47	0,33	0,49	0,64	0,07	46	0,52	0,75	1,06	0,13	8,65	91	0,000
Lorb	39	5,05	6,27	7,26	0,59	42	4,64	6,75	7,66	0,61	1,66	79	0,215
lcr	46	4,55	6,59	9,37	0,96	46	3,96	6,83	9,57	1,34	5,46	90	0,000
diasup	47	3,55	4,87	6,03	0,60	45	4,32	5,11	6,26	0,39	1,09	90	0,667
rms	49	2,69	3,14	3,90	0,20	46	2,99	3,18	3,34	0,08	2,61	93	0,072
rmi	55	2,72	2,90	3,03	0,09	46	2,05	2,90	3,97	0,23	3,58	99	0,140
hm	53	3,43	4,72	5,96	0,66	41	3,12	4,65	5,80	0,69	1,83	92	0,162
diainf	55	2,45	3,07	5,46	0,43	46	2,25	3,15	5,17	0,49	1,19	99	0,374
Md	53	8,05	10,18	12,0	1,01	46	8,85	10,68	12,2	0,77	3,53	97	0,032
Lml	55	1,12	1,31	1,48	0,08	46	0,88	1,36	1,68	0,17	13,40	99	0,000
lml	55	0,88	1,06	1,20	0,06	46	0,96	1,04	1,12	0,04	7,74	99	0,841

discriminante retient trois variables corporelles dans l'ordre suivant: diamètre de la queue, rapport Q/T+C et longueur de l'oreille avec un résultat remarquable tant en apprentissage qu'en validation croisée (Tableau 2). Avec le seul rapport Q/T+C, la discrimination des deux espèces est très bonne, elle devient excellente en rajoutant le diamètre de la queue (seul un individu est mal classé en apprentissage, contre trois en validation croisée).

BIOMETRIE CRANIENNE

La majorité des variables crâniennes ne sont pas significativement différentes d'une espèce à l'autre. Sont significativement différentes: la longueur du crâne, la longueur du nasal, la longueur du foramen palatin, la largeur du palais, la longueur incisivo-palatine, la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique, la largeur de l'arcade zygomatique (et le coefficient zygomatique), la largeur du crâne, la longueur de la mandibule et la longueur de la première molaire inférieure.

Les variables crâniennes apparaissent relativement corrélées entre elles, à l'exception des rangées molaires supérieure (rms) et inférieure (rmi), des largeurs interobitaire (io) et bizygomatique (bz), de la longueur de la première molaire inférieure (Lml), seulement corrélée à la largeur de cette même dent (bml, r=0,59). Les variables les plus corrélées sont la longueur du crâne (Lcr) et la longueur incisivo-palatine (Lipa, r=0,66), et surtout la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz) et le coefficient zygomatique (coz, r= 0,78).

L'analyse discriminante pas-à-pas (90,4% de bon classement en apprentissage et en validation croisée) retient une seule variable: le coefficient zygomatique (coz). L'exclusion du coefficient zygomatique de l'analyse conduit à un modèle moins performant qui repose encore sur les mesures de l'arcade zygomatique avec pour complément la largeur bizygomatique et la longueur incisivo-palatine (Tableau 2). Fort heureusement l'arcade zygomatique est relativement robuste et pourra être mesurée sur les crânes issus de pelotes de réjection de rapaces, notamment de Chouette effraie *(Tyto alba),* de Hibou moyen-duc *(Asio otus)* ou de Chouette hulotte *(Strix aluco).*

Les deux analyses discriminantes effectuées sur les mensurations de la mandibule ne peuvent être retenues, les pourcentages de classement, tant en apprentissage qu'en validation croisée, étant trop faibles (Tableau 2). Il apparaît donc impossible d'identifier avec une incertitude raisonnable des mandibules isolées édentées, telles qu'on les trouve souvent dans les pelotes de réjection de rapaces ou bien dans les fèces de carnivores.

DISCUSSION

Il ressort de ce travail que la biométrie corporelle apparaît plus performante que la biométrie crânienne pour discriminer les deux espèces de souris présentes en Kabylie du Djurdjura. Conformément à la description originale de *Mus spretus,* cette souris possède une queue plus courte que *Mus musculus domesticus* (57,83 ± 7,46 mm *vs* 71,20 ± 11,91 mm), le rapport de la longueur de la queue sur la longueur tête plus corps permet de séparer nettement les deux espèces. Compris entre 0,77 et 0,99 chez la souris à queue courte, il est de 0,93 à 1,31 chez la souris domestique. De plus la queue de *Mus spretus* est toujours plus fine que celle de *M. m. domesticus.* La combi-

TABLEAU 2. Identification des deux espèces de souris en Kabylie du Djurdjura: résultats des analyses discriminantes sur les variables de morphologie externe et crânienne (pourcentages de classement en apprentissage (% Appr.) et en validation croisée (% Valid.), et principales fonctions discriminantes, A: *Mus musculus domesticus,* B: *Mus spretus;* si A est supérieur à B l'animal est *Mus musculus domesticus,* si B est supérieur à A l'animal est *Mus spretus).*

Variables	% Appr.	% Valid.	Fonctions discriminantes
Biométrie corporelle			
			A = 16,220 DQ + 112,007 Q / T+ C + 11,864 Or - 164,693
DQ, Q / T+C, Or	99,0	98,0	B = 11,641 DQ +83,084 Q/T + C + 10,667 Or-111,387
			A = 78,781 Q/T+C-43,686
Q / T+C	95,0	95,0	B = 54,119 Q/T+C-20,982
			A = 15,702 DQ + 83,633 Q / T+C -68,249
Q / T+C, DQ	99,0	97,0	B= 11,175 DQ +57.572 Q/T+C-33.423
Biométrie crânienne			
			A = 48,247 COZ -12,559
COZ	90,4	90,4	B = 72,904 COZ - 27,787
lbz, lraz, laz, Lipa	92,2	88,3	
Lml, 1ml	71,3	70,3	
Md, hm	62,0	60,9	

DQ: diamètre de la queue; Q / T+C: rapport de la longueur de la queue (Q) sur la longueur de la tête et du corps (T+C); Or: longueur de l'oreille; COZ (coefficient zygomatique): rapport de la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz) sur la largeur de l'arcade zygomatique (laz); lbz: largeur bizygomatique; Lipa: longueur incisivo-palatine (de l'avant des incisives à l'arrière du palais); Lml-lml: longueur et largeur de la première molaire inférieure; Md: longueur de la mandibule; hm: hauteur de la mandibule.

naison des deux variables fournit les meilleures fonctions dicriminantes. Ces résultats sont conformes aux données publiées sur les spécimens d'Europe (Orsini *et al.,* 1982; Darviche & Orsini 1982; Palomo *et al.,* 1981), avec toutefois un intervalle différent pour le rapport de la longueur de la queue sur la longueur tête plus corps (0,6-0,8 pour *Mus spretus,* 0,75-1,05 pour *Mus musculus domesticus).* Cette différence est liée à la longueur tête plus corps, significativement plus faible chez les souris domestiques d'Algérie (65,95 ± 11,54 mm contre 76,52 ± 11,72 mm pour les souris à queue courte), alors qu'en Europe Orsini *et al.* (2001) rapportent des longueurs très proches (75,44 ± 1,83 mm et 75,86 ± 2,00 mm respectivement). Orsini *et al.* (2001) évoquent par contre la longueur plus réduite des membres de *Mus spretus,* ce qui renforce l'impression de petite taille chez cette espèce. En Algérie la différence n'est pas significative.

Sur le crâne, le coefficient zygomatique, rapport de la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique sur la largeur de l'arcade zygomatique, est la meilleure variable pour la discrimination des deux espèces sympatrique (0,33 à 0,64 chez *Mus musculus domesticus,* 0,60 à 1,06 chez *Mus spretus).* Pour les populations européennes il était déjà considéré comme discriminant par Darviche & Orsini (1982) et Orsini *et al.* (1983), avec cependant une valeur seuil de 0,70 (0,79 ±0,14 chez

Mus spretus et 0,50 ±0,08 chez *Mus musculus domesticus* Orsini *et al.,* 2001). Macholân (1996b) a en outre relevé une hauteur du crâne plus élevée chez *Mus musculus domesticus,* alors que cette mensuration n'est pas significativement différente chez les souris algériennes. Enfin, la longueur et la largeur de la première molaire inférieure, qui permettent de séparer les deux espèces de souris selon ce même auteur, ne fournissent pas une discrimination satisfaisante pour les spécimens algériens, en dépit de la longueur significativement supérieure observée chez *Mus spretus.* Il reste que pour les mandibules, le dessin de la surface d'usure de cette dent constitue un critère d'identification supplémentaire, quoique parfois délicat (Orsini, 1979).

CONCLUSION

Hormis quelques légères différences pour certaines variables (longueur tête plus corps notamment) qu'il faudra confirmer sur des échantillons en provenance d'autres régions, les deux espèces de souris de Kabylie du Djurdjura peuvent être distinguées sur la base des critères reconnus en Europe : rapport de la longueur de la queue et de la longueur tête plus corps en association avec le diamètre de la queue pour la biométrie corporelle et le coefficient zygomatique pour la biométrie crânienne. La fiabilité des identifications permet d'envisager des études sur l'écologie et la biologie des populations des deux espèces, qui semblent particulièrement inféodées aux activités anthropiques en Afrique du Nord (Aulagnier & Thévenot, 1986; Khidas, 1993; Khidas *et al,* 1999). L'identification des proies des rapaces s'en trouve également facilitée, les différents caractères morphologiques proposés (synthèse dans Macholân, 1996b et Orsini *et al,* 2001) n'étant pas toujours accessibles.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'accord - programme franco-algérien 99MDU423.

BIBLIOGRAPHIE

AULAGNIER, S. & THEVENOT, M. 1986. Catalogue des Mammifères sauvages du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat* 41: 1-163.

BOURSOT, P., JACQUART, T., BONHOMME, F., BRITTON-DAVIDIAN, J. & THALER, L. 1985. Différenciation géographique du génomemitochondrial chez *Mus spretus* Lataste. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris,* Série III, 301: 161-166.

BRITTON, J., PASTEUR, N. & THALER, L. 1976. Les souris du midi de la France: caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris,* Série III, 283: 515-518.

BRITTON, J. & THALER, L. 1978. Evidence for the présence of two sympatric species of mice (gémis *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. *Biochemical Genetics* 16: 214-225.

CABRERA, A. 1914. Fauna ibérica. Marmferos. *Museo nacional de Ciencias naturales, Madrid,* 441 pp.

CABRERA, A. 1932. Los Mamiferos de Marruecos. *Trabajos del Museo nacional de Ciencias naturales, Séria Zoologia* 57: 1-361.

CASSAING, J. 1982. Les populations sauvages de souris du Midi de la France *(Mus domesticus* et *Mus spretus)* : Approche étho-écologique et conséquences évolutives. *Thèse 3e Cycle (Evolution et Biosystématique), Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier,* 158 pp.

CASSAING, J. 1984. Interactions intra et inter spécifiques chez les souris sauvages du midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus:* conséquences sur la compétition entre les deux espèces. *Biology of Behaviour* 9: 281-293.

CASSAING, J. & CROSET, H. 1985. Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris *{Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty) du Midi de la France. *Zeitschrift fur Sàugetierkunde* 50: 271-284.

DAVIS, S.J.M. 1983. Morphometric variation of populations of house mice *Mus domesticus* in Britain and Faroe. *Journal ofZoology, London* 199: 521-534.

DARVICHE, D. 1978. Approche morphologique et biométrique de la biosystématique à la lumière de la génétique biochimique des populations. Application aux genres *Mus* et *Apodemus* (Mammalia, Rodentia). *Thèse 3e Cycle (Evolution et Biosystématique), Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier,* 191 pp.

DARVICHE, D. & ORSINI, P. 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus et Mus musculus domesticus. Mammalia* 46: 205-217.

ELLERMAN, J.R. & MORRISON-SCOTT, T.C.S. 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. *British Muséum (Natural History), London,* 810 pp.

GERASMOV, S., NIKOLOV, H., MIHAILOVA, V., AUFFRAY, J.C. & BONHOMME, F. 1990. Morphometric stepwise discrimant analysis of the Ave genetically determined European taxa of the genus *Mus. Biological Journal ofthe Linnean Society* 41: 47-64.

KELLER, A. 1974. Détermination de l'âge de *Mus musculus* Linné par l'usure de la dentition. *Revue suisse de Zoologie* 81: 839-844.

KHIDAS, K. 1993. Distribution des rongeurs en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Mammalia* 57: 207-212.

KHIDAS, K., KHAMMES, N. & KHELLOUFI, S. 1999. Répartition spatiale et sélection de l'habitat chez le mulot sylvestre *(Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) et la souris sauvage *(Mus spretus* Lataste, 1883) en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Sciences & Technologie* 12: 59-64.

LATASTE, F. 1883. Note sur les souris d'Algérie et description d'une espèce nouvelle *(Mus spretus). Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 37: 13-35.

LATASTE, F. 1887. Catalogue critique des mammifères apélagiques de Tunisie. *In:* Exploration scientifique de la Tunisie. *Imprimerie nationale, Paris,* XV + 42 pp.

LOCHE, V. 1846. Sciences physiques, Zoologie. Histoire naturelle des mammifères. *In:* Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. *Imprimerie royale, Paris,* 123 pp.

LYALYYUKHINA, S., KOTENKOVA, E., WALKOWA, W. & ADAMCZYK, K. 1991. Comparison of craniological parameters in *Mus musculus musculus* Linnaeus, 1758 and *Mus hortulanus* Nordmann, 1840. *Acta Theriologica* 36: 95-107.

MACHOLAN, M. 1996a. Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriologica* 41: 255-275.

MACHOLAN, M. 1996b. Key to European house mice *(Mus). Folia Zoologica,* 45: 209-217.

MARSHALL, J. T. & SAGE, R.D. 1981. Taxonomy of the house mouse. *Symposium of the Zoological Society of London Al:* 15-25.

MILLER, G.S. 1912. Catalogue of the mammals of the Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Muséum. *British Muséum (Natural History), London,* 1019 pp.

NORUSIS, M.J. 1994. SPSS: SPSS Professional Statistics 6. *S.P.S.S. Inc, Chicago,* 385 pp.

ORSINI, P. 1979. Notes sur les souris de Provence. *Annales de la Société de Sciences naturelles et d'Archéologie de Toulon et du Var* 31: 168-173.

ORSINI, P. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe: intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. *Thèse 3e Cycle (Evolution et Biosystématique), Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier,* 134 pp.

ORSINI, P., CASSAING, J., DUPLANTIER, J.M. & CROSET, H. 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus Lataste* et *Mus musculus domesticus Rutty* dans le Midi de la France. *Terre et Vie* 36: 321-335.

ORSINI, P., FAUGIER, C. & BUTET, A. 2001. Identification des Insectivores et Rongeurs de France: les espèces jumelles de souris, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus. Arvicola* 13: 9-11.

PALOMO, L.J., ESPANA, M., LOPEZ-FUSTER, M.-J., GOZALBEZ, J. & SANS-COMA, V. 1981. Sobre la variabilidad fenética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Peninsula Ibérica. *Miscellania Zoologica* 7: 171-192.

SANS-COMA, V., LOPEZ-FUSTER, M. J. & GOSALBEZ, J. 1979. Ùber die Hausmans, *Mus musculus* Linné; 1758, auf der Insel Meda Crossa Katalonien, Spanien. *Sâugetierkundliche Mitteilungen*, 27: 107-113.

SAINT GIRONS, M.C. & THOUY, P. 1978. Fluctuations dans les populations de souris *Mus spretus* Lataste 1883, en région méditerranéenne. *Bulletin d'Ecologie* 9: 211-218.

SCHWARZ, E. & SCHWARZ, H.K. 1943. The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *Journal of Mammalogy* 24: 59-72.

THORPE, R.S., CORTI, M. & CAPANNA, E. 1982. Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of *Mus:* A multivariate analysis of size and shape. *Experientia* 38: 920-923.

TRIPATHI, R.S., MATHUR, M., JAIN, A.P. & PATEL, N. 1994. Relative efficacy of glue and other traps for commensal rodent management. *Annals of arid Zone* 33: 143-145.

CHAPITRE IV

CARACTERISATION BIOLOGIQUE DU MULOT SYLVESTRE: REGIME ALIMENTAIRE.

L'objectif du quatrième chapitre est l'analyse du régime alimentaire du mulot sylvestre selon les trois grands types d'items alimentaire au cours d'un cycle annuel dans trois habitats de la Kabylie du Djurdjura : forêt de chêne, maquis et zone cultivée. Cette étude va donner des précisions qualitatives et quantitatives de son régime alimentaire dans cette région et d'évaluer les conséquences des activités anthropiques et l'influence de la fragmentation du milieu dans la répartition des ressources alimentaires.

Article 2

Régime alimentaire du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) dans trois biotopes de la Kabylie du Djurdjura (Algérie).

Nora KHAMMES and Stéphane AULAGNIER 2007. Diet of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). ***Folia. Zoologica,*** 56(3): 243–252

Folia Zool. – 56(3): 243–252 (2007)

Diet of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria)

Nora KHAMMES[1] and Stéphane AULAGNIER[2]

[1] *Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques, Université Mouloud Mammeri, route d'Hassnaoua, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie; e-mail: n_khammes@hotmail.com*

[2] *Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, B.P. 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France; e-mail: aulagnie@toulouse.inra.fr*

Received 2 April 2007; Accepted 17 September 2007

A b s t r a c t . The diet of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) was investigated over an annual cycle in three biotopes of Kabylie of Djurdjura, differing in the structure of the vegetation and the anthropic action (oak forest, maquis and cultivated zone). The analysis of 140 stomach contents was restricted to three main components: seeds, vegetative parts of plants and arthropod remains, expressed in dry weight and percentages of occurrence. Five independent variables were considered: habitat, sex, sexual activity, season and age. In the three biotopes wood mouse was primarily granivorous, seeds occurring in 99.3% of the stomachs, for 91.5% of dry weight; seasonal variations were significant, with higher occurrence of seeds in winter and summer. Vegetative items (leaves, stems and flowers) were overall rather frequent (occurrence: 19.3%; dry weight: 4.0%), mainly in winter and spring, in the cultivated zone. Arthropods, mainly insects, were frequently preyed by adults (occurrence: 26.4%; dry weight: 4,4%), particularly in the forest. This diet from Mediterranean habitats is discussed by comparing it with previous data in the same biome and in the northern part of the range.

Key words: food, *Apodemus sylvaticus*, habitat, season, age, Mediterranean

Introduction

The wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) is widely distributed in the Western Palaearctic from Iceland and Scandinavia (south of 63°N) to the shores of the Mediterranean (M o n t g o m e r y 1999, M u s s e r & C a r l e t o n 2005). The only species of the genus in Africa, the wood mouse is rather widespread in the Maghreb from the Western High Atlas in Morocco to the North-East of Tunisia (B e r n a r d 1969, K o c k & F e l t e n 1980, A u l a g n i e r & T h é v e n o t 1986, K o w a l s k i & R z e b i k K o w a l s k a 1991). Its southern range is limited by desert habitats, and so it is absent in Libya and Egypt (O s b o r n & H e l m y 1980). In Algeria, K o w a l s k i (1985) captured wood mice in the coastal zone, as well as in the mountains, Tellian and Saharan Atlas, from sea level up to 2000 m in the Aurès region. In Kabylie of Djurdjura it was recorded up to 1800 m (K h i d a s 1993).

This vast distribution is associated with a latitudinal variation of body size (A l c a n t a r a 1991) but contrary to the rule of Bergman, the size increases towards the south. It is mainly associated with a great diversity of habitats providing some vegetation cover: forests with understorey, agricultural land with hedgerows, old fields, maquis, etc. (Z ejd a 1965, S a i n t G i r o n s 1973, S p i t z 1974, C o n s t a n t 1976, K h i d a s 1993). In Morocco and in Algeria, wood mouse is usually common in quite wet and dense habitats, particularly in coastal forests of pines and cedar forests of the Atlas mountains, Aurès and Djurdjura(A u l a g n i e r & T h é v e n o t 1986, K o w a l s k i & R z e b i k K o w a l s k a 1991). The main rodent species in the mountain forests of Kabylie the wood mouse is associated with bushes, rocks and blocks (K h i d a s 1993). Living in so many habitats including heterogeneous landscapes the wood mouse is adapted to forage upon a large number of items according to vegetation phenology, and mainly to the production of seeds (A n g e l s t a m et al. 1987, M o n t g o m e r y et al. 1991). Indeed this rodent proved to be granivorous (H a n s s o n 1985, B u t e t 1986a, M o n t g o m e r y 1989), but studies in various areas of Europe show a great deal of variability (B u t e t 1985). When seeds are rare or of low energy value, the wood mouse can prey on small invertebrates or even eat some plants with a high lipid content (B u t e t 1985). Animal concern in the diet is quite variable, at least seasonally, with an occurrence from 15 up to 80% (M i l l e r 1954, O b r t e l 1975, O b r t e l & H o l i š o v á 1979, B u t e t 1986a, Z u b a i d & G o r m a n 1991). Green parts of plants are usually the smallest part of the diet, only less than 10% of the items (W a t t s 1968, O b r t e l & H o l i š o v á 1979, B u t e t 1986a) with some exceptions (e.g. up to 85% of volume in fallow grounds, R o g e r s & G o r m a n 1995).

In North Africa the diet of wood mouse was only studied in a coastal zone of Morocco where it proved to be also granivorous (H a r i c h & B e n a z z o u 1990). As an additional contribution to the study of wood mouse plasticity in the

Mediterranean area, we compared annual diets from three biotopes of Kabylie of Djurdjura: oak forest, maquis and cultivated zone. This study was carried out by analysing stomach contents, one of the most reliable methods for this purpose.

Material and Methods

Study sites

The study sites are located in Kabylie (Northern Algeria), in the Aït-Ghobri mountain (ca. 36°45' N and 4°27' E): Taourirt forest (750 m a.s.l.), Bou-Ilfane maquis and the cultivated zone nearby (500 m a.s.l.).

The Taourirt forest belongs to the humid bioclimatic stage when the lower altitude stations are in the sub-humid stage. This is a mixed forest of cork oak *Quercus suber* and Algerian oak *Quercus canariensis*. Trapping was carried out in a regular grove with poor understorey of *Cytisus triflorus*, *Erica arborea*, *Calycotome spinosa*, *Rubus* sp. and *Cistus salvifolius*.

The Bou-Ilfane maquis is a dense formation resulting from the degradation of the cork oak forest. Vegetation is generally more than 2m high, including a shrubby layer of cork oak and a lower layer of various bushes: *Myrtus communis*, *Genista tricuspidata*, *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Calycotome spinosa*, *Pistacia lentiscus* and *Arbutus unedo*.

The cultivated zone is a cleared part of the maquis that supports an extensive agriculture by and for local people including crops and vegetables. Fields are interspersed by copses of *Cistus monspeliensis*, *C. spinosa* and *P. lentiscus*, and some grasslands.

Trapping and diet identification

Wood mice were trapped over 10 months, from October 1998 to July 1999. Snap-traps were set every 3 m in a line 150 m long and baited with bread mixed with sardine. Depending on external conditions, trapping was conducted over 2 to 4 days (Spitz et al. 1974, Orsini 1981, Kowalski 1985, Saint Girons & Fons 1986, 1987). The total number of night traps was 4467. Stomachs of the captured individuals were preserved in 10% formaline, and 140 contents were identified following Hubert et al. (1981) and Moro & Hubert (1983): 31 from Taourirt forest, 86 from Bou-Ilfane maquis, and 23 from the cultivated zone.

Identifying components of the diet

Stomach contents were identified under binoculars. Seeds (true seeds or fruits) can be identified by their colour and their structure. Vegetative parts of plants are easily identified by their colour which is preserved, and the presence of veins and fibres; identifying the species was not part of our study. Specific identification of arthropods was very difficult due to the very small size of crushed remains. However fragments of Orthoptera (legs and wings), Hymenoptera (legs of ants) and spiders were observed. Frequency of occurrence of these three components in the stomachs was the first variable studied. Then each component per stomach was weighted using an analytical balance (e = 0.001g) for a measure of dry weight that seemed more reliable than the volume measured by many former authors. Due to the low weight of vegetative parts and arthropods, the presence/absence of these two items was used for statistical analyses.

Statistical analyses

Besides comparing the three biotopes (forest, maquis and cultivated zone), four additional variables were considered: season (autumn: October, winter: November-January, spring: February–March, summer: April–July), sex (male *vs* female), age (juvenile, sub-adult, adult), and sexual activity (active *vs* inactive). Determination of age relied on dental wear by Felten (1952), using (but grouping) classes of Saint Girons (1973): classes I and II as juveniles, class III as sub-adults, and classes IV and V as adults. Active males had external testicles whose diameter exceeded 10 mm (Kowalski 1985). Activity of females was evaluated by external characteristics (opened *vs* closed vagina, size of teats) or internal genitals (aspect of uterus, development of embryos). Active females were either pregnant or lactating.

A preliminary factorial analysis on a matrix of the dry weight (expressed as percentages) and disjunctive independent variables (140 lines – individuals, 17 variables – columns) helped us to cluster months in seasons and revealed the need of

separate analyses for each food item. Then the dry weight of seeds was analysed using a generalised linear model (GLM). Then, Kruskal-Wallis tests were computed for significant variables identified by the model, followed by ad-hoc multiple comparisons when the test was significant (α<0.05). The presence/absence of vegetative parts and arthropods were analysed using logistic regressions, followed by Kruskal-Wallis tests on percentages of dry weight and multiple comparisons in the same conditions as above. All analyses were computed with Minitab 12.2.

Results

Diet of the wood mouse

The wood mouse is mainly granivorous in Kabylie of Djurdjura (Fig. 1). Seeds were present in 99.3% of stomachs, and composed 91.5% of dry weight. We easily identified whitish to brownish acorns of cork oak, the dark red fruits of myrtle (*Myrtus communis*) and akens of figs (*Ficus carica*). Vegetative parts of plants, stems and leaves, and also flowers (including flowers of *Calycotome spinosa*) were rather frequent (frequency of occurrence; Fo = 19.3%),
but with 4.0% of dry weight weakly contributed to the diet. Arthropods were frequently preyed (Fo = 26.4%) for only 4.4% of dry weight.

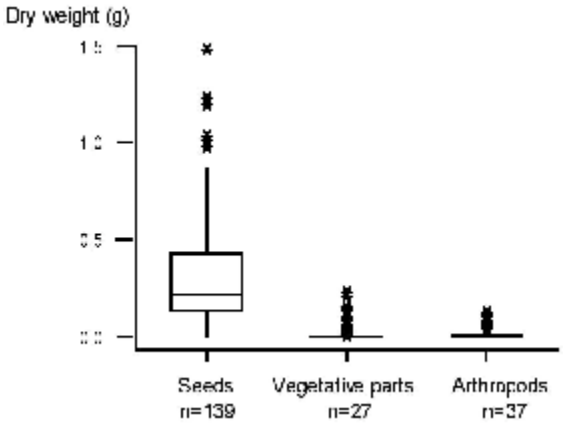


Fig. 1. Principal components of the diet (expressed in dry weight) of wood mouse in Kabylie of Djurdjura (Algeria). Box-plots are overtoped by stars that point out a departure from a normal distribution.

The consumption of seeds was not different among biotopes ($F_{2/130}$= 0.63; P = 0.536); it only varied significantly over the seasons ($F_{3/130}$ = 5.49; P = 0.001; Table 1). However the Kruskall-Wallis test failed to support this variation (H = 5.97; DF = 3; P = 0.113), the dry weight of seeds in the diet being quite similar in winter, spring and summer (Fig. 2). The lack of data in autumn, when the wood mouse densities are the lowest, possibly explain this discrepancy.

Table 1. Consumption of seeds (dry weight) by wood mouse in Kabylie of Djurdjura: results of GLM including all variables (DF: Degree of freedom, F: test value, P: risk associated to the test).

Source	Sum of squares	DF	Mean square	F	P
Biotope	0.07755	2	0.03877	0.63	0.536
Season	1.01790	3	0.33930	5.49	0.001
Age	0.22039	2	0.11019	1.78	0.172
Sex	0.14699	1	0.14699	2.38	0.125
Sexual activity	0.11258	1	0.11258	1.82	0.179
Individuals	8.03232	130	0.06179		

According to the logistic regression the consumption of vegetative parts varied significantly with the biotope and the season (Table 2). The Kruskal-Wallis test did not confirm the significant difference between biotopes (H = 4.48; DF = 2; P = 0.107) in spite of percentages of dry weight slightly higher in the cultivated zone (Fig. 3). The difference among seasons

was significant (H = 9.28; DF = 3; P = 0.026). Vegetative parts were frequently present in winter and spring (Fig. 4), and absent in summer and autumn. The test of multiple comparisons did not reveal any significant differences within pairs of seasons (winter and spring; summer and autumn).

Besides, the consumption of arthropods varied significantly among biotopes (Table 3). Their frequency of occurrence was high in forest (61.3%), weak in maquis (20.9%) and especially in cultivated zone (0%). After a significant Kruskal-Wallis test (H = 28.7; DF = 2;

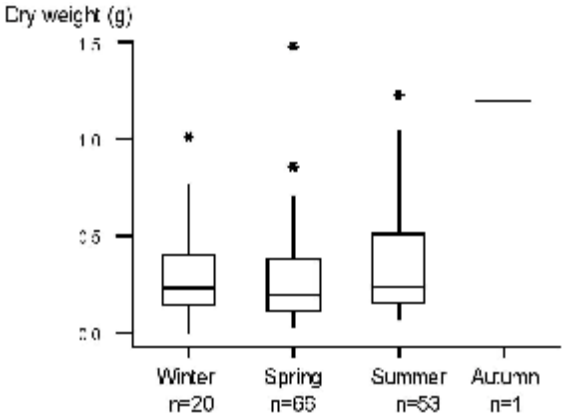


Fig. 2. Seasonal variations of seeds (dry weight) in the diet of wood mouse in Kabylie of Djurdjura (Algeria). See Fig. 1.

Table 2. Consumption of green parts of plants (presence/absence) by wood mouse in Kabylie of Djurdjura: results of the logistic regression (SD: standard deviation; Z: test value, P: risk associated to the test).

Source	Estimates	SD	Z	P
Intercept	0.0638	0.9636	0.07	0.947
Biotope	0.7989	0.3867	2.07	0.039
Season	-1.2117	0.4127	-2.94	0.003
Age	0.3718	0.3356	1.11	0.268
Sex	-0.1649	0.4602	-0.36	0.720
Sexual activity	-0.4469	0.5523	-0.81	0.418

P = 0.001), multiple comparisons revealed significant differences between forest and maquis (Fig. 5), and forest and cultivated zone, with respectively Z = 3.31 and Z = 3.84 (threshold value: Z = 2.41), but not between maquis and cultivated zone (Z = 1.54).

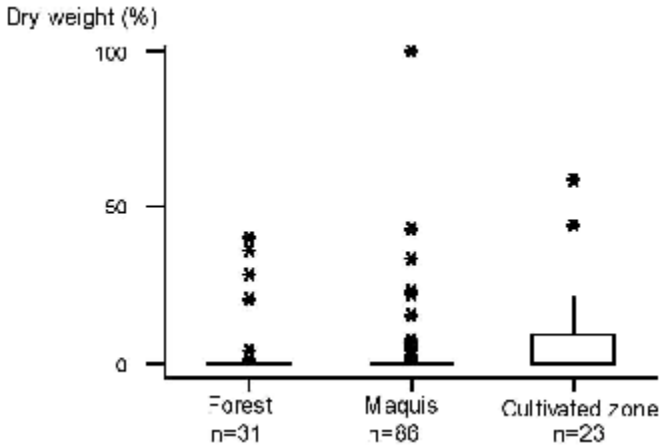


Fig. 3. Green parts of plants (relative dry weight) in the diet of wood mouse in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). See Fig. 1.

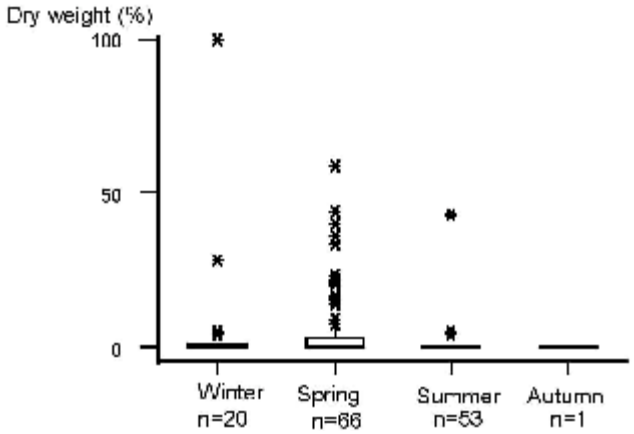


Fig. 4. Seasonal variations of green parts (relative dry weight) in the diet of Wood mouse in Kabylie of Djurdjura (Algeria). See Fig. 1.

Table 3. Consumption of arthropods (presence/absence) by wood mouse in Kabylie of Djurdjura: results of the logistic regression (SD: standard deviation; Z: test value, P: risk associated to the test).

Source	Estimates	SD	Z	P
Intercept	-0.8714	0.9829	-0.89	0.375
Biotope	-1.9163	0.4375	-4.38	0.000
Season	-0.0140	0.3630	-0.04	0.969
Age	0.6560	0.3507	1.87	0.061
Sex	0.7721	0.4794	1.61	0.107
Sexual activity	-0.0211	0.5519	-0.04	0.970

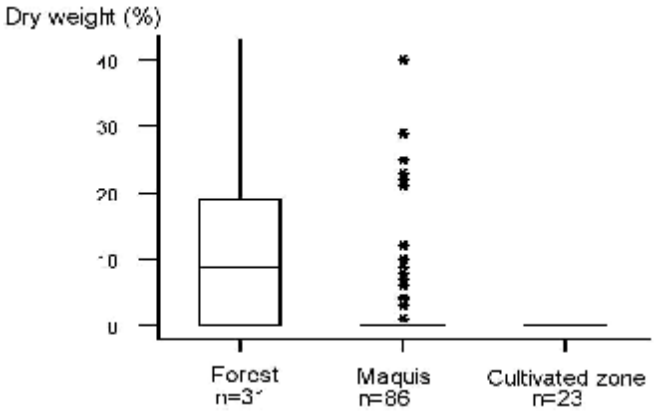


Fig. 5. Arthropods (relative dry weight) in the diet of wood mouse in three biotopes of Kabylie of Djurdjura (Algeria). See Fig. 1.

The consumption of arthropods also varied meaningfully according to the age of wood mouse (Table 3), being low for juveniles and high for adults (Fig. 6).

After a significant Kruskal-Wallis test (H = 7.52; DF = 2; P = 0.023) the test of multiple comparisons, very conservative, did not support any significant difference between couples of ages.

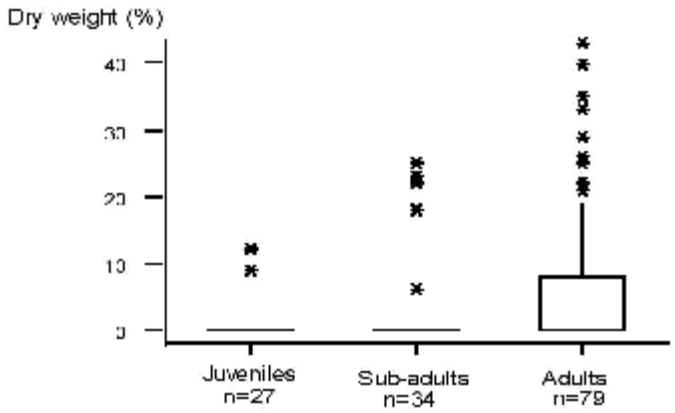


Fig. 6. Consumption of arthropods (relative dry weight) by the three age classes of wood mouse in Kabylie of Djurdjura (Algeria). See Fig. 1.

Discussion

Granivorous diet

In the three biotopes of Kabylie of Djurdjura, wood mouse was primarily granivorous; vegetative parts of plants and arthropods were part of the diet but in much smaller proportions, mainly in dry weight. Similar results have been obtained in the Moroccan arboretum of Oued Cherrate (Harich & Benazzou 1990) where wood mouse eat 75.5% of seeds (percentage of volume), and more or less vegetative parts and/or insects. In Europe the diet of wood mouse is also basically granivorous, but is more variable with 33 to 72% of seeds (Watts 1968, Obrtel 1975, Obrtel & Holišová 1979, Hansson 1985, Butet 1986a, Montgomery 1989, Canova & Fasola 1993).

Lipid-rich seeds are usually preferred (Obrtel & Holišová 1979, Butet 1986b), this has been proved to be supported by an accurate olfactive detection of lipids (Jennings 1976). However in Kabylie, wood mouse mainly fed upon acorns, the most abundant available seeds. Glucid-rich fruits, myrtle and fig, were also identified in the diet where they were available.

Vegetative parts of plants, mainly stems and leaves, are far less abundant, a result that is reported from most studies as they usually account for less than 10% of the diet when seeds are available (Watts 1968, Obrtel & Holišová 1979, Butet 1986a), but up to 87% in fallow grounds (Rogers & Gorman 1995). Flowers, that are often recorded in the diet (Butet & Paillat 1997), were still less abundant,. As for the types of seeds, wood mouse seems to be opportunist whichever food it prefer.

Compensation between animal preys, mainly insects, and seeds, associated to the scarcity of vegetative parts of plants, has often been suggested in the diet of wood mouse (Miller 1954, Watts 1968, Obrtel 1975, Obrtel & Holišová 1979, Butet 1986a, Harich & Benazzou 1990, Zubaid & Gorman 1991). The most compensatory results are provided by Watts (1968) who recorded up to 88% (volume) of animal preys in May, 43% in June, and none during the rest of the year when the diet of wood mouse depends on seeds. Obrtel & Holišová (1979) reported a higher annual abundance of 51.6%, with preys being larvae of insects and adult Coleoptera. Such a diet, basically granivorous and secondary insectivorous, is frequent in rodents, mainly in mice: *Apodemus* spp. and also in *Micromys minutus*, etc., contrary to voles (*Microtus* spp.) whose diet is basically based on the vegetative parts of plants. *Apodemus sylvaticus* has a digestive physiology that is not suitable with cellulose-rich parts of plants, and requires food highly concentrated in proteins or lipids (Hansson 1971). More than an ubiquist species, wood mouse can use the complementary habitats to develop an opportunist food strategy (Hansson 1971, 1985, Butet 1990b).

Variations of the diet

The consumption of seeds by wood mouse varied slightly among the seasons, however no significant pattern could be identified, probably because in this Mediterranean area cultivated or wild fruits and seeds, mainly acorns, are available over most of the year. On the contrary vegetative parts of plants were eaten in winter and spring when the vegetation just started growing. Rogers & Gorman (1995) also report seasonal variations of the diet in fallow grounds of the United

Kingdom. They suggest that the scarcity of seeds in spring and summer, that is later than in Algeria, is compensated by the consumption of other items including green parts that are rich in glucids at the early stages of the plant growth. Further B u t e t (1986b, 1990b) stresses that wood mouse optimises its energetic intake over the annual cycle.

Arthropods were also preyed mainly in winter and spring even if variations were not significant. The common hypothesis of a balance between seeds and other items (B u t e t & P a i l l a t 1997) could be superseded by the need of proteins for keeping up the sexual activity of adults. Thus, our results proved that the consumption of arthropods was higher in adults than in younger animals. Moreover, arthropods occurred mainly, but not significantly, in the diet of wood mouse during the period of sexual activity in the Mediterranean area (Khidas 1993, F o n s & S a i n t G i r o n s 1993).

Like W a t t s (1968) in the United Kingdom, we did not notice any significant difference between sexes. However, according to S h e n k (1979) females would have lower intakes but pile up more reserves than males. For H a r i c h & B e n a z z o u (1990), females prey more insects than males to fill protein requirements associated with reproduction. In the same way, B o n a v e n t u r a et al. (1992) reported that sexually active females were proportionally more numerous in habitats with large amounts of food (seeds) and thick vegetal cover.

Last but not least, we found significant differences among biotopes only for the consumption of vegetative parts of plants and arthropods. If vegetative parts were indeed more available in the cultivated zone, arthropods do not seem to be more abundant in forests as it might be suggested by the diet. This result supports both the opportunism of wood mouse to adapt locally its diet to the availability of resources (the understorey is poor in the forest and seeds are produced seasonally) and the importance of seeds in the three biotopes. Unless daily movements between joint biotopes, maquis – cultivated zone for example (unpubl. data), could homogenise the diet. So B u t e t (1990a) identified “permanent” biotopes that can fill trophic requirements and then accommodate a population over the annual cycle, and “temporary” biotopes that can be used only at one period of the year. In “permanent” biotopes (shrubs, scrubs, and all habitats with several vegetal layers) wood mouse can rely on a long production of seeds, an availability of animal preys and additional resources. On the contrary, animals can include in their range “temporary” biotopes where they feed opportunistically when resources are available. Our cultivated zone could be one of these “temporary” biotopes, and animals could feed on seeds in adjacent biotopes concealing possible differences in diet among trapping biotopes.

Conclusion

The diet of wood mouse in the three Mediterranean biotopes differing by the structure of vegetation and the human impact proved to be mainly granivorous, vegetative parts of plants and arthropods were only incidental, varying according to seasons. Indeed, wood mouse adapts its diet to the phenology of plants and mainly over the annual cycle. Vegetative parts are mainly fed upon in the cultivated zone. Arthropods are mainly preyed in the forest by adults. However the overall differences among the three contrasted biotopes are quite weak. This result can be due to the ability of wood mouse to move among biotopes in fragmented landscapes (here the cultivated zone is surrounded by maquis). It can also be due to the rough determination of the items as some seeds could be different in open and close habitats. This comparison between wood mouse populations among three biotopes could now be extended to other individual or population variables like development (fluctuating asymmetry), demographic parameters and mainly space use.

L I T E R A T U R E

Alcantara M. 1991: Geographical variation in body size of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* L. *Mammal Rev. 21: 143–150.*

Angelstam P., Hansson L. & Pehrsson S. 1987: Distribution borders of field mice *Apodemus* : The importance of seed abundance and landscape composition. *Oikos 50: 123–130.*

Aulagnier S. & Thévenot M. 1986: Catalogue des mammifères sauvages du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Rabat, Sér. Zool. 41: 1–163.*

Bernard J. 1969: Les mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bull. Fac. Agro. Tunis 24/25: 38–160.*

Bonaventura S.M., Kravetz F.O. & Suarez O.V. 1992: The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia 56: 407–414.*

Butet A. 1985: Méthode d’étude du régime alimentaire d’un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l’analyse microscopique des fèces. *Mammalia 49: 455–483.*

Butet A. 1986a: Régime alimentaire d’une population de mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L., 1758), dans une lande xéro-mésophile en cours de recolonisation végétale*. Bull. Ecol. 17: 21–37.*

Butet A. 1986b: Stratégies d'utilisation des ressources et déterminisme des choix alimentaires d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus*, L.) : l'approche énergétique. *Acta Oecol.* 7: *243–262.*

Butet A. 1990a: Régime alimentaire et utilisation de l'espace chez le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). Comparaison avec d'autres micro-rongeurs. In: Les Mammifères dans le bocage. XIIème Colloque francophone de Mammalogie*. SFEPM, Paris: 24–33.*

Butet A. 1990b: Teneur azotée des ressources et choix trophiques du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) dans un système oligotrophe. *Can. J. Zool. 68: 26–31.*

Butet A. & Paillat G. 1997: Insectivores et Rongeurs de France: Le Mulot sylvestre – *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758). *Arvicola 9: 7–23.*

Canova L. & Fasola M. 1993: Food habits and trophic relationships of small mammals in six habitats of the northern Po plain (Italy). *Mammalia 57: 189–199.*

Constant P. 1976: Ecologie des populations de rongeurs de Bretagne intérieure (région de Paimpont). *Bull. Ecol. 7: 169–188.*

Felten H. 1952: Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) in Rhein – Main Gebiet. *Bonn. Zool. Beitr. 3: 187–206.*

Fons R. & Saint Girons M.C. 1993: Le cycle sexuel chez le Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* (L. 1758), (Muridae) en région méditerranéenne. *Z. Säugetierk. 58: 38–47.*

Hansson L. 1971: Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos 22: 183–198.*

Hansson L. 1985: The food of bank voles, wood mice and yellow necked mice. *Symp. Zool. Soc. Lond. 55: 141–163.*

Harich N. & Benazzou T. 1990: Contribution à l'étude de la biologie du Mulot (*Apodemus sylvaticus*, Rongeurs, Muridés) de la plaine côtière du Maroc. *Mammalia 54: 47–59.*

Hubert B., Gillon D. & Adam F. 1981: Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia; Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal). *Mammalia 45: 1–19.*

Jennings T.J. 1976: Seed detection by the Wood mouse *Apodemus sylvaticus. Oikos 27: 174–177.*

Khidas K. 1993: Distribution des rongeurs en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Mammalia 57: 207–212.*

Kock D. & Felten H. 1980: Typen und Typus – Lokalität von *Apodemus sylvaticus rufescens* Saint Girons u. Bree, 1963 (*Mammalia*: Rodentia: Muridae). *Senckenberg. Biol. 60: 277–283.*

Kowalski K. 1985: Annual cycle of reproduction in *Apodemus sylvaticus* in Algeria. *Acta. Zool. Fenn. 173: 85–86.*

Kowalski K. & Rzebik-Kowalska B. 1991: Mammals of Algeria. *Ossolineum, Wroclaw.*

Miller R.S. 1954: Food habits of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (Linné, 1758), and the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), in Wytham Woods, Bershire. *Säugetierk. Mitt. 2: 109–114.*

Montgomery W.I. 1989: Population regulation in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus.* I. Density dependence in spatial distribution and reproduction. *J. Anim. Ecol. 58: 477–494.*

Montgomery W.I., Wilson W.L., Hamilton R. & Mccartney P. 1991: Dispersion in the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* : variable resources in time and space. *J. Appl. Ecol. 30: 783–791.*

Montgomery W.I. 1999: *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). In: Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P.J.H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M**.,** Vohralík V. & Zima J. (eds), The Atlas of European Mammals. *Academic Press, London: 274–275.*

Moro D. & Hubert B. 1983: Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. Les rongeurs. *Mammalia 47: 37–57.*

Musser G.G. & Carleton M.D. 2005: Superfamily Muroïdea. In: Wilson D.E. & Reeder D.M. (eds), Mammal species of the World. 3˚ed. *John Hopkins University Press, Baltimore: 894–1531.*

Obrtel R. 1975: Animal food eaten by rodents in the reed swamps of Nesyt pond. *Zool. Listy 24: 325–334.*

Obrtel R. & Holišová V. 1979: The food eaten by *Apodemus sylvaticus* in a spruce monoculture. *Folia Zool. 28: 299–310.*

Orsini P. 1981: Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia 45: 187–197.*

Osborn D.J. & Helmy I. 1980: The contemporary land mammals of Egypt (including Sinaï). *Field. Zool. N.S. 5: 1–579.*

Rogers L.M. & Gorman M.L. 1995: The diet of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* on set-aside land. *J. Zool., Lond. 235: 77–83.*

Saint Girons M.C. 1973: Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée). *Doin, Paris.*

Saint Girons M.C. & Fons R. 1986: Le piègeage des petits mammifères. Première partie Appâts et types de pièges*. Arvicola 3: 63–67.*

Saint Girons M.C. & Fons R. 1987: Le piègeage des petits mammifères. Deuxième partie. Disposition des pièges. *Arvicola 4: 23–27.*

Shenk F. 1979: Comportement alimentaire du mulot sylvestre en actographe: relations avec l'activité nocturne dans le tambour, la photopériode, le sexe et la nouveauté. *Mammalia 43: 453–464.*

Spitz F. 1974: Répartition détaillée des rongeurs en forêt. In: Ecologie forestière. *Gauthier– Villars, Paris: 353–357.*

Spitz F., Le Louarn H., Poulet A. & Dassonville B. 1974: Standardisation des piègeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie 28: 564–578.*

Watts C.H.S. 1968: The food eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods. *J. Anim. Ecol. 37: 25–41.*

Zejda J. 1965: Habitat of the long–tailed field mouse (*A. sylvaticus* L.) in the lowland region. *Zool. Listy 14: 301–316.*

Zubaid A. & Gorman M. L. 1991: The diet of wood mice *Apodemus sylvaticus* living in a sand dune habitat in north-east Scotland. *J. Zool., Lond. 225: 227–232.*

CHAPITRE V

STABILITE DE DEVELOPPEMENT ET TAILLE CORPORELLE COMME INDICATEUR DU STRESS CHEZ LES MURIDES DANS LES HABITATS FRAGMENTES DE LA KABYLIE DU DJURDJURA.

Les changements dans la population ou dans les paramètres de l'histoire de vie, comme le taux de survie ou de fécondité, le succès reproducteur, la structure de la communauté, la diversité des espèces et l'abondance relative ou densité, sont communément évalués dans des études reliées au domaine de la conservation.

L'asymétrie fluctuante a été proposée comme un outil potentiel, pour l'évaluation du niveau de stress dans la populations naturelle, car elle offre une mesure de la symétrie du développement et que le stress durant le développement semble influencer cette symétrie (LEARY & ALLENDORF 1989). Même si la force de l'impact varie, l'importance de l'asymétrie fluctuante semble être corrélée avec une variété de stress, lesquels peuvent être généralement groupés en deux catégories : les stress environnementaux ou extrinsèques (les températures extrêmes, la quantité et la qualité de la nourriture, la pollution, les pesticides, la densité de la population, etc.) (PALMER & STROBECK 1986).

La morphométrie visera à comprendre les déterminants de la structuration des communautés de rongeurs d'Algérie en particulier Kabylie du Djurdjura via l'étude de structures osseuses d'intérêt fonctionnel comme le système crânio-manducatoire (mandibules et dents en particulier). L'analyse préliminaire permet d'aborder les relations variabilité morphométrique –variabilité environnementale et instabilité de développement. Notre analyse est focalisée sur trois espèces de rongeurs parmi les plus communes de Kabylie du Djurdjura, voire d'Algérie, qui sont sympatriques dans une partie significative de leur aire de distribution. ***Mus spretus***, la plus petite espèce (12 à 18g), caractéristique du biome méditerranéen, fréquente les endroits les plus secs et anthropisés, c'est une espèce des zones découvertes ; qui n'est jamais fréquente en forêt et dont la présence est irrégulière dans le maquis. ***M. m. domesticus*** (10 à 30g), commensale de l'homme est répandue dans le monde entier, à l'exception du nord du Groenland. En région méditerranéenne, elle peut prospérer loin de tout contexte anthropique, colonisant principalement les milieux où elle peut satisfaire

ses besoins en eau, assez importants. *Apodemus sylvaticus* (18 à 30g), montre une vaste distribution géographique. C'est une espèce qui s'adapte à de nombreux milieux avec une préférence pour les milieux fermés, elle fréquente tous les biotopes qui ne sont pas totalement dépourvus de végétation herbacée parsemée de buissons. Elle est aussi présente dans les forêts feuillus à sous-bois dense que dans les champs de céréales sur pied, les prairies ou les talus plantés du bocage (LE LOUARN & QUERE 2003).

Tableau 1: Spécimens d'Algérie utilisés pour l'étude de la stabilité de développement et de la taille corporelle avec les principales caractéristiques des stations de captures.

	Stations	Boukhalfa	Taourirt Yakouren	Bou-Ilfane Azazga	Bou-Ilfane Azazga	Zeralda
Espèces	**Habitat**	Cultures	Forêt	Maquis	Cultures	Cultures
	Altitude	150 à 200 m	750 m	500 m	500 m	50 m
Mus spretus		27		12		20
M. musculus domesticus		21		18		45
Apodemus sylvaticus			98	66	36	

Selon LEARY & ALLENDORF (1989), l'asymétrie de croissance osseuse pourrait être utilisée comme bio-indicateur de la qualité de l'environnement. Pour essayer de répondre à cette question, nous avons relevé la longueur de tête + corps de 343 individus des trois espèces de muridés présentes en Algérie. Nous avons mesuré, avec un pied à coulisse numérique, trois traits crânio-mandibulaire, la longueur de la bulle tympanique (Lbul), la longueur de la mandibule (Md) et la longueur de la rangée molaire inférieure (rmi)). Ces traits ont été sélectionnés afin de représenter trois parties différentes du système crânio-mandibulaire, en effet l'étude d'une seule variable biométrique ne permet pas de tirer des conclusions définitives quant au niveau d'asymétrie que subit un individu (PALMER & STROBECK 1986, LEUNG *et al*. 2000). Nous avons opté pour l'indice d'asymétrie FA1 (moyenne $|D\text{-}G|$) car c'est l'un des indices d'asymétrie les plus usités.

La figure 1 montre les indices d'asymétrie FA1 de *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* dans deux milieux différents de la Kabylie (les souris n'ont pas été capturées en forêt). Chez *M. m. domesticus* les indices d'asymétrie des trois variables crânio-mandibulaires sont peu différents entre les deux milieux, alors que chez *M. spretus*, les mêmes indices d'asymétrie présentent des différences entre les deux biotopes ; le résultat est particulièrement net pour la longueur de la rangée molaire inférieure.

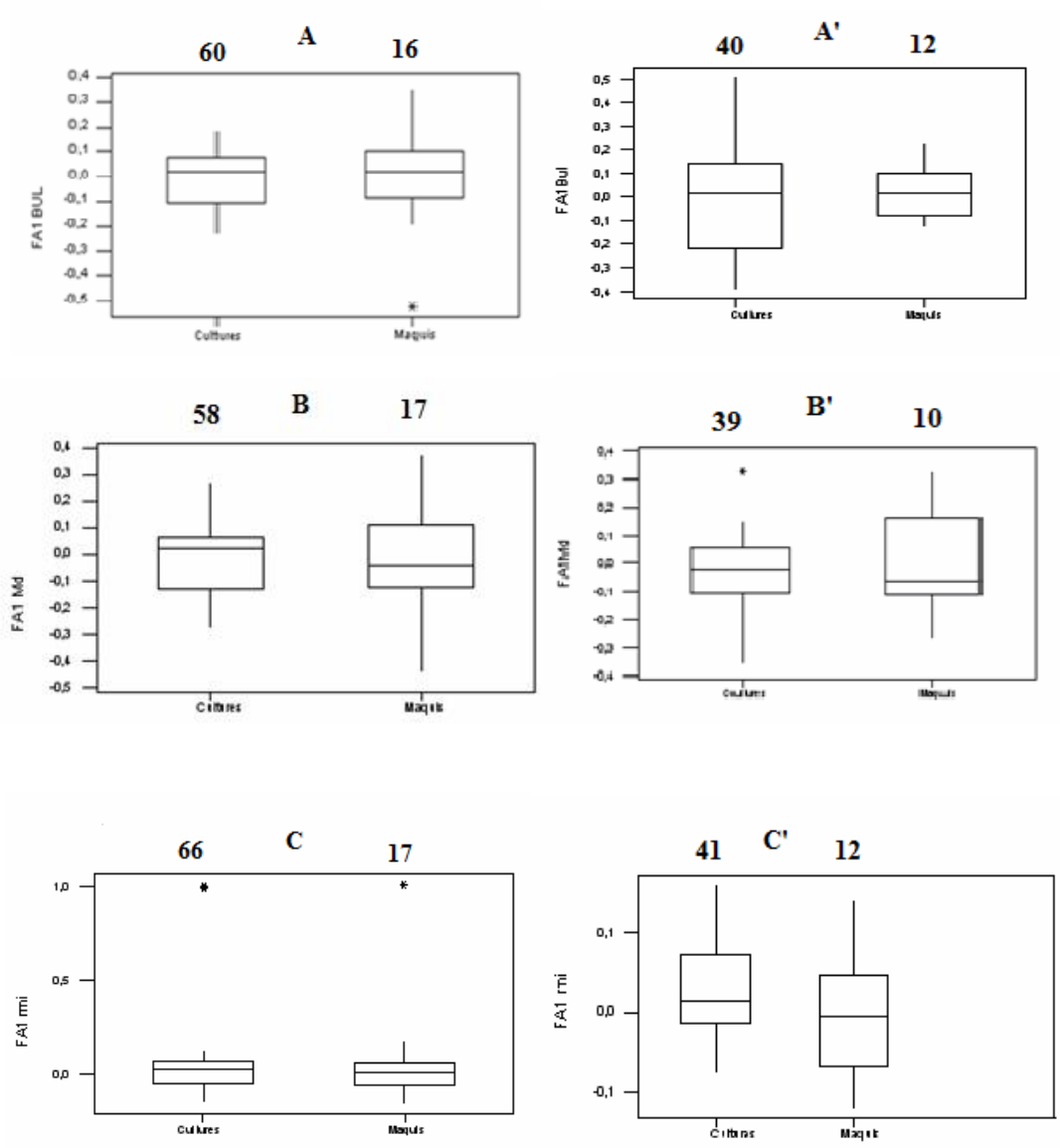


Figure 1 : Asymétrie fluctuante (FA1 = moyenne |D-G|) pour respectivement *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* dans deux milieux fragmentés de la Kabylie du Djurdjura (A et A' : longueur de la bulle tympanique, B et B' : longueur de la mandibule, C et C' : longueur de la rangée molaire inférieure).

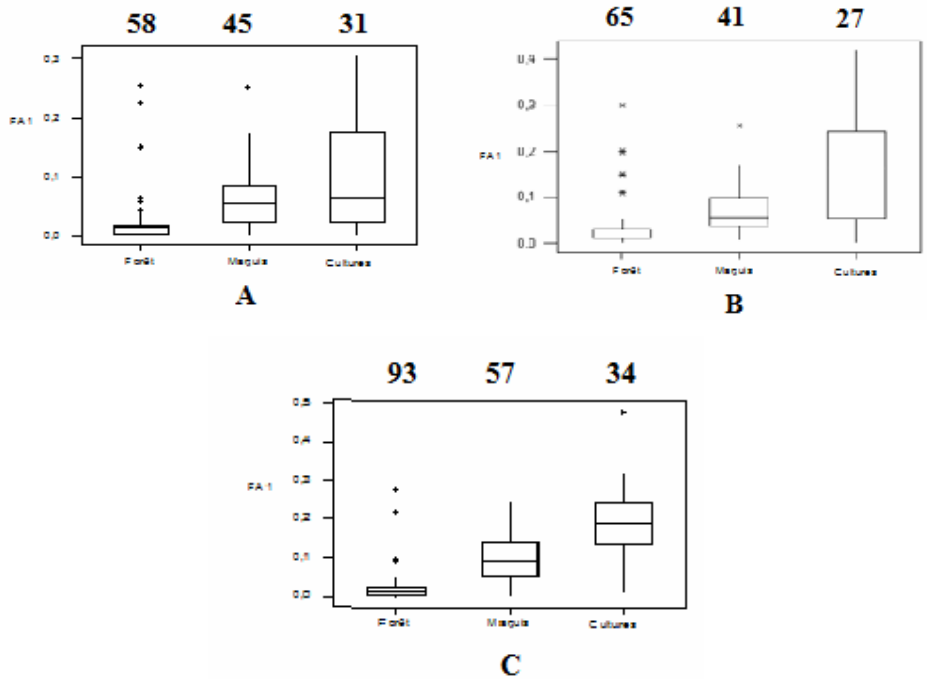


Figure 2 : Asymétrie fluctuante (FA1) de variables crânio-mandibulaires d'*Apodemus sylvaticus* dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura. A : longueur de la bulle tympanique, B : longueur de la mandibule, C : longueur de la rangée molaire inférieure.

La figure 2 montre clairement que, chez le Mulot sylvestre, l'indice d'asymétrie FA1 est faible en forêt pour les trois variables. Il est plus important dans le maquis et les cultures surtout pour la longueur de la mandibule et la longueur rangée molaire inférieure.

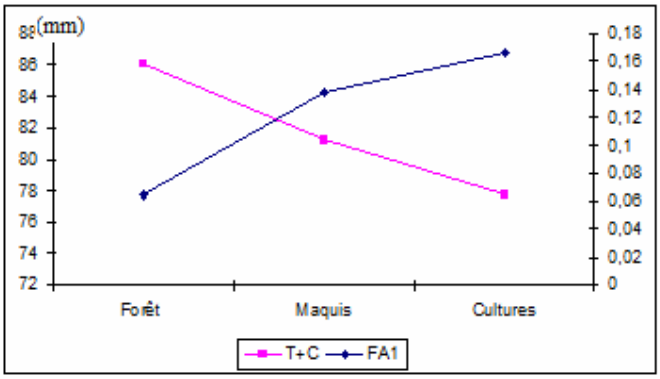


Figure 3 : Variation de la taille corporelle (longueur tête +corps) et de l'indice d'asymétrie fluctuante FA1 des trois variables crânio-mandibulaires du Mulot sylvestre dans trois habitats de la Kabylie du Djurdjura.

En comparant la longueur tête plus corps et l'indice d'asymétrie FA1 des trois mêmes variables entre les populations de Mulot sylvestre, on remarque (figure 3) que les mulots de forêt présentent une taille corporelle (longueur tête + corps) plus grande que ceux du maquis et des cultures, au contraire de l'indice d'asymétrie fluctuante FA1.

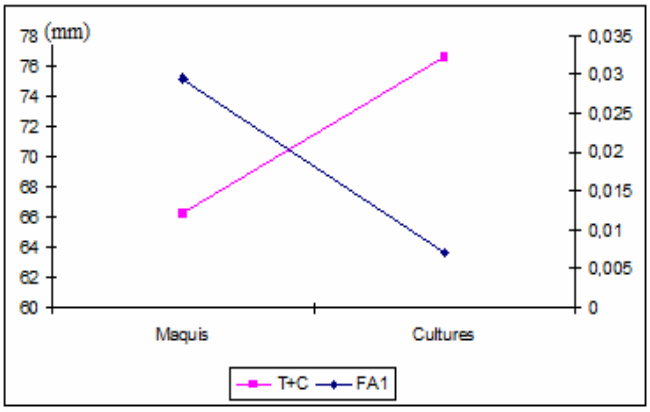


Figure 4 : Variation de la taille corporelle (tête +corps) et de l'indice d'asymétrie fluctuante FA1 de *Mus spretus* dans deux habitats de la Kabylie du Djurdjura.

.

La figure 4 montre clairement que la taille corporelle de *Mus spretus* est plus importante dans les cultures que dans le maquis à l'inverse de l'indice d'asymétrie fluctuante.

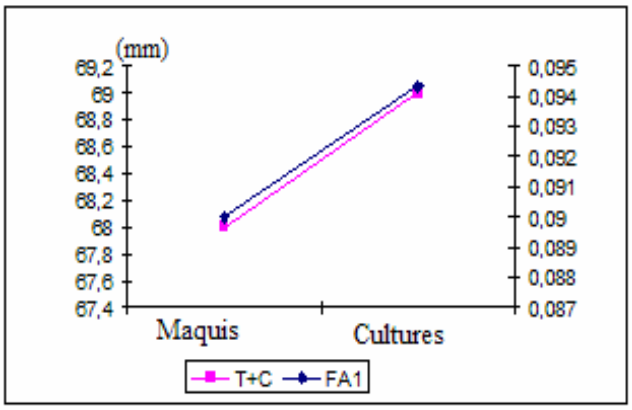


Figure 5 : Variation de la taille corporelle (longueur tête +corps) et de l'indice d'asymétrie fluctuante FA1 de *Mus musculus domesticus* dans deux milieux de la Kabylie du Djurdjura**.**

Chez *Mus musculus domesticus* la taille corporelle et l'indice d'asymétrie fluctuante varient dans le même sens avec des valeurs plus élevées dans les cultures (figure 5).

Il est intéressant de noter que les trois espèces présentent deux profils différents. Le Mulot sylvestre, seule espèce présente dans les trois habitats, a fait l'objet d'une étude plus détaillée.

Effets de la fragmentation du milieu sur la stabilité de développement du Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* en Kabylie du Djurdjura.

Nora KHAMMES [1], Emmanuel SERRANO [2] & Stéphane AULAGNIER [3]

[1] Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques Université M. Mammeri, Bastos, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie.
[2] Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Jaén, campus Las Lagunillas, s.n., E-23071, Jaén, Spain.
[3] Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, I.N.R.A., B.P. 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France

Résumé

L'asymétrie fluctuante, révélatrice d'instabilité de développement différentielle, a été étudiée chez le Mulot sylvestre en Kabylie du Djurdjura afin de comparer le développement d'animaux soumis à des stress différents d'origine naturelle ou anthropique. Pour l'analyse sept variables ont été retenues : longueur de la bulle tympanique, longueur de la mandibule, hauteur de la mandibule, longueur du diastème inférieur, longueur de la rangée dentaire inférieure, longueur et largeur de la première molaire inférieure. Après évaluation des erreurs de mesure, de l'asymétrie directionnelle et de la relation de chaque variable avec la taille corporelle, trois indices d'asymétrie ont été calculés. Indépendamment du sexe et de l'âge des animaux, la taille corporelle est maximale en forêt, habitat le plus stable, alors que les niveaux les plus élevés d'asymétrie fluctuante sont relevés dans l'habitat soumis aux conditions les plus stressantes (fragmentation et anthropisation) : les cultures. Il ressort que les variables mandibulaires sont très sensibles et pourraient être plus particulièrement utilisées pour détecter les milieux les plus perturbés ; la possibilité d'une application paléontologique n'est pas à exclure.

Mots-clés : taille corporelle, asymétrie fluctuante, fragmentation, anthropisation, mandibule, Muridés.

1. Introduction

L'asymétrie fluctuante (AF), définie pour la première fois en 1962 (VAN VALEN 1962), correspond à une subtile différence de symétrie de caractères bilatéraux tels que la longueur de deux fémurs ou le nombre de soies sur des tibias. Bien qu'un faible niveau d'asymétrie de ces caractères puisse être considéré comme naturel, au-delà d'un certain seuil, cette asymétrie résulte d'une instabilité du développement de l'individu (PALMER &

STROBECK 1986, 1992 ; HOULE 2000). L'instabilité de développement phénotypique est exprimée à travers des variations intra-individuelle et est communément évaluée par l'asymétrie fluctuante (VAN DONGEN 2006). L'asymétrie fluctuante est considérée comme une mesure fiable de stress subi au cours du développement, une mesure indirecte de la qualité phénotypique et, finalement, de fitness (MØLLER 1997).

L'ampleur des déviations par rapport à la symétrie naturelle mesure ainsi directement l'aptitude de l'individu à faire face à son environnement, compte tenu de ses antécédents génétiques. Elle fournit donc un outil pour explorer la manière dont les individus quelle que soit leur appartenance zoologique, gèrent leur rapport à l'environnement.

L'évaluation de l'asymétrie fluctuante peut se faire sur un petit nombre d'individus, l'origine et le nombre de facteurs stressants pouvant influencer l'animal n'ont pas besoin d'être connus. C'est essentiellement pour ces deux raisons que l'analyse du niveau d'asymétrie est devenue très populaire au sein de la communauté scientifique. Au cours des deux dernières décennies, de nombreux auteurs ont développé l'utilisation de ces instabilités de développement en tant qu'indicateurs biologiques précoces d'évaluation d'un impact environnemental (LEARY & ALLENDORF 1989, PARSONS 1990, CLARKE 1993, PALMER 1994, LEUNG *et al*. 2000), mais aussi en tant que critère majeur de sélection et d'évaluation de la fitness chez la plupart des groupes zoologiques (MØLLER 1999a, 1999b, WATSON & THORNILL 1994, LENS *et al.* 2002).

Bien que l'efficacité des techniques et l'affinement des analyses statistiques aient fait l'objet de nombreuses études visant à optimiser son utilisation (PALMER & STROBECK 1986, 2003 ; VAN DONGEN 1998), les résultats concernant l'asymétrie fluctuante sont encore très diversifiés et les désaccords entre auteurs nombreux (CLARKE 1998, LEUNG *et al*. 2003). L'espèce retenue après l'étude préliminaire est le mulot sylvestre. Cette espèce est présente dans les trois milieux fragmentés. Au cours de ce travail, nous avons utilisé la taille corporelle et l'asymétrie fluctuante afin de vérifier si la fragmentation et l'anthropisation du milieu affectent le développement des mulots sylvestres soumis à des stress différents qui peuvent être d'origine naturelle ou anthropique.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Stations d'échantillonnage

Le site d'étude se trouve en Kabylie (Algérie septentrionale), dans le massif forestier des Aït–Ghobri (36°45'N et 4°27'E). Trois stations d'échantillonnage ont été retenues selon leur degrés d'anthropisation : la forêt de Taourirt (alt. 750m), le maquis de Bou-Ilfane et la zone cultivée à proximité du maquis (alt. 500m) (KHAMMES & AULAGNIER 2007).

La forêt est localisée dans l'étage bioclimatique humide à variante tempérée, les deux autres stations sont dans l'étage sub-humide à variante tempérée.

La forêt de Taourirt est une formation mixte de chêne-liège *Quercus suber* et de chêne zeen *Quercus canariensis.* Les échantillonnages ont été effectués dans une futaie régulière (recouvrement 50 à 75%), où le sous-bois est pauvre et formé essentiellement de *Cytisus triflorus, Erica arborea, Calycotome spinosa, Rubus sp*. et *Cistus salvifolius.*

Le maquis est une formation dense issue de la dégradation de la forêt de chêne liège. La végétation d'une hauteur généralement supérieure à 2 m, comprend une strate arbustive représentée par le chêne liège et principalement des ligneux formant une strate buissonnante (recouvrement 60%). Cette dernière est constituée essentiellement de *Myrtus communis*, *Genista tricuspidata*, *Cistus monspeliensis*, *Erica arborea*, *Calycotome spinosa*, *Pistacia lentiscus* et *Arbutus unedo.*

La parcelle cultivée « cultures » est en fait une partie du maquis défrichée et soumise à une action anthropique moyenne. Une agriculture de type extensif est développée par les riverains pour leur propre subsistance cultures céréalières et maraîchères. La parcelle cultivée occupe en moyenne un tiers de la superficie soumise à piégeage, elle est entourée de bosquets formés de *C. monspeliensis*, *C. spinosa* et de *P. lentiscus,* alors que le tapis herbacé domine certaines zones.

2. 2. Matériel et prise de mesure

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse électronique digital préalablement étalonné, approprié pour les mesures entre 0 et 100mm avec une résolution de 0.01 mm et une précision de plus ou moins 0.2 mm. Les mesures ont été effectuées sur le crâne en face dorsale, ventrale et sur la face externe de la mandibule. Nous avons suivi la recommandation de PALMER (1994) qui suggère que les traits soient mesurés au moins deux fois pour quantifier l'erreur de mesure. Puisque les différences entre côtés sont souvent très faibles, un soin particulier a été porté à la prise de mesures. Au total, 200 individus d'*Apodemus sylvaticus,* soit 98 individus en forêt, 66 en maquis et 36 en cultures, ont servi à l'étude.

Dix variables bilatérales ont été mesurées pour les côtés droit et gauche : largeur de l'arcade zygomatique, largeur du ramus de l'arcade zygomatique, longueur de la bulle tympanique (Lbul), longueur de l'orbite (Lorb), longueur de la mandibule (Md), hauteur de la mandibule (hm), longueur du diastème inférieur (diainf), longueur de la rangée dentaire inférieure (rmi), longueur et largeur de la première molaire inférieure (Lmi, lmi). La mesure

de ces traits est considérée comme stable : les deux extrémités de la mesure sont clairement définies, le bais lié à la prise de mesure est, par définition, faible, le pied à coulisse s'ajuste parfaitement aux extrémités du trait (Figure 6).

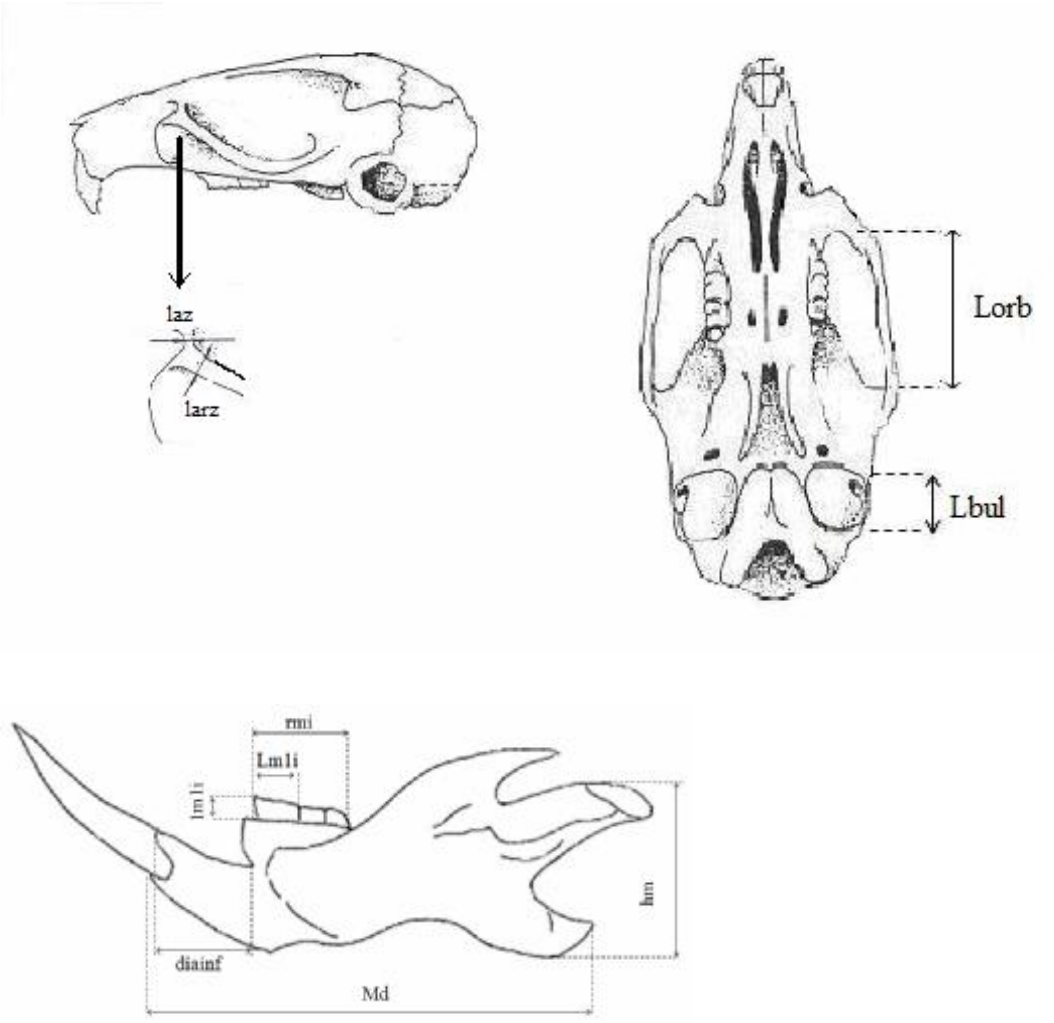


Figure 6 : Variables morphométriques étudiées sur le crâne et la mandibule du Mulot sylvestre.

2.3. Analyses statistiques

Pour vérifier la normalité des données, nous avons recours aux tests de Shapiro–Wilk pour détecter les déviations par rapport à la distribution normale. Nous avons mesuré également l'indice d'aplatissement (kurtosis) ainsi que l'indice de symétrie (skew). L'intérêt d'avoir réalisé un double échantillonnage réside dans la capacité, ensuite, à le traiter statistiquement par une analyse de variance ANOVA (côtés X individus) à effet mixte pour

mesurer la justesse des mesures individuelles. Autrement dit, il s'agit de confirmer que les différences entre les côtés sont supérieures à l'erreur de mesure. Si l'interaction n'est pas significative pour un caractère alors l'étude de l'asymétrie fluctuante n'est pas justifiée pour ce caractère (PALMER & STROBECK 1986). En effet, le carré moyen de l'erreur de mesure présente l'avantage d'intégrer toute erreur de mesure qui a pu avoir lieu lors de la récolte des données et qui pourrait artificiellement influer sur la valeur de l'asymétrie fluctuante de la population (MØLLER & SWADDLE 1997). Pour s'assurer que l'asymétrie présente est bien l'asymétrie fluctuante, il est nécessaire d'éliminer la possibilité d'une asymétrie directionnelle (distribution normale avec une moyenne différente de zéro) ou d'une antisymétrie (distribution bimodale avec une moyenne zéro) (VAN VALEN 1962)
Afin de vérifier la présence d'une asymétrie directionnelle, un test t apparié a été réalisé pour vérifier si la moyenne de la distribution asymétrique était différente de zéro.

Pour chaque caractère, une régression linéaire de la différence absolue entre les deux côtés ($|D-G|$) par rapport à la taille moyenne du caractère ((D+G)/2 a permis de vérifier si l'asymétrie fluctuante était dépendante de la taille du caractère parmi les individus. Suite aux résultats obtenus, trois indices d'asymétrie les plus usités ont été choisis. FA1 - moyenne $|D-G|$, FA4 - variance (D-G) et FA10 - variance totale entre les deux côtés (valeur issue de l'ANOVA à effets mixtes) qui permet de décrire l'amplitude de l'asymétrie non directionnelle après avoir isolé l'erreur de mesure.

La multiplication des tests entre les échantillons et les caractères étudiés peut entraîner une augmentation du risque de première espèce. Cette erreur amène à rejeter l'hypothèse nulle H0 alors qu'elle est vraie. La correction de Bonferroni permet de limiter ce risque (PALMER 1994). Elle s'applique à toutes les séries de tests et ce test est très facile à mettre en œuvre. Les résultats des tests sont rangés du plus significatif au moins significatif. La plus petite valeur de p (probabilité) est multipliée par le nombre total de tests effectués (n). Si la probabilité reste significative, la seconde est multipliée par (n-1). Le principe est appliqué jusqu'à ce que la probabilité ne soit plus significative. Les résultats suivants seront considérés comme non significatifs.

3. Résultats

3.1. Evaluation des erreurs de mesures

La mesure de la hauteur de la mandibule est la plus faible au niveau de la station cultures. A priori, les erreurs de mesure sur les traits « la rangée de la molaire inférieure et la largeur de la première molaire inférieure sont équivalentes (respectivement 0.0016 et

0.0012mm). En fait, l'erreur de mesure du diastème inférieur est la plus élevée puisqu'elle représente 59,20% de la variation entre les côtés en forêt et 48,64% de la variation entre les côtés en maquis (Tableau 2).

Tableau 2 : Analyse de l'asymétrie fluctuante du Mulot sylvestre dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura : estimation de l'erreur de mesure et différence moyenne (± erreur type) entre les côtés (droit - gauche) et statistiques du test t pour données appariées sur la présence de l'asymétrie directionnelle de sept variables crânio-mandibulaires.

Stations	critères	N	Erreur de mesure (mm)	Erreur de mesure (en % de variation entre les côtés	Différences	Erreur type	Test t	P
Forêt	Lbul	57	0,0026	8,64	0,006	0,007	0,91	0,368
	Lorb	57	0,003	8,10	-0,177	0,247	-1,14	0,260
	laz	91	0,0001	0,77	-0,013	0,003	-0,29	0,772
	larz	91	0,0002	1 ,14	-0 ,021	0,009	-0,42	0,411
	Md	59	0,0005	1,26	0,021	0,017	1,16	0,250
	rmi	43	0,0011	5,24	0,002	0,009	0,16	0,871
	hmd	90	0,0056	17,50	0,010	0,007	1,41	0,163
	diainf	93	0,0222	59,20	0,005	0,004	1,10	0,274
	Lm1i	96	0,0018	12,94	-0,001	0,002	-0,86	0,390
	lm1i	97	0,0022	7,46	0,007	0,005	1,53	0,130
Maquis	Lbul	45	0,0037	1,33	-0,014	0,018	-0,74	0,460
	Lorb	25	0,007	4,11	-0,087	0,047	-1,85	0,077
	laz	53	0,0033	23,57	-0,014	0,009	-1,34	0,185
	larz	53	0,0028	10,08	0,023	0,006	-1,67	0,277
	Md	39	0,0084	8,31	0,007	0,025	0,27	0,791
	rmi	36	0,0025	4,08	0,020	0,016	1,27	0,211
	hmd	56	0,0029	4,74	-0,011	0,019	-0,61	0,547
	diainf	57	0,0540	48,64	-0,009	0,010	-0,88	0,382
	Lm1i	55	0,0053	5,92	0,036	0,016	2,28	**0,026**
	lm1i	54	0,0011	2,20	0,031	0,007	4,00	**0,000**
Cultures	Lbul	31	0,0106	5,58	-0,013	0,039	-0,34	0,736
	Lorb	29	0,010	3,57	-0,012	0,073	-60,24	**0,000**
	laz	31	0,0010	7,69	0,013	0,019	0,64	0,528
	larz	31	0,0013	4,94	0,001	0,002	-0,43	0,790
	Md	27	0,0054	1,94	-0,007	0,065	-0,12	0,906
	rmi	26	0,0016	1,65	0,015	0,042	0,36	0,725
	hmd	34	0,0006	0,35	-0,017	0,045	-0,38	0,706
	diainf	35	0,0057	2,50	0,020	0,022	0,92	0,362
	Lm1i	36	0,0070	8,97	0,053	0,014	3,80	**0,001**
	lm1i	36	0,0012	1,69	-0,014	0,016	-0,88	0,387

Dans l'ANOVA (Tableau 3) à deux facteurs modèle mixte, l'interaction est significative dans les 21 tests (7 variables biométriques et trois stations), indiquant que la variation entre les côtés est supérieure à l'erreur de mesure, sauf pour la longueur de l'orbite dans la station cultures et la largeur de l'arcade zygomatique en forêt. L'étude de l'asymétrie fluctuante sur les sept variables (Longueur de la bulle tympanique (Lbul), Longueur de la mandibule (Md), Hauteur de la mandibule (hm), Longueur du diastème inférieur (diainf), Longueur de la rangée dentaire inférieure (rmi), Longueur et largeur de la première molaire inférieure (Lmi, lmi) est ainsi justifiée.

Tableau 3 : Analyse de l'asymétrie fluctuante du Mulot sylvestre dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura : composantes de la variance dans un modèle mixte et tests de signification des résultats pour chaque station. DA= asymétrie directionnelle, NDA= pas de symétrie directionnelle, ddl : Degrés de liberté, CM : Carrés moyens, F : test de Fisher, P : risque associé au test.

Facteurs		Individus (I)				Côté (DA) (ddl=1)			Interaction (NDA)			Erreur de mesure (E)	
Station	Trait	ddl	CM	F	P	CM	F	P	CM	F	P	ddl	CM
Forêt	Lbul	62	73,57	186,03	0,000	0,31	0,08	0,780	7,31	1,85	0,002	126	3,95
	Lorb	54	0,77	264,31	0,000	0,01	4,84	0,030	0,009	3,30	0,000	110	0,00
	laz	92	0.06	1329,86	0.000	0.002	43.36	0.000	0.000	5.28	0.061	186	0.00
	larz	90	0,09	799,08	0,000	0,037	23,19	0,095	0,000	6,52	0,120	186	0,21
	Md	87	2,23	5731,35	0,000	1,40	3,48	0,064	0,70	1,71	0,001	200	0,40
	hm	44	0,58	1582,35	0,000	0,72	1,95	0,166	1,10	3,05	0,000	90	0,37
	diainf	91	0,76	352,68	0,000	4,32	1,94	0,165	3,56	1,63	0,003	184	2,18
	rmi	96	0,29	1954,48	0,000	0,03	0,17	0,681	0,77	5,08	0,000	194	0,15
	Lm1i	96	0,09	773,08	0,000	0,37	3,19	0,075	0,29	2,52	0,000	194	0,11
	lm1i	97	0,04	39,78	0,000	3,37	3,54	0,062	6,11	6,40	0,000	196	0,95
Maquis	Lbul	44	0,58	106,77	0,000	1,45	0,26	0,609	9,60	1,75	0,013	90	5,48
	Lorb	24	2,96	1,70	0,000	0,18	1059,26	0,000	0,05	316,10	0,000	50	0,00
	laz	64	0.11	1593,67	0.000	0.00	37.36	0.000	0.06	933.51	0.000	130	0.00
	larz	64	0,08	999,08	0,000	0,00	20,19	0,00	0,09	244,52	0,099	130	0,11
	Md	46	3,95	695,59	0,000	0,30	0,06	0,810	0,09	17,46	0,000	94	5,70
	hm	34	0,64	1418,61	0,000	0,06	0,13	0,721	0,84	1,86	0,014	70	0,45
	diainf	53	0,53	4921,16	0,000	0,09	0,84	0,360	0,01	114,58	0,000	108	0,11
	rmi	51	0,54	299,97	0,000	3,89	2,15	0,145	0,67	3,70	0,000	104	1,81
	Lm1i	62	0,11	947,87	0,000	0,08	0,66	0,417	0,31	2,63	0,000	126	0,12
	lm1i	60	0,09	3520,78	0,000	0,53	19,64	0,000	0,60	22,32	0,000	122	0,03
Cultures	Lbul	30	1,29	7471,45	0,000	0,21	1,20	0,278	0,05	274,45	0,000	62	0,17
	Lorb	28	1,47	1,20	0,000	0,00	30,84	0,000	0,15	1322,05	0,060	58	0,00
	laz	32	0.04	689.44	0.000	0.00	7.05	0.012	0.07	1163,26	0.000	66	0.00
	larz	32	0,09	793,08	0,000	0,00	6,19	0,045	0,09	1245 ,06	0,000	66	0,11
	Md	26	2,99	5538,25	0,000	0,60	1,07	0,306	0,12	216,20	0,000	54	0,50
	hm	22	1,98	3318,63	0,000	0,00	0,00	0,966	1,21	2,02	0,023	46	0,60
	diainf	33	0,52	5271,65	0,000	0,01	101,40	0,000	0,06	673,12	0,000	68	0,10
	rmi	34	0,74	1088,85	0,000	0,29	0,42	0,519	0,02	30,22	0,000	70	0,68
	Lm1i	34	0,05	658,20	0,000	4,80	63,43	0,000	8,52	112,50	0,000	70	0,07
	lm1i	34	0,02	68,77	0,000	0,98	2,88	0,094	5,75	16,96	0,000	70	0,34

3.2. Asymétrie directionnelle

Un test apparié a été calculé pour chaque caractère et chaque station dans le but de vérifier si en moyenne un côté est significativement plus long que l'autre parmi les individus. Parmi tous les traits étudiés (Tableau 2), la longueur et la largeur de la première molaire inférieure dans le maquis (respectivement t=2.28, P<0.026 et t=4.00, P=0.000) et la longueur de la première molaire inférieure dans les cultures (t=3.80, P<0.001) présentent une asymétrie directionnelle. En moyenne le côté droit est 0.036 ±0.016 et 0.031± 0.007 cm plus long que le côté gauche pour le maquis et en moyenne le côté droit est 0.053±0.014 cm plus long que le côté gauche pour les cultures. La présence de l'asymétrie directionnelle pour

certains traits a été déjà confirmée par l'effet côté dans l'ANOVA à deux facteurs modèle mixte (Tableau 3).

Tableau 4 : Analyse de l'asymétrie fluctuante du Mulot sylvestre dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura : statistiques de la régression linéaire vérifiant la dépendance de l'asymétrie absolue |D-G| envers la taille moyenne de l'indice (D+G)/2 et la relation entre les longueurs droite et gauche.

Station	Traits	Régression linéaire |D-G| sur (D+G)/2				Régression linéaire Gauche sur Droite		
		Pente	Erreur t.	F	P	Pente	Erreur t.	P
Forêt	Lbul	0,010	0,009	1,26	0,266	0,961	0,015	0,017
	Md	-0,013	0,012	1,19	0,205	1,03	0,022	0,244
	hm	0,002	0,002	0,50	0,485	0,967	0,027	0,227
	diainf	0,021	0,009	2,28	0,074	0,963	0,016	0,040
	rmi	0,004	0,010	0,20	0,657	0,983	0,017	0,373
	Lm1i	0,002	0,005	0,12	0,735	0,989	0,012	0,322
	lm1i	0,101	0,022	20,74	0,000	0,790	0,035	0,000
Maquis	Lbul	-0,025	0,013	3,82	0,057	0,922	0,036	0,031
	Md	0,028	0,014	3,58	0,066	0,956	0,030	0,164
	hm	-0,018	0,011	2,41	0,130	0,986	0,029	0,719
	diainf	-0,006	0,021	0,08	0,779	0,799	0,039	0,000
	rmi	0,002	0,009	0,09	0,771	1,04	0,022	0,139
	Lm1i	0,024	0,041	0,34	0,563	0,875	0,084	0,213
	lm1i	0,086	0,020	17,47	0,000	0,842	0,040	0,002
Cultures	Lbul	-0,023	0,030	0,55	0,466	0,852	0,060	0,000
	Md	0,012	0,016	0,56	0,461	0,921	0,074	0,298
	hm	0,020	0,026	0,59	0,450	1,06	0,069	0,414
	diainf	0,033	0,038	0,73	0,398	0,705	0,102	0,000
	rmi	0,027	0,021	1,63	0,211	0,901	0,046	0,057
	Lm1i	0,823	0,060	1,85	0,183	0,674	0,103	0,000
	lm1i	0,253	0,082	9,53	0,004	0,573	0,170	0,015

3.3. Taille dépendance de l'asymétrie fluctuante

L'asymétrie fluctuante est dépendante de la taille lorsqu'il y a une corrélation entre le niveau d'asymétrie et la taille du caractère. Sont significatifs les seuls tests calculés pour la largeur de la première molaire inférieure dans les trois stations respectivement (forêt F=20,74, P=0,000 ; maquis F=17,4 ; P=0,000 et cultures F=9,53, P=0,000 (Tableau 4).

3.4. Déviation de la normalité et indices d'asymétrie

Toutes les distributions (D-G) sont normales (P>0.05) sauf pour le diastème inférieur en forêt, la mandibule en maquis et la largeur de la première molaire inférieure en cultures qui ne suivent pas une distribution normales puisque les résultats des tests de symétrie (skew) et de l'aplatissement (kurtosis) sont significatifs (Tableau 5).

Tableau 5 : Analyse de l'asymétrie fluctuante du Mulot sylvestre dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura : Moyennes de chaque trait, indices d'asymétrie fluctuantes (FA1, FA4 et FA10) et valeurs de symétrie (skew) et aplatissement (kurtosis), n : effectif, Et : écart-type, Em : erreur-type à la moyenne.

		Variables (mm)													
					(D-G)									D-G	
Stations	Variables	n	Moy	Et	Moy	**FA4**	Skew	SE	P	Kurtosis	Em	P	**FA1**	Em	**FA 10**
Forêt	Lbul	58	7,139	0,097	0,005	3,157	0,167	0,316	0,421	13,284	0,623	0,000	0,030	0,006	0,00160
	Md	65	16,205	0,315	0,019	0,183	1,103	0,309	0,071	48,526	0,608	0,000	0,039	0,016	0,00015
	hm	45	8,546	0,206	0,0007	4,307	1,492	0,361	0,069	0,929	0,709	0,725	0,032	0,008	0,00038
	diainf	90	5,460	0,069	0,009	4,889	3,841	0,254	0,001	20,521	0,503	0,000	0,037	0,006	0,00069
	rmi	93	5,759	0,040	0,004	1,873	0,126	0,250	0,432	19,942	0,495	0,000	0,021	0,004	0,00120
	Lm1i	96	2,746	0,022	-0,002	0,295	0,554	0,246	0,290	0,611	0,488	0,270	0,014	0,001	0,00008
	lm1i	97	1,899	0,017	0,006	2,452	-0,951	0,393	0,826	0,799	0,768	0,215	0,029	0,004	0,00257
Maquis	Lbul	45	6,879	0,109	0,162	0,160	0,115	0,354	0,454	-0,751	0,695	0,771	0,110	0,170	0,00210
	Md	41	14,344	0,391	0,005	0,241	2,078	0,378	0,020	6,545	0,741	0,000	0,102	0,018	0,04680
	hm	57	8,516	0,139	0,019	9,110	0,585	0,393	0,280	0,516	0,768	0,300	0,076	0,009	0,00019
	diainf	56	5,390	0,075	-0,012	0,197	-0,733	0,319	0,765	0,504	0,628	0,312	0,111	0,011	0,00610
	rmi	57	5,326	0,089	-0,008	5,820	-0,224	0,316	0,588	0,786	0,623	0,210	0,061	0,006	0,00244
	Lm1i	55	2,992	0,036	0,036	0,132	0,752	0,322	0,227	2,303	0,634	0,012	0,089	0,011	0,00009
	lm1i	54	1,879	0,034	0,031	3,357	0,81	0,325	0,210	0,166	0,639	0,434	0,050	0,005	0,00028
Cultures	Lbul	31	6,919	0,155	-0,013	0,471	-0,027	0,421	0,510	-1,042	0,821	0,842	0,297	0,018	0,02359
	Md	27	13,253	0,400	-0,008	0,114	-0,280	0,448	0,609	-1,322	0,872	0,903	0,278	0,032	0,05830
	hm	35	7,387	0,187	0,015	0,462	0,139	0,456	0,445	-0,531	0,887	0,700	0,173	0,024	0,00030
	diainf	34	4,898	0,095	-0,017	0,680	-0,020	0,403	0,507	-1,031	0,788	0,843	0,228	0,021	0,03336
	rmi	34	4,555	0,111	0,018	0,160	0,284	0,398	0,389	-0,278	0,778	0,608	0,087	0,014	0,00991
	Lm1i	36	2,721	0,028	0,055	6,987	0,106	0,393	0,458	1,552	0,768	0,060	0,078	0,010	0,00422
	lm1i	36	1,710	0,020	-0,014	9,289	3,081	0,245	0,001	9,300	0,485	0,000	0,071	0,011	0,00270

Ainsi, ces trois caractères devraient être exclus des futures analyses. Cependant, comme certains processus affectant la communication intercellulaire et le taux de croissance ou de division des cellules peuvent engendrer une distribution non - normale de la différence D-G, on considérera malgré tout ces trois caractères (le diastème inférieur, la mandibule et la largeur de la première molaire inférieure) dans les analyses subséquentes. La plupart des autres distributions sont leptokurtiques (acuité plus forte que la courbe normale, c'est-à-dire un pic étroit et de longues queues) et aucune distribution ne révèle de valeur significative négative de l'aplatissement (kurtosis) cela indique que les variables ne montrent pas d'antisymétrie. Inversement, la courbe leptokurtique peut indiquer que la distribution pourrait en fait correspondre à plusieurs sous-populations présentant différents niveaux d'asymétrie fluctuante. Ce résultat nous a conduit à tester l'effet du sexe et de l'âge sur l'asymétrie fluctuante.

3.5. Effet du sexe et de l'âge sur l'asymétrie fluctuante

L'analyse de la variance (station, sexe, âge et les interactions possibles) révèle que l'asymétrie fluctuante est significative entre les stations pour toutes les variables pour les deux indices (D+G)/2 et |D-G| (Tableau 6).

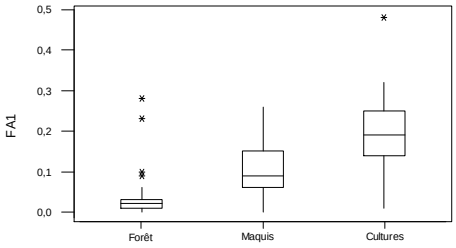
Tableau 6 : Analyse de l'asymétrie fluctuante du Mulot sylvestre dans trois milieux de la Kabylie du Djurdjura : Analyse de variance multivariée de la taille (D+G)/2 et de l'asymétrie fluctuante moyenne |D-G| pour chaque variable. ddl : Degrés de liberté, CM : Carrés moyens, F : test de Fisher, P : risque associé au test).

Variable	Effet et interaction	ddl	(D+G)/2			|D-G|		
			CM	F	P	CM	F	P
Lbul	Station	2	28,981	56,45	0,000	0,057	11,65	0,000
	Sexe	1	0,008	0,02	0,901	0,001	0,23	0,630
	Age	2	0,255	0,50	0,610	0,006	1,36	0,261
	Station *sexe	2	0,386	0,75	0,473	0,000	0,15	0,863
	Station *âge	4	0,250	0,49	0,745	0,002	0,46	0,767
	Erreur	122	0,513			0,004		
Md	Station	2	21,090	3,82	0,025	0,257	13,73	0,000
	Sexe	1	6,120	1,11	0,294	0,041	2,19	0,141
	Age	2	16,755	3,04	0,052	0,007	0,39	0,675
	Station *sexe	2	20,441	3,70	0,027	0,050	2,69	0,072
	Station *âge	4	3,240	0,59	0,673	0,000	0,05	0,996
	Erreur	122	5,518			0,018		
hm	Station	2	77,184	14,07	0,000	0,051	7,92	0,001
	Sexe	1	16,187	2,95	0,089	0,012	1,88	0,173
	Age	2	18,810	3,43	**0,037**	0,003	0,59	0,557
	Station *sexe	2	11,600	2,11	0,126	0,001	0,21	0,813
	Station *âge	4	6,313	1,15	0,338	0,003	0,51	0,732
	Erreur	95	5,487			0,006		
diainf	Station	2	1,623	4,32	0,015	0,179	24,89	0,000
	Sexe	1	0,473	1,26	0,263	0,001	0,26	0,611
	Age	2	0,417	1,11	0,332	0,000	0,07	0,935
	Station *sexe	2	0,248	0,66	0,518	0,009	1,31	0,273
	Station *âge	4	0,215	0,57	0,682	0,002	0,40	0,811
	Erreur	168	0,376			0,007		
rmi	Station	2	9,750	32,98	0,000	0,029	11,36	0,000
	Sexe	1	0,008	0,03	0,865	0,018	6,94	0,091
	Age	2	0,247	0,84	0,436	0,000	0,22	0,805
	Station *sexe	2	0,845	2,86	0,060	0,001	0,45	0,637
	Station *âge	4	0,200	0,68	0,609	0,001	0,64	0,637
	Erreur	173	0,296			0,002		
Lm1i	Station	2	0,663	12,20	0,000	0,045	16,44	0,000
	Sexe	1	0,000	0,00	0,986	0,000	0,06	0,801
	Age	2	0,116	2,14	0,121	0,001	0,51	0,604
	Station *sexe	2	0,003	0,06	0,946	0,008	3,29	0,040
	Station *âge	4	0,019	0,36	0,838	0,003	1,18	0,320
	Erreur	175	0,054			0,002		
lm1i	Station	2	0,248	6,79	0,001	0,013	5,60	0,004
	Sexe	1	0,011	0,32	0,571	0,000	0,03	0,868
	Age	2	0,088	2,43	0,091	0,000	0,06	0,941
	Station *sexe	2	0,021	0,59	0,555	0,001	0,73	0,483
	Station *âge	4	0,007	0,21	0,933	0,003	1,18	0,323
	Erreur	175	0,036			0,002		

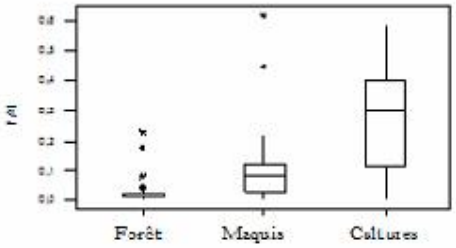
Aucun effet du sexe n'a été relevé sur l'asymétrie fluctuante. Pour l'âge une différence significative a été retrouvée pour la hauteur de la mandibule. L'interaction station*âge est significative pour la longueur de la mandibule.

3.6. Les indices d'asymétrie

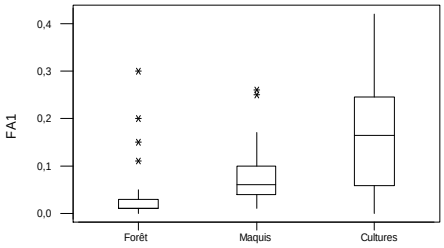
Longueur de la bulle tympanique



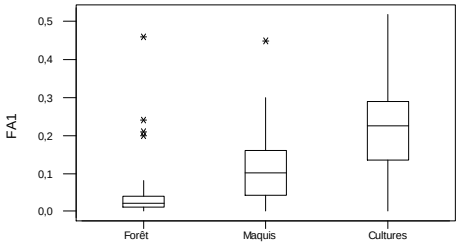
Longueur de la mandibule



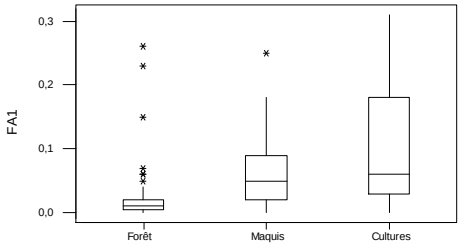
Hauteur de la mandibule



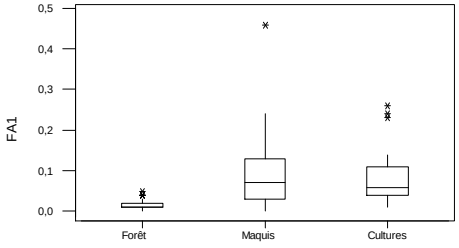
Longueur du diastème inférieur



Longueur de la rangée molaire inférieure



Longueur de la première molaire inférieure



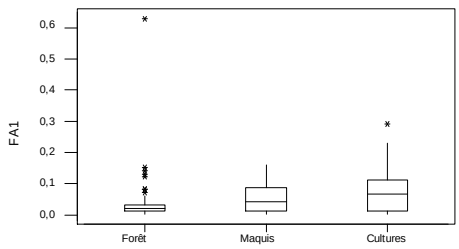


Figure 7 : Niveaux d'asymétrie fluctuante (FA1) pour les variables crânio-mandibulaires du Mulot sylvestre dans les trois stations de la Kabylie du Djurdjura.

Les valeurs des indices d'asymétrie fluctuante FA1, FA4 et FA10 pour chaque variable et chaque station sont présentées dans le tableau 5. La figure 7 montre les niveaux d'asymétrie des sept variables crânio-mandibulaires du mulot sylvestre avec l'indice d'asymétrie FA1. Les niveaux d'asymétrie sont plus élevés dans le maquis et surtout les cultures pour la plupart des variables sauf pour la longueur de la première molaire où l'indice d'asymétrie est légèrement plus élevé en maquis qu'en cultures.

4. Discussion

Dans notre analyse, il apparaît clairement que les mulots sylvestres de la forêt de Taourirt sont plus grands que ceux du maquis et des cultures. Le mulot sylvestre peut s'adapter à des environnements divers, mais il subit des stress différents qui affectent son organisme et se répercutent sur sa taille. Ces différences dans la taille corporelle pourraient être interprétés par la disponibilité alimentaire, par les conditions climatiques dans chaque habitat, et par d'autres facteurs écologiques, tels que la densité de la population, les traits d'histoire de vie, la compétition avec, ou la prédation par d'autres espèces (GLASS *et al.* 1988, TROMBULAK 1991).

Selon BUTET (1990), certains milieux (biotopes permanents) peuvent accueillir une population de Mulot sylvestre pendant tout le cycle annuel et donc satisfaire les exigences

trophiques. C'est le cas de certains milieux arbustifs ou arborescents présentant diverses strates de végétations avec des espaces libres au sol (landes, certains milieux boisés). A l'inverse, certains biotopes « temporaires » ne peuvent supporter une population en permanence et sont colonisés pendant une durée déterminée (période de fructification) puis abandonnées pendant la phase végétative quand les ressources ne sont plus exploitables.

RUSCH & REEDER (1978) ont trouvé des écureuils rouge (*Tamiasciurus hudsonicus*) de grande taille dans le milieu à sapin blanc (*Picea glauca*) en Alberta (Canada) par rapport aux écureuils rouges qui vivent dans le milieu alpin au Canada (*Pinus banksiana*), ceci a été attribué à la qualité de la ressource (au contenu calorique des cônes) et à l'isolement géographique (SMITH 1970).

Sept variables crânio-mandibulairres ont montré une différence significative entre les trois milieux. La longueur de la bulle tympanique semble être la variable la plus sensible aux différents stress subis par les mulots dans des habitats fragmentés. La bulle tympanique est un organe connu pour changer en fonction de certaines contraintes et acquérir des caractéristiques particulières chez certains animaux comme par exemple une hypertrophie chez de nombreux animaux désertiques (HEIM DE BALSAC 1936). Cependant les caractères mandibulaires et dentaires paraissent aussi très sensibles et pourraient être plus particulièrement utilisés pour détecter les milieux les plus perturbés. Ainsi la possibilité d'une application paléontologique n'est pas à exclure.

L'instabilité de développement, qui se reflète par des fluctuations fortement asymétriques, indique fréquemment la faible adaptation d'un organisme. Les résultats de notre étude relient la taille corporelle et les niveaux d'asymétrie fluctuante avec la fragmentation des paysages et montrent que les niveaux les plus élevés d'asymétrie ont été corrélés avec les conditions de plus en plus stressantes comme le degré supérieur de fragmentation. La forêt est le milieu le moins perturbé par rapport aux deux autres milieux. La plus faible asymétrie, constatée chez les individus de forêt, pourrait s'expliquer par la plus grande possibilité de dispersion de la descendance dans un milieu assez continu. La consanguinité est ainsi réduite et la variabilité génétique reste élevée (WAUTERS *et al.* 1996). Ainsi les niveaux d'asymétrie les plus importants ont été retrouvés dans le maquis et surtout dans les cultures (milieu très ouvert où le degré d'anthropisation est très important). Dans le maquis et les cultures, il est possible que les ressources alimentaires soient plus réduites et que la compétition pour l'accès à ces ressources soit beaucoup plus intense que dans des milieux plus larges et continus où ce type de ressources n'est pas limité. Ces conditions seraient aggravées aussi par la faible immigration due à l'isolement des

populations et par des distances trop importantes ou des barrières physiques (MADER 1984). Ce stress environnemental pourrait augmenter les niveaux d'asymétrie des petites populations isolées.

Une autre explication possible serait que les stations maquis et surtout cultures sont plus polluées que la forêt. En effet, PARSONS (1990) a suggéré que les conditions de l'environnement sévères peuvent mener aux modifications de la symétrie chez les organismes. NUNES *et al*. (2001) ont montré que la pollution du milieu par les métaux lourds est capable d'altérer le développement des souris sauvages du Portugal avant leur naissance ou bien juste les premiers stades de leurs développements. Il convient de souligner encore que le Mulot sylvestre est utilisé comme bio indicateur de l'accumulation et des effets des métaux lourds (SHEFFIELD *et al.* 2001, ROGIVAL *et al*. 2007, SANCHEZ-CHARDI *et al.* 2007). Dans notre étude, aucun effet du sexe sur le degré d'asymétrie fluctuante n'a été mis en évidence. Des résultats similaires ont été également trouvés par plusieurs auteurs NUNES *et al*. (2001) chez la Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* dans des habitats pollués du Portugal, MARCHAND *et al.* (2003) chez le Campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus* dans des habitats fragmentés dans le Mont-Saint-Michel Bay de France et MUŇOZ-MUŇOZ *et al.* (2006) chez des souris domestiques roberstoniennes *Mus musculus domesticus* dans le nord est de la péninsule ibérique. Les problèmes d'allocation d'énergie et de valeur adaptative, habituellement invoqués pour expliquer des différences d'asymétrie entre mâles et femelles, n'ont pas lieu d'être dans le cas de la population de mulot de Kabylie du Djurdjura. Mâles et femelles semblent avoir les mêmes compétences pour répondre aux variations de conditions environnementales durant leur développement. Les femelles ne sont pas plus asymétriques que les mâles. Même si cette hypothèse paraît pertinente, les résultats de cette étude suggèrent que cette espèce peut être considérée comme suffisamment sensible à la pollution.

Des effets du stress environnemental ont été mis en évidence sur les invertébrés, poissons et mammifères (LEARY & ALLENDORF 1989). Ces effets peuvent agir séparément ou accentuer ceux d'un stress génétique déjà présent. Dans notre étude, nous avons noté que certains traits ont montré une asymétrie directionnelle dans les échantillons des milieux perturbés en l'occurrence maquis et cultures. L'asymétrie directionnelle est déterminée génétiquement et donc ne devrait pas être considéré comme un indicateur de stabilité de développement. LEAMY *et al.* (1998), ont montré d'une manière convaincante que le plus haut niveau d'asymétrie directionnelle résulte du stress environnemental. AUFFRAY *et al.* (2001) n'ont trouvé aucune différence dans l'asymétrie fluctuante entre les

hybrides et groupes parentaux de Souris domestique de Belgique qui différent par une fusion roberstonienne alors que qu'une étude antérieure CHATTI *et al.* (1999) a montré une baisse dans la stabilité de développement des dents entre les hybrides (neuf fusions roberstoniennes) et les races chromosomiques tunisiennes de la Souris domestique. Ces différences peuvent être expliquées par le nombre de fusions roberstoniennes qui différencient les deux races, le niveau de divergence génique entre eux et le type de fusion roberstonienne impliqué. Les écureuils de petites populations isolées montraient également une plus faible variabilité génétique que les autres populations panmictiques. Cette constatation est la même pour le Campagnol roussâtre où une divergence génétique et une diminution de la variabilité ont été observée entre les échantillons du bocage et du polder (PAILLAT *et al*. 2000). Les résultats obtenus s'accordent assez bien à ceux trouvés sur l'étude d'écureuils roux (*Sciurus vulgaris*) en habitat fragmenté dans le nord de la Belgique (WAUTERS *et al.* 1996). Chez les petites populations d'écureuils des milieux fragmentés, la variabilité génétique est plus faible et la dérive génétique plus forte que chez les populations forestières.

6. Conclusion

Les mulots sylvestres de Kabylie du Djurdjura ont une taille plus importante et une meilleure stabilité de développement en forêt que dans le maquis et les cultures. Bien que la longueur de la bulle tympanique soit la variable la plus affectée par l'asymétrie fluctuante, les variables mandibulaires semblent aussi adaptées à détecter les milieux naturels perturbés. L'utilisation de l'asymétrie fluctuante comme outil d'interprétation de la qualité du milieu et de la qualité des populations en place doit tenir compte de ces difficultés et nécessite des études complémentaires tant au niveau génétique qu'écologique afin de mieux appréhender les mécanismes qui interviennent dans le développement des animaux et d'évaluer le niveau de stress auxquels sont soumises les populations naturelles.

Bibliographie

Auffray J.C., Fontanillas P., Catalan J. & Britton-Davidian J. 2001. Developmental stability in house mice heterozygous for single roberstonian fusions. *J. Hered.,* 92 : 23-29.

Butet A. 1990. Régime alimentaire et utilisation de l'espace chez le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). Comparaison avec d'autres micro-rongeurs. in : *XIIème Colloque francophone de Mammalogie, Nantes 1988.* S.F.E.P.M., Paris, 24-33.

Chatti N., Said K., Catalan J., Britton-Davidian J. & Auffray J.C. 1999. Developemental instability in wild chromosomal hybrids of the house mouse. *Evolution*, 53 : 1268-1279.

Clarke G.M. 1993. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environment Pollution,* 82 : 207-211.

Clarke G.M. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *The American Naturalist,* 152 : 762-766.

Glass G.E., Korch G.E. & Childs J.E. 1988. Seasonal and habitat differences in growth rates of wild *Rattus norvegicus*. *Journal of Mammalogy*, 69 : 587-592.

Heim de Balsac H. 1936. Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bulletin Biologique de France et de Belgique,* Supplément, 1-446.

Houle D. 2000. A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *Journal of evolutionary Biology*, 13 : 720-730.

Khammes N. & Aulagnier S. 2007. Diet of the Wood mouse, *Apodemus sylvaticus* in three habitat of Kabylie of Djurdjura (Algeria). *Folia Zoologica,* 56 : 243-252.

Le Louarn H. & Quéré J.P. 2003. *Les Rongeurs de France : faunistique et biologie*. I.N.R.A., Paris, 256p.

Leamy I.J., Routman E.J. & Cheverud J.M. 1998. Quantitative trait loci for fluctuating asymmetry of discrete skeletal characters in mice. *Heredity,* 80 : 509-518.

Leary R.F. & Allendorf F.W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution,* 4 : 214-217.

Lens L., Van Dongen S., Kark S. & Matthysen E. 2002. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological Review,* 77 : 27-38.

Leung B., Forbes M.R. & Houle D. 2000. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *The American Naturalist,* 155 : 101-15.

Mader H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation*, 29 : 81-96.

Marchand H., Paillat G., Montuire S. & Butet A. 2003. Fluctuating asymmetry in bank vole populations (Rodentia, Arvicolinae) reflects stress caused by landscape fragmentation in the Mont-Saint- Michel Bay. *Biol. J. Linn. Soc.*, 80 : 37-44.

Møller A.P. & Swaddle J.P. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution* Oxford University Press, Oxford.

Møller A.P. 1999b. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecology Letters,* 2 : 149-156.

Møller A.P.1997. Developmental stability and fitness: a review. Am. Nat., 149 : 916-932./

Møller A.P.1999a. Developmental stability is related to fitness. *The Americain Naturalist,* 153 : 556-560.

Muňoz-Muňoz F., Sans-Fuentes M.A. López-Fuster M.J. & Ventura J. 2006. Variation in fluctuating asymmetry levels across a Robertsonian polymorphic zone of the House mouse. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research,* 44 : 236-250.

Nunes A. C., Auffray J. C. & Mathias M. L. 2001. Developmental instability in a Riparian population of the Algerian mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in Central Portugal. *Archives in Environment Contamination and Toxicology*, 41 : 515-521.

Paillat G., Rognant F., Deunff J. & Butet A. 2000. Habitat isolation and genetic divergence of bank vole populations. *Z. Säugetierk.*, 65 : 1-4.

Palmer A.R. & Strobeck *C.* 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 17 : 391-421.

Palmer A.R. & Strobeck C. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistics tests. *Acta Zoologica Fennica,* 191 : 57-72.

Palmer A.R. & Strobeck C. 2003. Fluctuating asymmetry as analyses revisited. *in* : M. Polak (ed). *Developmental Instability: causes and consequences.* Oxford University Press: New York, 279-319.

Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analysis: a primer. *in* : T.A. Markow (ed). *Developmental instability: its origins and evolutionary implications.* Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 335-364.

Parsons P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev*., 65 : 131-145.

Rogival D., Scheirs J. & Blust R. 2007. Transfer and accumulation of metals in a soil-diet-Wood mouse food chain along a metal pollution gradient. *Environment Pollution,* 139 : 516-528.

Rusch D.A. & Reeder W.G. 1978. Population ecology of Alberta red squirrels. *Ecology,* 59 : 400-420.

Sánchez-Chardi A., Peñarroja-Matutano C., Oliveira-Ribeiro C.A. & Nadal J. 2007. Bioaccumulation of metals and effects of a landfill in small mammals. Part II. The Wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Chemosphere,* 70 : 101-109.

Sheffield S.R., Sawicka-Kapusta, K., Cohen J.B. & Rattner B.A. 2001. Rodentia and Lagomorpha (chapter 6). *in* : Shore R.F. , Rattner B.A. , *Ecotoxicology of Wild Mammals, Ecological & Environmental Toxicology series.* John Wiley and Sons Ltd, New York, 215-314.

Smith C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs*, 40 : 349-371.

Trombulak S. C. 1991. Maternal influence on juvenile growth rates in Belding's ground squirrel (*Spermophilus beldingi*). *Canadian Journal of Zoology,* 69 : 2140-2145.

Van Dongen S. 1998. How repeatable is the estimation of developmental stability by fluctuating asymmetry? *Proceedings of the Royal Society of London, Serie B,* 265 : 1423-1427.

Van Dongen S. 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology : past, present and future. *Journal of evolutionary Biology*, 19 : 1727-1743.

Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16 : 125-142.

Watson P.J. & Thornhill R. 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 9 : 21-25

Wauters L., Dhondt A.A., Knothe H. & Parkin D.T. 1996. Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel populations in woodland fragments. *Journal of applied Ecology,* 33 : 735-740.

CHAPITRE VI

MORPHOMETRIE DE LA SOURIS D'AFRIQUE DU NORD, *MUS SPRETUS*, DANS LE BASSIN MEDITERRANEEN OCCIDENTAL.

Nora KHAMMES[1] & Stéphane AULAGNIER[2]

[1] Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques Université M. Mammeri, Bastos, 15000 Tizi-ouzou.
[2] Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, B.P. 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France.

Résumé

A la variabilité régionale se surajoute donc une variabilité locale qui n'a jamais été étudiée en Algérie. Utilisant la morphométrie crânienne et mandibulaire, le but de cette étude est de comparer les populations de *M. spretus* de l'échelle stationnelle en Kabylie du Djurdjura à l'échelle de l'aire de répartition et d'analyser les différences entre les populations d'Algérie et des autres pays du Maghreb et d'Europe. Notre approche permettra de décomposer la variabilité phénotypique et d'aborder les différences micro- et macrogéographiques. Un échantillon de 165 crânes et mandibules de *M. spretus* provenant de différentes localités de toute l'aire de répartition a été analysé, avec un apport original de spécimens d'Algérie. A l'échelle stationnelle, des différences morphométriques entre les trois populations de souris de Kabylie ont été relevées pour certaines variables. A l'échelle macrogéographique, deux groupes ont été différenciés. Les souris algériennes sont caractérisées par un museau plus fin et un palais plus large et des dents plus petites. Une étude génétique permettrait de mettre en lumière une éventuelle différenciation entre les populations de *Mus spretus* d'Algérie et les autres populations de son aire de répartition.

Mots clés : *Mus spretus*, morphométrie, variables crâniennes, variables mandibulaires, Kabylie du Djurdjura, aire de répartition.

1. Introduction

En 1883 LATASTE a décrit *Mus spretus* de l'oued Magra entre M'sila et Barika au nord du Hodna (Algérie), une nouvelle espèce de souris caractérisée par une oreille

elliptique, une queue environ moitié plus courte que le corps et un "talon" supplémentaire à l'avant de la première molaire inférieure. Par la suite (LATASTE 1887) il exprimera des doutes à propos des différences spécifiques avec *Mus musculus* Linné, 1758. Plus tard, CABRERA (1914, 1932) reprend la distinction de deux espèces en Espagne puis au Maroc, l'une commensale, *M. musculus*, l'autre champêtre, qu'il rapproche de la Souris glaneuse d'Europe orientale, *M. spicilegus* Pentenyi, 1882. Par la suite les auteurs considéreront cependant cette souris à queue courte comme une sous-espèce de *M. musculus* (SCHWARZ & SCHWARZ 1943, RODE 1948, ELLERMAN & MORRISON-SCOTT 1951, PETTER & SAINT GIRONS 1965, BERNARD 1969, SAINT GIRONS 1973, MISONNE 1974, CORBET 1978, REICHSTEIN 1978).

L'analyse du polymorphisme enzymatique des souris du sud de la France (BRITTON *et al.* 1976, BRITTON & THALER 1978, BONHOMME *et al.* 1978, 1984) a confirmé le statut spécifique de cette souris à queue courte. Les travaux complémentaires de BRITTON-DAVIDIAN *et al.* (1978a, b) ont montré la conspecificité des souris à queue courte d'Europe occidentale et d'Afrique du Nord. Ces résultats ont été confirmés par des analyses crâniométrique, crânio-morphologique et de coloration (ORSINI 1979, 1982, ENGELS 1980, 1983, MARSHALL 1981, MARSHALL & SAGE 1981, etc.).

L'aire de répartition de la Souris d'Afrique du Nord est limitée au bassin méditerranéen occidental : Maghreb, péninsule ibérique (et les Baléares) et sud de la France. Elle se serait différenciée au Maghreb (SCHWARZ & SCHWARZ 1943, ORSINI *et al.* 1982), puis aurait migré vers l'Europe, franchissant le détroit de Gibraltar, grâce à une intervention humaine (THALER 1986, DOBSON 1998). En Europe elle est essentiellement liée au biome méditerranéen, en Afrique du Nord le désert bloque son extension vers le sud et l'est, avec toutefois des ossements trouvés en Cyrénaïque (ORSINI 1982).

Par la suite, l'étude d'haplotypes mitochondriaux a permis à BOURSOT *et al.* (1985) et JACQUART (1986), en l'absence de spécimens d'Algérie, d'identifier deux zones de peuplements de *M. spretus* au Maghreb, l'une occidentale (Maroc) et l'autre orientale (Tunisie). Cette différenciation fait probablement suite à la remontée du désert, au cours des derniers millénaires, en direction de la mer Méditerranée sur la bordure algérienne occidentale. Les populations marocaines auraient alors été séparées des populations orientales occupant l'Algérie et la Tunisie.

Au sein de la lignée occidentale PALOMO *et al*. (1983) ont montré que les *M spretus* ibériques présentent une certaine variabilité inter-populationnelle. De même, DARVICHE *et al*. 2006 ont constaté que les échantillons de *Mus spretus* d'Afrique du Nord sont plus

hétérogènes que ceux de *Mus musculus domesticus*. Toutefois, aucune étude récente supporte les sous-espèces décrites d'Espagne et du Portugal (*hispanicus*, *lusitanicus*) par MILLER (1909) ou du Maroc (*mogrebinus*, *lynesi*, *rifensis*) par CABRERA (1911, 1923).

A la variabilité régionale se surajoute donc une variabilité locale qui n'a jamais été étudiée en Algérie. Utilisant la morphométrie crânienne et mandibulaire, le but de cette étude est : (i) de comparer les populations de *M. spretus* de l'échelle stationnelle en Kabylie du Djurdjura à l'échelle de l'aire de répartition et (ii) d'analyser les différences entre les populations d'Algérie et des autres pays du Maghreb et d'Europe. Notre approche permettra de décomposer les variabilité phénotypiques et d'aborder les différences micro et macrogéographiques.

2. Matériel et Méthodes

L'objet de la morphométrie est la description quantitative, l'analyse et l'interprétation des variations de taille et de forme observées chez les êtres vivants (e.g. ROHLF 1990). Un échantillon de 165 crânes et mandibules de *M. spretus* provenant de différentes localités de toute l'aire de répartition a été analysé (Figure 1 et Tableau 1), avec un apport original de spécimens d'Algérie. Le matériel provient des piégeages dans trois stations de la Kabylie du Djurdjura pour l'Algérie, de spécimens conservés par M. Thévenot & S. Aulagnier pour le Maroc, à l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (collections J.C. Auffray, F. Bonhomme) pour les autres pays.

Description sommaire des stations de Kabylie

Le premier site de piégeage, village d'**Attouche**, s'étend sur deux parcelles, l'une comprend essentiellement une strate herbacée et des affleurements rocheux, l'autre est occupée par les grandes cultures céréalières, maraîchères et arbres fruitiers.

La seconde station est localisée à **Boukhalfa**. C'est une zone agricole qui comporte des plantations d'agrumes et des cultures maraîchères avec l'emploi d'engrais et toute une gamme de pesticides. Avec l'intensification de l'urbanisation dans la région, des décharges publiques anarchiques et non contrôlées s'installent de jour en jour dans le village.

La station **Bou-Ilfane** est une parcelle cultivée dans une partie défrichée du maquis et soumise à une action anthropique moyenne. Une agriculture de type extensif est développée par les riverains pour leur propre subsistance. Les cultures céréalières et maraîchères occupent environ un tiers de la superficie soumise à piégeage qui comprend aussi des

bosquets de *C. monspeliensis*, *C. spinosa* et *P. lentiscus*, ainsi que des zones où le tapis herbacé domine.

Sur la base des travaux effectués sur le genre *Mus* par SANS-COMA *et al.* (1981), THORPE *et al.* (1982), DARVICHE & ORSINI (1982), DAVIS (1983), PALOMO *et al.* (1983) GERASIMOV *et al*. (1990) et LYALYUKHINA *et al.* (1991), 27 mesures ont été prises par individu (17 sur le crâne, 10 sur la mandibule droite) à l'aide d'un pied à coulisse digital pour les mesures crâniennes et d'une loupe binoculaire grossissement x 25 pour les mesures dentaires. La liste de l'ensemble des mesures, ainsi que la disposition exacte de celles–ci sont portées sur la figure 2. Trois classes d'âge ont été identifiées sur la base de l'usure dentaire d'après PALOMO *et al*. (1983). Les animaux des classes 0 et I sont des « «juvéniles », de la classe II des « sub-adultes », des classes III à VI des adultes.

Figure1 : Localisation des populations étudiées

Tableau 1 : Origines et effectifs des *Mus spretus* utilisés pour une étude morphométrique (crâne et mandibule) de la variabilité intraspécifique. Les informations sur les stations de prélèvement sont tirées des articles donnés en référence.

Origine		**Effectif**	**Référence**
Algérie	Attouche (1)	28	Khammes *et al.* 2006
	Boukhalfa (2)	29	Khammes *et al.* 2006
	Bou-Ilfane (3)	3	Khammes *et al.* 2006
Maroc	Agadir	14	Orsini 1982
	Azemmour	12	Darviche *et al*. 2006
	Moulay Bousselham	10	Darviche *et al*. 2006
	Tanger	4	Orsini 1982
Tunisie	Foundouk Djedid	22	Jacquart 1986
Espagne	Grenade	19	Orsini 1982, Jacquart 1986
France	La Clape	12	Orsini 1982
	La Gardiole	12	Jacquart 1986
Total		**165**	

Statistiques

Dans un premier temps, nous avons réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les individus provenant de Kabylie (échelle stationnelle) puis une ACP sur l'ensemble des individus (échelle régionale et continentale) afin d'identifier les mesures à l'origine de la variabilité interindividuelle et de visualiser des relations entre populations sans a priori. Comme certaines variables sont fortement corrélées, les ACP ont été effectuées sur 20 variables, soit douze variables crâniennes et huit variables mandibulaires Tableau 2. Dans la perspective de travaux sur les restes de pelotes de rejection une ACP complémentaire a été réalisée sur six mesures mandibulaires (longueur de la mandibule (Md), hauteur de la mandibule (hm), rangée molaire inférieure (rmi), diastème inférieur (diainf), longueur et largeur de la première molaire inférieure (Lm1i et lm1i)

Dans un deuxième temps, les variables crâniennes et mandibulaires les plus discriminantes ont été étudiées à l'aide d'analyses de variance à deux facteurs : origine géographique et classe d'âge des animaux (pour tenir compte du développement du crâne).
Les sexes n'ont pas été séparés pour les analyses statistiques car de nombreux travaux ont montré l'absence de dimorphisme sexuel chez les rongeurs Muridae.
Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Minitab 12.2.

3. Résultats

1. Analyse descriptive

a. Kabylie du Djurdjura

L'analyse en composantes principales réalisée sur les 60 individus des trois stations de Kabylie du Djurdjura a dégagé un premier axe qui, avec 23,2 % de la variance, est essentiellement lié à la taille des animaux. La majorité des variables sont positivement corrélées à l'axe 1. Les mesures expliquant le plus cet axe sont : la largeur de la première molaire inférieure (lm1i), la longueur du foramen palatin (fopal), la longueur incisivo-palatine (Lipa), la largeur du crâne (lcr) et la largeur du palais (lpal) (Tableau 2). L'axe 2, avec 19,7 % de la variance, représente des variables "fonctionnelles", comme la longueur du diastème supérieur (diasup), la longueur de la première molaire supérieure (Lm1s) et la largeur de l'arcade zygomatique (laz) (Fig. 3).

L'ACP met en évidence une certaine différenciation des populations. Schématiquement, le premier axe oppose les individus de Attouche et Bou-Ilfane, globalement plus grands, à ceux de Boukhalfa, plus petits avec une première molaire inférieure plus étroite et largeur du palais plus réduite. Le deuxième axe contribue faiblement à la variabilité des populations de souris de Kabylie.

Tableau 2: Vecteurs propres standardisés aux valeurs propres pour les 20 variables et les deux premières composantes principales des analyses à l'échelle de la Kabylie du Djurdjura (Algérie) et de l'aire de répartition (Algérie, Tunisie, Maroc, Espagne, France).

Variables	Kabylie du Djurdjura		Aire de répartition	
	CP1	**CP2**	**CP1**	**CP2**
lcr	**0,342**	-0,090	0,129	-0,205
Hcr	0,175	0,161	0,087	**-0,284**
ln	-0,065	0,168	**-0,364**	-0,022
Lbz	-0,159	0,323	0,030	-0,230
lsq	0,210	0,269	0,082	**-0,408**
io	0,217	-0,090	0,181	-0,249
focc	0.178	-0,024	0,003	-0,098
lraz	0,164	0,288	-0,180	**-0,270**
laz	-0,096	**0,400**	-0,130	**-0,249**
lpal	**0,318**	-0,067	**0,348**	-0,167
Lipa	**0,347**	0,047	-0,160	**-0,315**
fopal	**0,365**	-0,053	-0,160	**-0,315**
diasup	0,116	**0,408**	-0,133	**-0,365**
rms	0,188	-0,085	**-0,324**	0,019
diainf	0,221	0,209	-0,127	**-0,293**
rmi	0,142	-0,179	-0,238	0,009
Lm1s	0,027	**0,404**	**-0,328**	0,037
lm1s	0,186	0,191	**-0,395**	0,089
Lm1i	-0,057	0,201	-0,245	0,028
lm1i	**0,391**	-0,101	-0,246	0,070

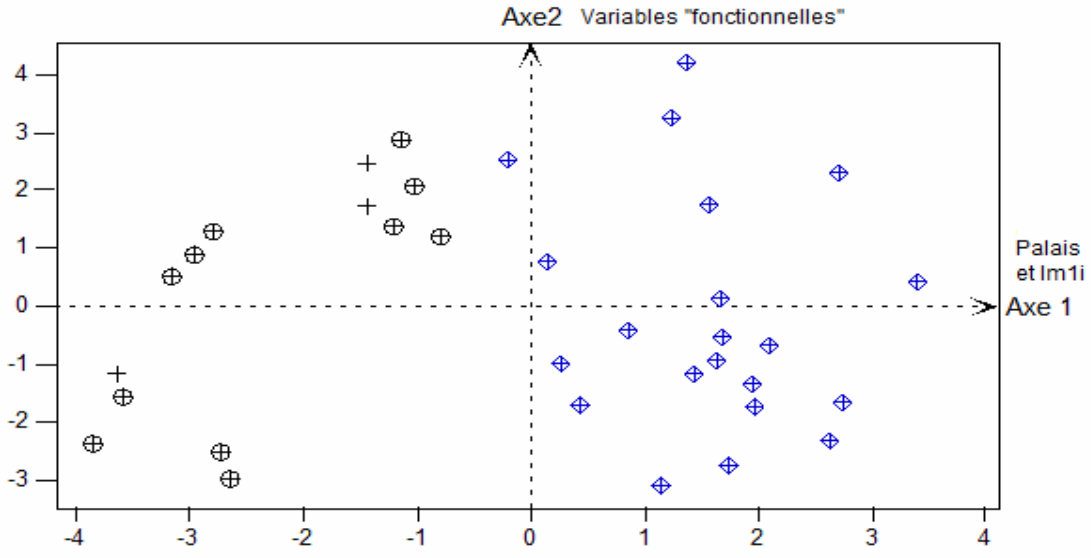


Figure 3 : Distribution des individus sur les deux premières composantes principales de l'ACP pratiquée sur 20 variables crâniennes et mandibulaires de *Mus spretus* de Kabylie du Djurdjura (Algérie).

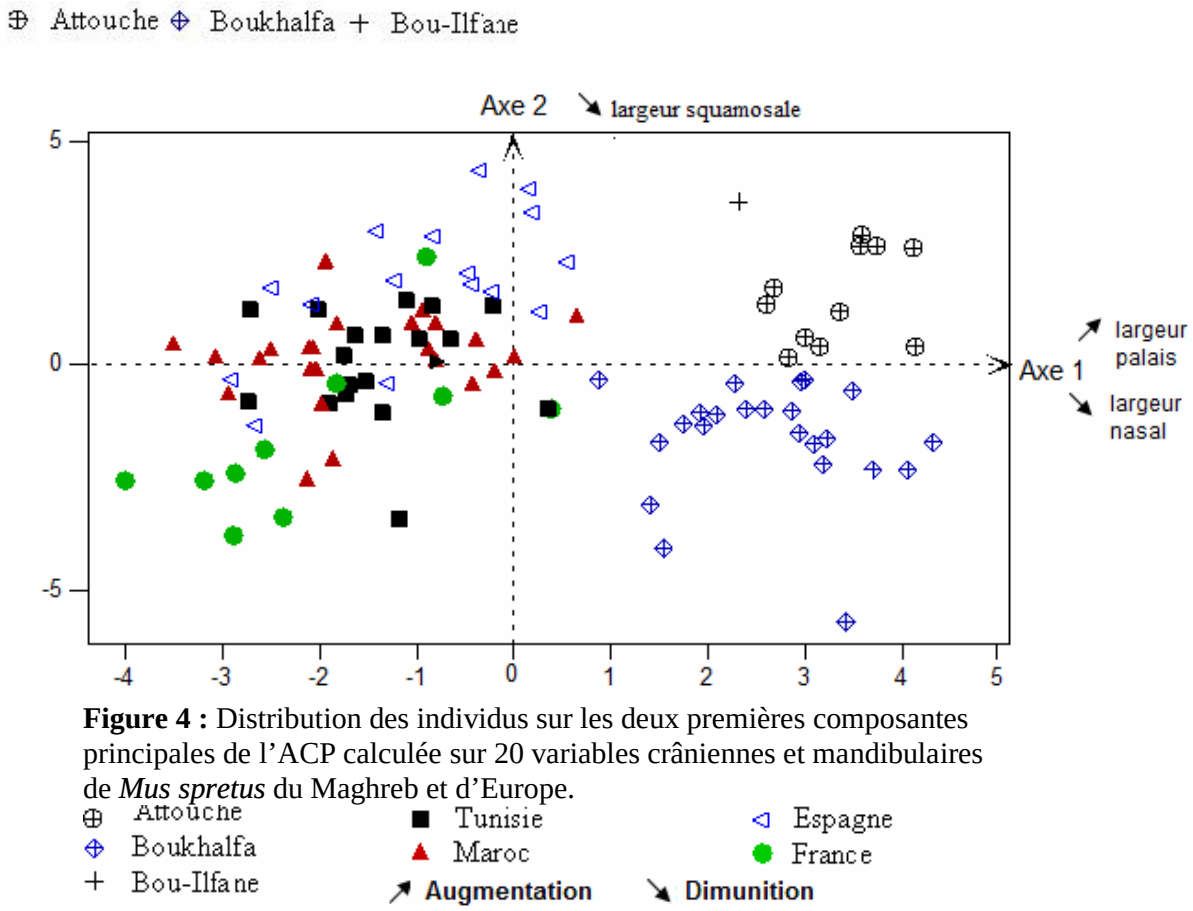


Figure 4 : Distribution des individus sur les deux premières composantes principales de l'ACP calculée sur 20 variables crâniennes et mandibulaires de *Mus spretus* du Maghreb et d'Europe.

b. Aire de répartition

L'analyse en composantes principale (ACP) réalisée sur l'ensemble des individus dégage un premier axe (26,0 % d'augmentation de la variance totale) orienté surtout par les valeurs décroissantes de la largeur du nasal (ln), de la rangée molaire supérieure (rms), de la largeur et de la longueur de la première molaire supérieur (lm1s, Lm1s), au contraire de la largeur du palais (lpal) (Tab. 2). Les individus de grande taille sont projetés du côté positif de l'axe.

Avec 16,7% de la variance totale, le deuxième axe résume les variations des largeur squamosale (lsq), longueur du diastème supérieur (diasup), longueur incisivo-palatine (Lipa), longueur du foramen palatin (Fopal), longueur du diastème inférieur (Diainf), hauteur du crâne (hcr), la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz) et largeur de l'arcade zygomatique (laz). L'extrémité négative de l'axe, est occupée par des souris au museau court à tête effilée, surtout vers l'arrière.

Sur le plan F1 x F2 (Fig. 4) les souris d'Algérie sont bien différenciées des souris de tous les autres pays. Les souris d'Algérie sont caractérisées par un museau plus fin, un palais plus large et des dents plus petites. A cette échelle de perception, les souris de Boukhalfa, sont encore nettement séparées de celles d'Attouche et Bou-Ilfane.

Les souris du Maroc se superposent à celles de Tunisie en position centrale sur l'axe 2. Comme un certain nombre de souris de France, les souris de Boukhalfa présentent un faible développement du crâne (longueurs des diastèmes, largeur du crâne) alors que les souris d'Espagne, au crâne fortement développé, occupent l'extrémité positive de l'axe.

c. Caractéristiques des mandibules

L'analyse effectuée sur six variables mandibulaires et dentaires a identifié une première composante principale qui explique 32,8% de la variation totale. Il ordonne les animaux selon la taille globale de leur mandibule, principalement la hauteur de la mandibule (hm), la longueur de la mandibule (Md) et la longueur du diastème inférieur (diainf). L'axe 2, 25,0 % de la variation totale, est principalement défini par les variables dentaires, largeur de la première molaire inférieure (lm1i) et longueur de la rangée molaire inférieure (rmi). Il ressort que les souris du Maroc, de France et de Tunisie ont globalement une mandibule et des dents plus grandes que celles d'Espagne et surtout d'Algérie. Les souris d'Algérie sont assez bien différenciées par une rangée dentaire plus courte et une première molaire plus étroite, sans distinction stationnelle (Fig. 5).

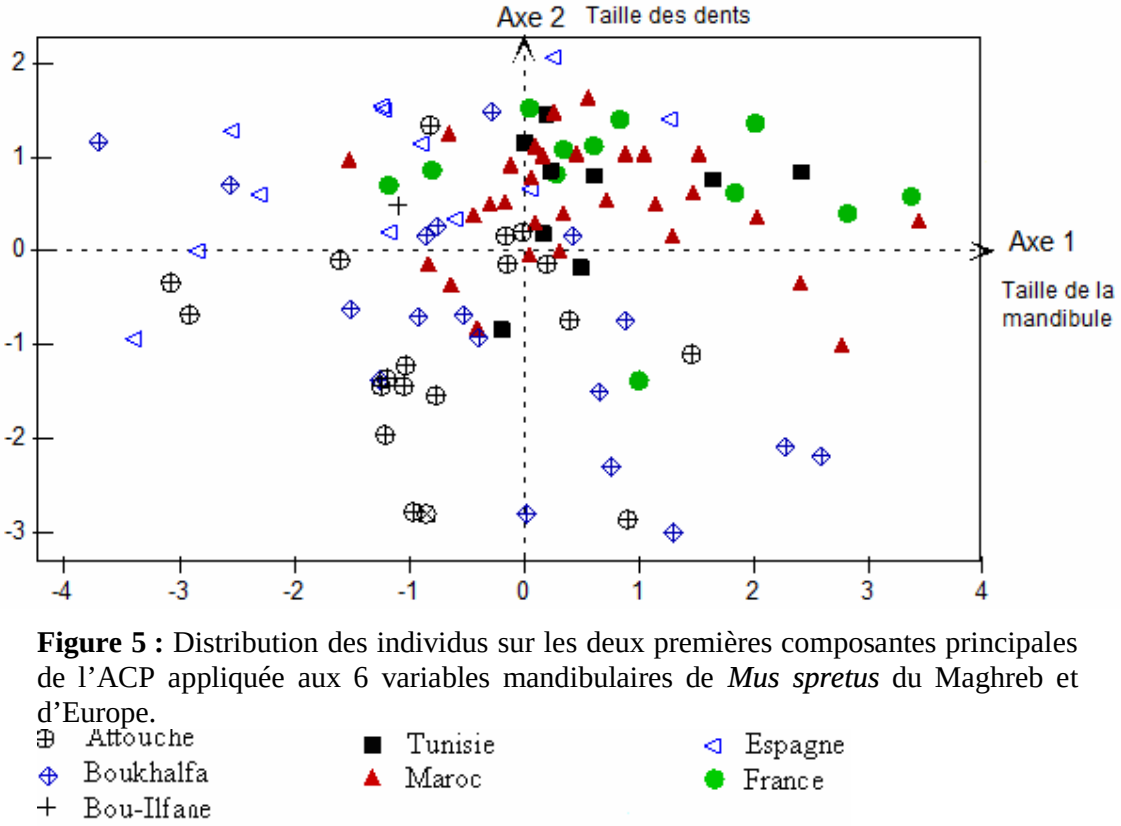


Figure 5 : Distribution des individus sur les deux premières composantes principales de l'ACP appliquée aux 6 variables mandibulaires de *Mus spretus* du Maghreb et d'Europe.

2-Etude des variables crâniennes et mandibulaires

a. Analyse stationnelle

Sur les 20 variables mandibulaires et crâniennes utilisées pour l'analyse en composante principale sur les individus des trois stations de Kabylie, huit (lm1i, fopal, Lipa, lcr, lpal, diasup, Lm1s et laz) contribuent fortement aux deux premiers axes. Des différences significatives ont été relevées entre les stations pour la longueur du foramen palatin (fopal), la largeur du crâne (lcr) et la longueur du diastème supérieur (diasup) (respectivement F=10,35 ; P=0,000, F=6,34 ; P=0,003 et F=3,81 ; P=0,029 ; ddl=2). Les analyses de variance à deux facteurs ont montré que la longueur incisivo-palatine (Lipa) et la longueur du diastème supérieur (diasup) varient significativement avec l'âge (F=5,00 ; P=0,010 et F=4,02 ; P=0,024 ; ddl=2) (Fig. 6). Les analyses n'ont pas révélé de différences significatives avec l'âge pour les autres variables.

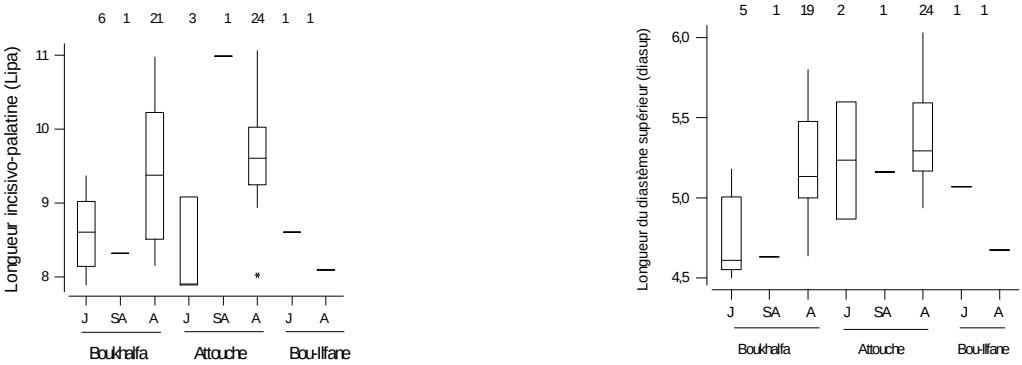


Figure 6 : Mensurations crâniennes et mandibulaires de *Mus spretus* de Kabylie du Djurdjura les plus discriminantes en fonction des stations et des classes d'âge. (J : juvénile, SA : sub-adulte et A : adulte). (Le nombre au dessus de chaque « boxplot » correspond à l'effectif).

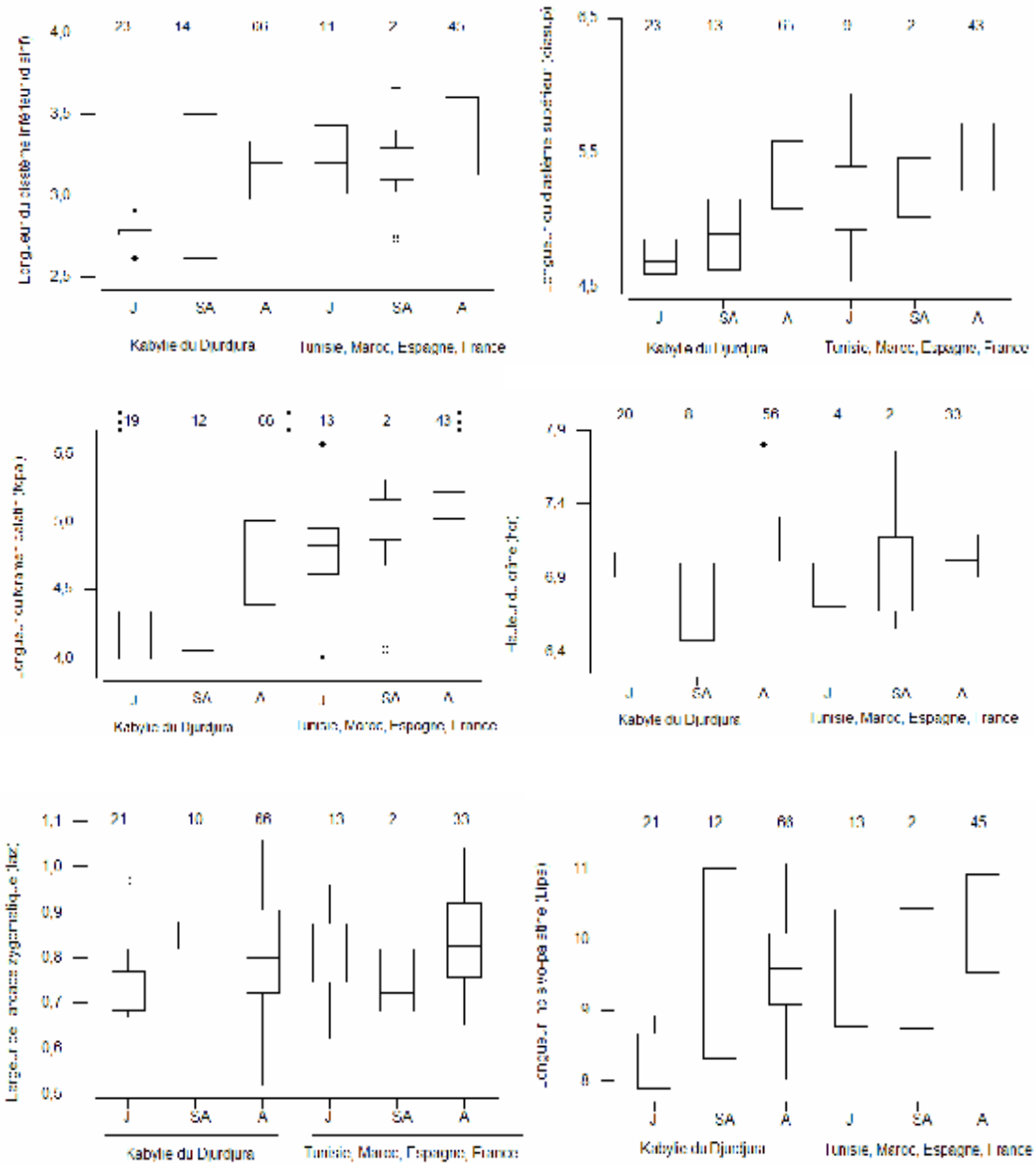
b. Analyse globale

Sur les 20 variables utilisées pour l'analyse sur l'ensemble de l'échantillon, 13 apportent une contribution importante à l'une des deux premières composantes principale. Les analyses de variance pour l'origine (Kabylie du Djurdjura vs autres pays de l'aire de répartition) et l'âge ont mis en évidence des différences significatives pour la plupart de ces variables (Tabl. 4). Sept variables (hcr, ln, lsq, lipa, Fopal, Diasup et lm1s) présentent une différence significative entre les deux groupes géographiques et les classes d'âge (Fig. 7). Les largeurs du ramus dorsal de l'arcade zygomatique (lraz), largeur du palais (lpal), longueur du diastème inférieur (diainf) et longueur de la première molaire supérieure (Lm1s) ont confirmé une différence significative entre les deux groupes. La largeur de l'arcade zygomatique (laz) n'a montré de différence significative que pour l'âge.

Notons que certaines variables sont nettement plus discriminantes que d'autres à savoir : largeur de la première molaire supérieure (lm1s), largeur du crâne (lcr), la longueur du foramen palatin (fopal), la largeur incisivo-palatine (lipa) et la longueur du diastème supérieur (diasup).

Tableau 4 : Variabilité biométrique et analyse de variance à 2 facteurs controlés (origine géographique - ddl=1, classes d'âge- ddl=2) sur les variables discriminantes des populations à l'échelle de la Kabylie du Djurdjura (Algérie) et du reste de l'aire de répartition (Tunisie, Maroc, Espagne, France). ; N : effectif de l'échantillon ; min : minimum ; moy : moyenne ; max : maximum ; Et : écart-type , F : valeur de Fisher du test, p : seuil de signification du test).

Variables	Kabylie du Djurdjura					Tunisie – Maroc – Espagne - France					Origine		Age	
	N	moy	Et	min	max	N	moy	Et	min	max	F	p	F	p
hcr	39	7.10	0.25	6.47	7.80	87	6.99	0.25	6.30	7.76	3.21	0.016	5.19	0.007
ln	58	2.88	0.31	2.32	3.48	102	3.49	0.22	3.04	3.98	19.4	0.000	3.50	0.033
lsq	42	9.16	0.38	8.49	9.83	88	8.96	0.25	8.37	9.56	2.46	0.049	5.98	0.003
lraz	60	0.63	0.11	0.46	0.90	99	0.69	0.09	0.52	0.93	2.61	0.038	1.90	0.154
laz	60	0.80	0.11	0.52	1.06	97	0.81	0.09	0.62	1.04	2.18	0.074	3.54	0.032
lpal	58	2.70	0.26	2.33	3.32	98	2.05	0.12	1.80	2.40	26.12	0.000	2.54	0.083
lipa	58	9.38	0.92	7.89	11.06	99	10.06	0.93	8.10	11.50	29.35	0.000	8.96	0.000
Fopal	58	4.59	0.45	3.91	5.44	96	4.97	0.29	4.01	5.62	7.27	0.000	5.86	0.004
Diasup	55	5.21	0.36	4.50	6.03	101	5.38	0.35	4.54	6.24	7.37	0.000	10.82	0.000
Diainf	58	3.08	0.32	2.48	3.80	103	3.28	0.29	2.54	3.82	5.50	0.000	2.99	0.053
Lm1s	60	1.64	0.11	1.40	1.84	103	1.80	0.12	1.44	2.04	8.21	0.000	0.17	0.840
lm1s	60	0.88	0.06	0.78	1.04	103	1.09	0.04	1.00	1.20	326.34	0.000	7.28	0.001


J
SA
A
J
SA
A
Kabylie du Djurdjura
Tunisie, Maroc, Espagne, France

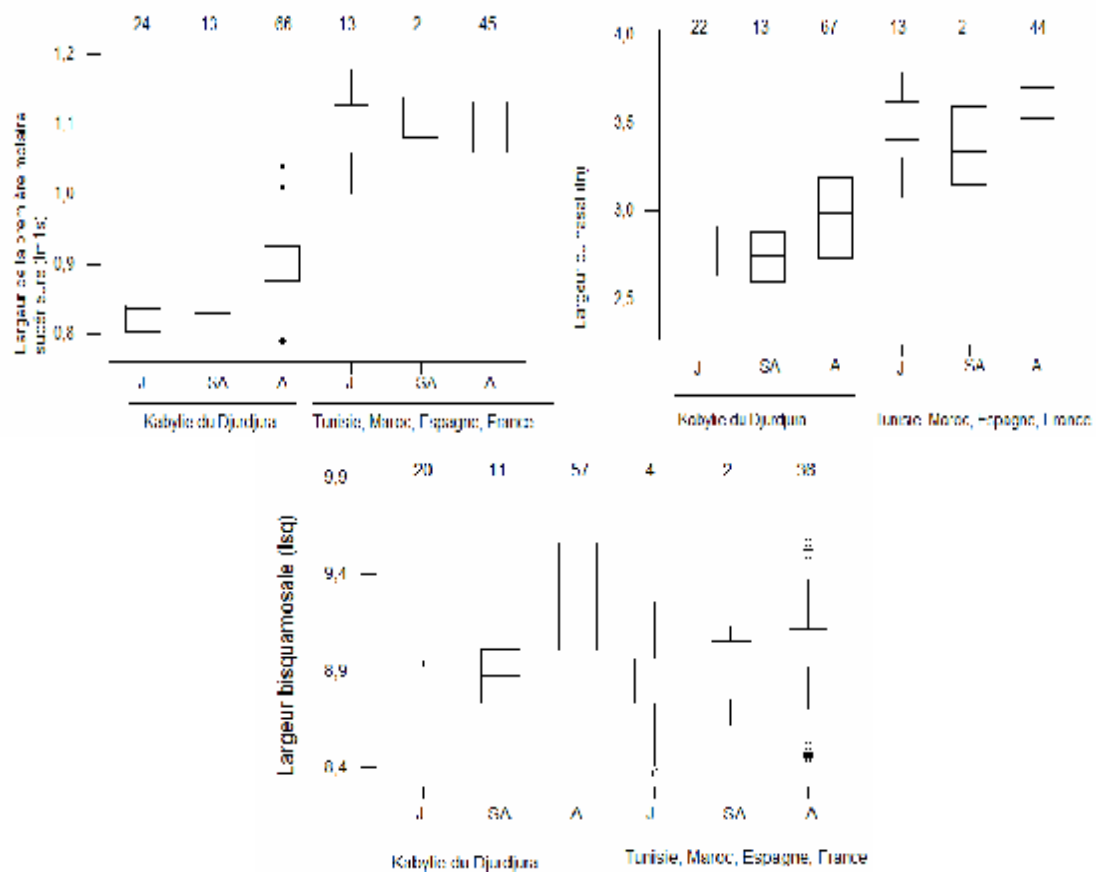


Figure 7 : Mensurations crâniennes et mandibulaires de *Mus spretus* en fonction de leur origine géographique (Kabylie du Djurdjura, Algérie vs Tunisie – Maroc – Espagne - France) et des classes d'âge (J : juvénile, SA : sub-adulte et A : adulte). (Les nombres correspondent à l'effectif de chaque « boxplot »).

4. Discussion

MAYR (1974), a défini une dichotomie essentielle : l'existence d'espèces dont les individus peuvent présenter d'importantes variations morphologiques sans isolement reproductif et l'existence de populations morphologiquement identiques composées en réalité de plusieurs espèces isolées génétiquement.

A l'échelle stationnelle, des différences morphométriques entre les trois populations de souris de Kabylie ont été relevées pour certaines variables. Les individus issus de la station de Boukhalfa présentent une largeur du crâne, la longueur du diastème supérieur et la longueur du foramen palatin plus petites par rapport aux mêmes caractères des individus d'Attouche et de Bou-Ilfane (Tableau 5).

Tableau 5 : Comparaison des trois variables crâniennes de *Mus spretus* entre les trois populations de la Kabylie du Djurdjura.

Stations	Largeur du crâne				Longueur du diastème supérieur				Longueur du foramen palatin			
	Moy	Et	min	max	Moy	Et	min	max	Moy	Et	min	max
Boukhalfa	6,10	0,29	5,59	6,77	5,16	0,39	4,50	5,80	4,32	0.31	3,91	4.97
Attouche	6,52	0,42	5,72	7,13	5,23	0.32	4,64	6,03	4,85	0,41	3,98	5,44
Bou-Ilfane	6,38	0,91	5,76	7,43	5,13	0,09	5,07	5,20	4,45	0,66	3,99	4,92

Ces différences peuvent être liées au fait que les stations d'Attouche et Bou-Ilfane sont situées à une altitude moyenne de 500m et sont entourées par des montagnes, elles constituent ainsi un système écologique équivalent à une « île biologique » alors que Boukhalfa est située à une altitude moyenne de 150m dans la plaine de la Kabylie du Djurdjura. PALOMO *et al*. (1983) dans une étude comparative entre différents échantillons ibériques ont constaté une variabilité entre les populations de Villanueva de Sigena, Cazorla, Málaga et Mérida surtout pour les variables suivantes : largeur du crâne, hauteur du crâne, longueur du rostre, longueur incisivo-palatine et longueur condylobasale. . Malgré des populations de *M. spretus* assez uniformes, des différences significatives ont été relevées entre les animaux plus petits de Villanueva Sigena au nord (entre 300 et 800m d'altitude) et les spécimens plus grands de Málaga au sud (basse altitude). Cette variabilité inter-populationelle, indépendante de la diversité taxinomique de l'espèce, serait liée à la latitude plutôt qu'à l'altitude. De même, MONTEIRO *et al.* (2003) ont associé été surtout au gradient latitudinal la variabilité de la forme géométrique du crâne et de la mandibule du Punare *Trichomys apereoides* (Echimyidés). Or il est souvent considéré que la latitude et l'altitude agissent de façon similaire, c'est ce dernier facteur qui pourrait contrôler la taille des *Mus spretus* en Algérie.

La réduction de la taille des mammifères due aux différents stress environnementaux a été largement étudiée en laboratoire (PANKAKOSKI *et al.* 1992) mais plus rarement à l'état sauvage. Les effets de la taille corporelle, l'habitat, l'alimentation et l'ADNmt ont été évalués par CAUMUL & POLLY (2005) sur la variation de la forme du crâne, de la mandibule et des molaires (les structures qui diffèrent quant à leur contrôle génétique et fonctionnel) sur sept sous-espèces et cinq espèces de marmottes d'Eurasie genre (*Marmota*). L'analyse a révélé que la taille corporelle explique 10%, 7% et 15% de la variation respectivement des crânes, des mandibules et des molaires, la végétation locale 7%, 11 % et

12%, l'alimentation 25%, 11% et 9%, l'ADNmt (divergence phylogénétique) 15%, 7% et 5%. La compression dorso-ventrale de la mandibule observée dans les hautes latitudes des populations d'*Apodemus* (RENAUD & MICHAUX 2003) pourrait être liées à un régime plus omnivore ; cette tendance a également été observée dans le genre *Rattus*. Une variabilité morphométrique intra-populationnelle a également été relevée dans l'analyse de 16 variables crâniennes des populations d'*Apodemus sylvaticus* et d'*A. flavicollis* en Tchéquie (BARČIOVÁ & MACHOLÁN 2006). Ces différences intra-populationnelle ont été affectées principalement à divers facteurs écologiques tels que la disponibilité de la nourriture, l'isolement et l'urbanisation (ANGERBJÖRN 1986, MIKULOVA & FRYNTA 2001). Des trois stations algériennes, la disponibilité alimentaire est maximale à Attouche.

Il a été récemment suggéré que les différences morphologiques dans le crâne de rongeurs pourraient être liée aussi à des niveaux d'agressivité (CORTI & ROLF 2001), caractère qu'il est difficile d'évaluer en nature.

La réduction des dents des souris de Kabylie, notamment de Boukhalfa, pourrait être liée à la relative pollution des stations de capture. En effet, d'après NUNES *et al.* (2001 a), les populations de *M. spretus* provenant d'un milieu pollué, du centre du Portugal, ont montré une réduction de la taille des dents par rapport à leurs homologues en milieu non pollué. Par ailleurs, les souris du milieu pollué ont un poids plus faible, des reins et une rate moins lourds et une concentration en hémoglobine plus élevée que les souris du milieu non pollué (NUNES *et al*.2001b). Depuis peu, *Mus spretus* est utilisée comme bio-indicateur potentiel de la pollution (IERADI *et al*. 1998, TANZARELLA *et al.* 2001, RUIZ LAGUNA *et al*. 2001, FESTA *et al.* 2003).

A l'échelle macrogéographique, deux groupes ont été différenciés. Les souris algériennes sont caractérisées par un museau plus fin, un palais plus large et des dents plus petites que toutes les autres. Pourtant des différences morphologiques entre les autres populations de *M. spretus* ont été précédemment relevées par DARVICHE *et al*. (2006), les dents des souris ressortant plus grandes en Tunisie qu'au Maroc (e.g. largeur de la deuxième molaire supérieure : 1,96 ± 0,038 mm *vs* 0,93 ± 0,035 mm). PALOMO *et al.* (1985) ont trouvé que, globalement, les crânes de *M. spretus* du sud de l'Espagne sont un peu plus grands que ceux du Maroc, sauf pour les variables dentaires, avec des différences significatives pour les variables : longueur du nasal, largeur du rostre, largeur du crâne, longueur du foramen palatin, longueur de la rangée des molaires supérieures et inférieures et

longueur de la mandibule. Toute cette variabilité inter-populationnelle est surpassée par les caractéristiques des souris d'Algérie.

La variation des caractéristiques phénotypiques et génétiques, à travers l'espace géographique est un phénomène omniprésent chez la plupart des organismes (THORPE 1976). Par exemple, la valeur du coefficient zygomatique (CZ) (rapport de la largeur du ramus dorsal de la plaque zygomatique / largeur de l'arcade zygomatique) de *M. domesticus* de Turquie (0,32 à 0,47) (ÇOLAK *et al*. 2006) est inférieur à celui des *M. m. domesticus* d'Israël (0,52) (ORSINI *et al*. 1983) mais similaire à celui de Bulgarie et Grèce (AUFFRAY *et al*. 1990).

En dehors de potentiels effets liés à l'environnement, l'augmentation de la longueur du palais et la réduction du nasal des souris algériennes peuvent aussi être interprétées par des variations génétiques. D'après VI-FANE *et al.* (2007), le développement de la sphère crânio-faciale implique de nombreux gènes qui interviennent de façon complexe et interdépendante. Leur ablation, chez des souris transgénique, provoque des défauts de l'oreille moyenne et des os nasaux et une série de dysmorphies au niveau du crâne et des maxillaires. Ces animaux présentent une tête plus petite et plus ronde et ces caractéristiques sont plus frappante surtout au niveau du museau. En plus de la mutation de ce gène, d'autres facteurs régulent la pénétrance des anomalies observées, notamment les facteurs environnementaux et le polymorphisme génétique. Par ailleurs, une analyse génétique multilocus ayant fait appel aussi bien à des marqueurs protéiques qu'à des microsatellites ou de l'ADN mitochondrial, a montré que certaines populations surtout d'Afrique du Nord des deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus,* présentent de manière répétée des signes d'introgression partielle. Cette hybridation a affecté plus fortement *M. spretus* que *M. m. domesticus* (ORTH *et al*. 2002).

5. Conclusion

Les populations de souris d'Afrique du Nord d'Algérie sont plus petites avec un museau plus fin, un palais plus large et des dents plus petites. *Mus spretus* d'Algérie est bien différenciée des souris de tous les autres pays du Maghreb et d'Europe. Ces différences seraient un simple produit d'une variabilité inter-populationnelle, affectées principalement aux divers facteurs écologiques tels que l'altitude, l'isolement géographique, la disponibilité de la nourriture et la pollution. A ces potentiels effets liés à l'environnement se rajoutent de possibles variations génétiques. Une analyse du polymorphisme des séquences de quelques gènes mitochondriaux et nucléaires permettrait une mesure complémentaire de la

différenciation des *Mus spretus* d'Algérie, à défaut d'évaluer le rôle respectif des composantes génétiques et environnementales dans cette différentiation morphométrique.

Bibliographie

Amori G. & Masseti M. 1996. Does the occurrence of predators on central Mediterranean island affect the body size of micrommals? *Vie Milieu*, 46 (3/4) : 205-211.

Angelici F.M., Capizzi D., Amori G. & Luiselli L. 2003. Morphometric variation in the skulls of the crested porcupine *Hystrix cristata* from mainland Italy, Sicily, and northern Africa. *Mamm. Biol.*, 68 : 165-173.

Angerbjörn A. 1986. Gigantism in island populations of wood mice (*Apodemus*) in Europe. *Oikos*, 47 : 47-56.

Auffray J. C., Tchernov E., Bonhomme F., Heth G., Simson S. & Nevo. E. 1990. Presence and ecological distribution of *Mus* « *spretoides* » and *Mus musculus domesticus* in Israel. Circum- Mediterranean vicariance in the genus Mus. *Z. Säugetierk.*, 55 : 1-10.

Barčiová L. & Macholán M. 2006. Morphometric study of two species of wood mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia : Muridae) : traditional and geometric morphometric approach. *Acta Theriol.*, 51 (1) : 15-27.

Bernard J. 1969. Les Mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bull. Fac. Agro. Tunis*, 24/25 : 38-160.

Bonhomme F., Britton- Davidian J., Thaler L. & Triantaphyllidis C. 1978. Sur l'existence en Europe de quatre groupes de Souris (genre *Mus L.*) du rang espèce et semi espèce, démontrée par la génétique biochimique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 287 : 631-633.

Bonhomme F., Catalan J., Britton- Davidian J., Chapman V. M., Moriwaki K., Nevo E. & Thaler L. 1984. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus. Biochem. Genet.*, 22 (3/4) : 275- 303.

Boursot P., Jacquart T., Bonhomme F., Britton-Davidian J. & Thaler L. 1985. Différenciation géographique du génome mitochondrial chez *Mus spretus* Lataste. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 301 : 157-161.

Britton- Davidian J., Benmehdi F. & Thaler L. 1978a. Premières données sur la systématique biochimique des souris (genre *Mus* L.) en Afrique du Nord. *Mammalia*, 42 : 513-515.

Britton- Davidian J., Ruiz Bustos A., Thaler L. & Topal M. 1978b. Lactate deshydrogenase polymorphism in *Mus musculus* L. and *Mus spretus* Lataste. *Experientia*, 34 : 1144-1145.

Britton J. & Thaler L. 1978. Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. *Biochem. Genet.*, 16 (3/4) : 213-225.

Britton J., Pasteur N. & Thaler L. 1976. Les Souris du midi de la France : caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 283 : 515- 518.

Cabrera A. 1911. Un nuevo ratón de Marruecos. *Bol. Real Soc. esp. Hist. nat*., 11 : 554-556.

Cabrera A. 1914. Fauna Ibérica. Mamíferos. *Mus. Nac. Cienc. Nat., Madrid*, XVIII+ 441p.

Cabrera A. 1923. Sobre algunos ratones marroquiés. *Bol. Real. Soc. esp. Hist. nat.*, 23 : 429-432.

Cabrera A. 1932. Los Mamíferos de Marruecos. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat, Ser. Zool.*, 57 : 1-363.

Caumul R. & Polly D. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation : skull, mandibule, and molar shape in Marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*, 59 (11) : 2460-2472.

Çolak E., Yiĝit N., Sözen M., Çolak R., Özkurt Ş., Kankiliç T. & Kankiliç T 2006. The morphological analysis of *Mus domesticus* and *Mus macedonicus* (Mammalia : Rodentia) in Turkey. *Turk. J. Zool*., 30 : 309-317.

Corbet G.B. 1978. *The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review*. Brit. Mus. (Nat. Hist.)- Cornell Univ. Press, London – Ithaca, 314p.

Corti M. & Rolf F.J. 2001. Chromosomal speciation and phenotypic evolution in the house mouse. *Biol. J. Linn. Soc.*, 73 : 99-112.

Darviche D. & Orsini P., 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques : *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus. Mammalia*, 46(2) : 205-217.

Darviche D., Orth A. & Michaux J. 2006. *Mus spretus* et *M. musculus* (Rodentia, Mammalia) en zone méditerranéenne: différenciation biométrique et morphologique: application à des fossiles marocains pléistocènes. *Mammalia* 10 : 90-97.

Davis S.J.M. 1983. Morphometric variation of populations of house mice *Mus domesticus* in Britain and Faroe. *J. Zool.* Lond., 199 : 521-534.

Dobson M. 1998. Mammal distributions in the western Mediterranean: the role of human intervention. *Mammal Rev.*, 28 (2): 77-88.

Ellerman J.R. & Morisson- Scott T.C. S., 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946. Trust. Brit. Mus.* (Nat. Hist.), London, 810p.

Engels H., 1980. Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmãusen (Genus Mus L.) aus dem Mittelmeergebiet. *Z. Saügetierk*., 45(6) : 366-375.

Engels H., 1983. Zur Phylogenie und Ausbreitunggsgeschichte mediterraner Hausmãuse (Genus Mus L.) mit Hilfe von "compatibility Analysis". *Z. Saügetierk*., 48(1) : 9-19.

Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay, 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Preatice Hall, Edimbourg, 464p.

Festa F., Cristaldi M., Ieradi L. A., Moreno S. & Cozzi R. 2003. The comet assay for the detection of DNA damage in *Mus spretus* from Doňana Park. *Environ. Res*., 91(1) : 54-61.

Gerasimov S., Nikolov H., Mihailova V., Auffray J.C. & Bonhomme F. 1990. Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus. Biol. J. Linn. Soc*., 41 : 47-64.

Gileva E.A. & Kosareva N. I. 1994. Decrease in fluctuating asymmetry among house mice in territories polluted with chemical and radioactive mutagens. *Russ. J. Ecol*., 25 : 225-228.

Groenendijk, D. 1999. *Dynamics of metal adaptation in riverine chironomids*. Amsterdam University, 160p.

Khammes N., Lek S. & Aulagnier S. 2006. Identification biométrique de deux espèces sympatriques de Souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Rev. suisse Zool.*, 113 (2) : 411-419.

Lataste F., 1887. Catalogue critique des Mammifères apélagiques sauvages de la Tunisie. *Explor. Scient. Tunis*, XV+42p.

Lyalyukhina S., Kotenkova E., Walkowa W. & Adamczyk K. 1991. Comparison of craniological parameters in *Mus musculus musculus* Linnaeus, 1758 and *Mus hortulanus* Nordmann, 1840. *Acta Theriol.*, 36 : 95-107.

Marshall J.T.& Sage R. D. 1981. Taxonomy of the house mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond*., 47 : 15-25.

Marshall J.T., 1981. Taxonomy. *in*: The mouse in Biomedical Research. I. Academic Press, New York, 17-26.

Mayr E. 1974. *Populations, espèces et évolution*. Herman Ed, Paris.

Mikulová P. & Frynta D. 2001. Test of character displacement in urban populations of Apodemus sylvaticus. *Canad. J. Zool*., 79 : 794-801.

Miller G.S., 1909. Twelve new European mammals. *Ann. Mag. Nat. Hist, Ser*. 8, 3: 421-422.

Misonne X., 1974. African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. *Ann. Mus. r. Afr. Centr., Sci. Zool*., 172B : 1-219.

Monteiro L. R., Duarte L. C. & Reis S.F. 2003. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandibule shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *J. Zool., Lond.*, 261: 47-57.

Nunes A. C., Mathias M. D. Luz Mathias, Crespo A.M. 2001b. Morphological and haematological parameters in the Algerian mouse (*Mus spretus*) inhabiting an area contaminated with heavy metals. *Environ. Pollu*, 113 : 87-93.

Nunes A.C., Auffray J.C. & Mathias M.L. 2001a. Developmental instability in a riparian population of the Algerian Mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in Central Portugal. *Arch. Environ. Contam. Toxicol*., 41 : 515-521.

Orsini P., 1979. Notes sur les souris de Provence. *Ann. Soc. Sci. Nat. Arch. Toulon Var*, 31: 168-173.

Orsini P., 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. *Thèse Doct.* 3ème Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc. Montpellier, 134p.

Orsini P., Bonhomme F., Britton-Davidian J., Croset H., Gerasimov S. & Thaler L. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. II. Critères d'identification, répartitions et caractériqtiques écologiques. *Z. Saügetierk.*, 48 : 86-95.

Orsini P., Cassaing J., Duplantier J.M. & Croset H. 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty dans le Midi de la France. *Terre Vie*, 36 : 321-335.

Palomo L. J. España M., López-Fuster M.J., Gosálbez J. & Sans-Coma V. 1983. Sobre la variabilidad genética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Península Ibérica. *Misc. Zool*., 7 : 171-192.

Palomo L. J., Antúnez A., Ibáñez C., Vargas J.M. & Sans-Coma V. 1985. Estudio taxonómico de *Mus spretus* Lataste, 1883 del norte de Marruecos. *Misc. Zool*., 9 : 367-374.

Pankakoski E., Koivisto I. & Hyvrinen H. 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus*. *Acta Zoologica Fennica*, 191 : 137-144.

Petter F. & Saint Girons M.C. 1965. Les Rongeurs du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, 31 : 1-55.

Reichstein H., 1978. *Mus musculus* Linnaeus, 1758 - Hausmaus. *in* : *Handbuch der Sãugetiere Europas*. J. Niethammer & F. Krapp (eds) : I. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 421-451.

Renaud S. & Michaux J. 2003. Adaptive latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* Wood mice. *J. Biogeogr.*, 30 : 1617-1628.

Rode P. 1948. Les Mammifères de l'Afrique du Nord. II. Les Rongeurs. *Terre Vie*, 95: 125-150.

Rohlf F.J. 1990. Morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 21 : 290-316.

Ruiz Laguna J., Garcia Alfonso C., Peinado J., Moreno S., Ieradi L.A., Cristaldi M. & Lopez Barea J. 2001. Biochemical biomarkers of pollution in Algerian mouse (*Mus*

spretus) to assess the effects of the Aznalc Ollar disaster on Doñana Park (Spain). *Biomarkers,* 6(2) : 146-160.

Saint Girons M.C., 1973. Les Mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Doin, Paris, 481p.

Sans-Coma V., Espaňa M., Lopez-Fuster M.J. & Gozalbez J. 1981. Sobre la variabilidad fenética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Peninsula Iberica. *Misc. Zool.*, 7 : 171-192.

Schwarz E. & Schwartz H.K. 1943. The wild and commensal stocks of the House mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *J. Mammal*., 24 : 59-72.

Tanzarella C., Debrassi F., Cristaldi M., Moreno S. & Lascialfari A. 2001. Genotoxic damage in free living Algerian mouse (*Mus spretus*) after the Coto Doňana ecological disaster. *Environ. Pollut*., 115 (1) : 43-48.

Thaler L., 1986. Origin and evolution of mice : an appraisal of fossil evidence and morphological traits. *Current Topics Microbiol. Immunol*., 127 : 3-11.

Thorpe R. S., Corti M. & Capanna E. 1982. Morphometric divergence of Robertsonian populations / species of *Mus*: A multivariate analysis of size and shape. *Experientia,* 38 : 920-923.

Thorpe R.S. 1976. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biol. Rev.*, 51 : 407-452.

Vi-Fane B., Fernandes I. & Davideau J.L. 2007. Msx1 et son influence sur la croissance crânio-faciale. *Orthod. Fr*., 78: 39-48.

CHAPITRE VII

Structure génétique et phylogénie de la Souris domestique *Mus musculus domesticus* et de la Souris d'Afrique du Nord *Mus spretus*.

Nora KHAMMES [1], Annie ORTH [2], Mohamed BELHAMRA [3] & Stéphane AULAGNIER[4].

[1] Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques, Université M. Mammeri, Bastos, 15000 Tizi-Ouzou, Algérie.
[2] Institut des Sciences de l'Evolution, UMR 5554 CNRS-Université Montpellier-II, 34095 Montpellier cedex 5, France.
[3] Faculté des Sciences et des Sciences de l'ingénieur, Université M. Khider, Biskra.
[4] Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage, I.N.R.A., B.P. 52627, F-31326 Castanet-Tolosan cedex, France.

Résumé

L'analyse de la partie non codante de l'ADN mitochondrial, la D-Loop chez les deux souris présentes en Algérie *Mus musculus domesticus et Mus spretus* a été menée dans une perspective phylogénétique et secondairement pour retracer l'histoire du peuplement de souris de Kabylie du Djurdjura, voire d'Algérie. La structure génétique des deux modèles d'étude a été analysée à l'échelle de populations locale de Kabylie du Djurdjura mais aussi de leur aire de répartition. Les *M. m. domesticus* d'Algérie sont très proches de leurs conspécifiques du Maroc, elles sont bien différentes de celles de Tunisie et Italie, d'Espagne et de France. Contrairement aux résultats obtenus avec le cytochrome *b M. spretus* ne présente pas une telle structuration géographique. Aucune éventuelle hybridation entre les deux espèces de souris d'Algérie n'a été détectée.

Mots-clés : Structure génétique, Phylogénie, D-Loop, ADN mitochondrial, *Mus spretus*, *Mus musculus domesticus*

1. Introduction

Pendant longtemps, les caractères morphologiques étaient les seuls outils disponibles pour retracer l'histoire des populations. Toutefois, ces marqueurs ne rendent souvent pas fidèlement compte de l'histoire des populations (AVISE 1994, PARRA-OLEA & WAKE 2001). En effet, il arrive fréquemment que les variations phénotypiques ne soient pas seulement liées à l'histoire évolutive des populations mais soient également déterminées par

des facteurs tels que l'adaptation locale ou la plasticité phénotypique (WEST-EBERHARD 1989).

La grande majorité (> 80%, AVISE 2000) des études visant à retracer l'histoire des populations au cours de ces deux dernières décades, se sont basées sur l'analyse des variations de l'ADN mitochondrial (ADNmt). L'ADNmt présente comme avantage d'être un marqueur facile à étudier (DOWLING *et al.* 1990), non recombinant chez les vertébrés et avec un taux de mutations supérieur à celui des séquences nucléaires (BROWN *et al.* 1979). Sa forte variabilité à une échelle intraspécifique en fait un marqueur de choix pour reconstruire l'histoire des populations.

Chez les mammifères, le génome de la souris est certainement le mieux connu avec celui de l'Homme. Le complexe d'espèces du genre *Mus* fait, depuis quelques années, l'objet de recherches visant à déterminer les mécanismes de l'évolution (JACQUARD 1986).

Mus spretus coexiste en sympatrie ou en parapatrie avec *Mus musculus domesticus.* Elle présente une petite taille et la queue plus courte que le corps contrairement à cette dernière. Elle vit dans l'ouest de la région méditerranéenne, Maroc, Algérie, Tunisie et Libye (Tripolitaine), péninsule ibérique à l'exception du nord-ouest, sud de la France. *M. spretus* a eu une importance historique considérable dans l'établissement de la carte génétique de la souris grâce à son infertilité partielle avec les souches de laboratoire (AVNER *et al.* 1988, COPELAND *et al.* 1993).

M. m. domesticus est la sous espèce de la Souris grise *Mus musculus* la plus étudiée, y compris son ADN mitochondrial (SAGE *et al.* 1990, PRAGER *et al.* 1993, NACHMAN *et al.* 1994). Cette sous–espèce occupe l'Europe de l'Ouest et tout le pourtour du bassin méditerranéen ; elle a été transportée par l'Homme autour du monde, en Amérique et en Australie par exemple. *M. m. domesticus* vit à l'intérieur des installations humaines, mais elle est également capable d'établir des populations sauvages dans les régions où les conditions climatiques et écologiques sont clémentes en hiver. Les membres du groupe de sous-espèces de la Souris grise (*Mus musculus*) sont un modèle important pour les études phylogéographiques et évolutives en raison de leur commensalisme et de leur colonisation corrélée à celle de l'homme, expliquant leur vaste distribution géographique actuelle (BOURSOT *et al.* 1993).

L'objet de cette étude est l'analyse de la partie non codante de l'ADN mitochondrial, la D-Loop (Displacement Loop ou boucle de déplacement) chez les deux souris présentes en Algérie. Cette étude a été menée essentiellement dans une perspective phylogénétique et secondairement pour retracer l'histoire du peuplement de souris de Kabylie du Djurdjura,

voire d'Algérie, à partir des données génétiques. Les comparaisons peuvent dès lors se situer à différents niveaux d'intégration, allant de la structure génétique des deux modèles d'étude *M. m. domesticus* et *M. spretus* à l'échelle de populations locales de Kabylie du Djurdjura et d'Algérie, mais aussi de leur aire de répartition. Cette approche permet de décomposer la variabilité et d'aborder les différences macro et microgéographiques.

2. Matériel et Méthodes

L'ADN mt (ADN mitochondrial) est présent dans toutes les cellules sous forme d'une molécule circulaire double brin, de 16300 paires de bases chez la souris (BAYONA-BAFALUY *et al.* 2003).

Cet ADN possède quatre propriétés importantes.

- Il est présent en grande quantité dans les cellules.
- Son origine est maternelle puisqu'au cours de la fécondation le cytoplasme du spermatozoïde est perdu. Cet ADN est donc non recombinant et haploïde. Les alléles d'ADN mitochondrial sont appelés haplotypes mitochondriaux.
- Il possède plusieurs régions codantes et une seule grande région non codante. Cette région non codante, la région de contrôle ou D-Loop (*Displacement Loop)*, sert à la réplication de la molécule d'ADNmt d'environ 900pb. Elle est divisée en trois zones : une partie hypervariable et une partie variable entourant une partie conservée, chacune d'environ 300pb.
- Son taux de mutation en moyenne plus rapide que celui des gènes nucléaires permet des analyses à une échelle intraspécifique.

Il faut noter que l'ADNmt reste toujours le marqueur génétique le plus utilisé pour la phylogéographie (TEMPLETON 1998).

L'analyse de cet ADN permet également de retracer les migrations mondiales car des mutations s'accumulent progressivement dans cette région de contrôle.

Animaux

Les animaux ont été capturés dans trois stations d'Algérie (Attouche, Boukhalfa et Zeralda). Seulement quelques échantillons de *M. spretus* ont été utilisés faute d'une mauvaise conservation des tissus. Cette analyse a été réalisée dans le laboratoire Génome, Populations, Interactions, Université de Montpellier II. Les données ont été complétées par des séquences

déjà disponibles en provenance de plusieurs pays méditerranéens (Tableau 1). Les séquences références proviennent de la banque de données NCBI (http:// www.ncbi.nlm.nih.gov/).

Stations d'étude

Village Attouche (commune de Makouda) à 25 km de Tizi-Ouzou (alt. 470m). Cette station est classée dans l'étage bioclimatique subhumide à hiver doux. Cette station s'étend sur deux parcelles, l'une comprend essentiellement une strate herbacée et des affleurements rocheux, l'autre est occupée par des cultures céréalières ou maraîchères et des arbres fruitiers.

Boukhalfa : le village de Boukhalfa (alt. 150 m) est situé à 8 km de la ville de Tizi-Ouzou. Elle est caractérisée par des alignements d'arbres et d'arbustes, en formation ligneuse moyenne très dense de 5 à 10 m de hauteur qui sont observés sur un sol de texture argileuse et à structure fragmentaire à tendance grumeleuse. Cette station se trouve à côté des habitations et d'une décharge publique.

Zeralda : cette station est située à 30 km à l'ouest de la wilaya d'Alger (alt. 50m). La végétation sauvage est composée de : *Olea europea*, *Quercus suber*, *Taxodium distichum* et *Fraxinus oxyphylla*. Elle présente aussi des hangars (stockage d'aliments), des champs de blés, et autres cultures, mais aussi un point d'eau.

Tableau 1 : Coordonnées géographiques des localités (latitude et longitude), nombre d'individus par région (N), par espèce et références bibliographiques.
Les échantillons analysés dans ORTH *et al.* 2002 ont été typés par RFLP, ils ont été séquencés dans cette étude.

Pays	Localités	latitude	longitude	*Mus spretus*	*M. m. domesticus*	Références
Algérie	Attouche	36°47´N,	4° 3´E	11	8	présente étude
	Boukhalfa	36°42´ N	4°2 ´E	13	10	présente étude
	Zeralda	36°N	2°53´E	6	12	présente étude
Tunisie	Fondouk Djedid	36°39'N	10°27'E	1		Orth *et al*. 2002
	Monastir	35°46'N	10°49'E		1	présente étude
	Sidi Bouzid	35° 9'N	9°55'E		1	présente étude
	Kairouan	35°40'N	10° 5'E		1	Orth *et al*. 2002
	Zeramdine	35°34'N	10°43'E		1	présente étude
Maroc	Azemmour	33°16'N	8°20'O	1		Orth *et al*. 2002
	Tanannt	31°58'N	6°10'O		2	Orth *et al*. 2002
Espagne	Barcelone	41°23'N	2°10'E	1	1	Orth *et al*. 2002
	Taragone	41° 7'N	1°14'E	1		Orth *et al*. 2002
	Cadix	36°31'N	6°17'O	1		Prager *et al.*1990
	León	42°37'N	6°33'O	1		Orth *et al*. 2002
France	Gignac	43°39'N	3°33'E	2		présente étude
	Montpeyroux	43°41'N	3°30'E		1	présente étude
	Gigean	43°30'N	3°33'E	1		présente étude
Italie	Zanica	45°38'N	9°41'E		1	présente étude

Extraction de l'ADN

L'ADN a été extrait à partir de différents types de tissus (queue, patte ou tête) conservés dans l'alcool. Dans un premier temps nous avons utilisé la méthode classique au phénol-chloroforme pour extraire l'ADN. Cette méthode a été remplacée par la suite par la méthode sur colonne qui est plus adaptée aux petites quantités de tissu.

Qualité de l'ADN

La qualité de l'ADN extrait a ensuite été testée sur un gel d'agarose à 1%. 5 µl d'échantillon ont été mélangés à 2 µl de tampon de charge. La migration a duré 15 minutes en se fiant aux marqueurs de mobilité contenus dans le bleu de charge (Figure 1).

La concentration et la taille de l'ADN ont été évaluées en comparant l'intensité des bandes des échantillons aux marqueurs de taille et de concentration. L'ADN a ensuite été dilué dans le TE pour arriver à une concentration finale de 20µg/ml qui sera utilisée en PCR (Polymerase Chain Reaction).

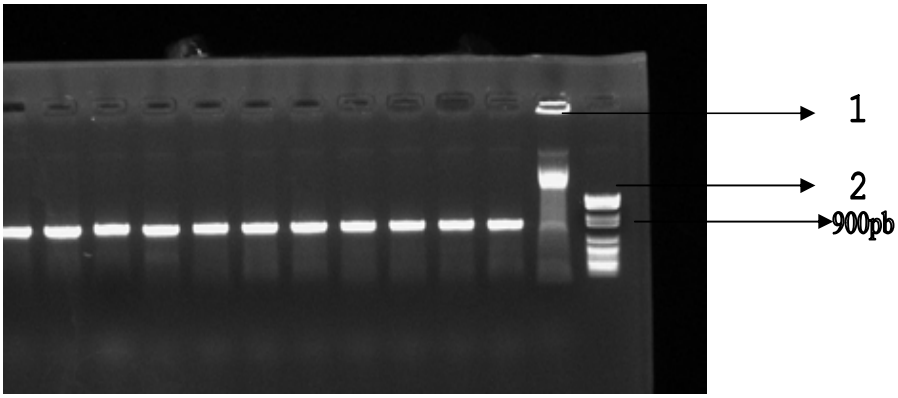


Figure 1 : Gel d'agarose à 1% d'une PCR D-Loop.

(1) indique la taille du produit de PCR, la taille de la bande la plus intense est de 800pb.
(2) Le marqueur de taille indique la taille et la concentration en ADN du fragment amplifié (la D-Loop).

Analyse de l'ADN mitochondrial par séquençage

Le séquençage peut être divisé en quatre étapes : l'amplification de la région de contrôle par PCR, la purification du fragment amplifié, la réaction de séquence, l'électrophorèse sur le séquenceur automatique et la lecture par le séquenceur.

-Amplification de la région de contrôle D-loop par PCR : La réaction de PCR se déroule suivant un cycle qui comprend 3 étapes (dénaturation, hybridation, élongation). Les amorces ont été définies à partir de la séquence complète de l'ADN mitochondrial publiée par BAYONA-BAFALUY *et al*. (2003**).** Elles sont situées dans les séquences codant les ARNt-Pro et ARNt Phe qui encadrent la région de contrôle et permettent d'amplifier entièrement la D-Loop. Les amorces utilisées sont :

MTLP 2 : 5' AGCATTTTCAGTGCTTTGCT 3 située en position 41-22 (tRNA-Phe) dans le sens 5'-3' de l'ADNmt.

MTLP 3: 5' CACCACCAGCACCCAAAGCT 3 située en position 15372-15391 (tRNA-Pro) dans le sens 3'-5'.

Chaque amplification nécessite une programmation spécifique du thermocycleur en fonction du TM des amorces. Pour contrôler l'efficacité de l'amplification d'ADN, une électrophorèse est effectuée sur un gel d'agarose à 1% dans du TBE. Avant le dépôt sur le gel, l'ADN est mélangé à un tampon de charge qui permet de lester l'ADN au fond du puits. Ce tampon de charge joue également le rôle d'un marqueur de mobilité puisqu'il forme un front coloré représentant la migration.

La révélation des bandes de fragments d'ADN se fait grâce à un colorant fluorescent, le BET (Bromure d'EThidium) qui s'intercale entre les paires de bases de l'ADN. Ce colorant émet une fluorescence en lumière UV.

- **Purification des produits de PCR** : cette purification est réalisée à partir des échantillons présentant une bande après la migration sur le gel. Cette étape permet, grâce à l'enzyme ExoSAP de supprimer l'excédent de réactifs non utilisés au cours de la PCR (amorces, nucléotides). Les échantillons purifiés sont repassés sur gel dans les mêmes conditions que précédemment.

- **Réaction de séquence** : la méthode de Sanger est fondée sur une synthèse enzymatique d'ADN complémentaire à une matrice, l'échantillon à séquencer. Une ADN polymérase complète la chaîne de nucléotides à partir d'une amorce (MTLP2 ou MTLP3), en recopiant fidèlement la matrice d'ADN simple brin. Cependant, des analogues aux 4 déoxynucléotides (dNTPs), substrats normaux de la polymérisation, ont été introduits dans le milieu réactionnel, ce sont les di-déoxynucléotides (ddNTPs) qui, à chaque fois qu'ils sont introduits dans une chaîne en cours d'extension, bloquent toute addition ultérieure de nucléotide. La polymérisation est donc arrêtée après chaque incorporation de ddNTPs fluorescent,

produisant des fragments d'ADN de toutes les tailles possibles de base en base depuis l'amorce. En outre, le ddNTP terminant chacun de ces fragments a une fluorescence connue.

Le séquençage de la D-Loop est réalisé avec le kit BigDye Terminator (BDT) et avec l'amorce MTLP 3 ou MTLP2 à la concentration 3 picomolaire. Le kit BDT est composé de déoxynucléotides, di-déoxynucléotides fluorescents et d'une ADN polymérase.

Une fois la purification des réactions de séquence terminée, ces produits sont analysés sur un automate : le séquenceur ABI Prism®3130 Genetic Analyzers. Ce séquenceur ABI possède 16 capillaires. Les fragments générés par le kit BigDye Terminator sont séparés par électrophorèse dans les capillaires.

Pour séquencer un fragment tel que le nôtre (900 pb) il faut mettre une quantité d'ADN au moins égale à 60 ng. Cette quantité est estimée grâce aux bandes du produit de PCR sur le gel avant purification.

Le programme du séquenceur, « Sequencing analysis », lit et interprète les données de la fluorescence des produits de séquençage, ces résultats sont montrés sous forme d'électrophorégramme et aussi sous forme d'une séquence de nucléotides. Nous récupérons les résultats interprétés par ce programme. Chaque séquence enregistrée en format « abi » est composée de l'électrophorégramme et de la séquence.

Analyse des données

Les séquences sont importées dans un fichier du programme BioEdit. Nous avons inséré des séquences références de diverses localités puis avons procédé à un alignement multiple des séquences grâce au logiciel Clustal-W inclus dans le programme «BioEDIT». Cet alignement a ensuite été affiné manuellement afin d'aligner le plus finement les sites identiques. L'alignement est la procédure destinée à préciser la position des insertions – délétions par l'introduction de gaps dans le jeu de séquences. Le but est de rechercher des homologies au niveau des différents sites des séquences.

Les séquences utilisées ont été concaténées et les analyses effectuées sur un total de 870 sites. Pour la construction des arbres phylogénétiques nous avons utilisé le logiciel « Mega 4 ». Nous avons utilisé une méthode de distances avec l'option « pairwise délétion » pour la construction de l'arbre phylogénétique, c'est-à-dire qui utilise des matrices de distances caractéristiques de la proportion de différences entre deux séquences. Cet estimateur prend en compte les taux de transition et de transversion : distance de KIMURA à deux paramètres (KIMURA 1980).

Une fois les distances nucléotidiques entre haplotypes calculées (c'est-à-dire le pourcentage de substitutions nucléotidiques entre séquences), la phylogénie de ces haplotypes a été réalisée par la méthode du « neighbor-joining » (SAITOU & NEI 1987), incluse dans le logiciel MEGA (KUMAR *et al.* 2004). Cette méthode de construction d'arbre phylogénétique utilise l'algorithme dit du plus proche voisin à partir des distances de la matrice, c'est-à-dire qu'elle regroupe les paires de taxons les plus proches afin de minimiser la longueur totale des branches de l'arbre.

La robustesse des nœuds de l'arbre a été testée par la méthode dite du « bootstrap » (FELSENSTEIN 1985) (500 réplications).

3. Résultats

3.1. Mus musculus domesticus

L'arbre phylogénétique représentant la variabilité mitochondriale des échantillons algériens de *Mus musculus domesticus* comparée à celles d'échantillons de plusieurs régions du pourtour méditerranéen (figure 2) distingue principalement trois grands clades. Le premier regroupe avec une valeur de bootstrap forte (74%) tous les échantillons de *M. m. domesticus* d'Algérie et du Maroc. Les séquences d'Algérie et du Maroc présentent très peu de divergence génétique entre elles et forment un groupe très homogène. L'échantillon d'Italie s'intègre dans ce clade puisque la valeur de bootstrap est de 94%. Le deuxième clade est composé des échantillons de Tunisie. Le troisième clade regroupe les échantillons de France et d'Espagne (valeur de bootstrap de 63%). Ces valeurs ne sont pas très élevées mais il a été démontré que les valeurs de bootstrap sont particulièrement sensibles à la longueur des séquences.

Alors que les séquences de Tunisie, Espagne, France et Italie sont relativement différenciées, cet arbre montre clairement que les souris marocaines de Tanannt sont très proches des souris d'Algérie, mais que ces souris sont bien différentes de celles de Tunisie. Il convient de signaler que l'haplotype de Boukhalfa est différent des autres séquences de souris d'Algérie. La diversité génétique de l'ensemble des 22 haplotypes de *M. m. domesticus* est de 0.046.

Distance génétique inter-populationnelles

La distance génétique moyenne la plus forte (0.9%) a été observée entre le clade I (Algérie, Maroc et Italie) et les clades II (Tunisie), III (France et Espagne).

Les mêmes distances génétiques (0.5%) ont été retrouvées d'une part entre le clade I (Algérie et Maroc) et l'haplotype de Boukhalfa et d'autre part, entre ces derniers et l'haplotype d'Italie. Alors que, la population d'Algérie présente une distance génétique minimale (0.3%) avec la population de Tannant (Maroc).

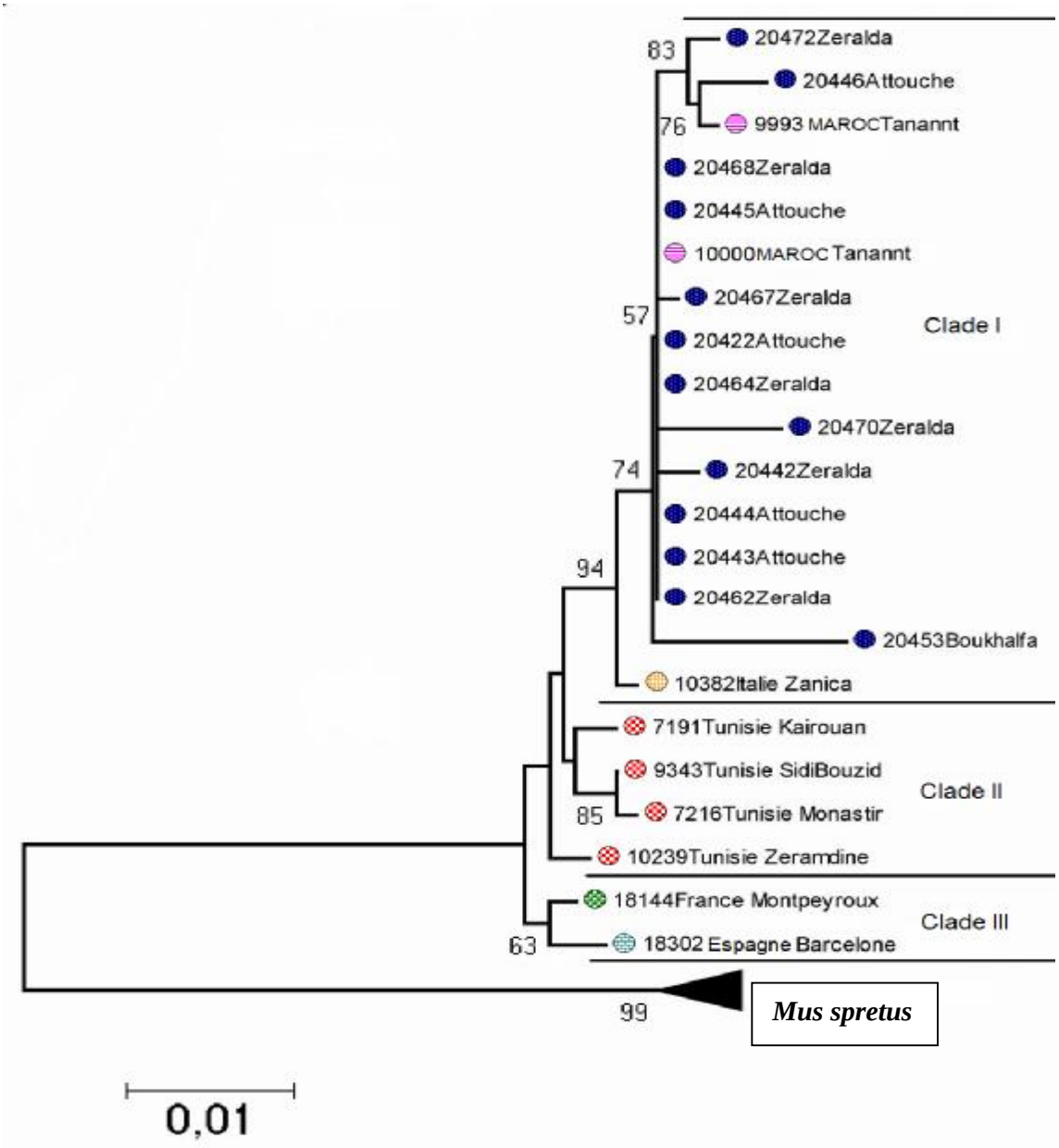


Figure 2 : Arbre consensus des haplotypes de *Mus musculus domesticus* obtenu lors des analyses de distance avec la méthode neighbour–joining et l'option Pairwise deletion, modèle Kimura à 2 paramètres (K2P) (Kimura 1980, Tamura *et al.* 2007). L'analyse phylogénétique des 22 séquences est réalisée sur 877 sites. L'échelle au bas de l'arbre indique la divergence nucléotidique entre les différents taxons de l'arbre. Les nombres en gras correspondent aux valeurs de bootstrap supérieures à 50% après 500 réplications.

3.2. *Mus spretus*

L'arbre des haplotypes des *Mus spretus* est présenté dans la figure 3. L'ensemble des échantillons regroupé avec une valeur de bootstrap 99%, subdivisé en deux groupes : l'un a une valeur de bootstrap très élevée (96%) ; il comprend les souris d'Espagne, de Tunisie et du Maroc, l'autre avec une valeur de bootstrap plus faible regroupe les haplotypes d'Algérie et de France et deux haplotypes d'Espagne et Maroc. Il apparaît que l'haplotype algérien est proche des haplotypes français. Nous pouvons en déduire que les haplotypes mitochondriaux de *M. spretus* de France descendent probablement d'un ancêtre commun avec celui d'Algérie. Il faudrait toutefois augmenter notre échantillon de séquences de *spretus* pour une analyse plus complète. Il est difficile de tirer des conclusions sur la structuration des échantillons de cette espèce.

La diversité génétique moyenne des 11 haplotypes *M. spretus* est de 0.8%.

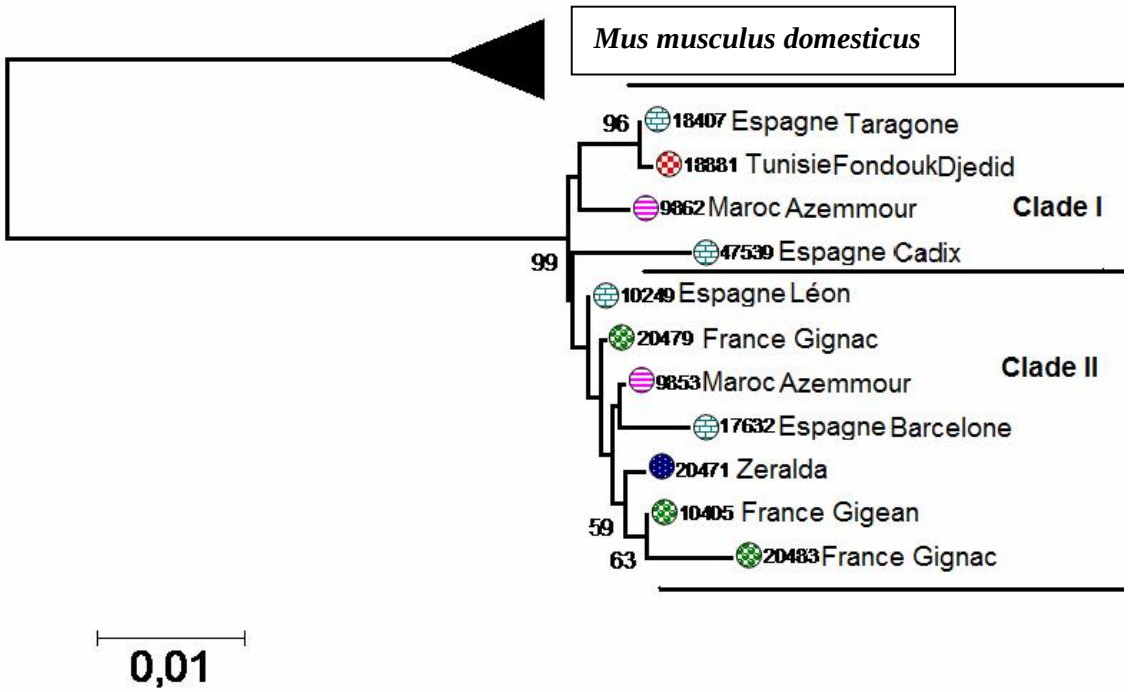


Figure 3 : Phylogénie des haplotypes de *Mus spretus* construite avec la méthode de neighbor-joining. Les nombres en gras correspondent aux valeurs de bootstrap supérieures à 50% après 500 réplications.

3.3. *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*

Sur l'arbre réalisé avec toutes les séquences d'Algérie pour les 881pb, il apparaît clairement que les *Mus spretus* sont éloignées génétiquement des *Mus musculus domesticus*. La divergence nucléotidique entre *M. spretus* et *Mus musculus domesticus* pour le fragment

de D-loop est de 0,066. La diversité génétique moyenne entre les deux espèces de souris du genre *Mus* est de 0,83%. Ceci montre que ces taxons sont bien deux espèces différentes. Aucune introgression n'est observée pour les échantillons d'Algérie.

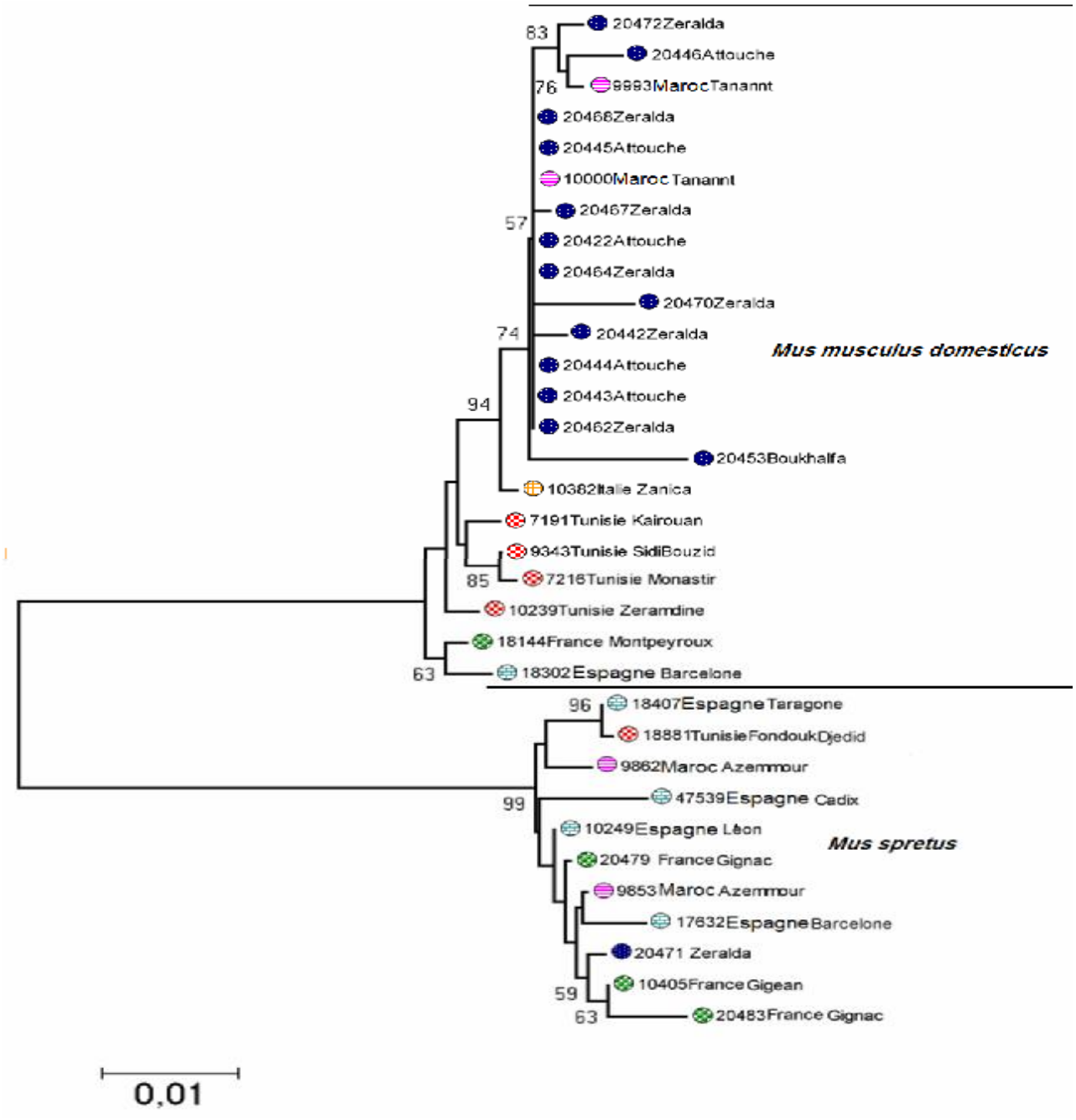


Figure 4 : Relations évolutives des 33 spécimens de *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* avec le modèle KIMURA. L'évolution a été déduite en utilisant la méthode neighbor-joining (Saitou & Nei 1987). Les pourcentages de bootsrap obtenus après 500 réplications sont indiqués près des nœuds des diverses branches (Felsenstein 1985). Les analyses phylogénétiques des 877 sites ont été effectuées à l'aide du logiciel MEGA 4 (Tamura *et al.* 2007).

3.4. *Variabilité génétique entre M. m. domesticus et M. spretus de Zeralda*

Sur une séquence de 877 sites, soixante sont variables entre les *M. m. domesticus* et *M. spretus* de Zeralda (figure 6).

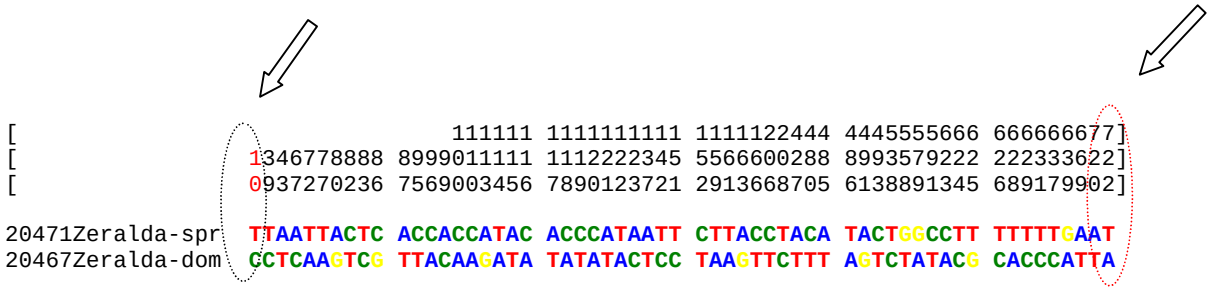


Figure 6 : Les 60 sites variables entre les deux espèces de souris *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus* de Zeralda sur une séquence de 877 sites sont représentés.
Exemples : À la position 10 il y a un site variable entre les 2 espèces : T==>C
À la position 722 il y a un site variable entre les 2 espèces : T==>A

4. Discussion

Par son taux de mutation, l'ADN mitochondrial peut renseigner sur des événements relativement récents. Dans la région de contrôle de la souris, une estimation récente montre un taux de substitution 2-3 fois plus élevé que dans le reste de l'ADNmt (GOIOS *et al.* 2007). De plus, le taux de mutation de l'ADNmt est 10-20 fois supérieur à celui de l'ADN génomique nucléaire du rat (SCHLICK *et al*. 2006). Chez la Souris domestique *M. m. domesticus,* sur 113 animaux d'origines géographiques variées, FERRIS *et al*. (1983), ont trouvé un minimum de 31 types mitochondriaux différents, sans structuration géographique du polymorphisme mitochondrial. Ceci pourrait être mis en rapport avec l'expansion rapide de cette espèce commensale véhiculée par l'homme au moment du développement de l'agriculture en Europe. *M. m. domesticus* est apparue dans l'aire circum méditerranéenne après l'apparition d'*Homo sapiens* au Moyen Orient il y a 90000 ans (AUFFRAY *et al.* 1988) mais avant l'apparition de l'agriculture (CUCCHI *et al.* 2005, CUCCHI 2006). Les populations méditerranéennes, en particulier celles du Proche-Orient, sont les plus variables, à la fois pour les allozymes nucléaires BRITTON-DAVIDIAN (1990) et les séquences de l'ADNmt (SAGE *et al.* 1990). *M. m. domesticus* semble être arrivée très récemment (2000 BP en Europe occidentale) dans la partie occidentale de son aire de répartition (Europe et Afrique du Nord) comme l'indique la documentation archéozoologique particulièrement

abondante chez cette espèce. La date d'arrivée de cette souris au Maghreb reste inconnue (AUFFRAY *et al.* 1990).

Les souris domestiques d'Algérie forment un groupe très homogène, très peu diversifié. Ces données génétiques sont congruentes avec les données écologiques. Selon CASSAING (1982) et ORSINI (1982), *M. m. domesticus* est une espèce généraliste qui occupe tous les milieux et de ce fait entretient une relative continuité dans sa répartition. Les haplotypes de Tannant (Maroc) apparaissent ici proches des haplotypes d'Algérie, sans doute ces souris partagent-elles une origine commune. Les populations qui avoisinent le groupe Algérie–Maroc sont les populations d'Italie et de Tunisie, viennent ensuite les populations d'Espagne et de France. Les relations évolutives des populations de *M. m. domesticus* ressemblent à celles de musaraignes ; la Crocidure de Pantelleria *Crocidura ichnusae* se trouve sur les îles d'Ibiza (Espagne), de Sardaigne et de Pantelleria (île située entre la Sicile et la côte tunisienne) et en Afrique du Nord, où sa distribution, mal connue, est limitée à la Tunisie et au nord-est de l'Algérie alors que la Crocidure musette *Crocidura russula* est présente à l'ouest de l'Europe continentale ; au Maghreb, sa répartition s'étend du Maroc atlantique au nord-ouest d'Algérie, jusqu'à la région d'Alger (CONTOLI & ALOISE 2001).

En l'absence de spécimens d'Algérie, l'analyse de la variabilité mitochondriale de *M. spretus* (RFLP, BOURSOT *et al.* 1985, JACQUART 1986), a mis en évidence deux groupes génétiques et géographiques, à l'ouest les populations marocaines nettement différenciées des populations tunisiennes à l'est. La différenciation de cette espèce aurait eu lieu en Afrique du Nord où le polymorphisme est maximum (30% selon JACQUART 1986) ; il diminue après un effet fondateur en Espagne (21%) puis un second (8%) dans le Midi de la France. *M. spretus* aurait pénétré en Europe à partir du Maroc à l'occasion d'échanges par voie maritime au cours du Néolithique (JACQUART 1986, THALER 1986).

Dans notre étude, l'unique spécimen de *M. spretus* d'Algérie est proche des souris de France, ce qui mobilise plusieurs hypothèses : identification d'une séquence ancestrale et/ou appartenance de ce spécimen à la population occidentale du Maghreb, absence de structuration génétique pour la D-Loop. Selon BOURSOT *et al.* (1985), la répartition des variants mitochondriaux (RFLP) en Afrique du Nord et l'estimation de la divergence existant entre eux laisse penser que le peuplement nord-africain a été fragmenté en au moins deux parties pendant un temps suffisamment long. Cette information n'est guère détectable à partir de l'analyse de la variabilité des gènes nucléaires de structure (électrophorèse des protéines) (JACQUART 1986). Cette différence pourrait être liée à la nature de l'information émanant des marqueurs analysés.

Les deux espèces algériennes de souris sont bien séparées du point de vue génétique avec 60 sites variables. La distance génétique moyenne entre *M. m. domesticus* et *M. spretus* (0,066) est proche de la valeur trouvée par ORTH (0,073 pour la D-Loop de l'ADN mitochondrial des populations de *Mus musculus domesticus* d'Italie, Espagne, France, Maroc, Tunisie et les populations de *Mus spretus* d'Espagne Cadix comm. pers.) alors que la distance génétique citée par BONHOMME *et al.* (1984) est de 0,350. Cette dernière valeur est du même ordre de grandeur que celle qui sépare les deux mulots *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis* (0,429) (BENMEHDI *et al.* 1980) et les deux crocidures *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* (0,432) (CATALAN *et al.* 1988). Il convient de souligner que toutes ces distances sont calculées sur des gènes nucléaires (allozymes) et sur un échantillon plus important.

Des exemples d'hybridation entre les sous-espèces de *M. musculus* sont rapportés : c'est le cas dans le Caucase où les génomes nucléaires du *M. m. domesticus* et de *M. m. musculus* se mélangent de façon hétérogène et que les deux lignées mitochondriales sont présentes (ORTH *et al.* 1996, PRAGER *et al.* 1996). Au Japon, les types mitochondriaux de *M. m. musculus* ou de *M. m. castaneus* se retrouvent associés à un génome nucléaire majoritairement du *M. m. musculus* (BONHOMME *et al.* 1989, YONEKAWA *et al.* 1988). Près du lac Casitas (Californie), les individus possèdent des caractéristiques intermédiaires entre celles du *M. m. domesticus* et du *M. m. castaneus*, ceci résultant d'une hybridation entre les deux sous-espèces où la composante *domesticus* est toutefois prédominante (ORTH *et al.* 1997).

Une analyse génétique multilocus basée sur des marqueurs protéiques, des microsatellites et le séquençage d'une portion d'ADN mitochondrial, a montré que certaines populations sympatriques des deux espèces de souris *M. m. domesticus* et *M. spretus* présentent de manière répétée des signes d'introgression partielle, déjà observée au laboratoire (GREENE-TILL *et al.* 2000, ORTH *et al.* 2002). Malgré la stérilité des mâles hybrides et les incompatibilités génétiques partielles connues pour exister entre les génomes de ces deux espèces, des échanges génétiques même très limités, ayant affecté plus fortement *M. spretus* que *M. m. domesticus*, restent donc possibles (ORTH *et al.* 2002). L'analyse d'un plus grand nombre d'échantillons pourrait permettre de les détecter éventuellement en Algérie.

5. Conclusion

Les souris domestiques d'Algérie forment un groupe très homogène. Génétiquement proches de celles de Tannant (Maroc) elles apparaissent nettement séparées des souris d'Afrique du Nord qui ne présentent pas une structuration géographique aussi marquée pour le marqueur analysé, contrairement au polymorphisme de longueur précédemment étudié. C'est pourquoi un échantillonnage plus important et plus régulièrement réparti dans toute l'Afrique du Nord serait intéressant, ainsi que l'analyse génétique de marqueurs nucléaires dont certains gènes du chromosome Y. Ces études permettraient de mieux comprendre les structurations des populations de souris, leurs origines et leurs migrations au Maghreb. Elles permettraient aussi de vérifier la correspondance entre l'évolution des lignées paternelles (chromosome Y) et maternelles (ADN mitochondrial). Enfin, l'ensemble des divergences notées dans le système Robertsonien des souris de Tunisie (SAID *et al.* 1999) corrobore la thèse qu'une évolution chromosomique peut entraîner l'évolution de tout un ensemble de caractères pouvant conduire à une spéciation. Il serait donc également intéressent de vérifier l'existence et d'établir le degré de divergence entre populations roberstonienne et standard d'Algérie.

Bibliobraphie

Auffray J.C., Tchernov E. & Nevo E. 1988. Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-à-vis de l'homme. *Paléobiologie C. R. Acad. Sci. Paris*, 307 : 517-522.

Auffray J.C., Vanlerberghe F. & Britton-Davidian J. 1990. House mouse progression in Eurasia: a paleontolological and archaeozoological approach. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41 : 13-25.

Avise J. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution.* Chapman & Hall, New York.

Avise J. 2000. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

Avner P., Amar L., Dandolo L. & Guenet J.L. 1988. Genetic analysis of the mouse using interspecific crosses. *Trends Genet.*, 4 : 18-23.

Bayona-Bafaluy M.P., Acín-Pérez R., Mullikin J.C., Park J.S., Moreno-Loshuertos R., Hu P., Pérez-Martos A., Fernández-Silva P., Bai Y. & Enríquez J.A. 2003. Revisiting the mouse mitochondrial DNA sequence. *Nucleic Acid Res.*, 31 : 5349-5355.

Benmehdi F., Britton-Davidian J. & Thaler L. 1980. Premier apport de la génétique biochimique des populations à la systématique des mulots de France continentale et de Corse. *Bioch. Syst. Ecol*., 8 : 309-315.

Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian, J., Chapman V.M., Moriwaki K., Nevo E. & Thaler L. 1984. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus. Biochem. Genet.*, 22 : 275-303.

Bonhomme F., Miyashita, N., Boursot, P., Catalan J. & Moriwaki K. 1989. Genetical variation and polyphyletic origin in Japenese *Mus musculus*. *Heredity,* 63 : 299-308.

Boursot P. 1985. Variabilité de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y : applications à l'étude de la structuration génétique et de l'hybridation naturelle chez une espèce et deux semi-espèces de souris (*Mus*). Thèse Docteur-Ingénieur, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 81p.

Boursot P., Auffray J.C., Britton-Davidian J. & Bonhomme F. 1993. The evolution of house mice. *Annu. Rev. Ecol. Syst.,* 24 : 119-152.

Boursot P., Din W., Anand R., Darviche, D., Dod B., Von Deimling F., Talwar G.P. & Bonhomme F. 1996. Origin and radiation of the house mouse: mitochondrial DNA phylogeny. *J. evol. Biol.*, 9 : 391-415.

Britton-Davidian J. 1990. Genic differentiation in *M. m. domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa: geographic patterns and colonization events. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41 : 27-45.

Brown W.M., George M. & Wilson A.C. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. Proc. Natl. Acad. Sci. (USA), 76 : 1967-1971.

Cassaing J. 1982. Les populations sauvages de souris du midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*). Approche étho-écologique et conséquences évolutives. Thèse Doct. 3° Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 159p.

Catalan J., Poitevin F., Fons R., Gerasimov S. & Croset H. 1988. Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures (Mammalia, Insectivora). III. Structures génétiques des populations continentals et insulaires de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et de *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Mammalia*, 52 : 387-400.

Contoli L. & Aloise G. 2001. On the taxonomy and distribution of *Crocidura cossyrensis* and *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in Maghreb. *Hystrix, It. J. Mamm.,* 12 : 11-18.

Copeland N.G., Jenkins N.A. & Gilbert D.J. 1993. A genetic linkage map of the mouse: current applications and future prospects. *Science*, 262 : 57-66.

Cucchi T. 2006. Des souris insulaires. *Cult. stantari,* 4 : 28-35

Cucchi T., Vigne J.D. & Auffray J.C. 2005. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwartz, 1943) in the Western Mediterranean : a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biol. J. Linn. Soc.*, 84 : 429-445.

Dowling T.E., Moritz C. & Palmer J.D. 1990. Nucleic acids. II. Restriction site analysis. *in* : D.M. Hillis & C. Moritz (eds). *Molecular systematics.* Sinauer, Sunderland, 251-317.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution,* 39:783-791.

Ferris S.D., Sage R.D., Prager E.M., Ritte U. & Wilson A.C. 1983. Mitochondrial DNA evolution in mice. *Genetics*, 105 : 681-721.

Goios A., Pereira L., Bogue M., Macaulay V. & Amorim A. 2007. mtDNA phylogeny and evolution of laboratory mouse strains. *Genome Res.*, 17 : 293-298.

Greene-Till R., Zhao Y.P. & Hardies S.C. 2000. Gene flow of unique sequences between *Mus musculus domesticus* and *Mus spretus*. *Mammal. Genome*, 11 : 225-230.

Jacquart T. 1986. Structure génétique et phylogénie intraspécifique chez la souris sauvage *Mus spretus* Lataste : distribution spatiale du polymorphisme des gènes nucléaires de structure et de l'ADN mitochondrial. Thèse Doct. Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 122p.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. mol. Evol*., 16 : 111-120.

Kumar S., Tamura K. & Nei M. 2004. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignement. ***Brief Bio.inform.,*** 5 : 150-163.

Nachman M.W., Boyer S.N. & Aquadro C.F. 1994. Non-neutral evolution and the mitochondrial NADH dehydrogenase subnit 3 gene in mice. ***Proc. Natl. Acad. Sci.*** USA, 91 : 6364-6368.

Orsini P. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe: intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 134p.

Orth A., Adama T., Din W. & Bonhomme F. 1997. Hybridation naturelle entre deux sous-espèces de souris domestique, ***Mus musculus domesticus*** et ***Mus musculus castaneus,*** près du lac Casitas (Californie). ***Genome,*** 41 : 104-110.

Orth A., Belkhir K., Britton-Davidian J., Boursot P., Benazzou T. & Bonhomme F. 2002. Hybridation naturelle entre deux espèces sympatriques de souris ***Mus musculus domesticus*** L. et ***Mus spretus*** Lataste. ***C.R. Biologies,*** 325 : 89-97.

Orth A., E. Lyapunova A. Kandaurov S. Boissinot P. Boursot N. Vorontsov & Bonhomme F. 1996. L'espèce polytypique ***Mus musculus*** en Transcaucasie. ***C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III,*** 319 : 435-441.

Parra-Olea G. & Wake B. 2001. Extreme morphological and ecological homoplasy in tropical salamanders. ***Proc. Natl. Acad. Sci (USA),*** 98 : 7888-7891.

Prager E.M., Tichy H. & Sage R.D. 1996. Mitochondrial DNA sequence variation in the eastern house mouse, ***Mus musculus***: Comparison with other house mice and report of a 75-bp tandem repeat. ***Genetics,*** 143 : 427-446.

Prager E.M., Sage R.D. & Gyllensten U. 1993. Mitochondrial DNA sequence diversity and the colonization of Scandinavia by house mice from East Holstein. ***Biol. J. Linn. Soc.,*** 50 : 85-122.

Sage R.D., Prager E.M., Tichy H. & Wilson A.C. 1990. Mitochondrial DNA variation in the house mouse ***Mus domesticus*** (Rutty). ***Biol. J. Linn. Soc.,*** 41 : 105-123.

Said K., Chatti N. & Auffray J.C. 1999. Différenciation morphométrique chez les populations Robertsoniennes et standard de souris domestiques de Tunisie et d'Italie du Nord. ***Microb. Hyg. Alim***., 31 : 35-41.

Saitou N. & Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. ***Mol. Biol. Evol.,*** 4 : 406-425.

Schlick N.E., Jensen-Seaman M.I. & Orlebeke K. 2006. Sequence analysis of the complete mitochondrial DNA in 10 commonly used inbred rat strains. ***Am. J. Physiol. cell. Physiol.,*** 291 : 1183-1192.

Tamura K., Dudley J., Nei M. & Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. ***Mol. Biol. Evol.,*** 10.1093/molbev/msm092.

Templeton A.R. 1998. Nested clade analysis of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. ***Mol. Ecol.,*** 7 : 381-397.

Thaler L., 1986. Origin and evolution of mice : an appraisal of fossil evidence and morphological traits. ***Current Topics Microbiol. Immunol***., 127 : 3-11.

West-Eberhard M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. ***Annu. Rev. Ecol. Syst***., 20 : 249-278.

Yonekawa H., Moriwaki K., Gotoh O., Miyashita N., Matsushima Y., Shi L., Cho W.S., Zhen X.L. & Tagashira Y. 1988. Hybrid origin of Japenese mice « ***Mus musculus molossinus*** » : evidence from restriction analysis of mitochondrial DNA. ***Mol. Biol. Evol.,*** 5 : 63-78.

CHAPITRE VIII

DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION

La Kabylie, voire l'Algérie, présente à la fois une forte hétérogénéité de l'environnement et des contraintes imposant de fortes pressions de sélection. En menant une approche pluridisciplinaire à plusieurs échelles spatiales, nous avions pour objectif principal l'analyse d'éventuelles modifications liées à la fragmentation des milieux et leur interprétation en termes évolutifs sur trois espèces de Muridés qui sont abondantes dans la région méditerranéenne : la Souris domestique, *Mus musculus domesticus*, la Souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus,* et le Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus.* Les différentes analyses menées à différentes échelles de perception (stationnelle, régionale et continentale) ont intégré à chacun de ces niveaux des données morphométriques, écologiques, génétiques, voire paléo-géographiques. Les divers résultats obtenus dans cette thèse ont été commentés au cours de chaque chapitre, aussi nous allons seulement établir quelques liens entre les différents chapitres.

1. A l'échelle de la Kabylie du Djurdjura

Les espèces jumelles constituent souvent de bons modèles biologiques pour la compréhension des mécanismes de l'évolution. Dans un premier temps, il nous a fallu identifier les deux espèces de souris sympatriques de la Kabylie du Djurdjura. La biométrie corporelle apparaît plus performante que la biométrie crânienne pour discriminer les deux espèces de souris jumelles présentes en Kabylie du Djurdjura. Hormis quelques légères différences pour certaines variables (longueur tête plus corps notamment) qu'il faudra confirmer sur des échantillons en provenance d'autres régions, les deux espèces de souris de Kabylie du Djurdjura peuvent être distinguées sur la base des critères reconnus en Europe : rapport de la longueur de la queue et de la longueur tête plus corps en association avec le diamètre de la queue pour la biométrie corporelle et le coefficient zygomatique pour la biométrie crânienne. Pour les espèces européennes, il était déjà considéré par DARVICHE & ORSINI (1982) et ORSINI *et al.* (1983). La fiabilité des identifications permet d'envisager des études sur l'écologie et la biologie des populations des deux espèces, qui semblent particulièrement inféodées aux activités humaines en Afrique du Nord (AULAGNIER &

THEVENOT 1986, KHIDAS *et al.* 1999). L'identification des proies des rapaces s'en trouve également facilitée, les différents caractères morphologiques proposés n'étant pas toujours accessibles.

Afin d'évaluer les conséquences des activités humaines et l'influence de la fragmentation du milieu dans la répartition des ressources alimentaires et par conséquent sur le développement et la taille des individus, une étude assez grossière (faute de disposer de matériel et de conditionnement plus performants) du régime alimentaire du Mulot sylvestre dans trois habitats, essentiellement différenciés par la structure de la végétation et par l'action anthropique (forêt, maquis, cultures), a été réalisée. Il ressort qu'en Kabylie du Djurdjura, quel que soit l'habitat fréquenté, le Mulot sylvestre a un régime essentiellement granivore ; les parties végétales vertes et les insectes entrent aussi dans le régime mais en proportions relativement faibles par rapport à celles des graines. Les résultats obtenus s'accordent assez bien avec les travaux d'HARICH & BENAZZOU (1990) dans l'arboretum de l'Oued Cherrate au Maroc où le régime alimentaire du mulot comprend 75,5% de graines. En Tunisie, BERNARD (1969) avait déjà remarqué que la nourriture du Mulot est à base de graines, celles-ci occupant 75 à 80% du régime de l'animal, le reste étant constitué de parties vertes et d'insectes. L'absence de différence significative du régime entre les trois habitats très contrastés peut être due d'une part à la capacité des mulots à se déplacer entre les biotopes (en paysage fragmenté les cultures sont relativement proches de maquis, voire de forêts), d'autre part à la détermination trop grossière des items en catégories, une identification des espèces consommées serait certainement plus discriminante.

La comparaison entre les habitats a été élargie à une variable associée à la qualité du développement individuel et populationnel : l'asymétrie fluctuante. De nombreux auteurs (LEARY & ALLENDORF 1989, PARSONS 1990) ont avancé que le degré d'asymétrie fluctuante des traits morphologiques peut fournir une indication précise des stress environnementaux et/ou génétiques subis par les organismes. Dans le souci de mieux comprendre l'influence des stress potentiels sur la stabilité de développement des populations locales de Muridés, une analyse préliminaire a permis d'aborder les relations entre variabilité morphométrique (taille corporelle), variabilité environnementale et instabilité de développement. Cette analyse, entreprise sur les trois espèces, a été détaillée pour le Mulot sylvestre, seule espèce qui a été capturée dans les trois habitats.

Les mulots forestiers de Kabylie du Djurdjura ont une taille plus importante que ceux du maquis et des cultures. La taille corporelle est un paramètre central de la biologie d'un

organisme. Elle est sujette à de nombreuses influences : optimisation des dépenses énergétiques, disponibilité des ressources, conditions climatiques, compétition inter- et intraspécifique, taux de mortalité et densité des populations. Bien entendu, cette multitude de paramètres mérite d'être considérée, sans quoi les mécanismes à l'origine de la variation de la taille entre biotopes seraient évalués de manière simpliste.

Les mensurations crâniennes et dentaires sont couramment utilisées dans les études de l'asymétrie fluctuante chez les rongeurs (AUFFRAY *et al.* 1996 ; CHATTI *et al.* 1999 ; DEBAT *et al*. 2000). Dans notre analyse, sept variables crânio-mandibulaires ont montré une différence significative entre les trois milieux. Pour les mesures crâniennes, la longueur de la bulle tympanique semble être la plus sensible. Les résultats de notre étude relient le niveau d'asymétrie fluctuante avec la fragmentation des paysages et montrent que les niveaux les plus élevés d'asymétrie ont été corrélés avec les conditions de plus en plus stressantes comme le degré supérieur de fragmentation dans le maquis et surtout dans les cultures. La plus faible asymétrie, constatée chez les individus de forêt, pourrait s'expliquer par un milieu assez stable et continu. La fragmentation des autres habitats a généré la subdivision des populations en petites communautés plus ou moins isolées par des barrières physiques comme les routes ou autres discontinuités du milieu. Ces subpopulations sont beaucoup plus sensibles aux différentes sources de stress qu'elles soient génétiques (augmentation de la consanguinité par exemple) ou environnementales (diminution des ressources alimentaires, compétition plus intense). Ainsi la fragmentation entraîne une baisse de la variabilité génétique (effet de fondation, dérive), cause principale de la disparition des petites populations (WAUTERS *et al.* 1996), aggravée par la faible immigration due à l'isolement des populations par des distances trop importantes ou des barrières physiques (MADER 1984). La pollution, plus forte dans les milieux anthropisés, est également capable d'altérer le développement des souris sauvages avant leur naissance ou bien juste les premiers stades de leurs développements (NUNES *et al*. 2001).

Des différences morphométriques entre les trois populations de Souris d'Afrique du Nord en Kabylie ont été relevées pour certaines variables crânio-mandibulaires. Les individus issus de la station de Boukhalfa présentent une largeur du crâne, une longueur du diastème supérieur, une longueur du foramen palatin et une longueur de la première molaire inférieure plus petites par rapport aux mêmes caractères des individus d'Attouche et Bou-Ilfane. Ces différences seraient un simple produit d'une variabilité inter-populationnelle, affectées principalement aux divers facteurs écologiques tels que la disponibilité de la nourriture, l'altitude, l'isolement géographique et la pollution. Elles peuvent donc être liées au fait que

les stations d'Attouche et Bou-Ilfane sont situées à une altitude moyenne de 500m et sont entourées par des montagnes, elles constituent ainsi un système écologique équivalent à une île biologique alors que Boukhalfa est située à une altitude moyenne de 150m dans la plaine de la Kabylie du Djurdjura, plus ouverte à l'immigration des autres populations côtières. Une autre hypothèse explicative de la réduction des dents des souris de Kabylie pourrait être liée à une certaine pollution de la station de Boukhalfa. Cette dernière peut jouer un rôle important dans la sélection naturelle (POSTMA *et al.* 1995). L'intensité de la pression de sélection engendrée par une pollution excède souvent celle à laquelle sont soumises des populations dans un environnement non pollué. En effet, en présence d'une force sélective directionnelle forte, telle que l'exposition à des polluants, les modifications phénotypiques que l'on peut observer sur un faible nombre de générations est la conséquence de deux phénomènes : (i) l'acclimatation qui fait intervenir la plasticité phénotypique des individus et/ou (ii) l'adaptation, impliquant des changements génétiques au sein de la population (GILEVA & KOSAREVA 1994, FALCONER & MACKAY 1996). Par conséquent, des changements micro évolutifs peuvent survenir en réponse à une force directionnelle anthropique, et ce durant une courte période (GROENENDIJK 1999, REZNICK & GHALAMBOR 2005).

Au cours de la dernière décennie, un nombre important d'études sur les conséquences génétiques de la fragmentation des habitats ont été réalisées grâce à la disponibilité accrue des méthodes d'évaluation de la variation génétique moléculaire dans les populations sauvages. Bien que beaucoup d'études trouvent des impacts génétiques de la fragmentation des habitats chez les animaux, un grand nombre d'exceptions fournit la perspicacité dans plusieurs questions méthodologiques qui peuvent affecter le résultat d'études génétiques de fragmentation. Par exemple (i) peu d'études différencient entre les effets de perte de l'habitat et les changements dans la configuration de l'habitat (ii) la plupart des études manquent de reproduction à l'échelle du paysage (iii) plus d'attention doit être déployée à l'examen empirique de la dynamique temporelle de changement génétique (KEYGHOBADI 2007). Notre échantillonnage ne nous a pas permis une telle analyse qui représente une perspective parmi les plus intéressantes.

2. A l'échelle de l'aire de répartition

La connaissance exacte des processus aux différentes échelles est essentielle pour le maintien de la biodiversité dans les habitats fragmentés. Elle permet l'identification des éléments pertinents du paysage et de mieux apprécier divers aspects de la biologie des

espèces et des comportements des individus au niveau de ces habitats fragmentés. Les interactions sociales sont d'importantes caractéristiques démographiques qui ont des conséquences sur la valeur adaptative des animaux : elles peuvent varier d'une population à une autre en fonction de la variabilité géographique et démographique. C'est pourquoi, on s'attend à ce que la fragmentation des habitats affecte les interactions sociales et que ces impacts ou réactions sociales puissent contribuer à la variabilité de la population et aux patrons de répartition et d'abondance à grande échelle dans les habitats fragmentés. Parmi les impacts de la fragmentation des habitats qui affectent les stratégies sociales ou qui pourraient les affecter : une répartition modifiée des ressources (la qualité des habitats, la configuration spatiale des taches), les interactions interspécifiques (la dynamique des relations prédateurs–proies et hôtes–parasites, les perturbations anthropiques) et la sexualité (la disponibilité des partenaires et le risque de consanguinité).

Le Mulot sylvestre est souvent présenté comme une espèce ubiquiste utilisant la complémentarité des milieux pour développer sa stratégie alimentaire. En Kabylie, le Mulot préfère les graines véritables. Le gland, riche en substances amylacées, à très forte valeur énergétique, peut constituer son unique alimentation. Les fruits riches en glucides comme le myrte de couleur rouge foncé et la figue dont les akènes sont très reconnaissables. La quantité de matières végétatives vertes, trouvées dans les estomacs, est très faible, tout comme au Maroc (HARICH & BENAZZOU 1990). En Europe, le Mulot sylvestre est aussi une espèce fondamentalement granivore, mais il préfère les graines oléagineuses aux graines riches en substances amylacées (OBRTEL & HOLISOVA 1979 ; BUTET 1986) et, d'après BUTET & PAILLAT (1997), l'abondance des graines dans la nourriture du Mulot varie de 33 à 72% (les fruits sont consommés indifféremment avec la graine mais dès qu'ils perdent leur succulence, ils sont décortiqués et seules les graines sont consommées).

Sur le plan phylétique, le régime alimentaire basé fondamentalement sur un régime granivore-insectivore est fréquent chez les petits muridés : *Apodemus* spp., *Micromys minutus*, etc. A l'inverse, les petits rongeurs du genre *Microtus* présentent des stratégies très différentes avec un régime basé sur les parties végétatives des plantes. La physiologie digestive d'*Apodemus sylvaticus* ne lui permet pas de survivre avec une alimentation riche en cellulose, composant essentiel des parties végétatives ou non concentrée en protéines ou en lipides.

Les variations de l'asymétrie fluctuante ont été examinées dans une variété remarquable de caractères et d'organismes. Trois raisons peuvent expliquer cet intérêt pour I'asymétrie fluctuante. Premièrement, l'asymétrie fluctuante se rattache à un problème

primordial non résolu pour la biologie moderne : l'expression ordonnée des génotypes comme phénotypes tridimensionnels. Deuxièmement, même si les déviations de la symétrie, dans une direction particulière, d'un caractère qui est supposé symétrique sont faiblement ou non héréditaires, la probabilité pour qu'un individu s'écarte de la symétrie bilatérale et le degré avec lequel il s'écarte de la symétrie bilatérale semblent souvent être héréditaires (PALMER & STROBECK 1986). Troisièmement, certains chercheurs ont trouvé une association entre l'asymétrie fluctuante et l'hétérozygotie: plus un individu ou une population est hétérozygote, plus la valeur de l'asymétrie fluctuante est faible (SOULE 1979). Pour des raisons non explicites, l'augmentation de l'hétérozygotie semble fournir une augmentation de l'effet tampon contre les perturbations induites par l'environnement durant le développement. Des effets du stress environnemental ont été mis en évidence sur les invertébrés, poissons et mammifères (LEARY & ALLENDORF 1989). Ces effets peuvent agir séparément ou accentuer ceux d'un stress génétique déjà présent.

Le genre *Mus* et en particulier la Souris domestique est largement utilisée pour estimer la stabilité de développement par le stress génétique dans la nature (ALIBERT *et al.* 1994, CHATTI *et al.* 1999) et sous conditions expérimentales (AUFFRAY *et al.* 1996, LEAMY *et al.* 1997, 1998). NUNES *et al*. (2001), au Portugal, ont montré que la pollution du milieu par les métaux lourds est capable d'altérer le développement des souris sauvages avant leur naissance ou bien juste les premiers stades de leur développement. Le Mulot sylvestre, très répandu en Europe, Asie Mineure et Afrique du Nord, est aussi utilisé comme bio-indicateur d'accumulation des métaux lourds (SHEFFIELD *et al*. 2001, ROGIVAL *et al.* 2007, SANCHEZ-CHARDY *et al.* 2007).

Des populations géographiquement proches mais se trouvant dans des habitats différents sont génétiquement très semblables et morphologiquement différenciées (SCHNEIDER *et al.* 1999). Selon ces auteurs, des pressions de sélection environnementales différentes selon les milieux entraîneraient une diversification morphologique, qui pourrait être à l'origine de la formation d'espèces jumelles. La différenciation morphologique pourrait être plus directement et plus rapidement impliquée dans des événements de spéciation que la différenciation génétique. Au sein d'une même espèce, la divergence phénotypique entre populations devrait être beaucoup plus importante entre habitats qu'au sein de chaque habitat (MORITZ *et al.* 2000). L'analyse de la variabilité biométrique de la Souris d'Afrique du Nord, en utilisant la morphométrie crânienne et mandibulaire, a révélé une différenciation entre les populations d'Algérie, des autres pays du Maghreb et d'Europe. L'adaptation locale, qui est une cause importante des différenciations de populations, est l'un des principes de

base les plus importants de la biologie évolutive moderne. La sélection naturelle, mécanisme largement reconnu pour être la cause première des changements phénotypiques, dirige ces processus adaptatifs.

Des différences morphologiques entre les populations du Maghreb ont déjà été relevées par DARVICHE *et al.* (2006), entre les dents de *M. spretus* ressortant plus grandes en Tunisie qu'au Maroc. Les souris d'Algérie sont caractérisées par un museau plus fin et un palais plus large et des dents encore plus petites. En dehors de potentiels effets liés à l'environnement, l'augmentation de la longueur du palais et la réduction du nasal des souris algériennes peuvent être interprétées par des variations génétiques. En Europe, l'étude de la variabilité génétique entre populations s'est beaucoup appuyée sur la mesure de variants crâniens ou dentaires, considérés comme des caractères neutres, dont la fréquence ne varie que de façon aléatoire (BAUCHAU & CHALINE 1987, KOZAKIEWICZ & KONOPKA 1991).

Une des branches récentes de la biogéographie s'intéresse directement à l'histoire des taxons, plutôt qu'à celle des aires. Cette discipline, appelée phylogéographie, fournit de la matière première pour alimenter et tester les hypothèses biogéographiques. La comparaison de schémas phylogéographiques obtenus pour différents taxons (phylogéographie comparée) permet d'estimer s'ils dérivent vraisemblablement d'une histoire évolutive commune ou s'ils résultent de processus évolutifs indépendants (SULLIVAN *et al.* 2000).

L'analyse de la partie non codante de l'ADN mitochondrial, la D-Loop (Displacement Loop ou boucle de déplacement) chez les deux souris présentes en Algérie *Mus musculus domesticus et Mus spretus* a été menée essentiellement dans une perspective phylogénétique et secondairement pour retracer l'histoire du peuplement de souris de Kabylie du Djurdjura, voire d'Algérie, à partir des données génétiques.

Les souris domestiques d'Algérie forment un groupe très homogène qui inclut les haplotypes de Tannant (Maroc), ce qui laisse supposer une origine commune aux souris algériennes et marocaines. Les populations les plus proches du groupe Algérie–Maroc sont les populations d'Italie et de Tunisie, ensuite viennent les populations d'Espagne et de France. Le schéma retrouvé dans les relations évolutives de *Mus musculus domesticus* ressemblent à celle de musaraignes avec la Crocidure de Pantelleria, *Crocidura ichnusae,* qui se trouve en Afrique du Nord de la Tunisie au nord-est de l'Algérie et la Crocidure musette, *Crocidura russula,* présente au Maghreb de la côte marocaine et nord-ouest de l'Algérie, jusqu'à la région d'Alger (CONTOLI & ALOISE 2001). Une analyse génétique, de

marqueurs nucléaires dont certains gènes du chromosome Y des échantillons d'Algérie est à prévoir afin de lever le voile sur les différences constatées entre les populations du Maghreb et d'Europe.

Mus musculus domesticus semble être arrivée très récemment (2000 BP en Europe occidentale) dans la partie occidentale de son aire de répartition (Europe et Afrique du Nord) comme l'indique la documentation archéozoologique particulièrement abondante chez cette espèce. La date d'arrivée de cette sous-espèce au Maghreb reste encore inconnue (AUFFRAY *et al.* 1990). Il est prouvé, toutefois, que *M. m. domesticus* a connu une expansion récente en Europe de l'Ouest, parce qu'il n'y a pas de corrélation géographique dans cette région entre la divergence nucléotidiques et la distance constatée entre les haplotypes (FERRIS *et al.* 1983), et que les populations méditerranéennes, en particulier celles du Proche-Orient, sont les plus variables, à la fois pour les allozymes nucléaires BRITTON-DAVIDIAN (1990) et les séquences de l'ADNmt (SAGE *et al.* 1990).

La Souris d'Afrique du Nord ne présente pas de structuration génétique en lien avec sa distribution. Le spécimen d'Algérie est proche des souris de France mais cette proximité demande à être étayée par l'étude d'un échantillon conséquent. Par ailleurs, l'absence de structuration phylogéographique contraste avec la précédente analyse de la variabilité mitochondriale (RFLP) de *Mus spretus* (BOURSOT *et al.* 1985, JACQUART 1986) qui, en l'absence de spécimens d'Algérie, a mis en évidence deux groupes nettement différenciées, l'un occidental au Maroc (Espagne et France), l'autre oriental en Tunisie.

L'origine nord africaine de *Mus spretus*, suggérée par SCHWARZ & SCHWARZ (1943) est supportée par l'absence de souris dans les gisements d'Europe occidentale avant le Néolithique et est confortée par l'évolution morphologique (ENGELS 1983) et l'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial (BOURSOT *et al*. 1985, JACQUART 1986), beaucoup plus réduit en Espagne et surtout en France qu'au Maroc et en Tunisie. La Souris d'Afrique du Nord serait différenciée au Maghreb, puis aurait migré vers l'Europe, franchissant le détroit de Gibraltar, barrière infranchissable pour les vertébrés terrestres depuis le Pliocène, grâce à l'intervention humaine (ORSINI 1982, THALER 1986, DOBSON 1998). Cette intervention (transport par bateau) aurait eu lieu au Néolithique car on trouve déjà des souris dans les habitats humains datant de l'âge du bronze en Espagne. A partir de ce foyer européen, le sud de la France aurait été colonisé en passant par l'étroite bande côtière méditerranéenne des Pyrénées-Orientales. Il est probable que cette invasion ne s'est pas réalisée avant l'époque romaine car on n'a pas encore trouvé, à ce jour, de souris dans les

gisements néolithiques du Midi de la France (ORSINI 1984).

Les deux espèces algériennes sont bien séparées du point de vue génétique. La diversité génétique apparaît beaucoup plus forte chez *Mus musculus domesticus* que chez *Mus spretus*. Ceci pourrait être lié à la différence de structuration des populations dans ces deux espèces, mais également à d'éventuels phénomènes d'introgression. Des phénomènes qu'il ne faut pas écarter *a priori* à cause de la grande proximité génétique des espèces étudiées. Dans les cas où il y a hybridation, il peut y avoir formation de nouvelles espèces, soit parce que les hybrides sont plus viables que les espèces parentes, soit parce que l'introgression de gènes d'une espèce dans le génotype d'une autre espèce augmente la variabilité génétique de la seconde et de ce fait ses possibilités de réaction à la sélection naturelle (HOWARD 1998). Les hybrides peuvent au contraire être contre-sélectionnés, ce qui entraîne un renforcement de l'individualité de chaque espèce (DOBZHANSKY 1940). L'ensemble des divergences notées dans le système Robertsonien des souris de Tunisie SAID *et al.* (1999), corrobore la thèse qu'une évolution chromosomique peut entraîner l'évolution de tout un ensemble de caractères pouvant conduire à une spéciation. Il serait intéressent de vérifier l'existence et d'établir le degré de divergence entre populations roberstonienne et standard d'Algérie.

Enfin, le Mulot sylvestre est inféodé au milieu forestier et est présent depuis au moins trois millions d'années en Europe (MICHAUX & PASQUIER 1974). Au même titre que les forêts qu'il habite, son aire de répartition a fluctué tout au long des changements climatiques du Pléistocène. L'histoire évolutive de cette espèce est bien connue (MICHAUX *et al.* 1997 ; SUZUKI *et al.* 2000 in MICHAUX *et al.* 2002). Un schéma inverse à celui des souris a été trouvé chez les mulots nord-africains qui ont une origine ouest-européenne plutôt qu'italienne, sicilienne ou balkanique. Leur introduction anthropogénique s'est effectuée via le détroit de Gibraltar très récemment à partir d'un petit nombre d'individus et que cette introduction a été suivie d'une expansion rapide (AVISE 2000). L'analyse de datation suggère une séparation entre les populations nord africaines et ouest européenne il y a environ 0,4 Ma (Pléistocène Moyen). Cette estimation rejoint les résultats obtenus par LIBOIS *et al.* (2001) sur base de méthodes RFLP mais ne correspond pas du tout aux données paléontologiques. Celles-ci suggèrent en effet une colonisation récente (Holocène) du Mulot en Afrique du Nord (JAEGER 1975 et BURGIO 1998 in MICHAUX *et al.* 2002).

Perspectives

Les approches développées dans cette thèse ont des perspectives nombreuses et diversifiées, à la fois théoriques et expérimentales. Les espèces jumelles constituent de bons modèles biologiques dans le cadre de la compréhension des mécanismes de l'évolution : la différentiation et la spéciation par exemple la spéciation chromosomique. Il est en effet à remarquer qu'il y a parmi les espèces jumelles de très fortes différences chromosomiques. En étudiant les espèces jumelles, on espère aussi que le manque de différentiation morphologique reflète une différentiation récente et ainsi pouvoir mettre en évidence des traces de phénomènes qui ont mené à leur spéciation.

Des recherches complémentaires sont nécessaires pour évaluer la relation entre l'asymétrie fluctuante et différents traits d'histoire de vie comme la fécondité et le succès reproducteur. Cela permettrait de concrétiser l'utilité de la mesure de l'asymétrie fluctuante comme outil pour évaluer le niveau de stress dans les populations naturelles. Les traits manducatoires pourraient être plus particulièrement utilisées pour détecter les milieux naturels les plus perturbés. Les possibilités d'une application paléontologique ne sont pas à exclure. La relation entre l'asymétrie fluctuante et la diversité génétique des populations pourrait être une piste à exploiter.

La biométrie classique est l'ensemble des mesures prises sur le corps et le système crânio-manducatoire des êtres vivants ; elle permet seulement l'étude de la taille des organismes. La morphométrie géométrique, qui analyse des données souvent plus objectives, telles que les coordonnées de points remarquables (landmarks) ou des contours ; cette méthode permet l'étude de la forme des organismes, en plus de celle de leur taille. Elle offre des outils analytiques et graphiques puissants pour quantifier et visualiser les variations morphologiques entre individus, populations, voire espèces. Cette méthode est à utiliser pour les travaux futurs.

Les paysages de la Kabylie du Djurdjura sont très diversifiés, tant par leurs composantes géomorphologiques que végétales. Les activités humaines et les incendies impriment au paysage végétal un caractère très morcelé lequel se présente sous forme de mosaïques complexes. Cette fragmentation des biotopes est observée dans toute l'Algérie et se traduit alors par la présence d'une multitude de petites « îles ». Il serait de ce fait tentant de faire des études afin d'apporter des explications quant à la structure du peuplement et au fonctionnement des populations animales. A cette échelle de perception, les analyses fines sont possibles et permettent d'identifier les paramètres influant sur l'écologie des espèces.

Les développements récents des recherches montrent que l'étude des réponses des êtres vivants à la fragmentation doit se faire à une échelle adaptée tenant compte à la fois de la dépendance des espèces aux habitats et de leur pouvoir de dispersion dans l'espace. Ces recherches tendent également à intégrer de nouveaux paramètres tels que la taille des fragments, la distance entre fragments et la présence de liens fonctionnels entre les fragments.

L'absence de différence significative du régime entre les trois habitats très contrastés est due d'une part à la capacité des mulots à se déplacer entre les milieux (en paysage fragmenté les cultures sont relativement proches de maquis, voire de forêts) et d'autre part à la détermination trop grossière des items en catégories. Une identification des espèces consommées serait certainement plus discriminante. De fait, une analyse plus fine du régime alimentaire du Mulot sylvestre ainsi que des deux espèces de souris ***Mus spretus*** et ***Mus musculus domesticus***, associant choix des principaux items déterminés, couplée à une étude de l'évolution de leur disponibilité et de leur qualité nutritive, au fil du temps, devrait permettre de répondre judicieusement à la problématique.

Les souris domestiques d'Algérie forment un groupe très homogène. La Souris d'Afrique du Nord ***Mus spretus*** ne présente pas une structuration géographique aussi marquée alors que sur le plan biométrique les souris d'Algérie sont bien différenciées des autres souris du Maghreb et d'Europe. Les souris algériennes sont caractérisées par un museau plus fin, un palais plus large et des dents plus petites que toutes les autres. Toutefois, un échantillon plus important et d'autres marqueurs génétiques, comme le typage des locus nucléaires, doivent être envisagés pour vérifier l'existence d'une hybridation ou d'introgression entre les deux espèces de souris d'Algérie. Les recherches futures devront porter une attention toute particulière (i) à la conservation des échantillons à analyser, (ii) aux outils d'analyses des données qu'ils génèrent, que ce soit pour l'étude de la structure génétique des populations ou les analyses de parentés, (iii) au développement d'études du polymorphisme attendu dans différentes situations de complexité croissante, (iiii) ainsi qu'à l'importance de la plasticité phénotypique : un même génotype produisant des phénotypes différents dans des environnements différents.

Dans le but de mieux comprendre les processus évolutifs, plusieurs études complémentaires devraient être menées en parallèle avec les études phylogéographiques basées sur la variabilité génétique. Premièrement, lorsque les modèles choisis sont des taxons dont les caractéristiques biologiques et écologiques sont méconnues, ils devraient faire l'objet

d'études de terrain à long terme afin de combler cette lacune. Deuxièmement, il apparaît indispensable d'étudier les variations géographiques des caractères morphologiques et de les comparer à celles de la diversité génétique. Troisièmement, dans les régions où des espèces soeurs se retrouvent en sympatrie, des études écologiques permettraient d'observer ce qui se produit en situation de compétition entre taxons phylétiquement proches. Quatrièmement, une étude des différences comportementales entre espèces soeurs, en laboratoire et sur le terrain, permettrait de mieux connaître les mécanismes d'isolement interspécifiques et les conditions dans lesquelles se produit l'hybridation. Ces travaux peuvent être considérés comme une étude exploratoire permettant d'évaluer les intérêts et les limites des analyses morphométriques et génétique dans l'étude de l'évolution des faunes de l'Afrique du Nord, et de mettre en évidence des pistes qui mériteraient d'être explorées à l'avenir. Dans l'optique de tester des hypothèses biogéographiques d'ordre général, telles que l'influence de la fragmentation, l'impact de barrières biogéographiques prédéfinies, il apparaît nécessaire d'étudier un grand nombre de modèles. Cependant, une analyse "en profondeur" privilégiant quelques modèles semble nécessaire pour évaluer les processus mis en jeu. Nous suggérons de multiplier les points de collecte en Algérie et d'adopter une approche multidisciplinaire, de façon à déterminer avec précision le statut taxinomique et l'aire de distribution des espèces étudiées, et à pouvoir trier les espèces selon un filtre écologique. Cette perspective ne peut être envisagée que comme un travail d'équipe et sur le long terme.

Bibliographie

Alibert P., Renaud S., Dod B., Bonhomme F. & Auffray J.C. 1994. Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hybrid zone : a heterotic effect in disrupted co-adapted genomes. *Proc. R. Soc. Lond*., 258 : 53-59.

Anderson, S. & Jones J.R. 1984. *Orders and families of recent mammals of the world.* Jhon. Wiley and Sons.

Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71: 355-366.

Antunez, A., Vargas, J.M., Sans-coma, V. & Palomo, L. J. 1990. Quelques aspects du cycle Biologique de *Mus spretus* au Sud de la Péninsule Ibérique. *Vie Milieu,* 40 (2/3) : 196-200.

Ardlie K.G. & Silver L.M. 1996. Recent evolution of mouse t haplotypes at polymorphic microsatellites associated with the t complex responder (Tcr) locus. *Genet. Res.*, 67 : 1-10.

Auffray J. C., Tchernov E., Bonhomme F., Heth G., Simson S. & Nevo. E. 1990. Presence and ecological distribution of *Mus* « *spretoides* » and *Mus musculus domesticus* in Israel. Circum- Mediterranean vicariance in the genus *Mus. Z. Säugetierk.*, 55 : 1-10.

Auffray J.C., Alibert P., Renaud S., Orth A. & Bonhomme F. 1996. Fluctuating asymmetry in *Mus musculus* subspecific hybridization: traditional and Procrustes comparative approach. In Advances in morphometrics, ed L.F. Marcus, M. Corti , A. Loy, G. Naylor & D. Silice) New York , 284: 275-283.

Auffray J.C., Cassaing J. & Legendre S. 1991. Anthropisation et biosphère : impact de l'homme sur la guilde des souris et les communautés de Mammifères en Europe au Pléistocène et Holocène. *Bull. Soc. Préhist. Fr*., 88 (4) : 1-7.

Aulagnier S. & Thévenot M. 1986. Catalogue des mammifères sauvages du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Rabat, Sér. Zool.*, 41: 1–163.

Aulagnier S., Thévenot M. & Gourvés J. 1999. Régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*, dans les plaines et reliefs du Maroc nord-atlantique. *Alauda,* 67(4) : 323-336.

Aulagnier, S. 1992. Zoogéographie des Mammifères du Maroc : de l'analyse spécifique à la typologie du peuplement à l'échelle régionale. Thèse de Doctorat d'état, Université de Montpellier, 188p.

Avise, J.C. 2000. *Phylogeography*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Ayala F., Tracey M.L., Barr L.G., Donald J.F.M. & Pérez- Salas S. 1974. Genetic variation in natural populations of five Drosophila species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms. *Genetics,* 77 : 343-384.

Bagnouls F. & Gaussen H. 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat.* Toulouse, 88 : 193-239.

Ballou, J. D. 1997. Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. *Journal of Heredity,* 88 : 169-178.

Barbault, R. 1997. *Biodiversité - Introduction à la biologie de la conservation*. Hachette.

Batary P. & Baldi A. 2004. Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology*, 18 : 389-400.

Bauchau V & Chaline J. 1987. Variabilité de la troisième molaire supérieure de *Clethrionomys glareolus* (Arvicolidae, Rodentia) et sa signification évolutive. *Mammalia,* 51, (4) : 587-598.

Bayona-Bafaluy M.P., Acin-Perez R & Mullikin J.C. 2003. Revisiting the mouse mitochondrial DNA sequence. *Nucleic Acids Res.,* 31: 5349-5355.

Bender D.J., Contreras T.A. & Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology,* 79 : 517-533.

Bernard J. 1969. Les Mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bull. Fac. Agro. Tunis,* 24/25 : 38-160.

Bibb M.J., Vanetten R.A., Wright C.T., Walberg M.W. & Clayton D.A. 1981. Sequence and Gene Organization of Mouse Mitochondrial-DNA. *Cell.,* 26 : 167-180.

Birkan, M. 1968. Répartition écologique et dynamique des populations d'*Apodemus sylvaticus* et *Clethrionomys glareolus* en pinède à Rambouillet. *Terre Vie,* 3 : 231-272.

Boitani, L., Loy, A. & Molinari, P. 1985. Temporal and spatial displacement of two sympatric rodents (*Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*) in a Mediterranean coastal habitat. *Oikos,* 15 : 246-252.

Bonhomme F. 1986. Evolutionary relationships in the genus *Mus. Cur. Top. Microbiol. Immunol*., 127 : 119-124.

Bonhomme F. 1992. Genetic diversity and evolution in the genus *Mus. in* : *Techniques for the genetic analysis of brain and behaviour*. Elsevier, Amsterdam : 41-56.

Bouchardy, CH. & Moutou F. 1989. Observer les Mammiféres Sauvages. Les indices de présence et l'observation directe. Ed. Bordas : 239p.

Boursot P. 1985. Variabilité de l'ADN mitochondrial et du chromosome Y : applications à l'étude de la structuration génétique et de l'hybridation naturelle chez une espèce et deux semi-espèces de souris (*Mus*). Thèse Docteur-Ingénieur, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier : 81p.

Boursot P., Auffray J.C., Britton-Davidian J. & Bonhomme F. 1993. The evolution of house mice. *Ann. Rev. Ecol. Syst*., 24 : 119-152.

Bozinovic F. & Rosenmann M. 1988. Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 91 : 195-202.

Britten R.J. 1986. Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups. *Science,* 231 : 1393-1398.

Britton-Davidian J. 1996. Genomic incompatibilities in the hybrid zone between house mice in Denmark: evidence from steep and non-coincident chromosomal clines for Robertsonian fusions. *Genet. Res.,* 67 : 123-134.

Britton-Davidian, J. 1990. Genic differentiation in *M. m. domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa: geographic patterns and colonization events. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41(1 3) : 27-45.

Bromham L., Rambaut A.& Harvey P.H. 1996. Determinants of rate variation in mammalian DNA sequence evolution. *J. Mol. Evol.,* 43: 610-621.

Brunet-Lecomte P. & Delibes M. 1984. Alimentació de la Lechuza común *Tyto alba* en la cuenca del Duero, España. Doñana. *Acta Vert,* 11 (2) : 213-229.

Butet A. & Paillat G. 1997. Insectivores et Rongeurs de France: Le Mulot sylvestre – *Apodemus sylvaticus* (Linné,1758). *Arvicola,* 9 : 7–23.

Butet A. 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia,* 49: 455–483.

Butet A. 1986a: Régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L., 1758), dans une lande xéro-mésophile en cours de recolonisation végétale. *Bull. Ecol.* 17: 21–37.

Cassaing J. 1982. Les populations sauvages de souris du midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*). Approche étho-écologique et conséquences évolutives. Thèse Doct. 3° cycle. Montpellier : 159 p.

Castién E. & Gosalbez J. 1992. Distribución de micromamíferos (Insectivora y Rodentia) en Navarra. *Misc. Zool.*, 17 : 249-261.

Catzeflis F.M., Hänni C., Sourouille P. & Douzery E. 1995. Re : Molecular systematics of Hystricognath rodents : the contribution of Sciurognath mitochondrial 12S rRNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.*, 4 : 357-360.

Caughley, G. & Gunn, A. 1996. *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell, Cambridge.

Caughley, G. 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Applied Ecology,* 3 : 215-244.

Cavalier-Smith T. 1985. Introduction: the evolutionary significance of genome size. *in : The evolution of genome size*, Cavalier-Smith T. Eds., Wiley Chichester, : 1-36.

Chang B.H.J., Li W.H. 1995. Estimating the intensity of male-driven evolution in rodents by using X-linked and Y-linked Ube 1 genes and pseudogenes. *J. Mol. Evol.*, 40 : 70-77

Chang B.H.J., Shimmin L.C., Shyue S.K., Hewett-Emmett D. & Li W.H. 1994. Weak maledriven molecular evolution in rodents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91 : 827-831.

Charlesworth B. 1993. More mutations in males ? *Curr. Biol.* 3 : 466-467.

Chatti N., Said K., Catalan J., Britton-Davidian J. & Auffray J.C. 1999. Developmental instability in wild chromosomal hybrids of the house mouse. *Evolution*, 53 : 1268-1279.

Cockburn A., Manserg I.M., Broome L.S. & Ward S. 1990. Molecular clocks and generation time in buryamid marsupials. *Mol. Biol. Evol.*, 7 : 283-285.

Collinson M.E. & Hooker J.J. 1991. Fossil evidence of interactions between plants and plant-eating mammals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. 333 : 197-207

Contoli L. & Aloise G. 2001. On the taxonomy and distribution of *Crocidura cossyrensis* and *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in Maghreb. *Hystrix, It. J. Mamm.*, 12 : 11-18.

Cook W.M., Lane K.T., Foster B.L. & Holt R.D. 2002. Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters*, 5 : 619-623.

Corbet G.B. 1978. *The mammals of the Palearctic region. A taxonomic review*. Brit. Mus. (Nat. Hist.)- Cornell Univ. Press, London – Ithaca : 314p.

Creighton G.K. & Strauss R.E. 1986. Comparative patterns of growth and development in Cricetine rodents and the evolution of ontogeny. *Evolution*, 40 : 94-106.

Darviche D., Orth A. & Michaux J. 2006. *Mus spretus* et *M. musculus* (Rodentia, Mammalia) en zone méditerranéenne: différenciation biométrique et morphologique: application à des fossiles marocains pléistocènes. *Mammalia* 10 : 90-97.

Darviche, D. & Orsini, P. (1982) - Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques : *Mus spretus et Mus musculus domesticus. Mammalia*, 46 (2) : 205-217.

Davis S.J.M. 1983. Morphometric variation of populations of house mice *Mus domesticus* in Britain and Faroe. *J. Zool. Lond.*, 199 : 521-534.

Debat V., Alibert P., David P., Paradis E. & Auffray J.C. 2000. Independence between developmental stability and canlization in the skull of the house mouse. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267 : 423-430.

Diffendorffer J.E., Gaines M.S. & Holt R.D. 1995. Habitat fragmentation and movments of three small mammals (*Sigmodon, Microtus* and *Peromyscus*). *Ecology*, 76 : 827-

839.
Dobson M. & Wright A. (2000) Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in north-west Africa. *Journal of Biogeography*, 27: 417- 424.
Dobson M. 1998. Mammal distributions in the western Mediterranean: the role of human intervention. *Mammal Rev*., 28(2) : 77-88.
Dobzhansky T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. *Am. Nat.*, 74 : 312-321.
Drost J.B. & Lee W.R. 1995. Biological basis of germline mutation: Comparisons of spontaneous germline mutation rates among Drosophila, mouse and human. *Env. Mol. Mutagen.,* 25 (Suppl 26) : 48-64.
Du Plessis A., Erasmus T. & Kerley G.I. 1989. Thermoregulatory patterns of two sympatric rodents: Otomys unisulcatus and Parotomys brantsii. *Comp. Biochem. Physiol*. 94 : 215-220.
Eilam D. 1997. Postnatal development of body architecture and gait in several rodent species. *J. Exp. Biol*., 200 : 1339-1350.
Eisenberg J.F. 1981. The mammalian radiations. Athlone Press, London.
Engels H. 1983. Zur Phylogenie und Ausbreituggsgeschichte mediterraner Hausmăuse (Genuse *Mus* L.) mit hilfe von "Compatibility Analysis". *Z. Säugetierk.*, 48(1) : 9-19.
Evans A. S. & M. Marshall 1996. Developmental instability in Brassica campestris (Cruciferae): fluctuating asymmetry of foliar and floral traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 9 (6) : 717–736**.**
Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay, 1996. Introduction to quantitative genetics. Preatice Hall, Edimbourg : 464p.
Faugier C., Issartel G. & Jacob L. 1989. Animaux sauvages de l'Ardéche. Mammifères. G.V.E.R.V., Privas : 150p.
Fel-Clair F., Lenormand T., Catalan J., Grobert J., Orth A., Boursot P., Viroux M.C. & Britton-Davidian J. 1996. Genomic incompatibilities in the hybrid zone between house mice in Denmark: evidence from steep and non-coincident chromosomal clines for Robertsonian fusions. *Genet. Res.*, 67 : 123-134.
Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 :783-791.
Felten H. 1952: Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) in Rhein – Main Gebiet. *Bonn. Zool. Beitr., 3: 187–206.*
Ferris S.D., Sage R.D., Prager E.M., Ritte U. & Wilson A.C. 1983. Mitochondrial DNA evolution in mice. *Genetics*, 105 : 681-721.
Ferris S.D., Sage R.D., Prager E.M., Ritte U. & Wilson A.C. 1983. Mitochondrial DNA evolution in mice. *Genetics*, 105 : 681-721.
Flynn L.J. 1994. Roots of rodent radiation. *Nature*, 370 : 97-98.
Fons R., Grabulosa I., Saint Girons M.C., Galan-Puchades M.T. & Feliu C. 1988. Incendie et cicatrisation des écosystèmes méditerranéens dynamique du repeuplement en micro-mammifères. *Vie Milieu*, 38 (3/4) : 259-280.
Fons R., Libois R. & Saint Girons M.C. 1980. Les micro-mammifères dans le département des Pyrénées Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie Milieu*, 30 : 285-299.
Fons R., Sender S., Peters T. & Jürgens K.D. 1997. Rates of rewarming, heart and respiratory rates and their significance for oxygen transport during arousal from torpor in the smallest mammal, the etruscan shrew *Suncus etruscus*. *J. Exp. Biol*., 200 : 1451-1458.

Frankel, O.H. & Soulé, M. E. 1981. *Conservation and evolution*, Cambridge.

Gaut B.S., Clark L.G., Wendel J.F. & Muse S.V. 1997. Comparisons of the molecular evolutionary process at rbcL and ndhF in the grass family (Poaceae). *Mol. Biol. Evol.* 14:769-777

Gileva E.A. & Kosareva N. I. 1994. Decrease in fluctuating asymmetry among house mice in territories polluted with chemical and radioactive mutagens. *Russ. J. Ecol.*, 25 : 225-228.

Goios A., Pereira L., Bogue M., Macaulay V. & Amorim A. 2007. mtDNA phylogeny and evolution of laboratory mouse strains. *Genome Res.*, 17 : 293-298.

Goodfellow P.N. & Lovell-Badge R. 1993. SRY and sex determination in mammals. *Ann. Rev. Genet.*, 27 : 71-92

Graves J.A.M., Cooper D.W., McKenzie L.M., Hope R.M. & Watson J.M. 1994. Genetic maps of marsupial and monotreme mammals. *in* : *Genetic maps; Locus maps of complex genomes*, O'Brien J. Ed. Cold Sping Harbor, 4 : 282-291.

Gray, A. J. 2000. Une génétique bien gênante. *La Recherche*, 333 : 102-105.

Groenendijk, D. 1999. *Dynamics of metal adaptation in riverine chironomids*. Amsterdam University : 160p.

Haldane J.B.S. 1935. The rate of spontaneous mutation of human gene. *J. Genet.*, 33 : 317-326.

Hanski I. 1991. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biol. J. Lin. Soc.*, 42 : 3-16.

Harich N. & Benazzou T. 1990. Contribution à l'étude de la biologie du Mulot (*Apodemus sylvaticus*, Rongeurs, Muridés) de la plaine côtière du Maroc. *Mammalia*, 54 : 47–59.

Harlow P., Litwin S. & Nemer M. 1988. Synonymous nucleotide substitution rates of tubulin and histone genes conform to high overall genomic rates in rodents but not in sea urchins. *J. Mol. Evol.*, 27: 56-64.

Hartenberger J.L. 1985. The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. *in* : *Evolutionary relationships among rodents*, Luckett W.P. et Hartenberger J.L. Eds., Plenum Press New York : 1-33.

Harvey P.H. & Puvis A. 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*, 351 : 619-624.

Hedrick, P. W. & Kalinowski, S. T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 139-162.

Herzog, S. 2000. Sense and Nonsense of genetic Studies on endangered Species. *Cahiers d'Ethologie* 20 : 403-410.

Holland M.M. & Parsons T.J. 1999. Mitochondrial DNA sequence analysis - validation and use for forensic casework. *Forensic Sci. Rev.*, 11: 21-49.

Holliday R. 1996. Neoplastic transformation: the contrasting stability of human and mouse cells. *Cancer Surv*., 28 : 103-115.

Horiuchi Y., Agulnik A., Figueroa F., Tichy H. & Klein J. 1992. Polymorphisms distinguishing different mouse species and t haplotypes. *Genet. Res. Camb*., 60 : 43-52.

Howard, D.J. 1998. Unanswered questions and future directions in the study of speciation. *in* : *Endless forms, species and speciation*. Howard, D.J. & Berlocher, S.H. (eds), Oxford University Press, Inc. New York, : 439-448.

Huang W., Chang B.H.J., Gu X., Hewett-Emmett D. & Li W.H. 1997. Sex differences in mutation rate in higher primates estimated from AMG intron sequences. *J. Mol. Evol*., 44 : 463-465.

Hubby J.L. & Lewontin R.C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterzygosity

in natural populations (I). *Genetics*, 54 : 577-594.
Hubert B., Gillon D. & Adam F. 1981: Cycle annuel du régime alimentaire des trois principales espèces de rongeurs (Rodentia; Gerbillidae et Muridae) de Bandia (Sénégal). *Mammalia*, 45: 1–19.
Jaarola M. & Tegelström H. 1996. Mitochondrial DNA variation in the field vole (*Microtus agrestis*): regional population structure and colonization history. *Evolution*, 50 : 2073-2085.
Jacquart T. 1986. Structure génétique et phylogénie intraspécifique chez la souris sauvage *Mus spretus* Lataste: distribution spatiale du polymorphisme des gènes nucléaires de structure et de l'ADN mitochondrial. Thèse Doct. Montpellier II, 122 p.
Jaeger J.J. 1988. Rodent phylogeny: new data and old problems. *in* : *The phylogeny and classification of the tetrapods: Mammals*, Benton M.J. Eds., Clarendon Press Oxford, : 177-199.
Just W., Rau W., Vogel W., Akhverdian M., Fregda K., Graves J.A. & Lyapunova E. 1995. Absence of Sry in species of the vole Ellobius. *Nature Genet*., 11 : 117-118.
Keller , A. 1974. Détermination de l'âge de *Mus musculus* Linné par l'usure de la dentition. *Rev. suisse Zool*., 81 (4) : 839-844.
Keyghobadi N. 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Can. J. Zool*., 85: 1049-1064.
Khammes N. & Aulagnier S. 2003. Insectivores et Rongeurs de France : la Souris d'Afrique du Nord- *Mus spretus* Lataste, 1883. *Arvicola*, XV (1) : 11-26.
Khammes N., Lek S. & Aulagnier S. 2006. Identification biométrique de deux espèces sympatriques de Souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Rev. suisse Zool.*, 113 (2) : 411-419.
Khidas K. 1993. Distribution des rongeurs en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Mammalia*, 57 : 207–212.
Khidas K. 1998. Distributions et normes de sélection de l'habitat chez les mammifères terrestres de la Kabylie du Djurdjura. Thèse Doct. Etat Biologie, Univ. Tizi-Ouzou : 235p.
Khidas K. , Khammes N. & Khelloufi S. 1999. Répartition spatiale et sélection de l'habitat chez le mulot sylvestre (Apodemus sylvaticus Linnaeus, 1758) et la souris sauvage Mus spretus Lataste, 1883) en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Sciences & Technologie,* 12 : 59-64.
Khidas K., Khammes N., Khelloufi S., Lek S. & Aulagnier S. 2002. Abundance of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the Algerian mouse *Mus spretus* (Rodentia, Muridae) in différent habitats of Northern Algeria. *Mamm. Biol*., 67(1) : 34-41.
Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotides sequences. *J. Mol. Evol*., 16 : 111-120.
Kimura M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution,* Cambridge University Press London.
Kocher T.D., Thomas W.K. & Meyer A. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in genomic architecture. *Science,* 311: 1727-1730.
Kock D. & Felten H. 1980. Typen und Typus – Lokalität von *Apodemus sylvaticus rufescens* Saint Girons u. Bree,1963 (*Mammalia*: Rodentia: Muridae). *Senckenberg. Biol.,* 60 : 277–283.
Konarzewski M. & Diamond J. 1995. Evolution of basal metabolic rate and organ masses in laboratory mice. *Evolution*, 49: 1239-1248.
Koteja P. & Weiner J. 1993. Mice, voles and hamsters: metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents. *Oikos*, 66 : 505-514.
Kotler B.P., Brown J.S. & Mitchell W.A. 1994. The role of predation in shaping the

behavior, morphology, and community organisation of desert rodents. *Austr J. Zool*., 42 : 449-466.

Kowalski K. & Rzebik-Kowalska B. 1991. Mammals of Algeria. *Ossolineum, Wroclaw*.

Kowalski K. 1985. Annual cycle of reproduction in *Apodemus sylvaticus* in Algeria. *Acta. Zool. Fenn.* 173: 85–86.

Kozakiewicz M. & Konopka J. 1991. Effect of habitat isolation on genetic divergence of bank vole populations. *Acta Theriologica*, 36 (3-4): 363-367.

Kuick R.D., Neel J.V., Strahler J.R., Chu E.H., Bargal R., Fox D.A. & Hanash S.M. 1992. Similarity of spontaneous germinal and in vitro somatic cell mutation rates in humans: implications for carcinogenesis and for the role of exogenous factors in "spontaneous" germinal mutagenesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89 : 7036-7040.

Lacy, R. C. 1992. The effects of inbreeding on isolated populations are minimlum viable population sizes predictable ? in : *Conservation Biology : The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management* (ed. P. L. J. Fiedler, S. K.), : 277-296.

Lansman R.A., Shade R.O., Shapira J.F. & Avise J.C. 1981. The use of restriction endonucleases to measure mitochondrial DNA sequence relatedness in natural populations. III. Techniques and potential applications. *J. Mol. Evol.* 17 : 214-226.

Lataste F. 1883. Note sur les souris d'Algérie et description d'une espèce nouvelle (*Mus spretus*). *Actes de la société Linnéenne de Bordeaux*, 37 : 13-35.

Le louarn H. & Quéré, J.P. 2003. Les rongeurs de France : faunistique et biologie. INRA - Paris : 256 p.

Leamy I.J., Routman E.J. & Cheverud J.M. 1998. Quantitative trait loci for fluctuating asymmetry of discrete skeletal characters in mice. *Heredity*, 80 : 509-518.

Leamy L. 1997. Genetic analysis of fluctuating asymmetry for skeletal characters in mice. *Journal of Heredity*, 88: 85-92.

Leary R.F. & Allendorf F.W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol*., 4 : 214-217.

Leary R.F. & Allendorf F.W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol*., 4 : 214-217.

Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Amer*., 15 : 237-240.

Li W.H. & Tanimura M. 1987. The molecular clock runs more slowly in man than in apes and monkeys. *Nature*, 326: 93-96.

Li W.H., Tanimura M. & Sharp P.M. 1987. An evaluation of the molecular clock hypothesis using mammalian DNA sequences. *J. Mol. Evol*., 25 : 330-342

Libois R.M., Michaux J.R., Ramalhinho M.G., Maurois C. & Sara M. 2001. On the origin and systematics of the northern African wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations : a comparative study of mtDNA restriction patterns. *Canad. J. Zool*., 79 : 1-9.

Lima S.L. & Zollner P.A. 1986. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 131-135.

Lindenmayer D.B., Possingham H.P., Lacy R.C., McCarthy M.A. & Pope M.L. 2003. How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters*, 6 : 41-47.

Loche V. 1867. Histoire naturelle des Mammifères. *in* : *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842*. Sciences physiques, Zoologie. Bertand, Paris : 123p.

Luckett W.P. & Hartenberger J.L. 1985. *Evolutionary relationships among rodents, a multidisplinary analysis.* Plenum Press New York and London.

Luckett W.P. & Hartenberger J.L. 1993. Monophyly or polyphyly of the order Rodentia : possible conflict between morphological and molecular interpretations. *J. Mammal Evol.*, l1 : 127-147.

Lundrigan B.L. & Tucker P.K. 1997. Evidence for multiple functional copies of the male sex-determining locus, Sry, in african murine rodents. *J. Mol. Evol.*, 45 : 60-65.

Lyalyukhina S., Kotenkova E., Walkowa W. & Adamczyk K. 1991. Comparison of craniological parameters in *Mus musculus musculus* Linnaeus, 1758 and *Mus hortulanus* Nordmann, 1840. *Acta Theriol.*, 36: 95-107.

Lynch M., Koskella B. & Schaack S. 2006. Mutation pressure and the evolution of organelle animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,*86 : 6196-6200.

Mader H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biol. Conserv.*, 29 : 81-96.

Marshall J.T. & Sage R. D. 1981. Taxonomy of the house mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 47 : 15-25.

Martin A.P. & Palumbi S.R. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 90 : 4087-4091.

Mayr E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.

Mayr E. 1974. *Populations, espèces et évolution*. Herman Ed, Paris : 496p.

McNab B.K. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Q. Rev. Biol.*, 63 : 25-54.

Mellon I., Spivak G. & Hanawalt P.C. 1987. Selective removal of transcription-blocking DNA damage from the transcribed strand of the mammalian DHFR gene. *Cell.*, 51 : 241-249.

Meng J., Wyss A.R., Dawson M.R. & Zhai R. 1994. Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. *Nature,* 370 : 134-136.

Mezhzherin S.V. 1997. Biochemical systematics of the wood mouse, *Sylvaemus sylvaticus* (L, 1758) Sensu lato (Rodentia, Muridae) from eastern Europe and Asia. *Z. Säugetierk.,* 62 : 303-311.

Michaux J. & Pasquier L. 1974. Dynamique des populations de mulots (Rodentia, *Apodemus*) en Europe durant le Quaternaire. *Premières Données Bulletins Société Géologique France*, 7 : 431-439.

Michaux J. R., Sara M., Libois R. & Matagne R. 1998. Is the wood mouse (Apodemus sylvaticus) of Sicily a distinct species? *Belg. J. Zool.*, 128 : 211-214.

Michaux J., Aguilar J-P, Montuire S., Wolff A. & Legendre S. 1997. Les Murinea (Rodentia, Mammalia) néogènes du Sud de la France : évolution et paléoenvironnements. *Geobios*, 20 : 379-385.

Michaux J., Filippucci M. G., Libois R.M., Fons R. & Matagne R. 1996 a. Biogeography and taxonomy of the Wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Tyrrhenian region: enzymatique variations and mtDNA restriction pattern analysis. *Heridity*, 76: 267-277.

Michaux J., Magnanou E., Paradis E., Nieberding C. & Libois R. 2003. Mitochondrial phylogeography of the wood mouse (Apodemus sylvaticus) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology*, 12 : 685-697.

Michaux J.R., Libois R. & Fons R. 1996 b. Différenciation génétique et morphologique du mulot, *Apodemus sylvaticus*, dans le bassin méditerranéen occidental. *Vie Milieu*, 46 : 193-203.

Michaux J.R., Magnanou E., Nieberding C. & Libois R. 2002. Phylogéographie mitochondriale du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) dans la region Paléarctique occidentale. *Biosystema*, 20 : 115-130.

Miyata T., Hayashida H., Kuma K., Mitsuyasu K. & Yasunaga T. 1987. Male-driven molecular evolution: a model and nucleotide sequence analysis. *Cold. Spring. Harbor. Symp. Quant. Biol.*, 52 : 863-867.

Mooers A.O. & Harvey P.H. 1994. Metbolic rate, generation time, and the rate of molecular evolution in birds. *Mol. Phyl. Evol.*, 3 : 344-350.

Moreno E. & Barbosa A. 1992. Distribution patterns of small mammal fauna along a gradient of latitude and altitude in Northern Spain. *Z. Säugetierk.*, 57(3) : 169-175.

Moritz C., Patton J.L., Schneider C.J. & Smith T.B. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 533-563.

Moro D. & Hubert B. 1983: Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal. Les rongeurs. *Mammalia,* 47: 37–57.

Musser G .G. & Carleton M.D. 1993. Family Muridae. *in* : Wilson DE, Reeder DM, eds. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Washington, DC: Smithsonian Institution Press : 501-755.

Musser G.G. & Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroïdea. *in* : Wilson D.E. & Reeder D.M. (eds), *Mammal species of the World*. 3rd ed. *John Hopkins University Press, Baltimore* : 894–1531.

Nachman M.W. & Searle J.B. 1995. Why is the house mouse karyotype so variable ? *Trends Ecol. Evol.*, 10 : 397-402

Nachman M.W., Boyer S.N., Searle J.B. & Aquadro C.F. 1994. Mitochondrial DNA variation and the evolution of Robertsonian chromosomal races of house mice, *Mus domesticus. Genetics,* 136 : 1105-1120.

Nagamine C.M. 1994. The testis-determining gene, SRY, exists in multiple copies in Old World rodents. *Genet. Res*., 64 : 151-159.

Nedbal M.A., Honeycutt R.L. & Schlitter D.A. 1996. Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *J. Mammal. Evol.*, 3 : 201-237.

Nevo E., Filippucci M.G., Redi C., Korol A. & Beiles A. 1994. Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress. *Proc. Natl. Acad. Sci.USA*, 91 : 8160-8164

Nevo E., Kishi K. & Beiles A. 1990. Genetic polymorphism of urine deoxyribonuclease I isomerases of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel: ecogeographical patterns and correlates. *Biochem. Genet*., 28 : 561-570.

Nieberding C., Libois R., Douady C. J., Morand S. & Michaux J. R. 2005. Phylogeography of a nematode (Heligmosomoides polygyrus) in the western Palearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? *Molecular Ecology*, 14 (3) : 765–779

Norusis M.J. 1994. SPSS: SPSS Professional Statistics 6. *S.P.S.S. Inc., Chicago*, 385p.

Noss R. F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology,* 4 (4) : 355–364.

Nowak R.M. 1991. *Walker's mammals of the world*, The John Hopkins University Press.

Nunes A. C., Auffray J. C. & Mathias M. L. 2001. Developmental instability in a Riparian population of the Algerian Mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in Central Portugal. *Arch. Environ. Contam. Toxicol*., 41 : 515-521.

Obrtel R. & Holišová V. 1979. The food eaten by *Apodemus sylvaticus* in a spruce monoculture. *Folia Zool*., 28 : 299-310.

Ohta T. 1992. An examination of the generation-time effect on molecular evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90 : 10676-10680.

O'Neill R.J.W., Eldridge M.D.B., Crozier R.H. & Graves J.A.M. 1997. Low levels of sequence divergence in rock wallabies (Petrogale) suggest a lack of positive

directional selection in Sry. *Mol. Biol. Evol.*, 14 : 350-353.
Orsini P. 1979. Notes sur les souris de Provence. *Ann. Soc. Sci. Nat. Arch. Toulon Var*, 31 : 168-173.
Orsini P. 1981. Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia*, 45: 187–197.
Orsini P. 1984. La souris à queue courte –*Mus spretus*. in : *Atlas des Mammifères sauvages de France*. S.F.E.P.M., Paris : 192-193.
Orsini P., 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. *Thèse Doct.* 3ème Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc. Montpellier :134p.
Orsini P., Bonhomme F., Britton-Davidian J., Croset H., Gerasimov S. & Thaler L. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. II. Critères d'identification, répartitions et caractériqtiques écologiques. *Z. Saügetierk.*, 48 : 86-95.
Orsini P., Cassaing J., Duplantier J.M. & Croset H. 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty dans le Midi de la France. *Terre Vie*, 36 : 321-335.
Orsini P., Faugier C. & Butet A. 2001. Identification des Insectivores et Rongeurs de France : les espèces jumelles de souris, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*. *Arvicola*, 13 : 9-11.
Orth A., Lyapunova E., Kandaurov A., Boissinot S., Boursot P., Vorontsov N. & Bonhomme F. 1996. L'espèce polytypique *Mus musculus* en Transcaucasie. *C R Acad. Sci. Paris*, 319 : 435-441.
Osborn, D.J. & Helmy, I. 1980. The comtemporary land mammals of Egypt (including Sinaî). Fieldiana Zoology, New series, (5) (published by *Field. Mus .Nat. His.*) : 579p.
Ozenda P. 1955. La température facteur de répartition de la végétation en montagne. *Ann. Biol.*, 31 (5/6) : 295-312.
Palmer A.R. & Strobeck *C.* 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 17 : 391-42 1.
Palmer A.R. & Strobeck C. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistics tests. *Acta Zool. Fem.* 191 : 57-72.
Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analysis: a primer. *in*: Developmental instability: its origins and evolutionary implications (T.A. Markow Ed.) : 335-364.
Palomo L. J. España M., López-Fuster M.J., Gosálbez J. & Sans-Coma V. 1983. Sobre la variabilidad genética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Península Ibérica. *Misc. Zool.*, 7 : 171-192.
Pamilo P. & Bianchi N.O. 1993. Evolution of the Zfx and Zfy genes : rates and interdependence between the genes. *Mol. Biol. Evol*., 10 : 271-281.
Pamilo P. & O'Neill R.J. 1997. Evolution of the Sry genes. *Mol. Biol. Evol.*, 14 : 49-55.
Parsons P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev*., 65 : 131-145.
Parsons P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev*., 65 : 131-145.
Patnaik R., Auffray J.C., Jaeger J.J. & Sahni A. 1996. House mouse ancestor from late Pliocene Siwalik sediments of India. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319 : 431-434.
Petter F. & Saint Girons M.C. 1965. Les Rongeurs du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, 31 : 1-55.
Prager E.M., Tichy H. & Sage R.D. 1996. Mitochondrial DNA sequence variation in the

eastern house mouse, *Mus musculus*: comparison with other house mice and report of a 75-bp tandem repeat. *Genetics,* 143 : 427-446.

Quezel P. & Santa, S. 1962/1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales.* C.N.R.S. éd., Paris , I & II : 1170 p.

Reyes A., Gissi C., Pesole G. & Saccone C. 1998. Asymmetrical directional mutation pressure in the mitochondrial genome of mammals. *Mol. Biol. Evol.,* 15 : 957-966.

Reznick, D.N. & Ghalambor, C.K. 2005. Selection in nature: experimental manipulations of natural populations. *Integrative and Comparative Biology,* 45: 456–462.

Rode P. 1948. Les Mammifères de l'Afrique du Nord. II. Les Rongeurs. *Terre Vie,* 95: 125-150.

Roff D.A. 1992. *The evolution of life histories.* Routledge, Chapman & Hall New York.

Rogival D., Scheirs J. & Blust R. 2007. Transfer and accumulation of metals in a soil-diet-Wood mouse food chain along a metal pollution gradient. *Environ. Pollut.* 139 : 516-528.

Sage E., Lamolet B., Brulay E., Moustacchi E., Chateauneuf A. & Drobetsky E.A. 1996. Mutagenic specificity of solar UV light in nucleotide excision repair- deficient rodent cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* 93 : 176-180.

Said K., Chatti N. & Auffray J.C. 1999. Différenciation morphométrique chez les populations Robertsoniennes et standard de souris domestiques de Tunisie et d'Italie du Nord. *Microb. Hyg. Alim*., 31 : 35-41.

Saint Girons M.C. & Fons R. 1986. Le piègeage des petits mammifères. Première partie Appâts et types de pièges. *Arvicola,* 3: 63–67.

Saint Girons M.C. & Thouy P. 1978. Fluctuations dans les populations de souris *Mus spretus* Lataste 1883, en region méditerranéenne. *Bulletin d'Ecologie,* 9 : 211-218.

Saint Girons M.C. & Vesco J.P. 1974. Notes sur les mammifères de France. XIII. Répartition et densité des micromammifères dans le couloir séquano-rhodanien. *Mammalia,* 38 : 244-264.

Saint Girons M.C. 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux* (*faune marine exceptée*). Doin, *Paris* : 481p.

Saint Girons, M.C. & Van bree, P. J.H. 1962. Recherches sur la répartition et la systématique d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) en Afrique du Nord. *Mammalia,* 26 (3) : 478-488.

Saint Girons, M.C. 1972. Le genre Apodemus Kaup, 1892, au Maroc. *Z. Säugetierk.,* 37 : 362-371.

Saitou N. & Nei M. 1987. The neighbor-joining method : A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol*. 4 : 406-425.

Sánchez-Chardi A., Peñarroja-Matutano C., Oliveira Ribeiro C.A. & Nadal J. 2007. Bioaccumulation of metals and effects of a landfill in small mammals. Part II. The wood mouse, *Apodemus sylvaticus. Chemosphere*, 70 : 101-109.

Sans-Coma V., Lopez-Fuster M.J. & Gosalbez J. 1979. Über die Hausmans, *Mus musculus* Linné ; 1758, auf der Insel Meda Crossa Katalonien, Spanien. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, 27 : 107-113.

Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Ehlrich, P. R. 1993. Chapter 28: Reconstruction of fragmented ecosystems: problems and possibilities. in: *Nature conservation 3: Reconstruction of fragmented ecosystems.* (Ed. by Saunders, D. A. H., R.J. and Ehlrich,P.R.), Midland (Australia). Surrey Beatty & Sons : 305-313.

Schlick N.E., Jensen-Seaman M.I. & Orlebeke K. 2006. Sequence analysis of the complete mitochondrial DNA in 10 commonly used inbred rat strains. *Am J. Physiol. Cell. Physiol.* 291 : 1183-1192.

Schneider C.J., Smith T.B., Larison B. & Moritz C. 1999. A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: Ecological gradients versus rainforest refugia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96 : 13869-13873.

Schwarz E. & Schwartz H.K. 1943. The wild and commensal stocks of the House mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *J. Mammal*., 24 : 59-72.

Schwarz E. & Schwartz H.K. 1943. The wild and commensal stocks of the House mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *J. Mammal*., 24 : 59-72.

Sekercioglu C.H., Ehrlich P.R., Daily G.C., Aygen D., Goerhring D. & Sandi R.F. 2006. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Procceding of the National Academy of Sciences*, 99 : 263-267.

Seltzer, P. 1946. Le climat d'Algérie. Inst. Mét. Phys. du globe de l'Univ. d'Alger : 219p.

Sheffield S.R., Sawicka-Kapusta, K., Cohen J.B. & Rattner B.A. 2001. Rodentia and Lagomorpha (chapter 6). *in* : Shore R.F. , Rattner B.A. , *Ecotoxicology of Wild Mammals, Ecological & Environmental Toxicology series.* John Wiley and Sons LTD, New York : 215-314.

Shimmin L.C., Chang B.H.J., Li W.H. 1993. Male-driven evolution of DNA sequences. *Nature*, 362 : 745-747.

Sibley C.G. & Alquist J.E. 1987. DNA hybridization evidence of hominoid phylogeny : results from an expanded data set. *J. Mol. Evol*., 26 : 99-121.

Silver L.M. 1995. *Mouse genetics*, Oxford University Press New York and Oxford.

Silver L.M., Hammer M., Fox H., Garrels J., Bucan M., Herrmann B., Frischauf A.M., Lehrach H., Winking H. & Figueroa F. 1987. Molecular evidence for the rapid propagation of mouse t haplotypes from a single, recent, ancestral chromosome. *Mol. Biol. Evol*., 4 : 473-482

Spitz F., Le Louarn H., Poulet A. & Dassonville B. 1974. Standardisation des piègeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie*, 28: 564–578.

Springer M.S. & Kirsch J.A.W. 1989. Rates of single-copy DNA evolution in Phalangeriform marsupials. *Mol. Biol. Evol*., 6 : 331-341.

Storch G. & Uerpmann H.P. 1976. Die Kleinsäuger Knochen vom Castro do Zamujal. *Stud. Tierknoch. Iber. Halb*., 5 : 130-138.

Storch G., Engesser B. & Wuttke M. 1996. Oldest fossil record of gliding rodents. *Nature*, 379 : 439-441.

Sullivan J., Arellano E. & Rogers D.S. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independant response to past climatic fluctuations. *Am. Nat.*, 155 (6) : 755-768.

Suzuki H., Minato S., Sakurai S., Tsuchiya K., Fokin I.M. 1997. Phylogenetic position and geographic differenciation of the Japanese doormouse, *Glirulus japonicus*, revealed by variations among rDNA, mtDNA and the Sry gene. *Zool. Sci*., 14 : 167-173.

Templeton, A. R. & Read, B. 1984. Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle (*Gazella spekei*). *Zoo. Biology.* 3 : 177-199.

Thaler L. 1986. Origin and evolution of mice : an appraisal of fossil evidence and morphological traits. *Current Topics Microbiol. Immunol*., 127: 3-11.

Thaler L., Bonhomme F. & Britton-Davidian J. 1981. Processes of speciation and semi-spéciation in the house mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond*., 47 : 27-41.

Thorpe R. S., Corti M. & Capanna E. 1982. Morphometric divergence of Robertsonian populations / species of *Mus*: A multivariate analysis of size and shape. *Experientia*, 38 : 920-923.

Treussier, M. 1976. Répartition de quelques micromammifères et principalement du mulot (*Apodemus sylvaticus* L.) dans plusieurs milieux de l'Aigoual et des Causses. *Terre Vie*, 30 : 377-394.

Tucker P.K., Lee B.K. & Eicher E.M. 1989. Y chromosome evolution in the subgenus *Mus* (genus *Mus*). *Genetics*, 122 : 169-179.

Turcotte Y. & Desrochers A. 2005. Landscape-dependant distribution of northern forest birds in winter. *Ecography*, 28 : 129-140.

Vasquez R.A. 1996. Patch utilisation by three species of chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology*, 77 : 2343-2351.

Vianey-Liaud M. 1985. Possible evolutionary relationships among Eocene and lower Oligocene rodents of Asia, Europe and North America. *in* : *Evolutionary relationships among rodents*, Luckett W.P. et Hartenberger J.L., Plenum Press New York, : 277-309.

Viegas-Péquinot E., Petit D., Benazzou T., Prod'Homme M., Lombard M., Hoffschir F., Descaillaux J. & Dutrillaux B. 1986. Phylogénie chromosomique chez les Sciuridae, Gerbillidae et Muridae, et étude d'espèces appartenant à d'autres familles de Rongeurs. *Mammalia*, 50 :164-202.

Vinogradov A.E. 1995. Nucleotypic effect in homeotherms: body-mass-corrected basal metabolic rate of mammals is related to genome size. *Evolution*, 49 : 1249-1259.

Volobouev V, 1998. Chromosomes, systématique et évolution. in : *L'évolution*. Le Guyader H, Ed. Pour la Science Eds. : 144-149.

Waddington C.H. 1942. Canalisation of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, 150 : 563-565.

Watson J.E.M., Wittaker R.J. & Dawson T.P. 2004. Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest –dependant birds in tropical coastal forests of southeastern Madagacar. *Biological Conservation*, 120 : 315-331.

Wauters L., Dhondt A.A., Knothe H. & Parkin D.T. 1996. Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel populations in woodland fragments. *Journal of Applied Ecology*, 33 : 735-740.

Wauters L., Dhondt A.A., Knothe H. & Parkin D.T. 1996. Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel populations in woodland fragments. *J. Applied Ecology*, 33 : 735-740.

Wettstein P.J., Strausbauch M., Lamb T., States J., Chakraborty R., Jin L. & Riblet R. 1995. Phylogeny of six Sciurus aberti subspecies based on nucleotide sequences of cytochrome b. *Mol. Phyl. Evol.*, 4 : 150-162

Wiens J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. *The ecological consequences of environmental heterogeneity* (Hutchings M.J. , John E.A. & Stewart A.J.A.) Blackwell Science Ltd : 9-31

Wilson A.C., Carlson S.S. & White T.J. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.*, 46 : 573-639.

Wilson D.E. & Reeder D.M. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press Washington and London.

Wilson D.E. & Reeder D.M. 2005. *Mammal Species of the World*. Johns Hopkins University Press. Available from Johns Hopkins University Press.

Wilson, E.O. & Pete, F.M. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.

Wilson, E.O. 2000. L'enjeu écologique n°1 - Entretien. *La Recherche*, 333 : 14-16.

Wolfe K.H. & Sharp P.M. 1993. Mammalian gene evolution: nucleotide sequence divergence between mouse and rat. *J. Mol. Evol.*, 37 : 441-456.

Wood A.E. 1985. The relationships, origin and dispersal of the Hystricognathous Rodents. *in* Evolutionary relationships among rodents, Luckett WP et Hartenberger JL Eds., Plenum Press New York, : 475-514

Wu C.I. & Li W.H. 1985. Evidence for higher rates of nucleotide substitution in rodents than in man. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 82 : 1741-1745.

Wyss A.R. & Meng J. 1996. Application of phylogenetic taxonomy to poorly resolved crown clades: a stem-modified node-based definition of Rodentia. *Syst. Biol.,* 45 : 559-568.

Yoccoz, N. G. 1992. Présence du mulot (*Apodemus alpicola* ou *flavicollis)* en milieu alpin. *Mammalia* , 56 (3) : 488-490.

Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics : analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zool. Fennica*, 191 : 7-30.

Zanette L., Doyle P. & Trémont S.M. 2000. Food shortage in small fragments : evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology*, 81 : 1654-1666.

Annexe 1

Monographie

La souris d'Afrique du Nord -*Mus spretus* Lataste, 1883
Khammes N. & Aulagnier S. 2003. Insectivores et Rongeurs de France : la Souris d'Afrique du Nord- *Mus spretus* Lataste, 1883. *Arvicola*, XV (1) : 11-26

Insectivores et Rongeurs de France : la Souris d'Afrique du Nord - *Mus spretus* Lataste, 1883.

Nora KHAMMES [1] & Stéphane AULAGNIER [2]

[1] Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques, Université Mouloud Mammeri, route d'Hassnaoua,15000 Tizi-Ouzou, Algérie

[2] S.F.E.P.M., c/o Institut de Recherche sur les Grands Mammifères, 31326 Castanet Tolosan cedex

Algerian Mouse (GB), Heckenhausmaus (D), Algerijnse muis (NL), Ratón moruno (E), Topolino algerino (I), Ratinho ruivo (P).

Terra typica : Oued Magra (Algérie). *Mus spretus* (*Actes Soc. linn. Bordeaux*, Sér. 7, 4-27).

Systématique et répartition

Origine et évolution

Les Muridés sont originaires du sous-continent indien, plus particulièrement de la région du Pakistan où les lignées de *Mus* et de *Rattus* se seraient séparées entre -12 et -14 millions d'années (e.g. Kumar & Hedges 1998). Les plus vieux fossiles du genre *Mus*, trouvés dans cette région, datent du Miocène supérieur (-5,5 Ma ; Flynn & Jacobs 1982, She *et al.* 1990). En Afrique, les plus vieux fossiles du genre *Mus* (Ethiopie, Sabatier 1982, Tunisie, Jaeger 1971 et Maroc, Jaeger 1975) datent du Pliocène supérieur (-3 Ma), mais ce n'est qu'à partir du Pléistocène moyen (-1,8 Ma) que sa présence devient importante, en Chine, dans le Caucase et sur le pourtour méditerranéen (Auffray *et al.* 1991). A partir de cette période la présence constante de *Mus* dans les gisements d'Israël permet de suivre une lignée du genre jusqu'à nos jours (Auffray 1988). Le séquençage de gènes à transmission paternelle, maternelle ou biparentale supporte la monophylie du genre *Mus* et le clade paléarctique qui est particulièrement diversifié dans la région méditerranéenne (Schubert *et al.* 2000, Lundrigan *et al.* 2002).

L'origine nord-africaine de *Mus spretus*, suggérée par Schwarz & Schwarz (1943), est supportée par l'absence de souris dans les gisements d'Europe occidentale avant le Néolithique. Elle est confortée par l'évolution morphologique (Engels 1983) et l'analyse du polymorphisme de l'ADN mitochondrial (Boursot *et al.* 1985, Jacquart 1986), beaucoup plus réduit en Espagne et surtout en France qu'au Maroc et en Tunisie.

D'après Orsini *et al.* (1982), la Souris d'Afrique du Nord ou Souris à queue courtese serait différenciée au Maghreb, puis aurait migré vers l'Europe, franchissant le détroit de Gibraltar, barrière infranchissable pour les vertébrés terrestres depuis le Pliocène, grâce à l'intervention humaine (Thaler 1986, Dobson 1998). Cette intervention (transport par bateau) aurait eu lieu au Néolithique car on trouve déjà des souris dans les habitats humains datant de l'âge du bronze en Espagne (Storch & Uerpmann 1976). Elle est présente à Minorca depuis les 13ème et 14ème siècles av. J.C. (Orsini 1982). A partir de ce foyer européen, le sud de la France aurait été colonisé en passant par l'étroite bande côtière méditerranéenne des Pyrénées-Orientales. Il est probable que cette invasion ne s'est pas réalisée avant l'époque romaine car on n'a pas encore trouvé, à ce jour, de souris dans les gisements néolithiques du Midi de la France (Orsini 1984).

Systématique et biogéographie

Mus spretus est un rongeur myomorphe, appartenant à la super-famille des Muroïdés, famille des Muridés, sous-famille des Murinés.

En 1867 Loche rapporte la présence de deux espèces de souris en Algérie, qui peuvent appartenir au genre *Mus* : *Mus musculus* et *Mus reboudi*, et en 1883 Lataste décrit de l'oued Magra, au nord du Hodna (Algérie), *Mus spretus*, une nouvelle espèce caractérisée par une oreille elliptique, une queue environ moitié plus courte que le corps et un "talon" supplémentaire à l'avant de la première molaire supérieure. Par la suite (Lataste 1887), il exprimera des doutes à propos des différences spécifiques avec *Mus musculus* Linné, 1758. Plus tard, Cabrera (1914, 1932) reprend la distinction de deux espèces en Espagne puis au Maroc, l'une commensale *M. musculus*, l'autre champêtre, qu'il rapproche de la Souris glaneuse d'Europe orientale, *M. spicilegus*, tout comme Didier & Rode (1935, 1944), puis Heim de Balsac (1936) et Rode & Didier (1946).

En 1943 Schwarz & Schwarz identifient, au Maroc, une sous-espèce à ventre gris commensale de l'homme, *Mus musculus praetextus*, et une sous-espèce sauvage de taille

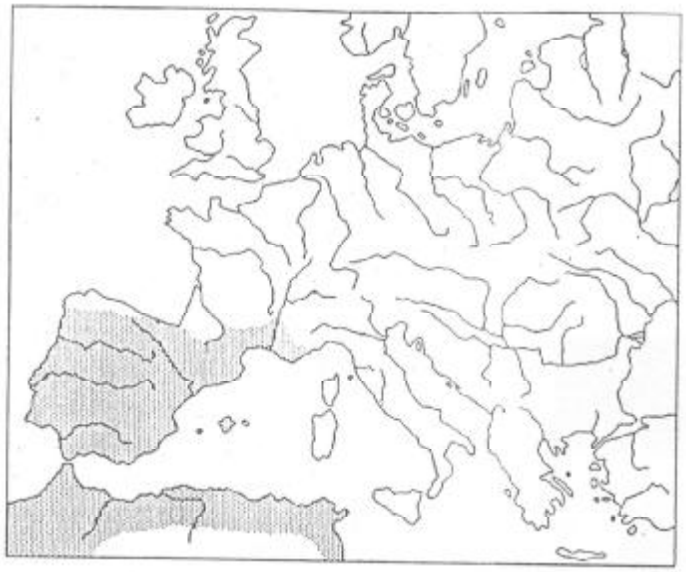


Fig. 1 : Distribution de *Mus spretus* en Afrique du Nord et en Europe (d'après Orsini *et al.* 1983, Aulagnier & Thévenot 1986, Kowalski & Rzebik-Kowalska 1991 et Mitchell-Jones *et al.* 1999).

plus faible, à ventre blanc et à queue plus courte, *Mus musculus spretus* Lataste, 1883. Par la suite, la plupart des auteurs qui ont listé ou étudié les Rongeurs du Maghreb (Rode 1948, Ellerman & Morrison-Scott 1951, Petter & Saint Girons 1965, Bernard 1969, Misonne 1974, Corbet 1978) ont considéré une seule espèce : *Mus musculus*, la plupart admettant qu'elle puisse être divisée en plusieurs sous-espèces, dont *M. musculus spretus*. En France et en Espagne, c'est aussi la systématique qui est retenue par les auteurs majeurs (e.g. Saint Girons 1973, Blas Aritio 1974, Reichstein 1978).

Fig. 2 : Distribution française de la Souris d'Afrique du Nord (d'après Mitchell-Jones *et al.* 1999).

C'est une analyse du polymorphisme enzymatique des souris du sud de la France qui a révélé que deux espèces sympatriques peuplent la zone méditerranéenne (Britton *et al.* 1976, Britton & Thaler 1978, Bonhomme *et al.* 1978a, 1984). L'une, *Mus musculus domesticus*, vit surtout dans les habitations, l'autre, *Mus spretus*, vit exclusivement à l'extérieur des habitations (Orsini *et al.* 1982). En Afrique du Nord (Britton *et al.* 1978a), cette souris occupe tous les étages bioclimatiques (définis par Sauvage 1963), de l'étage humide à l'étage aride, pénétrant même très localement l'étage bioclimatique saharien. En France, elle dépasse guère les étages méditerranéen et supra-méditerranéen dans les reliefs (Fayard & Erome 1976, Fons *et al.* 1980, Poitevin 1980, Orsini 1981), mais dépasse ces limites climatiques en plaine (Orsini 1984).

Les deux sous-espèces (*hispanicus*, *lusitanicus*) décrites d'Espagne et du Portugal par Miller (1909), ainsi que les trois sous-espèces (*mogrebinus*, *lynesi*, *rifensis*) nommées par Cabrera (1911, 1923) au Maroc ne sont pas différentes de la forme nominale (Palomo *et al.* 1985); *M. spretus parvus* décrite d'Ibiza par Alcover *et al.* (1985) ne serait qu'une forme insulaire.

Répartition

Selon Orsini (1979), Fons *et al.* (1980) et Aulagnier (1991) la Souris d'Afrique du Nord est, dans l'état actuel de nos connaissances, le rongeur le plus caractéristique du biome méditerranéen. Sa distribution géographique s'étend à l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie et Tunisie principalement), l'Espagne (Iles Baléares, Mallorca, Minorca et Ibiza, incluses), le Portugal et l'extrême sud de la France (fig. 1). Au Maghreb, le désert bloque son extension vers le sud et l'est ; au sud de l'Atlas elle n'est présente que dans quelques oasis, comme à Taouz, mais elle est absente de El Aioun, Assa et Tindouf. Hufnagl (1972) ne l'a pas citée en Libye, Orsini (1982) rapporte cependant l'existence d'ossements (trouvés dans les pelotes de régurgitation de rapaces) appartenant à *Mus spretus* en Cyrénaïque (Barga), Marshal & Sage (1981) la signalant même d'Egypte (Daghalia).

La Souris d'Afrique du Nord est largement répandue au sud de la Péninsule ibérique (Palomo *et al.* 1983, Brunet-Lecomte & Delibes 1984, Castién & Gosalbez 1992). D'après Moreno & Barbosa (1992), sa distribution est corrélée positivement avec la température et négativement avec les précipitations. En France (fig. 2), sa limite occidentale est le seuil du

Tabl. 1: Données biométriques (en mm) et pondérales (en g) de *Mus spretus* capturées dans le Midi de la France (Fayard & Erome 1976, Orsini *et al.* 1982), le sud de l'Espagne (Palomo *et al.* 1983) et en Kabylie du Djurdjura (Algérie, Khammes 1998).

	France			Espagne			Algérie		
	n	Moy	Limites	n	Moy	Limites	n	Moy	Limites
Poids	-	-	-	20	15,9	15,0-17,0	-	-	-
Tête + Corps	46	75,9	62,5-93	20	80,8	78,0-90,0	21	72,8	61,2-82,9
Queue	61	56,2	47,0-65,5	276	64,2	51,5-76,0	21	53,5	46,1-61,2
Pied postérieur	33	15,7	14,3-17,3	-	-	-	20	14,9	11,0-15,9
Oreille	-	-	-	-	-	-	19	12,4	10,5-18,8
Condylobasale	35	20,2	19,2-21,5	57	20,1	18,4-21,9	15	20,0	17,7-21,7
Largeur zygomatique	21	10,8	10,3-11,5	53	10,9	10,0-12,2	11	10,5	9,8-11,5
Largeur du crâne	29	9,6	-	62	9,5	8,6-10,8	17	9,1	8,3-10,3
Largeur interorbitaire	-	-	-	64	3,5	3,2-3,9	18	3,5	3,2-4,0
Rangée molaire supérieure	29	3,2	3,0-3,5	67	3,4	3,1-3,7	20	3,9	3,4-4,8
Rangée molaire inférieure	29	3,0	2,8-3,2	64	3,1	2,7-3,5	20	3,8	3,3-5,0

Lauragais (près de Toulouse), alors que sa limite orientale correspond aussi à celle du Chêne kermès (*Quercus coccifera*) ; au nord, elle remonte la vallée du Rhône jusqu'en dessous de Valence (Saint Girons & Vesco 1974, Orsini 1982, Orsini 1984, Penel *et al.* 1984, Faugier *et al.* 1989) ; elle est absente en Corse.

Morphologie

Description

La Souris d'Afrique du Nord est un rongeur de petite taille, légèrement inférieure à celle de la Souris domestique. Museau pointu, yeux noirs peu saillants, oreilles oblongues dépassant nettement du pelage sont des caractéristiques communes avec la Souris domestique. La queue, relativement courte, est glabre contrairement à celle des mulots qui est parsemée de poils sur toute la longueur. Selon les auteurs, la couleur de la queue est également assez variable, elle est généralement de couleur plutôt rosée lie de vin

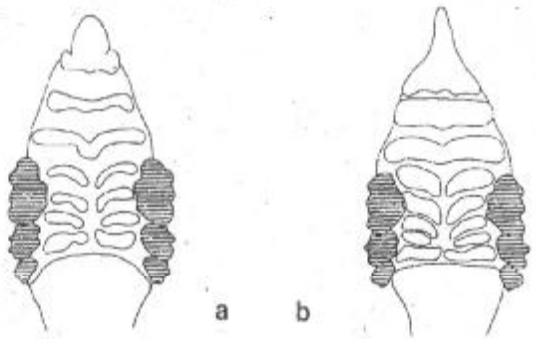


Fig. 3 : Plis palatins de: a. *Mus spretus* et b. *Mus musculus domesticus* (d'après Orsini 1982, Macholán 1996a).

(Orsini *et al.* 2001). Comme chez la Souris domestique, la femelle porte cinq paires de mamelles, dont trois sont situées en position pectorale et deux en position inguinale.

Les plis palatins (formés par la muqueuse du palais) permettent de différencier les individus des deux espèces (fig. 3). *M. m. domesticus* possède sept rangées de plis palatins bien différenciés et *M. spretus* généralement six (une septième rangée de plis, réduite, est parfois observée entre les deux dernières rangées postérieures) (Orsini 1982, Macholán 1996a) ; ce nombre peut être localement variable, comme dans les environs de Málaga (Palomo *et al.* 1983).

Taille, poids

La Souris d'Afrique du Nord est de taille sensiblement égale ou légèrement plus petite que la Souris grise. Elle se distingue par sa tête moins développée, un museau moins allongé et des pattes postérieures plus courtes (tabl. 1).

L'examen attentif de la queue constitue toutefois le moyen le plus objectif de déterminer l'espèce. La queue de *M. spretus* est plus claire, plus fine et surtout plus courte que celle de *M. m. domesticus* : le rapport de la longueur de la queue sur la longueur tête + corps est particulièrement discriminant. Ce rapport est plus faible pour la Souris d'Afrique du Nord (0,60 - 0,80 en France, 0.48 - 0.99 en Algérie) que pour la Souris domestique (0,75 - 1,05 en France, 0.93 - 1.31 en Algérie).

Comme chez de nombreuses espèces de rongeurs, la morphologie du bassin est caractéristique du sexe (Palmquist *et al.* 1990), une fonction discriminante calculée avec six

mensures de la ceinture pelvienne permet de classer 98% des individus. Par ailleurs une relation allométrique permet de prédire le poids des animaux à partir de la longueur des os longs, de l'omoplate ou du bassin (Vargas 1985).

Pelage

Mus spretus possède un pelage court, lisse et doux de couleur gris brunâtre sur le dos (avec souvent une touffe de poils blancs derrière l'oreille), gris à blanc sur le ventre selon les origines (Rode 1948, Orsini 1979). La coloration du pelage dorsal s'obscurcit progressivement du nord au sud de l'Espagne (Palomo *et al.* 1983), elle est plus rousse chez les souris du nord du Maroc (Palomo *et al.* 1985) et s'éclaircit dans le sud (les individus capturés dans les steppes du sud tunisien étaient de couleur isabelle, Bernard 1969).

A peu près 20% du pelage est formé par des poils longs ou jarres, 80% sont des poils laineux ou bourre. Les différents types de jarre et de bourre, quatre au total, ressemblent à ceux des autres Muridés. Les poils de jarre ont une moelle multisériée et des écailles en facettes en partie distale, une moelle bisériée et des écailles lancéolées en partie proximale. La structure médullaire des poils de bourre est unisériée, les écailles sont lancéolées sur la partie proximale, pavimenteuses sur la partie distale (Palomo 1988).

Le premier pelage est acquis au nid, il est intégral à l'âge de trois semaines (Palomo & Vargas 1988a, Antuñez *et al.* 1990). Les souris sortent alors du nid de façon sporadique (España *et al.* 1985). Peu de temps après avoir définitivement abandonné le nid, soit entre le 31ème et le 42ème jour de vie, commence la première mue régulière, qui démarre sur le ventre (Palomo & Vargas 1988a). Cette mue juvénile a une durée moyenne approximative de 14 jours.

Ce pelage est éphémère ; après une quinzaine de jours, les souris subissent une deuxième mue, totale et régulière. Commencée à 8-10 semaines, cette mue intermédiaire se termine vers 12-14 semaines (Antuñez *et al.* 1990). Les animaux présentent alors un troisième pelage qui est déjà un pelage d'adulte ; les souris sont sexuellement actives. La densité du pelage décroît avec les mues successives, ce qui laisse à penser qu'elles sont liées à des problèmes de thermorégulation, toutefois l'augmentation de la longueur et de la largeur de chaque type de poils du premier au troisième pelage pourrait compenser la perte de densité (Vargas *et al.* 1987b). Le pelage adulte subit un nombre variable de mues irrégulières jusqu'à l'âge sénile

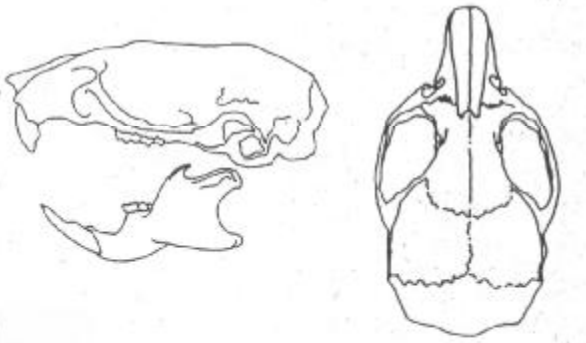


Fig. 4 : Morphologie crânienne de *Mus spretus* (d'après Orsini *et al.* 1982).

(Palomo & Vargas 1988b), des animaux en mue sont observés toute l'année, avec toutefois des pourcentages plus élevés en mars-mai et octobre-novembre.

Morphologie crânienne et dentaire

Le crâne est fragile, rond, avec un rostre court, des crêtes faiblement développées et un zygomatique plat (fig. 4). Le profil antérieur de la plaque zygomatique est régulièrement arrondi chez *Mus spretus* alors qu'il est quasiment rectiligne chez *M. m. domesticus* (Orsini 1982) (fig. 5). L'absence de foramen nourricier sur la plaque zygomatique est également caractéristique. Le coefficient zygomatique (rapport de la largeur du ramus dorsal de l'arcade zygomatique sur la largeur de l'arcade zygomatique) est le meilleur moyen pour séparer les deux espèces dans la totalité de son aire de répartition. Ce coefficient est voisin de 0,80 chez *M. spretus* et de 0,50 chez *M. m. domesticus* (Darviche & Orsini 1982, Cassaing 1982, Orsini *et al.* 1982, Palomo *et al.* 1983, 1985). Enfin, la forme de la suture entre l'aile ventrale du pariétal et le squamosal est un critère efficace mis en évidence par Marshall & Sage (1981) mais rarement utilisable sur les crânes issus de pelotes. A partir des mensurations crâniennes et mandibulaires des formules discriminantes ont été proposées indépendamment par Gerasimov *et al.* (1990) pour l'Europe, Engels (1980) et

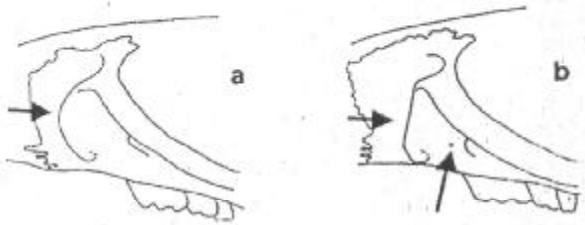


Fig. 5 : Forme de la plaque zygomatique et emplacement du foramen nourricier : a. *M. spretus*, b. *M. m. domesticus* (d'après Orsini 1982).

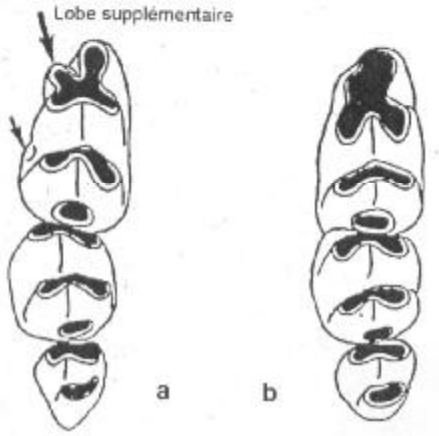


Fig. 6 : Molaires inférieures de : a. *Mus spretus* et b. *Mus musculus domesticus* (d'après Darviche & Orsini 1982).

Macholán (1996a) pour l'Europe et le Maroc, Khammes *et al.* (sous presse) pour l'Algérie.

La formule dentaire est : 1/1I, 0/0C, 0/0P, 3/3M. L'incisive supérieure, jaune orangé à son extrémité, présente une encoche sub-apicale peu prononcée, mais ce caractère varie selon les individus. La première molaire supérieure (M^1) a trois racines et une couronne plus longue que celle des deux autres molaires. Le tubercule T7 y est absent, contrairement aux genres *Apodemus* (quatre racines à la M^1) et *Micromys* (cinq racines à la M^1). *M. spretus* présente des dents jugales plus grandes que *M. m. domesticus*. Les longueur et largeur de la première molaire inférieure différencient les deux espèces ; la combinaison de ces deux mesures permet une bonne discrimination. La boucle antérieure de la première molaire inférieure (M_1) a un aspect tétralobé chez *M. spretus*, trilobé chez *M. m. domesticus* (fig. 6). Les troisièmes molaires sont de très petite taille.

Selon Palomo *et al.* (1983) la table d'usure des molaires de la mâchoire supérieure permet de déterminer des classes d'âge (O à VI) dont les premières sont validées par les mues régulières.

Caryotype, isolement génétique

Le caryotype de la Souris d'Afrique du Nord compte 20 paires de chromosomes acrocentriques (2n= 40, Matthey 1955, Gropp *et al.* 1972, Winking *et al.* 1980, Cano *et al.* 1984).

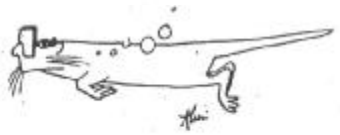
Bonhomme *et al.* (1978), ont trouvé que *M. musculus* et *M. spretus* donnent des hybrides de F1 parfaitement viables, mais du fait de l'agressivité des mâles *spretus* envers les femelles *domesticus* en élevage, seul le croisement mâle *domesticus* x femelle *spretus* est observé et les mâles hybrides sont stériles, par défaut de spermiogenèse (Pelz & Niethammer 1978). De tels hybrides n'ont jamais été trouvés dans la nature, même dans les habitats où les deux espèces cohabitent de façon permanente. Mais comme au moins les femelles de F1 sont fertiles, une introgression est théoriquement possible. Récemment, une analyse génétique multilocus basée sur des marqueurs protéiques, des microsatellites et le séquençage d'une portion de l'ADN mitochondrial, a montré que certaines populations de deux espèces sympatriques de souris *M. m. domesticus* et *M. spretus* présentent de manière répétée des signes d'introgression partielle, déjà observée au laboratoire (e.g. Greene *et al.* 2000). Malgré la stérilité des mâles hybrides et les incompatibilités génétiques partielles connues pour exister entre les génomes de ces deux espèces, des échanges génétiques même très limités restent donc possibles (Orth *et al.* 2002).

La stérilité des mâles hybrides est utilisée comme modèle en biologie de la reproduction et du développement (e.g. Fossella *et al.* 2000, Mayer *et al.* 2000, Elliott *et al.* 2001, El Shazly *et al.* 2001a,b, Kempermann & Gage 2002, Zechner *et al.* 2002).

Autres caractéristiques

Les mâles, tout comme les femelles, n'exhalent pas l'odeur musquée caractéristique de la Souris domestique.

Depuis peu *Mus spretus* est utilisée comme bio-indicateur potentiel de la pollution (Ieradi *et al.* 1998) par les métaux lourds (Cr, Mn, Fe, Cu, Zn, Se) par l'étude des éryhtrocytes (Tanzarella *et al.* 2001), des leucocytes (Festa *et al.* 2003) et aussi de l'asymétrie fluctuante des caractères dentaires (molaires), qui permet de mesurer le stress écologique surtout quand le niveau de contamination est faible. La comparaison de *M. spretus* provenant d'un milieu pollué et d'un autre non pollué, dans le centre du Portugal, a révélé une réduction de la taille des dents et une augmentation de l'instabilité de développement (Nunes *et al.* 2001a). Par ailleurs, les souris du milieu pollué ont un poids plus faible, des reins et une rate moins lourds et une concentration en hémoglobine plus élevée que les souris du milieu non pollué (Nunes *et al.* 2001b).Ce statut de bio-indicateur de toxicité environnementale a été confirmé par le dosage des taux de métaux lourds et d'enzymes antioxydantes dans le foie (Ruiz *et al.* 2001, Lopes *et al.* 2002).



Ecoéthologie - Ecophysiologie

Habitat

Mus spretus n'est jamais commensale de l'Homme, même si elle s'introduit occasionnellement dans des constructions isolées. Elle vit dans les campagnes (cultures, vergers, matorral et forêt), toutefois l'étude de la succession des faunes de micromammifères dans divers milieux méditerranéens (Fons *et al.* 1988) a révélé que la Souris d'Afrique du Nord est une espèce des zones découvertes, qui n'est jamais fréquente en forêt et dont la présence est irrégulière dans le maquis. En Languedoc et Provence; elle fréquente de préférence les endroits les plus secs, au sol léger, les collines parcourues de murets de pierres sèches, anciennement plantées d'oliviers et plus au moins envahies d'une maigre végétation (Thym et Brachypode rameux) (Orsini 1979). Au Portugal, évitant boisements et chemins, elle occupe préférentiellement les prairies et steppes où buissons, ronces et bois morts lui procurent des abris (Gray *et al.* 1998). En Espagne, l'espèce est particulièrement abondante dans les plantations de canne à sucre *Sacharum officinarum* (Antuñez *et al.* 1990). Au Maghreb, son habitat est caractérisé par un fort recouvrement herbacé et un faible recouvrement de ligneux, contrairement au Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (Khidas 1998, Khidas *et al.* 1999). Les plus grandes densités sont observées dans les cultures, elle est même strictement cantonnée aux zones cultivées dans le sud, notamment dans les oasis.

Les besoins hydriques très faibles de la Souris d'Afrique du Nord lui permettent de survivre là où la Souris domestique est éliminée (Douchement 1979). Par contre, dans les biotopes humides (ripisylve, bordure des étangs d'eau douce, cultures irriguées) quand il y a compétition avec la Souris domestique, elle semble systématiquement évincée (Orsini 1982). Dans la région de Montpellier, *M. spretus* occupe les biotopes les plus arides: les landes, les garrigues à Chêne kermès (*Quercus coccifera*), les tomillares, les jeunes pinèdes avec sous bois, les cultures traditionnelles en terrasses, les vignobles ainsi que les bords des marais halophiles physiologiquement secs (Orsini *et al.* 1982).

Terrier et réserves

Grâce à ses caractéristiques physiologiques *Mus spretus* est adaptée pour résister aux contraintes de sécheresse estivale, mais il semble qu'en contrepartie elle nécessite de disposer de réserves suffisantes pour faire face à des conditions extrêmes. Ainsi elle recherche un abri ou un terrier où une humidité relative est conservée et une surface garantissant des réserves énergétiques importantes (Cassaing & Croset 1985). Dans les plantations de canne à sucre du sud de l'Espagne, les terriers sont situés à l'intérieur des parcelles, sous des monticules à plusieurs ouvertures ; le réseau souterrain développé entre les racines n'affecte pas les plantes (Palomo 1990).

Les Souris d'Afrique du Nord ne construisent pas de grands nids, contrairement aux souris commensales, même après un transfert en ambiance froide (Pouliquen-Young 1994).

Rythme d'activité

La Souris d'Afrique du Nord est essentiellement nocturne (Vargas *et al.* 1987a, Metcheva *et al.* 1994a), mais le rythme d'activité est corrélé à la photopériode et à la température du milieu. L'amplitude de la période totale d'activité croît proportionnellement à la durée de la nuit., au contraire l'élévation de la température moyenne diurne la réduit. En hiver, les auteurs ont constaté une activité diurne notable, mais pendant la période de reproduction printanière et estivale, les souris sont presque exclusivement nocturnes. L'activité est maximale tout de suite après le crépuscule et peu avant l'aube.

Domaine vital, territorialité

L'étude en Languedoc a montré que mâles et femelles adultes de *Mus spretus* sont significativement plus souvent capturés au même emplacement, preuve d'un attachement à un espace. Toutefois une grande variabilité a été observée au cours du cycle annuel : les mâles et les femelles étaient largement associés en mars et en septembre, tandis que l'association femelle-jeune était surtout fréquente en juin (Cassaing & Croset 1985). La sédentarisation des mâles, particulièrement les plus âgés, au début de la reproduction printanière, est le premier indice d'une organisation territoriale. L'agressivité moyenne élevée dans les populations âgées et en faible densité (Cassaing 1982) est un deuxième indice. Les autres indices de territorialité sont : la disparition d'un certain nombre de mâles en début de période de reproduction et une forte agressivité contre tout individu non familier révélée au laboratoire. Les mâles territoriaux occupent seuls ou avec une femelle (et éventuellement leurs jeunes) de grands domaines (Auffray *et al.* 1991). Lorsqu'un seuil de densité est atteint (10 ind/ha en garrigue), la dispersion des jeunes est bloquée, les mâles dominants inhibent la reproduction des

autres mâles, en général plus jeunes, ou éliminent leurs concurrents et se reproduisent avec une seule femelle, la territorialité est associée à une hiérarchie de dominance. Ce comportement a été confirmé par des observations en enclos (Cassaing 1984).

Au laboratoire, l'hypothèse d'une territorialité forte a été réfutée par une série d'expérimentations avec des animaux récemment capturés (Hurst *et al.* 1994, 1996). En enceinte confinée, les mâles adoptent un comportement agressif ou défensif (postures de soumission ritualisées) en présence d'un autre mâle familier ou d'un voisin, un comportement essentiellement agressif envers des mâles éloignés (et un comportement ambivalent face à des femelles, Hurst *et al.* 1994). L'hypothèse d'une hiérarchie de dominance est confortée par le comportement des souris après confrontation dyadique. Alors qu'à l'introduction dans un dispositif expérimental tous les animaux recherchent les sites occupés par des congénères, qu'ils identifient notamment par un marquage odorant lié aux fèces (Hurst & Smith 1995, Hurst *et al.* 1996), après un premier contact, les mâles dominés évitent les sites occupés par les mâles dominants (Hurst *et al.* 1997). Cette hiérarchie est essentiellement liée au poids respectif des protagonistes, avec un avantage au plus lourd (Hurst *et al.* 1996).

Au Portugal, par radiolocalisation, Gray *et al.* (1998) ont évalué la surface des domaines vitaux à 343 ± 95 m2, mais 70% des localisations sont relevées dans 7% de cette superficie, le (ou les) coeur(s) du domaine. Les mâles résidents parcourent seulement un tiers de leur domaine en 24 heures, pourtant les domaines vitaux des mâles, qui occupent tout l'habitat disponible, ne sont pas recouvrants. Le domaine d'un mâle dominant recouvre les domaines vitaux d'au moins deux femelles qui seraient territoriales (Hurst *et al.* 1994), en particulier les femelles allaitantes qui apparaissent particulièrement agressives (Hurst *et al.* 1996).

Déplacements

Les déplacements journaliers, principalement évalués lors des sessions de capture-recapture, varient en fonction du milieu, mais aussi du sexe et de la saison. Sur le littoral, à Frontignan, les déplacements de *Mus spretus* sont relativement grands (112m en moyenne), nettement supérieurs à ceux de *M. m. domesticus* (32m). En garrigue, ils sont plus réduits (40m en moyenne) ; les moyennes les plus élevées, autour de 50m, sont notées en février et octobre alors que les densités sont faibles (Cassaing 1982, Cassaing & Croset 1985). En hiver, pendant la phase de croissance de la population, les mâles sont mobiles et les femelles sédentaires. Au printemps, la situation est inversée : les femelles sont très nomades bien que leurs déplacements instantanés soient réduits (autour de 22m). Enfin en été, le nomadisme est assez général.

Dans les champs de canne à sucre de la région de Málaga, le marquage par une poudre fluorescente a permis de mesurer les déplacements quotidiens des animaux (Palomo 1990). Ils sont en moyenne de 54,8m pour les mâles (n=10), 46,0m pour les femelles (n=6) et seulement 27,8m pour les jeunes (n=6). Ces déplacements sont plutôt rectilignes en l'absence de tapis herbacé, très sinueux lorsque le sol est recouvert par la végétation. Les souris montent sur les tiges jusqu'à un mètre environ. Des déplacements plus importants ont été observés en liaison avec les travaux agricoles (Vargas *et al.* 1984a).

Utilisation des ressources

Le régime alimentaire de la Souris d'Afrique du Nord reflète plus les ressources du milieu qu'un préférendum. En Algérie, l'analyse du contenu de 24 estomacs a révélé que le régime alimentaire est composé essentiellement de graines et de fruits (Khammes 1998). Ces items sont toujours présents (fréquence d'occurrence Fa=100%) et comptent pour 93,6% du poids sec des aliments consommés. Les parties végétatives et les arthropodes (essentiellement les insectes) sont aussi recherchés (Fa=20,8% et 4,1% respectivement) mais ne représentent qu'un faible apport dans le régime.

En captivité elle consomme avidement lombrics, orthoptères et larves de coléoptères. Par une expérience de 13 jours portant sur deux souris de 15g et 17,5g, Orsini (1982) a observé que les glands peuvent constituer l'unique alimentation de *Mus spretus* ; la consommation moyenne journalière est alors de 1,35g de matière sèche par souris par jour.

Selon Orsini *et al.* (1982), *Mus spretus* peut survivre plusieurs mois sans dommage apparent en n'absorbant que de la nourriture sèche (graines de tournesol et aliments déshydratés pour rongeurs). Au laboratoire elle consomme en fait une fois et demi moins d'eau que les individus sauvages de *M. m. domesticus*, et deux fois moins d'eau que les souris de laboratoire (Douchement 1979).

Métabolisme et budget énergétique

Placée en régime sec sévère *Mus spretus* réduit rapidement ses flux sortants, ce qui lui

permet de se contenter d'un flux entrant réduit pour équilibrer sa balance hydrique (Sicart *et al.* 1985). Lors du retour à de meilleures conditions, les animaux retrouvent leur métabolisme initial, progressivement s'ils sont issus de populations vivant en milieu sec, rapidement s'ils proviennent d'une population de milieu "humide".

Le thermopréférendum de *M. spretus* est situé entre 8 et 14°C. Le plus faible taux métabolique (2,84 cm3 O_2/g/h) a été mesuré dans la zone de neutralité thermique, 32-33°C selon Górecki *et al.* (1990), 27-28°C selon Metcheva *et al.* (1994b) qui ont mesuré un taux métabolique de repos de 3,3ml O_2/g/h pour les mâles et 2,7ml O_2/g/h pour les femelles. La température corporelle, qui est maintenue stable jusqu'à une température ambiante de 5°C et décroît en dessous, fluctue légèrement avec l'activité de l'animal, avec un maximum au cours de la période nocturne (Metcheva *et al.* 1994a). *M. spretus* présente une faible adaptabilité au froid. Placées en ambiance froide (3-7°C), les souris ne modifient pas leur poids, ne construisent pas un nid plus épais, mais elles ingèrent plus de nourriture (ingestion qui peut atteindre 45% du poids corporel, Pouliquen-Young 1994). Par ailleurs, l'organisation sociale s'adapte à la situation, en effet le mâle dominant se positionne au fond du nid, sous la femelle reproductrice et les jeunes. Après acclimatation au froid, *M. spretus* conserve un métabolisme élevé (Cassaing *et al.* 1990). Ce résultat pourrait expliquer l'absence de cette espèce vers le nord (aire de répartition strictement méditerranéenne, Orsini *et al.* 1982) et en altitude (elle dépasse rarement 700m en Kabylie du Djurdjura, Khidas *et al.* 1999, même si elle a été ponctuellement capturée à 1600m, Kowalski & Rzebik-Kowalska 1991).

Enfin, lors d'un abaissement brusque de la température ou en l'absence de nourriture (ce qui intervient fréquemment l'été en région méditerranéenne), *M. spretus* peut entrer en léthargie : sa température rectale, habituellement voisine de 34°C, s'abaisse sans séquelle jusqu'à 16°C, avant de rapidement revenir à la valeur normale après réalimentation (Petter 1955).

Eléments de biologie des populations

Sex-ratio

La sex-ratio de *M. spretus* fluctue de façon notable selon la localisation géographique (Vargas *et al.* 1984a) et au cours des saisons (Cassaing & Croset 1985). Ainsi en Espagne, en janvier, le pourcentage de mâles peut varier de 31 à 56% (tabl. 2), à Guadalhorce (Málaga) il atteint même 60% (Vargas *et al.* 1984a). A Murviel (Languedoc), un surplus de mâles (ou un déficit en femelles) est aussi observé en automne et hiver (tabl. 3). Au printemps, les pertes sont sensiblement, mais non significativement, plus fortes chez les mâles que chez les femelles, ce qui tend à rééquilibrer la sex-ratio. En été, il y a un recrutement apparent plus important en mâles, correspondant peut-être plus à la disparition d'un certain nombre de femelles (Cassaing & Croset 1985).

A Guadalhorce, la sex-ratio est globalement en faveur des mâles (61,14% pour 488 souris capturées sur toute l'année), sauf chez les juvéniles qui comptent 56,9% de femelles. D'ailleurs, la sex-ratio est minimale (50%) en pleine saison de reproduction (fig. 7), puis remonte en automne (Vargas *et al.* 1984a). Le décalage observé entre les deux populations étudiées sur plus d'un cycle annuel tient à la différence entre les périodes d'activité sexuelle, certains mâles, sans doute victimes de la compétition intrasexuelle, disparaissant avec la reprise de la reproduction, alors que les femelles seraient affectées par une mortalité plus élevée pendant la gestation et la lactation.

Reproduction

La période de reproduction de *Mus spretus* est étroitement liée à la disponibilité en eau et au développement de la végétation avec deux

Tabl. 2 : Sex-ratio dans différentes populations de *M. spretus* d'Espagne (d'après Vargas *et al.* 1984a).

Localité	Mois	Activité sexuelle	% mâles	Effectif
Villanueva de Sigena (Huesca)	Janvier	Inactifs	0,53	96
Cazorla (Jaén)	Janvier	Inactifs	0,56	27
Mérida (Badaloz)	Janvier	Début d'activité	0,31	13
Ronda (Málaga)	Janvier	Début d'activité	0,42	12
Casarabonela (Málaga)	Février - mars	Début d'activité	0,73	15
Torre del Mar (Málaga)	Mai	Actifs	0,79	14

possibles périodes de repos en été et/ou en hiver. Aux Iles Baléares, l'arrêt de reproduction est plus marqué en été qu'en hiver. Cette observation est à rapprocher de l'arrêt estival de la reproduction constaté en enclos chez des souris privées d'eau (Orsini *et al.* 1982).

Au contraire, dans les plantations de canne à sucre du sud de l'Espagne (région de Málaga), où la nourriture est abondante l'été, la reproduction commence au début de mars et se termine à la fin de novembre, avec deux périodes d'intensité maximale (femelles gestantes), l'une en avril-mai, l'autre en août-septembre (Vargas *et al.* 1984b, 1986, 1991). En hiver, l'activité sexuelle est pratiquement nulle, les gestations sont sporadiques et la plupart des mâles adultes montrent des réductions marquées des testicules et des vésicules séminales (Antuñez *et al.* 1990). Si la nourriture est abondante, l'activité sexuelle peut être continue. Un cycle semblable a été observé dans les orangeraies de la région de Valencia (Casas 1977 *in* Cassaing 1982) et dans les cultures maraîchères de la Medjerda en Tunisie où la reproduction s'étale essentiellement de février à juillet (Bernard 1965).

Dans les garrigues du sud de la France, l'importance de la glandée et la conservation des glands au sol ont une influence déterminante sur l'intensité et la durée de la période de reproduction. Bloquée en période estivale, elle démarre avec la glandée et/ou les premières pluies. Le nombre de reproducteurs sera d'autant plus grand que la glandée sera importante, conséquence d'un été doux et relativement pluvieux. Les couples formés en début d'automne se reproduisent jusqu'à fin janvier pendant les hivers secs, propices à la conservation des glands (Orsini 1982, Orsini *et al.* 1982). La proportion d'individus actifs est encore de 30% mais la reproduction marque un arrêt en février-mars (Cassaing & Croset 1985), elle reprend avec la fructification des graminées avant de s'arrêter en août (Orsini *et al.* 1982).

L'effectif des portées est assez homogène, d'une moyenne de 5,2 embryons aux Iles

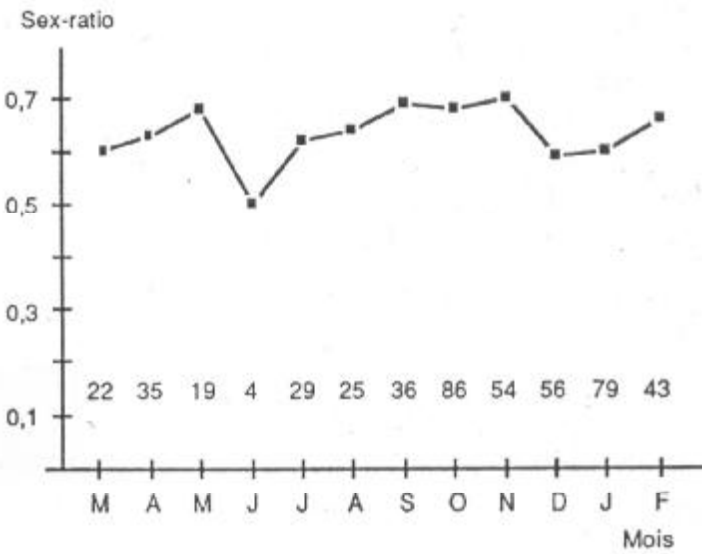


Fig. 7 : Variations mensuelles de la sex ratio de population de *M. spretus* de Guadalhorce (d'apr Vargas *et al.* 1984a)

Baléares, il s'élève à 5,3 dans les régions de Málaga et Granada et 5,8 dans les environs de Cadiz. Le nombre de jeunes dépend de l'âge de la mère, les femelles primipares élevant moins de jeunes que les femelles multipares, et de la densité de population, l'effectif des portées se réduisant avec l'augmentation de la population (Vargas *et al.* 1986).

Structure, densité et cinétique de la population

La structure et la densité des populations de *Mus spretus* varient au cours de l'année en fonction de l'intensité de la reproduction et de la mortalité différentielle des sexes. Dans le sud de l'Espagne, de février à avril, la population est composée d'individus adultes âgés responsables du premier pic de reproduction (fig. 8). Le nombre de jeunes augmente significativement en mai-juin, les individus séniles disparaissent entre juillet et octobre. Pendant l'hiver seuls sont capturés des adultes et des jeunes nés en automne (Antuñez *et al.* 1990). Avec une longévité de 14-15 mois, comme en France (Cassaing & Croset 1985), aucun individu ne survit à un second hiver (Vargas *et al.* 1984a).

Tabl. 3 : Caractéristiques de la population de *M. spretus* en garrigue à Murviel (France) en 1980-1981 (d'après Orsini 1982, Cassaing & Croset 1985).

Dates	Février	Mai	Octobre	Mars	Juin	Septembre
Nombre estimé	42	16	31	107	124	111
Densité / ha	3,5	1,3	2,5	10,6	11,5	10,0
Distance de recapture (en m)	48,0 (18)	21 (1)	53,1 (11)	17,2 (29)	28,9 (33)	33,0 (36)
Sex ratio	1	0,75	2,57	1,47	1	1,44
Souris sexuellement actives	5,3%	71,4%	44,0%	30,4%	51,3%	35,9%

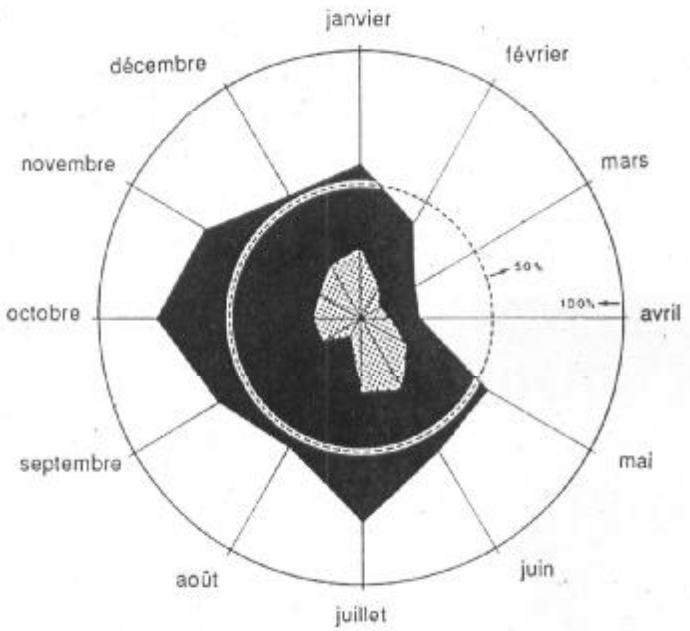


Fig. 8 : Dynamique temporelle de la structure d'une population espagnole de *M. spretus* (d'après Antuñez *et al.* 1990). Age des animaux : en pointillés - jusqu'à 8 semaines, en noir - de 8 semaines à 6 mois, en blanc - plus de 6 mois.

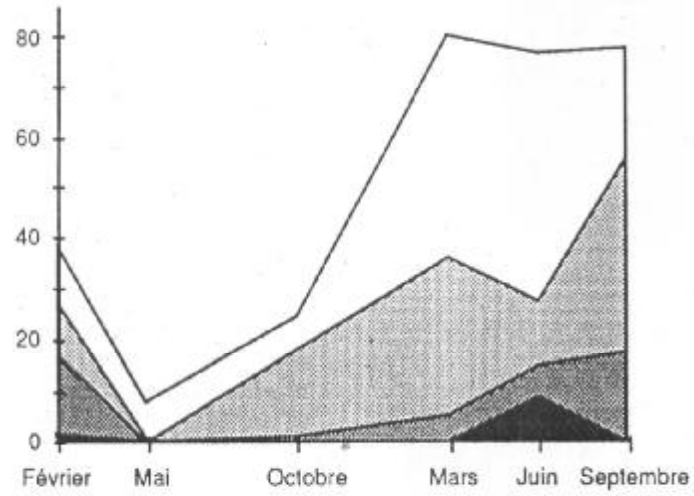


Fig. 9 : Structure de la population de *M. spretus* en garrigue à Murviel (France) en 1980-1981 (d'après Cassaing 1982) : en noir - jeunes de moins d'un mois (poids < 7,5g), en pointillés serrés - juvéniles de 1 à 3 mois, en pointillés lâches - subadultes de 2 à 5 mois, en blanc - adultes (dont toutes les femelles gestantes ou allaitantes).

Dans le Languedoc, l'espérance de vie moyenne est au mieux de 4 mois (souris nées en octobre), pour une longévité moyenne de 11 mois (Cassaing 1982).

A Doñana, avec 8 à 35 individus / ha en fonction de la couverture végétale, la densité atteint son maximum de novembre à février ; elle est minimale au printemps (Antuñez *et al.* 1990). En garrigue dans le Languedoc, la densité varie selon les années (tabl. 2) avec une valeur maximale de 11,5 individus / ha en juin 1981 (Cassaing & Croset 1985). Le taux de disparition est assez faible pendant l'hiver (12% mensuel), il devient élevé au printemps (26%) et en été (30%) (Cassaing & Croset 1985). Ce taux estival est associé à une restructuration spatiale totale tandis que les individus anciens (de l'année précédente) disparaissent (fig. 9).

Interactions avec d'autres espèces

Compétition

Possiblement confondues à cause de leur mode de vie sauvage et de leur ressemblance morphologique (pelage clair, queue courte), *Mus spretus*, *M. spicilegus* et *M. spretoides* sont des espèces allopatriques. La seule souris qui vive en sympatrie avec *M. spretus* est *M. musculus domesticus*, dont l'aire de répartition englobe totalement celle de la Souris d'Afrique du Nord. Une compétition directe et indirecte s'est instaurée avec l'arrivée plus tardive de la Souris domestique dans l'ouest du bassin méditerranéen. Ainsi, dans les gisements néolithiques de Mallorca, l'arrivée *de M. m. domesticus* se traduit par une réduction de la taille des dents corrélativement à une augmentation de la taille des dents de *M. spretus* (Thaler 1986). Ce déplacement de caractère suggère une compétition interspécifique indirecte. Les exemples de compétition directe sont encore plus documentés.

Si la Souris d'Afrique du Nord n'est jamais commensale de l'homme, des populations de Souris domestique vivent à l'extérieur en région méditerranéenne dans les biotopes humides (ripisylve, bordure des étangs d'eau douce, cultures irriguées) et dans les zones littorales sableuses du Midi de la France, du Languedoc à la Camargue, mais pas dans les grandes étendues de garrigue (Orsini 1979, Orsini *et al.* 1982, Cassaing & Croset 1985). La forte aridité qui règne plusieurs mois de l'année dans ce milieu pourtant anthropisé, due à la sécheresse estivale et à la nature rocheuse calcaire des terrains, peut suffire à expliquer cette absence. Pour les autres biotopes, des phénomènes de compétition interspécifique pourraient expliquer la distribution locale des deux espèces. Lors de rencontres dyadiques en laboratoire, les mâles de *M. spretus*, issus de couples isolés depuis plusieurs semaines, très agressifs (23,6 actes d'agression *vs* 7,5 pour *M. m. domesticus* en rencontre intraspécifique), présentent une très nette supériorité individuelle, malgré une masse

Tabl. 4 : Abondance (en pourcentage) de *Mus spretus* et *M. m. domesticus* dans le régime alimentaire de la Chouette effraie (*Tyto alba*) dans le bassin méditerranéen occidental : A - Centre de la France, B - Camargue et Petite Camargue, C - Région méditerranéenne française (Orsini 1982), D - Nord-ouest de l'Espagne (Brunet-Lecomte & Delibes 1984), E - Nord-est de l'Espagne (Moreno & Rey 1980 *In* Vargas *et al.* 1988), F - Centre du Portugal (Madureira 1979), G - Sud de l'Espagne (Vargas *et al.* 1988), H - Maroc septentrional (Aulagnier *et al.* 1999) (* : pas d'identification spécifique pour toutes les localités, mais 90% au moins de *M. spretus* pour le sud de l'Espagne).

Régions	A	B	C	D	E	F	G	H
Nombre de stations	20	16	30	44	24	11	17	32
Nombre de vertébrés	14943	2886	5904	8807	9954	2605	32007	16466
M. spretus	0%	0,9%	15,4%	44,6%	29.6%*	32,2%*	45,9%*	61,3
M. m. domesticus	0,9%	31,6%	4,8%	1,9%				2,1%

corporelle inférieure (Cassaing 1984). Cette agressivité, moins marquée chez les animaux testés au lendemain de leur capture (Gray & Hurst 1997) et chez les femelles (Hurst *et al.* 1997, Suchomelova *et al.* 1998), varie avec la densité de population et l'âge des individus (cf. § territorialité). Pourtant une population enclose de *M. spretus* a été confinée par *M. m. domesticus* et a cessé de se reproduire (Orsini *et al.* 1982), les femelles non gravides et obèses en fin d'expérience ont manifestement subi un stress psycho-physiologique qui les rend inaptes à la reproduction (Cassaing 1984). En milieu naturel, des cas de syntopie sont observés. Cassaing & Croset (1985) rapportent l'exemple du domaine exploité par un couple de *M. spretus* et ses jeunes qui englobe celui d'un groupe de *M. m. domesticus*, les individus des deux espèces ne paraissant pas affectés par la compétition. Le seul ajustement observé était une réduction de la surface du domaine de *M. m. domesticus*. Cette espèce généraliste présente une forte plasticité et colonise facilement de nouveaux espaces, alors que *Mus spretus*, attirée par la présence de congénères, apparaît plus attachée à un espace (Hurst *et al.* 1996). En revanche, par ses caractéristiques physiologiques (Orsini *et al.* 1982, Sicart *et al.* 1985, Cassaing *et al.* 1990), elle apparaît plus spécialisée et plus adaptée au biome méditerranéen. Le résultat de la compétition entre les deux souris semble dépendre essentiellement de la qualité de l'habitat occupé, *M. spretus* dominant *M. m. domesticus* seulement dans les milieux les plus secs.

La compétition directe avec le Mulot sylvestre devrait être réduite car ce dernier est toujours peu abondant dans les milieux ouverts, alors que la Souris d'Afrique du Nord n'est jamais fréquente en forêt (Fons *et al.* 1988, Khidas *et al.* 1999, 2002). Toutefois, dans un maquis de Chêne vert, une inhabituelle abondance *de Mus spretus* s'est traduite par une drastique réduction locale des populations de Mulot (Orsini 1982). De même, après incendie, le pic de population de souris, observé deux ans après le passage du feu, coïncide avec une diminution très marquée du nombre de mulots (Fons *et al.* 1988). Ce modèle compétition / succession peut certes s'expliquer par les exigences différentes des deux espèces à l'égard du couvert végétal, mais une compétition active ou passive vis à vis de la nourriture ne saurait être exclue. Inversement, en garrigue, une population de Souris d'Afrique du Nord a présenté des effectifs inférieurs à ceux du Mulot sylvestre, signe d'une limitation par régulation sociale (Cassaing 1982). De même, à Doñana, Camacho & Moreno (1989) ont observé, à travers les densités de population qui varient en sens inverse, que les mulots, qui occupent surtout les pinèdes et les dunes, repoussent les souris dans les marais soumis à des inondations périodiques, ce qui semble attester d'une compétition pour le moins indirecte.

Prédation

La Souris d'Afrique du Nord entre dans le régime alimentaire de plus d'une douzaine de prédateurs, surtout des Mammifères et des Oiseaux. Dans son aire de répartition *M. spretus* constitue entre 9 et 75% du régime du Chat forestier *Felis silvestris*, de la Mangouste *Herpestes ichneumon*, de la Genette *Genetta genetta*, du Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* et des chouettes chevêche *Athene noctua*, hulotte *Strix aluco* et effraie *Tyto alba*.

L'abondance des souris, essentiellement *M. spretus*, dans le régime alimentaire de la Chouette effraie est une constante dans le milieu méditerranéen (Orsini 1982, Vargas *et al.* 1988, Aulagnier *et al.* 1999, Temme 2002, tabl. 4). La prédation, qui est exercée principalement sur les

individus adultes, plus mobiles, et plus particulièrement ceux qui sont atteints de malformation (Vargas *et al.* 1988), est variable d'une station à une autre (21,5% des proies à Moulay Bou Selham et 86,7% à Tiflet, Aulagnier *et al.* 1999), voire en fonction des saisons (par exemple 21,5% en été contre 60,8% au printemps à El Padul de Granada, Vargas *et al.* 1982) et des années pour un même site (de 6 à 95% à Settat, Saint Girons & Thouy 1978, Thouy 1984). En effet ce prédateur, relativement opportuniste, consomme préférentiellement les proies les plus abondantes localement (parfois des oiseaux) tout en les sélectionnant d'après leur taille, voire leur appétence. Le pourcentage de souris chute avec l'altitude, avec par exemple seulement 6,7% en montagne (altitude moyenne 1100m) contre 45,9% en plaine (à 700m) dans la cuenca del Duero (Brunet-Lecomte & Delibes 1984), ce qui correspond cette fois à une raréfaction de l'espèce.

En Espagne le Grand-duc (*Bubo bubo*) et le Moyen-duc (*Asio otus*) consomment aussi localement nombre de *M. spretus* : par exemple 22,1% (sur 2558 proies) dans le régime du premier en Navarra (Doñazar 1989) et 57,0% (sur 6249 proies) dans celui du second dans la région de Granada (Corral *et al.* 1979).

Parasites

Les puces (Siphonaptères) les plus associées à *Mus spretus* (Beaucournu & Launay 1990) sont : *Echidnophaga murina*, *Leptopsylla algira*, *Stenoponia tripectinata* et *Rhadinopsylla beillardae*, auxquelles s'ajoutent parfois *Typhloceras favosus*, *Leptopsylla segnis*, *Nosopsyllus barbarus*, *N. fasciatus*...

Dans la région de Barcelona, la prévalence de parasites externes était de 92,5% (n=67 souris) dans l'étude de Carrió *et al.* (1997) qui ont aussi identifié un Anoploure : *Hoplopleura captiosa* (35,8%), et surtout des acariens astigmates : *Afrolistrophorus apodemi* (47,8% de prévalence, 233,1 de taux moyen de parasitisme) et *Xenoryctes krameri*, protostimates (Trombiculidae, 53,7%, 14,8) et mésostigmates : *Laelaps algirus* (53.7%, 5.3) et *Eulaelaps stabularis*. Sont absents les acariens *Glycyphagus hypudaei* et *Myobia multivaga*, bien représentés chez les souris du delta de l'Ebre (Gállego *et al.* 1992).

Pour les parasites internes, une étude réalisée au Portugal a révélé que sur 58 souris, 44 étaient infestées par des helminthes (Behnke *et al.* 1993). Dix espèces ont été identifiées, cinq Nématodes : *Syphacia obvelata*, *Nippostrongylus brasiliensis*, *Aspiculuris tetraptera*, *Heterakis spumosum*, *Eucoleus bacillatus*, quatre Cestodes : *Taenia taeniaeformis*, *Hymenolepis microstoma*, *H. nana*, *H. diminuta*, et un Digène : *Brachylaemus* spp. Le comportement de transport de fèces dans la bouche (Hurst & Smith 1995) est particulièrement propice à l'infestation par les oeufs de *Syphacia obvelata*, le parasite qui présente la plus forte prévalence (46,6%).

Relations avec l'homme

Les rongeurs sont très souvent vecteurs de zoonoses. Selon Chastel *et al.* (1984), le bassin méditerranéen occidental est une région riche en vecteurs hématophages (tiques, moustiques, phlébotomes, culicoïdes) qui propagent de nombreux arbovirus. Les réservoirs les plus fréquents sont *Mus spretus* et *Apodemus sylvaticus*. Les dégâts aux cultures sont limités, toutefois en Tunisie Bernard (1965) rapporte des dommages causés aux cultures maraîchères (fèves, piments, tomates, artichauds), de nombreux légumes étant endommagés pour une quantité prélevée faible.

Avec l'utilisation des hybrides *Mus spretus* x *M. musculus domesticus* pour la cartographie génétique depuis Bonhomme *et al.* (1979) puis la comparaison des génomes, la Souris d'Afrique du Nord est devenu un modèle pour les études de génétique fondamentale (e.g. Rikke & Hardies 1991, Rikke *et al.* 1991, 1995, Narayanswami *et al.* 1992, Matsuda *et al.* 1993, Nishioka *et al.* 1993, Elango *et al.* 1996, Zhao *et al.* 1996, Hardt *et al.* 1999, Dey *et al.* 2000, Linardopoulos *et al.* 2000, Nagase *et al.* 2001, Purcell *et al.* 2001, Kim Sahn *et al.* 2003).

Sur le plan juridique, *Mus spretus* ne bénéficie d'aucun statut de protection. Malgré son aire de répartition limitée, elle n'est pas menacée.

Bibliographie

Alcover J.A., Gosálbez J. & Orsini P., 1985. *Mus spretus parvus* n.ssp. (Rodentia, Muridae) un ratolí nan de l'illa d'Eivissa. *Bol. Soc. Hist. nat. Balear*, 29 : 5-17.

Antuñez A., Vargas J.M., Sans-Coma V. & Palomo L.J., 1990. Quelques aspects du cycle biologique de *Mus spretus* au sud de la Péninsule Ibérique. *Vie Milieu*, 40(2/3) : 196-200.

Auffray J.C., 1988. Le commensalisme chez la souris domestique : origine, écologie et le rôle dans l'évolution chromosomique de l'espèce. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 170p.

Auffray J.C., Cassaing J. & Legendre S., 1991. Anthropisation et biosphère : impact de l'homme sur la guilde des souris et les communautés de Mammifères en Europe au Pléistocène et Holocène. *Bull. Soc. Préhist. fr.*, 88(4) : 1-7.

Aulagnier S., 1991. Zoogéographie des Rongeurs du Maroc : I. Gerbillidae et Muridae. *in* : M. Le Berre & L. Le Guelte (eds) : *Le Rongeur et l'espace - The rodent and its environment*. Chabaud, Paris, 309-321.

Aulagnier S. & Thévenot, M., 1986. Catalogue des Mammifères sauvages du Maroc. *Trav. Inst. Sci., Rabat, Sér. Zool.*, 41 : 1-163.

Aulagnier S., Thévenot M. & Gourvès J., 1999. Régime alimentaire de la Chouette effraie, *Tyto alba*, dans les plaines et reliefs du Maroc nord-atlantique. *Alauda*, 67(4) : 323-336.

Beaucournu J.C. & Launay H., 1990. *Faune de France. France et régions limitrophes. 76. Les puces (Siphonaptera) de France et du bassin méditerranéen occidental*. F.F.S.S.N., Paris, 490p.

Behnke J.M., Barnard C., Hurst J.L., McGregor P.K., Gilbert F. & Lewis J.W., 1993. The prevalence and intensity of infection with helminth parasites in *Mus spretus* from the Setubal Peninsula of Portugal. *J. Helminthol.*, 67(2) : 115-122.

Barnard J., 1965. Etude de populations de rongeurs dans les cultures de la vallée de la Medjerda. *Bull. Ec. natn. sup. Agro. Tunis*, 6 : 41-87.

Barnard J., 1969. Les Mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bull. Fac. Agro. Tunis*, 24/25 : 38-160.

Blas Aritio L., 1974. *Guía de campo de los Mamíferos españoles*. Omega, Barcelona.

Bonhomme F., 1986. Evolutionary relationships in the genus *Mus*. *Cur. Top. Microbiol. Immunol.*, 127 : 119-124.

Bonhomme F., 1992. Genetic diversity and evolution in the genus *Mus*. *in* : *Techniques for the genetic analysis of brain and behavior*. Elsevier, Amsterdam, 41-56.

Bonhomme F., Britton-Davidian J., Thaler L. & Triantaphyllidis C., 1978a. Sur l'existence en Europe de quatre groupes de Souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 287 : 631-633.

Bonhomme F., Martin S. & Thaler L., 1978b. Hybridation en laboratoire de *Mus musculus* L. et *Mus spretus* Lataste. *Experientia*, 34 : 1140-1141.

Bonhomme F., Benmehdi F., Britton-Davidian J. & Martin S., 1979. Analyse génétique des croisements interspecifiques *Mus musculus* L. x *Mus spretus* Lataste : liaison de Adh-1 avec Amy-1 sur le chromosome 3 et de Es-14 avec Mod-1 sur le chromosome 9. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 289 : 545-548.

Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J., Chapman V.M., Moriwaki K., Nevo E. & Thaler L., 1984. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. *Biochem. Genet.*, 22(3/4) : 275-303.

Boursot P., Jacquart T., Bonhomme F., Britton-Davidian J. & Thaler L., 1985. Différenciation géographique du génome mitochondrial chez *Mus spretus* Lataste. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 301 : 157-161.

Britton J. & Thaler L., 1978. Evidence for the presence of two sympatric species of mice (genus *Mus* L.) in southern France based on biochemical genetics. *Biochem. Genet.*, 16(3/4) : 213-225.

Britton J., Pasteur N. & Thaler L., 1976. Les souris du midi de la France : caractérisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 283 : 515-518.

Britton-Davidian J., 1985. Différenciation génique et chromosomique chez les souris *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*. Relations avec la distribution spatiale des populations. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 168p.

Britton-Davidian J., Benmehdi F. & Thaler L., 1978a. Premières données sur la systématique biochimique des souris (genre *Mus* L.) en Afrique du Nord. *Mammalia*, 42 : 513-515.

Britton-Davidian J., Ruiz Bustos A., Thaler L. & Topal M., 1978b. Lactate dehydrogenase polymorphism in *Mus musculus* L. and *Mus spretus* Lataste. *Experientia*, 34 : 1144-1145.

Brunet-Lecomte P. & Delibes M., 1984. Alimentación de la Lechuza común *Tyto alba* en la cuenca del Duero, España. *Doñana. Acta Vert.*, 11(2) : 213-229.

Cabrera A., 1911. Un nuevo ratón de Marruecos. *Bol. Real Soc. esp. Hist. nat.*, 11 : 554-556.

Cabrera A., 1914. *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Mus. Nac. Cienc. Nat., Madrid, XVIII + 441p.

Cabrera A., 1923. Sobre algunos ratones marroquiés. *Bol. Real Soc. esp. Hist. nat.*, 23 : 429-432.

Cabrera A., 1932. Los Mamíferos de Marruecos. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Ser. Zool.*, 57 : 1-363.

Camacho J. & Moreno S., 1989. Datos sobre la distribución espacial de micromamíferos en el Parque Nacional de Doñana. *Doñana Acta Vert.*, 16(2) : 239-245.

Cano J., Pretel, A., Grandfils R., Vargas J.M. & Sans-Coma V., 1984. Anzahl und Struktur der Chromosomen von *Mus spretus* Lataste, 1883 (Rodentia: Muridae) von der Iberischen Halbinsel. *Säugetierk. Mitt.*, 31 : 161-169.

Carrió J., Gállego M. & Gómez M.S., 1997. Estudio faunístico de los ectoparasitos de micromamíferos del Delta del Llobregat (Barcelona). *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 21(3-4) : 237-249.

Cassaing J., 1982. Les populations sauvages de souris du Midi de la France (*Mus domesticus* et *Mus spretus*) : Approche éthо-écologique et conséquences évolutives. Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 158p.

Cassaing J., 1984. Interactions intra et inter spécifiques chez les souris sauvages du midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* : conséquences sur la compétition entre les deux espèces. *Biol. Behav.*, 9 : 281-293.

Cassaing J., 1988. Structure spatiale de diverses populations de souris ouest-méditerranéennes (*Mus musculus domesticus* et *M. spretus*). *Sci. Tech. Anim. Lab.*, 13(2) : 111-114.

Cassaing J. & Croset H., 1985. Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty) du Midi de la France. *Z. Säugetierk.*, 50 : 271-284.

Cassaing J., Auffray J.C., Pouliquen O. & Croset H. 1990. Interactions comportementales et structure des populations de souris (*Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*) : modalités évolutives associées. *Bull. S.F.E.C.A.*, 5(2) : 61-70.

Castién E. & Gosalbez J., 1992. Distribución de micromamíferos (Insectivora y Rodentia) en Navarra. *Misc. Zool.*, 17 : 249-261.

Chastel C., Launay H., Le Lay G., Bailly-Choumara H., Hellal H., Valle M., Bach-Hamba D. & Beaucournu J.C., 1984. Petits Mammifères sauvages et arbovirus dans la région du bassin méditerranéen occidental. *in* : *VIII Colloque de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères "Pathologie et Mammifères sauvages"*. S.F.E.P.M., Paris, 63-83.

Corbet G.B., 1978. *The Mammals of the Palearctic region. A taxonomic review*. Brit. Mus. (Nat. Hist.) - Cornell Univ. Press, London - Ithaca, 314p.

Corral J.F., Cortés J.A. & Gil J.M., 1979. Contribución al estudio de la alimentación de *Asio otus* en el sur de España. *Doñana, Acta Vert.*, 6(2) : 179-190.

Darviche D. & Orsini P., 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques : *Mus spretus et Mus musculus domesticus*. *Mammalia*, 46(2) : 205-217.

Dey R., Barrientos A. & Moraes C.T., 2000. Functional constraints of nuclear-mitochondrial DNA interactions in xenomitochondrial rodent cell lines. *J. biol. Chem.*, 275(40) : 31520-31527.

Didier R. & Rode P., 1935. *Les Mammifères de France*. Lechevalier, Paris, 398p.

Didier R. & Rode P., 1944. Les micromammifères de la faune française. II. Rats, souris, mulots. *Mammalia*, 8 : 47-67.

Dobson M., 1998. Mammal distributions in the western Mediterranean : the role of human intervention. *Mammal Rev.*, 28(2) : 77-88.

Doñazar J.A., 1989. Variaciones geográficas y estacionales en la alimentación del Búho real (*Bubo bubo*) en Navarra. *Ardeola*, 36(1) : 25-39.

Douchement J., 1979. Etude sur l'écologie et l'éco-physiologie des petits mammifères (souris et mulots) de la région de Montpellier. D.E.A. Evolution & Biosystématique, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 65p.

Elango R., Riba L., Housman D. & Hunter K., 1996. Generation and mapping of *Mus spretus* strain-specific markers for rapid genomic scanning. *Mammal. Genome*, 7(5) : 340-343.

Ellerman J.R. & Morrison-Scott T.C.S., 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946*. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 810p.

Elliott R.W., Miller D.R., Pearsall R.S., Hohman C., Zhang Y.K., Polinski D., Tabaczynski D.A. & Chapman V.M., 2001. Genetic analysis of testis weight and fertility in an interspecies hybrid congenic strain for Chromosome X. *Mammal. Genome*, 12(1) : 45-51.

El Shazly S., Okano S., Asano A. & Watanabe T., 2001a. Developmental study of the different effects on the hybrid sterility of KitW and KitW-v alleles paired with KitS from *Mus spretus*. *Devel. Growth Diff.*, 43(5) : 611-617.

El Shazly S., Seo K.W., El Nahas A., Ables G., Asano A. & Watanabe T., 2001b. Male hybrid sterility of mice with the genomic region of the KitW mutation and the KitS allele from *Mus spretus*. *Biochem. Genet.*, 39(3-4) : 127-137.

Engels H., 1980. Zur Biometrie und Taxonomie von Hausmäusen (Genus *Mus* L.) aus dem Mittelmeergebiet. *Z. Säugetierk.*, 45(6) : 366-375.

Engels H., 1983. Zur Phylogenie und Ausbreitunggsgeschichte mediterraner Hausmäuse (Genus *Mus* L.) mit Hilfe von "Compatibilty Analysis". *Z. Säugetierk.*, 48(1) : 9-19.

España M., L.J. Palomo, E. Zamorano & Sans-Coma V., 1985. Uber Haarzechsel und Haarkleid von *Mus spretus* Lataste, 1883 (Rodentia, Muridae) aus Sudspanien. *Spixiana*, 8 : 1-16.

Faugier C., Issartel G. & Jacob L., 1989. *Animaux sauvages de l'Ardèche. Mammifères*. G.V.E.R.V., Privas, 150p.

Fayard A. & Erome G., 1976. *Mus musculus spretus* en Ardèche. *Mammalia*, 40(4) : 689-690.

Festa F., Cristaldi M., Ieradi L.A., Moreno S., & Cozzi R., 2003. The Comet assay for the detection of DNA damage in *Mus spretus* from Doñana National Park. *Environ. Res.*, 91(1) : 54-61.

Flynn L.J. & Jacobs L.L., 1982. Effects of changing environments on Siwalik rodent faunas of northern Pakistan. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 38 : 129-138.

Fons R., Grabulosa I., Saint Girons M.C., Galan-Puchades M.T. & Feliu C., 1988. Incendie et cicatrisation des écosystèmes méditerranéens dynamique du repeuplement en micro-mammifères. *Vie Milieu*, 38(3/4) : 259-280.

Fons R., Libois R. & Saint Girons M.C., 1980. Les micro-mammifères dans le département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie Milieu*, 30 : 285-299.

Fosselia J., Samant S.A., Silver L.M., King S.M., Vaughan K.T., Olds-Clarke P., Johnson K.A., Mikami A., Vallee R.B. & Pilder S.H., 2000. An anoxemal dynein at the Hybrid Sterility 6 locus : implications for t haplotype-specific male strenility and the evolution of species barriers. *Mammal. Genome*, 11(1) : 8-15.

Gaisler J., 1983. Mammifères de la région sétifienne. *Bull. Zool. Agro. Inst. Nat. Agro., El-Harrach*, 8 : 32-36.

Gállego M., Gòomez M.S., Portús M. & Gállego J., 1992. Estudio ectoparasitológico (Acarina, Insecta) de los Insectívoros en Cataluña. *Bol. Soc. portug. Entomol.*, Supl. 3 : 385-394.

Gerasimov S., Nikolov, H., Mihailova V., Auffray J.C; & Bonhomme F., 1990. Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41 : 47-64.

Gosálbez J. & Claramunt T., 1974. Sobre los roedores del Pirineo Catalán. *Pirineos*, 117 : 59-77.

Górecki A., Meczeva R., Pis T., Gerasimov S. & Walkowa W., 1990. Geographical variation of thermoregulation in wild populations of *Mus musculus* and *Mus spretus*. *Acta Theriol.*, 35(3-4) : 209-214.

Gray S.J. & Hurst J.L., 1997. Behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of commensa *Mus domesticus* and grassland mouse *Mus spretus*. *Anim. Behav.*, 53(3) : 511-524.

Gray S.J., Hurst J.L., Stidworthy R., Smith J., Preston R. & MacDougall R., 1998. Microhabitat and spatial dispersion of the grassland mouse (*Mus spretus* Lataste). *J. Zool., Lond.*, 246(3) : 299-308.

Greene-Till R., Zhao Y.P. & Hardies S.C., 2000. Gene flow of unique sequences between *Mus musculus domesticus* and *Mus spretus*. *Mammal. Genome*, 11(3) : 225-230.

Gropp A., Winking H., Zech I. & Müller H., 1972. Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice. *Chromosoma*, 39 : 265-288.

Hardt T., Himmelbauer H., Mann W., Ropers H.H. & Haaf T., 1999. Towards identification of individual homologous chromosomes : comparative genomic hybridization and spectral karyotyping discriminate between paternal and maternal euchromatin in *Mus musculus* x *M. spretus* interspecific hybrids. Cytogenet. *Cell. Genet.*, 86(3-4) : 187-193.

Heim de Balsac H., 1936. Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. *Bull. biol. France/Belgique*, 21 : 1-446.

Hulnagl E., 1972. *Libyan Mammals*. Oleander Press, Cambridge, 85p.

Hurst J.L. & Smith J., 1995. Mus spretus Lataste : a hygienic house mouse ? *Anim. Behav.*, 49(3) : 827-834.

Hurst J.L., Hayden L., Kingston M., Luck R. & Sorensen K., 1994. Response of the aboriginal house mouse *Mus spretus* Lataste to tunnels bearing the odours of conspecifics. *Anim. Behav.*, 48(5) : 1219-1229.

Hurst J.L., Hall S., Roberts R. & Clare C., 1996. Social organization in the aboriginal house mouse, *Mus spretus* Lataste : behavioural mechanisms underlying the spatial dispersion of competitors. *Anim. Behav.*, 51(2) : 327-344.

Hurst J.L., Gray S.J., Davey P., Young D., Corbishley J. & Dawson C., 1997. Social interaction alters attraction to competitor's odour in the mouse *Mus spretus* Lataste. *Anim. Behav.*, 54(4) : 941-963.

Ieradi L.A., Moreno S., Bolivar J.P., Cappai A., Di Benedetto A. & Cristaldi M., 1998. Free-living rodents as bioindicators of genetic risk in natural protected areas. *Environ. Pollut.*, 102 : 265-268

Jacquart T., 1986. Structure génétique et phylogenie intraspécifique chez la souris sauvage *Mus spretus* Lataste : distribution spatiale du polymorphisme des gènes nucléaires de structure et de l'ADN mitochondrial. Thèse Doct. (Biol. Pop. Ecosyst.), Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 122p.

Jaeger J.J., 1971. Les micromammifères du "Villafranchien" inférieur du Lac Ichkeul (Tunisie) : données stratigraphiques et biogéographiques nouvelles. *C. R. Acd. Sci. Paris, Sér. II*, 273 : 562-565.

Jaeger J.J., 1975. Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, Volume II.

Kempermann G. & Gage F.H., 2002. Genetic influence on phenotypic differentiation in adult hippocampal neurogenesis. *Devel. Brain Res.*, 134(1-2) Spec. Is. : 1-12.

Khammes N., 1998. Biologie comparée du Mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 et de la Souris sauvage *Mus spretus* Lataste, 1883 en région méditerranéenne d'Algérie. Thèse Magister Biol., Univ. Mouloud Mammeri, Tizi-Ouzou, 111p.

Khidas K., 1993. Distribution des rongeurs en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Mammalia*, 57(2): 207-212.

Khidas K., 1998. Distributions et normes de sélection de l'habitat chez les mammifères terrestres de la Kabylie de Djurdjura. Thèse Doct. Etat Biologie, Univ. Tizi-Ouzou, 235p.

Khidas K., Khammes N. & Khelloufi S., 1999. Répartition spatiale et sélection de l'habitat chez le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758) et la Souris sauvage (*Mus spretus* Lataste, 1883) en Kabylie du Djurdjura (Algérie). *Sci. Technol.*, 12 : 59-64.

Khidas K., Khammes N., Khelloufi S., Lek S. & Aulagnier S., 2002. Abundance of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* and the Algerian mouse *Mus spretus* (Rodentia, Muridae) in différent habitats of Northern Algeria. *Mamm. Biol.*, 67(1) : 34-41.

Kim Sahn H., Parrinello S., Kim J. & Campisi J., 2003. *Mus musculus* and *Mus spretus* homologues of the human telomere-associated protein TIN2. *Genomics*, 81(4) : 422-432.

Kowalski K. & Rzebik-Kowalska B., 1991. *Mammals of Algeria*. Ossolineum, Krakow, 270p.

Kumar S. & Hedges B., 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature*, 392 : 917-920.

Lataste F., 1883. Note sur les souris d'Algérie et description d'une espèce nouvelle (*Mus spretus*). *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 37 : 13-33.

Lataste F., 1887. *Catalogue critique des Mammifères apélagiques sauvages de la Tunisie*. Explor. scient. Tunis, XV + 42p.

Lehmann F. von, 1969. Zur Säugetierfauna Sudandalusiens. *Sber. Ges. naturf. Freunde* (N.F.), 9 : 15-32.

Linardopoulos S., Silva S., Klein G. & Balmain A., 2000. Allele-specific loss or imbalance of chromosomes 9, 15 and 16 in B-cell tumors from interspecific F1 hybrid mice carrying E mu-C-myc or N-myc transgenes. *Int. J. Cancer*, 88(6) : 920-927.

Loche V., 1867. Histoire naturelle des Mammifères. *in* : *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Sciences physiques, Zoologie*. Bertand, Paris, 1-123.

Lopes P., Viegas-Crepo A.M., Nunes A.C., Pinheiro T., Marques C., Santos M.C. & Mathias M.L., 2002. Influence of age, sex, and sexual activity on trace element levels and antioxidant enzyme activities in field mice (*Apodemus sylvaticus* and *Mus spretus*). *Biol. Trace Elem. Res.*, 85(3) : 227-239.

Lundrigan B.L., Jansa S.A. & Tucker P.K., 2002. Phylogenetic relationships in the genus *Mus*, based on paternally, maternally, and biparentally inherited characters. *Syst. Biol.*, 51(3) : 410-431.

Macholán M., 1996a. Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriol.*, 41(3) : 255-275.

Macholán M., 1996b. Key to European house mice (*Mus*). *Folia Zool.*, 45(3) : 209-217.

Madureira M.L., 1979. Contribuição para o conhecimento da alimentação de *Tyto alba* Scop. no centro de Portugal. *Arq. Mus. Boc.*, 2e Ser., 6(21) : 343-360.

Marshall J.T., 1981. Taxonomy. *in* : *The mouse in Biomedical Research. I.* Academic Press, New York, 17-26.

Marshall J.T. & Sage R.D., 1981. Taxonomy of the house mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 47 : 15-25.

Matthey R., 1955. Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. *Rev. suisse Zool.*, 62 : 163-206.

Matsuda Y., Manly K.F. & Chapman V.M., 1993. In situ analysis of centromere segregation in C57BL/6 x *Mus spretus* interspecific backcrosses. *Mammal. Genome*, 4(9) : 475-480.

Mayer W., Fundele R. & Haaf T., 2000. Spatial separation of parental genomes durin mouse interspecific (*Mus musculus* x *M. spretus*) spermiogenesis. *Chrom. Res.*, 8(6) : 555-558.

Metcheva R.P., Beltcheva M.N. & Gerasimov S., 1994a. Some parameters of physical thermopreferendum and daily rythm of activity in the House mouse (*Mus spretus* Lataste, 1883). *Ecology*, 25 : 40-47.

Metcheva R.P., Gerasimov S. & Atanasova Z.K., 1994b. Chemical thermoregulation of *Mus spretus* Lataste, 1883 (Muridae, Rodentia). *Ekologya*, 25 : 34-39.

Miller G.S., 1909. Twelve new European mammals. *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8*, 3 : 421-422.

Miller G.S., 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1019p.

Misonne X., 1974. African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. *Ann. Mus. r. Afr. Cent., Sci. Zool.*, B172B : 1-219.

Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders P.J.H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V. & Zima J. (eds), 1999. *The atlas of European Mammals*. Pyser Nat. Hist., London, 484p.

Moreno E. & Barbosa A., 1992. Distribution patterns of small mammal fauna along a gradient of latitude and altitude in Northern Spain. *Z. Säugetierk.*, 57(3) : 169-175.

Nagase H., Mao J.H., Koning J.P. de, Minami T. and Balmain A., 2001. Epistatic interactions between skin tumor modifier loci in interspecific (*spretus* / *musculus*) backcross mice. *Cancer Res.*, 61(4) : 1305-1308.

Narayanswami S., Doggett N.A., Clark L.M., Hildebrand C.E., Weier H.U. & Hamkalo B.A., 1992. Cytological and molecular characterization of centromeres in *Mus domesticus* and *Mus spretus*. *Mammal. Genome*. 2(3) : 186-194.

NishiokaY., Dolan B.M., Prado V.F., Zahed L. & Tyson H., 1993. Comparison of mouse Y-chromosomal repetitive sequences isolated from *Mus musculus*, *Mus spicilegus*, and *Mus spretus*. *Cytogenet. Cell Genet.*, 64(1) : 54-58.

Nunes A.C., Auffray J.C. & Mathias M.L., 2001a. Developmental instability in a riparian population of the Algerian mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in Central Portugal. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 41 : 515-521.

Nunes A.C., Mathias M.L. & Crespo A.M., 2001b. Morphological and haematological parameters in the Algerian mouse *Mus spretus* inhabiting an area contaminated with heavy metals. *Environ. Pollut.*, 113 : 87-93.

Orsini P., 1979. Notes sur les souris de Provence. *Ann. Soc. Sci. Nat. Arch. Toulon Var*, 31 : 168-173.

Orsini P., 1981. Premiers échantillonnages de micro-mammifères en Provence *Mammalia*, 45(2) : 187-197.

Orsini P., 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc. Montpellier, 134p.

Orsini P., 1984. La Souris à queue courte - *Mus spretus*. *in* : *Atlas des Mammifères sauvages de France*. S.F.E.P.M., Paris, 192-193.

Orsini P., Cassaing J., Duplantier J.M. & Croset H., 1982. Premières données sur l'écologie des populations naturelles de souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty dans le Midi de la France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 321-335.

Orsini P., Bonhomme F., Britton-Davidian J., Croset H., Gerasimov S. & Thaler L., 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II : Critères d'identification, répartition et caractéristiques écologiques. *Z. Säugetierk*, 48 : 86-95.

Orsini P., Faugier C. & Butet A., 2001. Identification des Insectivores et Rongeurs de France : les espèces jumelles de souris, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*. *Arvicola*, 13(1) : 9-11.

Orth A., Belkhir K., Britton-Davidian J., Boursot P., Benazzou T. & Bonhomme F. 2002. Hybridation naturelle entre deux espèces sympatriques de souris *Mus musculus domesticus* L. et *Mus spretus* Lataste. *C.R. Biologies*, 325 : 89 - 97.

Palmquist P., Palomo L.J. & Vargas J.M., 1990. Sex determination of *Mus spretus* Lataste, 1883 by means of metric characters of the pelvis. *Misc. Zool.*, 12 : 390-392.

Palomo L.J., 1988. Etude descriptive des poils de *Mus spretus* Lataste, 1883. *Rev. suisse Zool.*, 95(2) : 505-512.

Palomo L.J., 1990. Características de los desplazamientos del Ratón moruno, *Mus spretus* Lataste, 1883 en cultivos de caña de azucar de la provincia de Málaga. *Ecologia*, 4 : 185-189.

Palomo L.J. & Vargas J.M., 1988a. Déroulement topographique et temporek des lues régulières de la Souris à queue courte *Mus spretus* Lataste, 1883. *Mammalia*, 52(1) : 75-83.

Palomo L.J. & Vargas J.M., 1988b. On the irregular moult in the Algerian mouse, *Mus spretus* Lataste, 1883. *Acta Theriol.*, 33 : 67-86.

Palomo L.J., España M., López-Fuster M.J., Gosálbez J. & Sans-Coma V., 1983. Sobre la variabilidad genética y morfométrica de *Mus spretus* Lataste, 1883 en la Peninsula Ibérica. *Misc. Zool.*, 7 : 171-192.

Palomo L.J., Antuñez A., Ibáñez C., Vargas J.M. & Sans-Coma V., 1985. Estudio taxonómico de *Mus spretus* Lataste, 1883 del norte de Marruecos. *Misc. Zool.*, 9 : 367-374.

Pelz H.J. & Niethammer J., 1978. Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal. *Z. Säugetierk.*, 43 : 302-304.

Penel H., Faugier C. & Faugier F., 1984. Synthèse sur les Mammifères sauvages de l'Ardèche. *Bièvre*, 6(2) : 87-116.

Petter F., 1955. Note sur l'estivation et l'hibernation observées chez plusieurs espèces de rongeurs. *Mammalia*, 19 : 444-446.

Petter F. & Saint Girons M.C., 1965. Les Rongeurs du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, 31 : 1-55.

Poitevin F., 1980. Les micromammifères du versant sud du Massif Central. D.E.A. Ecol., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 53p.

Pouliquen-Young O., 1994. Thermoregulatory behaviour of outdoor and commensal populations of mice (*Mus musculus domesticus* and *Mus spretus*) in response to cold. *J. therm. Biol.*, 19(3) : 213-217.

Purcell M.K., Mu J.L., Higgins D.C., Elango R., Whitmore H., Harris S. & Paigen B., 2001. Fine mapping of Ath6, a quantitative trait locus for atherosclerosis in mice. *Mammal. Genome*, 12(7) : 495-500.

Reichstein H., 1978. *Mus musculus* Linnaeus, 1758 - Hausmaus. *in* : J. Niethammer & F. Krapp (eds) : *Handbuch der Säugetiere Europas. I.* Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 421-451.

Rikke B.A. & Hardies S.C., 1991. LINE-1 repetitive DNA probes for species-specific cloning from *Mus spretus* and *Mus domesticus* genomes. *Genomics*, 11 : 895-904.

Rikke B.A., Pinto L.H., Gorin M.B. & Hardies S.C., 1991. Systematic identification of LINE-1 repetitive DNA sequence differences having species specificity between *Mus spretus* and *Mus domesticus*. *J. mol. Biol.*, 219 : 635-643.

Rikke B.A., Zhao Y., Daggett L.P., Reyes R. & Hardies S.C., 1991. *Mus spretus* LINE-1 sequences detected in the Mus musculus inbred strain C57BL/6J using LINE-1 DNA probes. *Genetics*, 139 : 901-906.

Rode P., 1948. Les Mammifères de l'Afrique du Nord. II. Les Rongeurs. *Terre Vie*, 95 :125-150.

Rode P. & Didier R., 1946. *Atlas des Mammifères de France*. Boubée, Paris, 219p.

Ruiz Laguna J., Garcia Alfonso C., Peinado J., Moreno S., Ieradi L.A., Cristaldi M. & Lopez Barea J., 2001. Biochemical biomarkers of pollution in Algerian mouse (*Mus spretus*) to assess the effects of the Aznalc Ollar disaster on Doñana Park (Spain). *Biomarkers*, 6(2) : 146-160.

Sabatier M., 1982. Les rongeurs du site Pliocène à hominidés de Hadar (Ethiopie). *Palaeovertebrata*, 12(1) : 1-56.

Sage R.D., 1981. Wild mice. *in* : *The mouse in biomedical research. I.* Academic Press, New York, 40-65.

Saint Girons M.C., 1973. *Les Mammifères de France et du Bénélux (faune marine exceptée)*. Doin, Paris, 481p.

Saint Girons M.C. & Thouy P., 1978. Fluctuations dans les populations de souris *Mus spretus* Lataste 1883, en région méditerranéenne. *Buil. Ecol.*, 9(3) : 211-218.

Saint Girons M.C. & Vesco J.P., 1974. Notes sur les mammifères de France. XIII. Répartition et densité des micromammifères dans le couloir séquano-rhodanien. *Mammalia*, 38 : 244-264.

Sauvage C., 1963. *Atlas du Maroc. Planche n°6b : Etages bioclimatiques*. Com. natn. Géogr. Maroc, Rabat, 44p + carte.

She J.X., Bonhomme F., Boursot P., Thaler L. & Catzeflis F., 1990. Molecular phylogenies in the genus *Mus* : comparative analysis of electrophoretic, scnDNA and mtDNA RFLP data. *Biol. J. Linn. Soc.*, 41(1) : 83-103.

Schubert S., Dechend F., Skawran B., Krawczak M. & Schmidtke J., 2000. Molecular evolution of the murine tpsy genes. *Cytogenet. Cell Genet.*, 91(1-4) : 239-242.

Schwarz E. & Schwarz H.K., 1943. The wild and commensal stocks of the House mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *J. Mammal.*, 24 : 59-72.

Sicart B., Navajas y Navarro M., Jacquart T., Lachiver F. & Croset H., 1985. Métabolisme hydrique de populations de *Mus musculus domesticus* Rutty et de *Mus spretus* Lataste soumises à divers régimes hydriques. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 300 : 699-704.

Storch G. & Uerpmann H.P., 1976. Die Kleinsäuger Knochen vom Castro do Zambujal. *Stud. Tierknoch. Iber. Halb.*, 5 : 130-138.

Suchomelova E., Munclinger P. & Frynta D., 1998. New evidence of pseudosexual behaviour and female aggression in mice : neutral cage interaction in *Mus spicilegus* and *Mus spretus* (Rodentia : Muridae). *Folia Zool.*, 47(4) : 241-247.

Tanzarella C., Debrassi F., Cristaldi M., Moreno S. & Lascialfari A., 2001. Genotoxic damage in free-living Algerian mouse (*Mus spretus*) after the Coto Doñana ecological disaster. *Environ. Pollut.*, 115(1) : 43-48.

Temme M., 2002. Food items in pellets of the Barn owl Tyto alba from four sites of the Algarve, Portugal. *Bonn. zool. Beitr.*, 50(4) : 347-353.

Thaler L., 1986. Origin and evolution of mice : an appraisal of fossil evidence and morphological traits. CurrentTopics Microbiol. Immunol., 127 : 3-11.

Thaler L., Bonhomme F. & Britton-Davidian J., 1981. Processes of speciation and semi-speciation in the House mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 47 : 27-41.

Thouy P., 1984. Lo regime alimentari del Bou-l'Oli (*Tyto alba*). *in* : *Rapinyaires Mediterranis II.* C.R.P.R., Barcelona, 230-237.

Vargas J.M., 1985. Algunos datos sobre el crecimiento y las dimorfometrias sexuales del esqueleto postcraneal de *Mus spretus* Lataste, 1883 (Rodentia: Muridae). *Doñana Acta Vert.*, 12(1) : 125-139.

Vargas J.M., Miguel E. & Blasco M., 1982. Estudio estacional comparativo del régimen alimentario de *Tyto alba* Scopoli en Fuentepiedra de Málaga y el Padul de Granada (España). *Misc. Zool.*, 6 : 95-102.

Vargas J.M., España M., Haro R. & Sans-Coma V., 1984a. Estructura poblacional de *Mus spretus* (Lataste, 1883) en cultivos de caña de azúcar del sur de la Peninsula Ibérica. *Misc. Zool.*, 8 : 253-262.

Vargas J.M., España M., Palomo L.J. & Sans-Coma V., 1984b. Über die Geschlechstätitgkeit der *Mus spretus* ♂♂ in Südspanien. *Z. angew. Zool.*, 71 : 257-273.

Vargas J.M., Palomo L.J., España M., Duran A.C. & Sans-Coma V., 1986. Über die Geschlechstätitgkeit der ♀♀ und die Populationstruktur von *Mus spretus* Lataste, 1883 in Südspanien. *Z. angew. Zool.*, 73 : 219-229.

Vargas J.M., Palomo L.J. & Antuñez A., 1987a. Ciclo diario de actividad de *Mus spretus* Lataste, 1883 en el sur de la Peninsula Ibérica. *in* : *Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Ketres, Barcelona, 121-130.

Vargas J.M., Palomo L.J. & Sans-Coma V., 1987b. Estudio cuantitativo y cualitativo de los pelajes del Ratón moruno *Mus spretus* Lataste, 1883. *in* : *Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Ketres, Barcelona, 131-142.

Vargas J.M., Palomo L.J. & Palmquist P., 1988. Predación y selección intraespecifica de la Lechuza común (*Tyto alba*) sobre el Ratón moruno (*Mus spretus*). *Ardeola*, 35 : 109-123.

Vargas J.M., Palomo L.J. & Palmquist P., 1991. Reproduction of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste, 1883) in the south of the Iberian Peninsula. *Bonn. Zool. Beitr.*, 42 : 1-10.

Winking H., Nielsen K. & Gropp A., 1980. Variable positions of NORs in *Mus musculus*. *Cytogenet. Cell Genet.*, 26 : 158-164.

Zechner U., Hemberger M., Constancia M. Orth A., Dragatsis I., Luttges A., Hameister H. & Fundele R., 2002. Proliferation and growth factor expression in abnormally enlarged placentas of mouse interspecific hybrids. *Devel. Dynam.*, 224(2) : 125-134.

Zhao Y., Daggett L.P. & Hardies S.C., 1996. *Mus spretus* LINE-1s in the *Mus musculus domesticus* inbred strain C57BL/6J are from two different *Mus spretus* LINE-1 sublamilies. *Genetics*, 142(2) : 549-555.

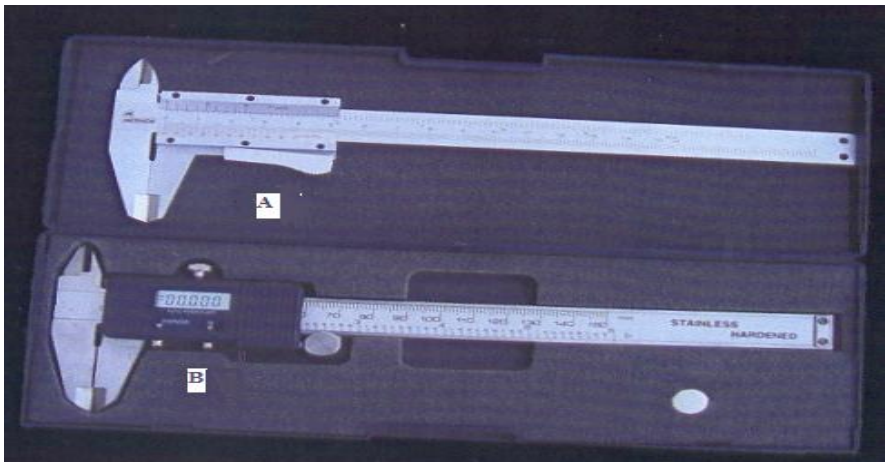
Annexe 2

Tapette

boite grillagée

Surface engluée

Pied à coulisse



A : Pied à coulisse manuel **B : Pied à coulisse digital**

Annexe 3

Descriptif des usures molaires du mulot sylvestre établies par FELTEN (1952).

Classe d'âge	Caractéristiques de la série molaire	Stades d'usure
I	Dents saines, souvent la troisième molaire (M3) non développée.	
II	Les trois molaires présentent un début d'usure, la plus petite (M3) présente une table d'usure constituée par la fusion de 3 ou 4 tubercules (t5, t9, t8 et t7) formant une ligne presque ou entièrement continue d'émail. La (M2) constituée par la fusion de 4 cercles d'émail (t4, t5, t6, t9) le t8 restant fermé (caractère distinctif choisi). La (M1) présente une table d'usure constituée par la fusion de 5 cercles d'émail (t4, t5, t6, t9, et t8).	Stade 1
	Sur la M2 apparaît la fusion d'un 5è cercle d'émail (t8) aux quatre premiers	Stade 2
III	Sur la M2 apparaît la fusion d'un 6è cercle d'émail (t7) aux cinq précédents.	Stade 3
IV	Sur la M1 apparaît la fusion d'un 6è cercle d'émail (t7) aux cinq précédents. Tous les cercles d'émail de la M3 ont fusionné	Stade 4 a Stade 4b
V	Dents usées.	stades 4c, 5a et 5b

Descriptif des usures molaires de la souris sauvage et souris domestique établies par KELLER (1974).

Classe d'âge	Caractéristiques de la série molaires	Stade d'usure
0	La M3 non apparente; M1 et M2 à peine usé	I1
I	Sur la (M1) les tubercules t4-t5-t6 et t7-t8 sont encore séparés	II2
II	Sur la (M3) les tubercules t15-t16 sont encore séparés. Sur la M2 les cercles d'émail t10-t11-t12 ont fusionné en partie. Sur la (M1) les tubercules t1-t2-t3 sont unis en partie ou totalement et les t4-t5-t6 et t7-t8 sont complètement unis.	
III	Les tubercules t15-t16 sont quasiment ou totalement unis. Les tubercules t1-t2-t3, t4-t5-t6, t7-t8, t10-t11-t12.et les t13-t14 sont unis complètement	III5
IV	t10-t11-t12-t13 sont unis	III6-III7
V	t4-t5-t6-t7-t8 sont unis	IV8
VI	M2 et M3 complètement usées.M1	V9

Annexe 4

Protocole d'extraction d'ADN

– Dans un eppendorf de 2 m1 mettre2 ml de tampon d'extraction et un bout de rate ou de queue ou d'oreille.
Ajouter 100 µl de protéinase K à 20 mg/ml.
Mettre au bain-marie à *55* ^{0}C pendant une heure, puis laisser digérer à 37°C pendant plusieurs jours il faut que le tissu soit complètement digéré.

– Vider le contenu de l'eppendorf dans le vacutainer, ajouter 1 ml de phénol et 1 ml de chloroforme-alcool iso-amylique.
Bien émulsionner à la main entre 10 mn
Centrifuger 15 mn à 3000 tours

Ajouter 2 ml de chloroforme-alcool iso-amylique
Bien émulsionner à la main doucement pendant 15 mn
Centrifuger 15 mn à 3000 tours

Prélever le surnageant et le mettre dans un tube propre
Ajouter 4ml d'EtOH **95°**. Bien agiter le tube pour précipiter l'ADN
Centrifuger pendant 3 mn à 5000 tours

Vider le surnageant et le remplacer par 4 m1 d'éthanol à 70°
Bien agiter le tube pour décoller le culot
Centrifuger pendant 3 mn à 5000 tours

Vider le surnageant et le remplacer par 2 m1 d'éthanol à 70°
Bien agiter le tube
Centrifuger pendant 3 mn à 5000 tours
Répéter 2 fois cette étape

Vider le surnageant.
Incliner les tubes et laisser sécher à température ambiante pendant 1 à 2 jours.

– Ajouter 500 µl de TE pH8 (le vol varie suivant la taille du culot d'ADN obtenu).
Boucher les tubes et les mettre 3Omn environ à *55^{0}C.*

– Faire un gel d'agarose à 1% pour estimer la concentration de I'ADN (avec des marqueurs). Charger 5µl ADN + 2 µl de tampon de charge.

Annexe 5

Séquençage de la D-loop

pour 1 échantillon :
H2O 32.3 µl

Tampon 1OX	5 µ l
$MgCl_2$	3 µl
dNTP	2.5 µl
Amorce 1	2 µl
Amorce 2	2 µl
Taq	0.2 µl
Mix	47 µl
ADN	6 µl

Programme PCR: PCR 58D ou PCR 58-30

Machine à tubes
2 mn à 95^0C
1 mn à 58°C
1 mn à 71^0C
1 mn à 92^0C
1 mn à 58°C
2 mn à 71^0C
} 33 fois

Préparation du Gel d'agarose à 1%

250 ml TBE 0.5X
8.3g d'agarose Nu Sieve
1.6g d'agarose normal
Placer le tout dans un flacon de 500ml.
Faire cuire 5 mn à température moyenne (sans bouillonnement); puis 1 à 3 mn à température plus haute.
Quand l'agarose est dissout, mettre dans le bain marie à 60°C, il ne doit plus y avoir de bulles. Ajouter le BET et couler le gel.

Préparation du TBE

TBE de Pharmacia.

Pour 1 litre de TBE 10X: 121.1g de Tris à 1M.
55.6g d'Acide Borique à 900 mM.
10 mM EDTA

Mélanger d'abord l' EDTA et le Tris dans 500 ml d'eau jusqu'à complète dissolution. Ajouter l'acide Borique et compléter à 1 litre.

Annexe 6

Purification des produits de PCR

Préliminaires

-Transférer le produit de PCR dans un tube propre après élimination de la paraffine sur un parafilm.
-Ajouter 3 volumes de NaI

Extraction

Bien revortexer les billes de verre du glass-milk.
Ajouter *5 µl* de billes par tube d'ADN bien homogénéiser.
Incuber *5* min, à 55^0C en agitant toutes les minutes : 1'ADN se fixe sur le verre.
Prélever le tout et le mettre dans le "SPIN"
Mettre cette colonne dans l'eppendorf et centrifuger l'ensemble pendant 1 mn à 1200 t

Lavage

Ajouter 500 µl de New Wash dans la colonne et centrifiger 3mn**,** tout le liquide doit être passé dans l'eppendorf.
Répéter 2 fois
Vider l'eppendorf, et recentrifuger l'ensemble pendant 1 mn pour bien éliminer tout l'alcool.

Elution

Placer la colonne sur un nouvel eppendorf**.**
Ajouter 20p1 d'L120 et resuspendre doucement avec une P200, ou en tapotant la colonne avec le doigt.
Incuber à 55^0C 3 min.

Centrifuger 1 mn

Ajouter 20 µl d'H20 et resuspendre doucement,

Incuber à 55^0C 3 min.

Centrifuger 1 mn.

à 1'ADN se trouve dans le tube.

Contrôle

-Passer un aliquot de 5µl sur gel pour contrôler la purification et quantifier I'ADN.

Annexe 7

Purification des produits de séquençage

Objectif : Eliminer l'excès des réactifs de séquençage par précipitation éthanol.

Principe : Précipiter l'ADN grâce à de l'alcool à 95° froid (- 20 °C) puis centrifuger pour que l'ADN se fixe sur la paroi du tube et enfin le re-suspendre dans du tampon formamide pour qu'il puisse subir le séquençage:

Ajouter 1µl d'acétate de sodium 3 M dans chaque puits de la plaque de séquence (1/10 volumes) puis centrifuger avant d'ajouter l'alcool.

Ajout de 25 µL d'alcool froid (- 20 °C) puis mélanger pour bien faire précipiter l'ADN

Centrifuger à 3700 tpm (2500 g) durant 30 min pour que l'ADN se fixe bien a la paroi du puits.

Ajouter 35 µL d'alcool à 70% pour rincer

Centrifuger à 3000 tpm (1650g) pendant 15 min

De même que la première fois retourner la plaque sur un papier Whatman dans la nacelle du rotor, puis centrifuger 1 min à 1000 tpm (185 g) pour éliminer tout l'alcool

Resuspendre l'ADN dans 15 µL de tampon formamide

Conserver la plaque a -20°C avant le chargement sur le séquenceur à capillaires.

Résumé

Des démarches comparatives ont été mises en oeuvre à plusieurs échelles pour évaluer l'impact de l'hétérogénéité spatiale sur le fonctionnement et l'évolution des populations de trois espèces de rongeurs présentes en Kabylie du Djurdjura (Algérie) : Souris domestique, *Mus musculus domesticus*, Souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus*, et Mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus*. La biométrie corporelle (longueur et diamètre de la queue) apparaît plus performante que la biométrie crânienne pour discriminer les deux espèces jumelles de souris, avec des différences notables de la taille des dents entre stations chez *M. spretus*. A l'échelle stationnelle encore, le régime alimentaire du Mulot, essentiellement granivore, varie légèrement entre habitats (forêt, maquis, cultures). Les mulots sylvestres de forêt, milieu le moins perturbé, sont plus grands de taille et semblent avoir une stabilité de développement plus importante (plus faible asymétrie fluctuante de mesures crânio-mandibulaires) que leurs conspécifiques du maquis et surtout des cultures. A l'échelle de l'aire de répartition, les *M. spretus* d'Algérie se différencient des souris des autres pays du Maghreb et d'Europe par une plus faible taille de la partie antérieure du crâne et surtout des molaires, alors qu'elles ne sont pas différenciées génétiquement (séquençage de la région de contrôle de l'ADNmt). Enfin les souris domestiques d'Algérie sont phylogénétiquement plus proches des souris du Maroc que de Tunisie et des autres pays de Méditerranée occidentale. La réponse différente des trois espèces de Muridés sympatriques au fractionnement de l'espace est discutée en fonction de l'origine des peuplements et des adaptations locales à l'environnement.

Mots-clés : Echelle spatiale, Fragmentation, Biométrie, Régime alimentaire, Asymétrie fluctuante, Phylogéographie, ADNmt, *Mus spretus*, *Mus musculus domesticus*, *Apodemus sylvaticus*, Kabylie du Djurdjura, Paléarctique occidental.

Abstract

Comparative analyses have been implemented at several scales in order to show the influence of landscape heterogeneity on parameters and evolution of three rodent populations living sympatrically in Kabylie of Djurdjura (Algeria): the House mouse, *Mus musculus domesticus*, the Algerian mouse, *Mus spretus*, and the Wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. Body size, mainly tail length and diameter, proved to be more efficient than cranial measurements for discriminating the two sibling mice species, and *M. spretus* were notably different among Algerian localities, mainly for the size of molars. At a local scale too, the diet of Wood mouse, primarily granivorous, was weekly different between three different biotopes, forest, maquis and cultivated areas. However in the forest, the most stable environment, wood mice were larger and exhibited a higher level of stability for development (smaller fluctuating asymmetry of cranio-mandibular measurements) than wood mice trapped in maquis and cultivated areas. At the scale of the western Mediterranean distribution, Algerian *M. spretus* were different from mice of all other countries of Maghreb and Europe by a smaller size of the front part of the skull and of molars. This difference was not supported by genetic analyses (sequence of mtDNA control region). At last, Algerian house mice were phylogenetically associated with Moroccan mice and not with Tunisian and western European mice. Those different responses of the three murid species to landscape and/or range fragmentation was discussed regarding the origin of the populations and the local adaptations to environment.

Key-words **:** Spatial scale, Fragmented landscape, Biometrics, Diet, Fluctuating asymmetry, Phylogeography, mtDNA, *Mus spretus*, *Mus musculus domesticus*, *Apodemus sylvaticus*, Kabylie of Djurdjura, Western Palearctic.