



HAL
open science

Histoire évolutive et taxonomie intégrative dans le genre *Gerbillus* (Rodentia: Muridae)

Laurent Granjon, Gauthier Dobigny, Pascale C Chevret, Arame Ndiaye

► To cite this version:

Laurent Granjon, Gauthier Dobigny, Pascale C Chevret, Arame Ndiaye. Histoire évolutive et taxonomie intégrative dans le genre *Gerbillus* (Rodentia: Muridae). Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord, 2018, 74, pp.43-55. hal-02337726

HAL Id: hal-02337726

<https://hal.science/hal-02337726>

Submitted on 11 Jun 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/336935650>

Histoire évolutive et taxonomie intégrative dans le genre *Gerbillus* (Rodentia: Muridae)

Article · January 2018

CITATION

1

READS

179

4 authors:



Laurent Granjon

Institute of Research for Development

316 PUBLICATIONS 3,654 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Gauthier Dobigny

L'Institut de recherche pour le développement (IRD)

317 PUBLICATIONS 2,784 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Pascale Chevret

Claude Bernard University Lyon 1

128 PUBLICATIONS 2,543 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Arame Ndiaye

Institute of Research for Development

12 PUBLICATIONS 123 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



SimMasto [View project](#)



parasitic nematodes of freshwater fish from the Senegal river [View project](#)

HISTOIRE EVOLUTIVE ET TAXONOMIE INTEGRATIVE DANS LE GENRE *GERBILLUS* (RODENTIA: MURIDAE)

L. Granjon¹, G. Dobigny^{1,2}, P. Chevret³ & A. Ndiaye^{4,5}

1- IRD, UMR CBGP, Campus International de Baillarguet, CS 30016,
34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France

2- Ecole Polytechnique d'Abomey-Calavi, Université d'Abomey-
Calavi, 01BP2009, Cotonou, Bénin 3- Laboratoire de Biométrie et
Biologie Evolutive, UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard
Lyon 1, Villeurbanne Cedex, France

4- BIOPASS, IRD-CBGP, Campus de Bel-Air, Dakar, Sénégal 5-
Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences et
Techniques, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, Sénégal.

RESUME

Parmi les rongeurs, le genre *Gerbillus* emblématique des zones arides de l'Ancien-Monde se caractérise par une forte diversité spécifique. Toutefois, les relations de parenté entre ses espèces sont mal connues, de même que son histoire évolutive. L'analyse de données de séquences moléculaires sur un échantillon représentatif d'espèces a permis de montrer que l'essentiel de l'évolution de ce genre s'est déroulé en Afrique, à partir de laquelle seules quelques lignées ont migré et se sont implantées en Asie. L'ensemble de cette histoire s'est déroulée entre la fin du Miocène quand le genre a émergé et le Pléistocène où la majorité des espèces actuelles se sont différenciées. Les quatre sous-genres que nous proposons pour organiser la diversité du genre (soit *Dipodillus*, *Gerbillus*, *Hendecapleura* et *Monodia*) ont quant à eux émergé au cours du Pliocène. Dans plusieurs groupes d'espèces du genre, des études de taxonomie intégrative associant données morphologiques, moléculaires et chromosomiques ont permis de caractériser des espèces jumelles, et d'en préciser la distribution. Quelques exemples sont présentés, et des pistes de recherche proposées pour poursuivre l'amélioration des connaissances sur le genre *Gerbillus*.

ABSTRACT:

Evolutionary history and integrative taxonomy in the genus *Gerbillus* (Rodentia: Muridae)

The rodent genus *Gerbillus*, characteristic of arid habitats of the Old World, harbors a high specific diversity. However, the evolutionary history and relationships between its member species still remain poorly known. The analysis of molecular sequence data from a representative sample of species has permitted to show that most of the genus evolution has taken place in Africa. From there, only a few lineages have dispersed and further evolved in Asia. The genus emerged at the end of the Miocene, and most of the currently living species have differentiated during the Pleistocene. The four subgenera into which we propose to arrange the diversity of *Gerbillus* (i.e. *Dipodillus*, *Gerbillus*, *Hendecapleura* and *Monodia*) emerged along the Pliocene. In several groups of species of the genus, integrative taxonomy studies have been conducted, that associated morphological, molecular and cytogenetical approaches. They led to the non-ambiguous characterization of sibling species and a more precise delineation of their distribution. Some examples are presented, and further research perspectives are proposed to complete our knowledge of this genus.

INTRODUCTION

Les Gerbillinés représentent une sous-famille de rongeurs Muridés incluant des espèces adaptées aux habitats arides et semi-arides de l'Ancien-Monde, dont la diversité maximale se rencontre en Afrique du Nord (Shenbrot & Krasnov 2001). Dans cette sous-famille, *Gerbillus* et *Dipodillus* ont été au cours des dernières décennies considérés comme deux genres distincts (Petter 1975 ; Musser & Carleton 2005; Pavlinov 2008), ou comme deux sous-genres du genre *Gerbillus* (Ellerman 1941; Lay 1983; Musser & Carleton 1993 ; Granjon 2013). Comprenant respectivement 38 et 13 espèces, ils représentent la moitié de la diversité spécifique des Gerbillinés (103 espèces selon Musser & Carleton 2005). La plupart des travaux de systématique réalisés au 20^{ème} siècle dans ces groupes était principalement basée sur des analyses morpho-anatomiques. Des informations chromosomiques ont toutefois été recueillies depuis assez longtemps dans un certain nombre d'espèces, permettant ainsi d'affiner certaines hypothèses taxonomiques (voir par exemple Lay 1983; Viegas-Péquignot et al. 1984; Qumsiyeh & Schlitter 1991 ; Volobouev et al. 1995a, b; Aniskin et al. 2006). Ces informations ont montré une grande variabilité interspécifique des nombres diploïdes (2n) de chromosomes (de 34 à 74) et des nombre fondamentaux autosomiques (de 52 à 142) rencontrés. Plus récemment, des données moléculaires sont venues en renfort de la systématique évolutive de ce groupe. Les résultats obtenus ont généralement abouti à la conclusion que la distinction générique entre *Gerbillus* et *Dipodillus* n'était pas valide. Elles ont également permis d'apporter des informations sur l'histoire biogéographique du groupe, via des estimations de datations d'événements d'émergence et différenciation de lignées d'une part, et des reconstructions d'aires de distribution de taxons ancestraux d'autre part (Chevret & Dobigny 2005; Abiadh et al. 2010; Ndiaye et al. 2012; Alhajeri et al. 2015 ; Ndiaye et al. 2016a).

Par ailleurs, des études ciblées sur certains taxons particuliers de *Gerbillus* et incluant des analyses conjointes de données moléculaires, morphométriques et chromosomiques ont permis de préciser le statut et la distribution de certaines espèces. Ces études, entrant dans le cadre de ce qui a été décrit il y a peu comme la « taxonomie intégrative » (Dayrat 2005) mettent en évidence l'intérêt (i) de confronter des jeux de données de nature différente pour une meilleure compréhension de la diversité biologique, et (ii) de travailler sur des échantillons numériquement importants, mais surtout couvrant une fraction significative de la distribution des taxons concernés. Elles montrent également que les Gerbillinés, et parmi eux le genre *Gerbillus*, représentent des modèles biologiques très favorables pour ce genre d'étude, en tant que groupe à diversité encore largement méconnue, mais aussi parce que la gamme et la variabilité des caractéristiques étudiables chez ces espèces permet d'y envisager des études comparatives bien documentées.

Cette contribution synthétise quelques résultats récents en matière de systématique évolutive du genre *Gerbillus*, ainsi que de taxonomie intégrative de certains de ses sous-ensembles. Les résultats issus d'analyses de données moléculaires y sont très représentés, ces derniers ayant récemment permis des avancées majeures dans ces domaines. Quelques pistes de recherches complémentaires sont proposées en conclusion.

Contexte et méthodes d'étude

La distribution des gerbilles (genres *Gerbillus* et *Dipodillus* selon Musser & Carleton 2005) couvre l'ensemble de l'Afrique au nord du Sahara plus une partie de la bande sahélienne, depuis la côte atlantique à l'ouest jusqu'aux côtes de la Mer Rouge et de l'Océan indien à l'est, et s'étend jusqu'à la Tanzanie. En Asie, cette distribution inclut l'ensemble du Proche et du Moyen-Orient jusqu'au nord-ouest de l'Inde. La majorité des espèces a une distribution exclusivement africaine, une dizaine seulement étant à répartition soit exclusivement asiatique,

soit afro-asiatique (Fig.1A). L'échantillonnage réalisé en vue de l'étude de systématique et biogéographie évolutives de groupe présentée ci-après apparaît couvrir une bonne partie de cette distribution générique, à l'exception notable du Soudan et de la corne de l'Afrique de l'Est (Fig.1B), zones dont l'accès est rendu difficile par les conflits récents qui s'y sont déroulés ou s'y déroulent encore (Brito et al., 2014).

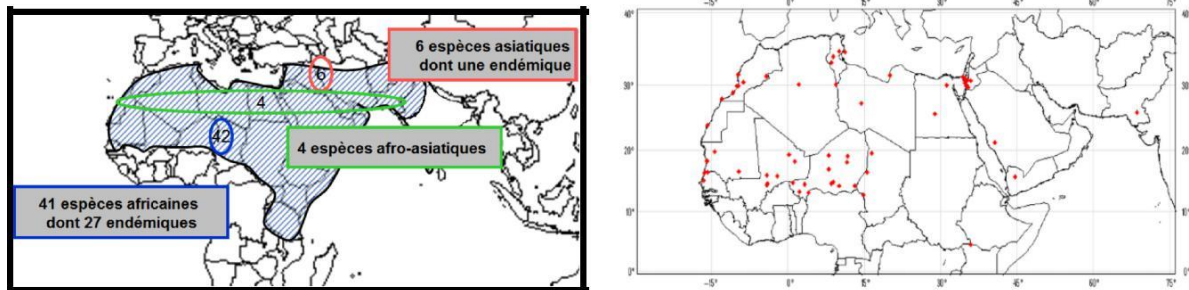


Fig.1 : A- Distribution de l'ensemble *Gerbillus* + *Dipodillus* (sensu Musser & Carleton 2005) et B- localisation des échantillons utilisés dans l'étude de systématique évolutive du groupe (Ndiaye et al. 2016a).

Les méthodes utilisées sont essentiellement de trois types :

- Morphométrie

Les mensurations corporelles classiques (longueur Tête + Corps, longueur de la Queue, du pied et de l'oreille) ainsi que les mensurations crâniennes et mandibulaires illustrées dans la Figure 2 ont été prises sur un certain nombre d'échantillons spécifiques. Leur comparaison entre groupes a été faite via des analyses univariées (tests t) et/ou multivariées (analyses en composantes principales et analyses discriminantes) telles que décrites dans Ndiaye et al. (2012).

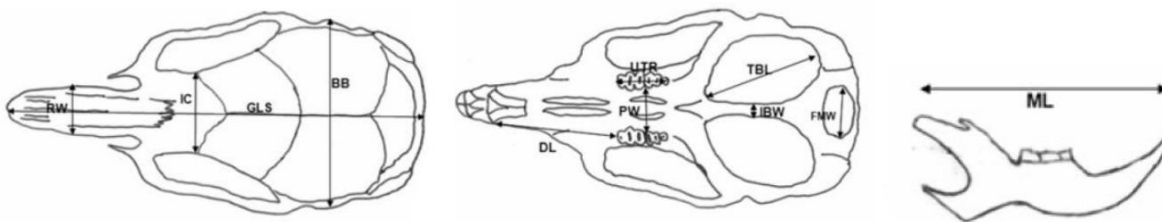


Fig.2 : Mesures prises et analysées sur les crânes et mandibules de gerbilles (Ndiaye et al. 2012).

- Cytogénétique

Les caryotypes de nombreux individus ont été obtenus soit à partir de la moelle osseuse d'animaux fraîchement sacrifiés en suivant la méthode standard à la colchicine (Lee & Elder 1980) avec séchage à l'air (Evans et al. 1963), soit à partir de cultures de fibroblastes issues de prélèvements de tissu intercostal ou cutané (Dutrillaux & Couturier 1981). Les meilleures métaphases observées au microscope ont donné lieu à la reconstruction des caryotypes grâce au logiciel Cytovision (Applied Imaging).

- Séquençage d'ADN

Le gène mitochondrial du cytochrome *b* a été le fragment le plus régulièrement étudié dans le genre *Gerbillus*, comme d'ailleurs chez les rongeurs en général. Nous l'avons donc sélectionné et séquençé, complètement ou partiellement, chez un grand nombre de spécimens du genre. Le gène nucléaire codant pour l'IRBP (*Interphotoreceptor retinoid-binding protein*) a également été séquençé sur une sélection d'individus. L'extraction de l'ADN, le plus souvent à partir de prélèvements conservés en éthanol, l'amplification des gènes-cibles par PCR (*Polymerase Chain Reaction*) et le séquençage lui-même sont décrits en détails dans Ndiaye et al. (2016a), ainsi que les méthodes d'analyses des données nucléotidiques (distances génétiques, reconstructions phylogénétiques, datations moléculaires, reconstruction d'aires de distribution ancestrales...).

RESULTATS COMMENTES

Une sélection de résultats récents rattachables à deux thématiques majeures est présentée ci-après.

A- Systématique et la biogéographie évolutive de l'ensemble du genre *Gerbillus*

L'étude de Ndiaye et al. (2016), basée sur l'analyse de séquences des gènes du cytochrome *b* et de l'IRBP d'un grand nombre de spécimens appartenant à 21 espèces différentes, est venue préciser et compléter les hypothèses préliminaires avancées par Chevret & Dobigny (2005) et Alhajeri et al. (2015), en particulier pour ce qui est d'une vue d'ensemble de l'organisation du genre *Gerbillus*, mais également de son évolution spatio-temporelle depuis son émergence. Sur la base de l'échantillon considéré, les conclusions principales de cette étude sont les suivantes (Fig. 3):

- Le groupe-frère de *Gerbillus* est *Sekeetamys*, genre ne renfermant qu'une espèce (*S.calurus*) présente en Egypte, au Sinaï en Israël/Palestine, Jordanie et Arabie Saoudite. La séparation *Sekeetamys* / *Gerbillus* daterait de la fin du Miocène, vers -6,5 millions d'années.
- Le genre *Gerbillus* se compose de quatre lignées principales pouvant être considérées comme autant de sous-genres : *Hendecapleura* (incluant *G. poecilops*, *G. henleyi*, *G. nanus* et *G. amoenus*), *Monodia* (incluant *G. nancillus*), *Dipodillus* (incluant *G. campestris*, *G. dasyurus* et *G. simoni*) et *Gerbillus* (incluant *G. cheesmani*, *G. gerbillus*, *G. tarabuli*, *G. occiduus*, *G. pyramidum*, *G. floweri*, *G. hoogstrali*, *G. hesperinus*, *G. latastei*, *G. nigeriae*, *G. andersoni* et deux espèces à identifier / décrire).
- Ces sous-genres ont émergé au cours du Pliocène, l'émergence des espèces les constituant s'étant en revanche produite pour l'essentiel pendant le Pléistocène, une période caractérisée par de fortes variations climatiques et environnementales, dont des épisodes majeurs d'aridification datés vers -2,8, -1,8 et -1,0 millions d'années, et susceptibles d'avoir favorisé l'évolution de taxons adaptés aux habitats secs (de Menocal 1995, 2004).
- Enfin, l'essentiel de l'histoire évolutive du genre *Gerbillus* s'est déroulée en Afrique. Seuls quelques événements de dispersion d'Afrique vers l'Asie ont donné naissance à des lignées spécifiquement asiatiques (Fig. 4), comme celles correspondant à *G. cheesmani*, *G.nanus* et *G. poecilops*.

B) Taxonomie intégrative de plusieurs espèces ou groupes d'espèces cryptiques.

1- Le cas de *G.amoenus*-*G nanus*

Cet exemple est révélateur de la confusion entretenue entre des espèces très semblables morphologiquement, et dont les distributions respectives ont donc toujours été douteuses, *G.nanus* étant considérée comme une espèce à très large distribution afro-asiatique par la

plupart des auteurs, et *G. amoenus* comme une espèce à distribution essentiellement égypto-libyenne (voir synthèse dans Ndiaye et al. 2013, et Fig. 5). Les données moléculaires obtenues sur des échantillons répartis sur l'ensemble de la distribution présumées de ces deux espèces (de la Mauritanie à l'ouest au Pakistan à l'est) montrent la distinction nette de 2 lignées rattachables chacune à un continent (Ndiaye et al. 2013, 2016b), alors même que les caryotypes d'individus de ces deux lignées apparaissent identiques en coloration standard (Fig. 5).

L'hypothèse la plus probable à l'issue de ces études est celle de l'existence de deux espèces vicariantes de part et d'autre de la Mer Rouge, et qui se seraient séparées il y a plus ou moins 1,4 millions d'années, après un passage d'ouest en est (voir plus haut) à travers le Sinaï. Cette hypothèse, qui rejoint celle figurée par Aulagnier et al. (2008), est illustrée sur la Figure 6. Une question connexe dans cette région concerne le statut de *G. garamantis*, décrite d'Algérie et généralement considérée comme une espèce distincte (à caryotype à $2n = 54$ chromosomes), mais qui pourrait aussi ne représenter qu'un variant chromosomique de *G. amoenus*. Dans cette dernière hypothèse, *G. amoenus* deviendrait synonyme de *G. garamantis* qui serait le nom à donner à ces petites gerbilles d'Afrique du Nord, en vertu de la règle d'antériorité.

2- Le cas des gerbilles à soles plantaires poilues du Maroc

Le Maroc est un pays de forte diversité en gerbilles, et particulièrement riche en espèces endémiques, parmi lesquelles *G. hesperinus*, *G. hoogstrali* et *G. occiduus* connues seulement de régions côtières atlantiques d'étendues relativement réduites. Un échantillonnage par piégeage dans une série de localités le long du littoral atlantique de la moitié sud du Maroc (incluant le Sahara Occidental) a permis la capture d'un nombre significatif d'individus du genre *Gerbillus* qui ont ensuite donné lieu à une étude de systématique intégrative combinant des approches morphométrique, cytogénétique et moléculaire (Ndiaye et al. 2012). Parmi les enseignements majeurs de cette étude, on peut noter :

- la mise en évidence d'une lignée dans le sous-genre *Gerbillus* (voir plus haut) d'espèces de taille moyenne à grande, à soles plantaires poilues, et à caryotypes présentant des nombres diploïdes très variables (de $2n = 38$ à $2n = 76$, voir Aniskin et al. 2006 pour des détails dans ce domaine) ;
- la mise en évidence d'une espèce nouvelle (notée ici *Gerbillus* sp.), espèce-sœur du couple *G. tarabuli*-*G. occiduus* et à distribution (pour ce que l'on en sait pour le moment) très similaire (quoiqu'éventuellement parapatrique) à celle de *G. hoogstrali* dans la basse vallée du Souss et la zone côtière au sud de cet oued, entre Haut-Atlas et Anti-Atlas (Ndiaye et al. 2012 ; Fig.8) ;
- l'absence de capture de *G. hesperinus* malgré un effort de piégeage relativement important dans sa zone supposée d'occurrence (Aulagnier 2008), ce qui laisse craindre que cette espèce soit aujourd'hui éteinte ou du moins sévèrement menacée.

3- Le cas des petites gerbilles sahéliennes à soles peu poilues

De distribution sahélienne, *Gerbillus henleyi* et *G. nancillus* font partie des plus petites espèces de gerbilles (poids corporel généralement inférieur à 12g ; Granjon & Duplantier 2009). Assez rarement capturées, du fait de leur tendance à n'entrer que très rarement dans les pièges « classiques », elles doivent être le plus souvent échantillonnées « à vue » et à la main, généralement lors de chasses de nuit. Afin de préciser le statut spécifique d'une série

d'individus attrapés de cette façon ces dernières années en Mauritanie ainsi qu'au Sénégal, Mali, Burkina-Faso et Niger, une étude de taxonomie intégrative a été conduite, basée sur des analyses morphométriques, cytogénétiques et moléculaires (Ndiaye et al. 2014). Les résultats ont montré :

- la grande divergence génétique entre les deux espèces, justifiant leur rattachement à deux sous-genres différents (respectivement *Hendecapleura* et *Monodia*, voir plus haut),
- la nette différence entre leurs caryotypes ($2n = 52$ avec 6 paires d'autosomes submétacentriques pour *G. henleyivs*. $2n = 56$ chromosomes tous acrocentriques pour *G.nancillus* ; Fig. 9, Ndiaye et al. 2014).
- la claire différenciation morphométrique, que ce soit sur les caractères corporels (98% de spécimens bien classés par analyse discriminante) ou crâniens (100% de spécimens bien classés), entre ces deux espèces (Ndiaye et al. 2014).

Ces résultats ont permis de préciser l'aire de distribution de *G. nancillus* à partir d'un échantillon significatif d'individus caractérisés de façon non ambiguë. Cette distribution est remarquablement associée à la zone bioclimatique sahélienne, ce qui fait de *G. nancillus* un marqueur écologique intéressant pour cette zone affectée par les changements climatiques récents (Fig.10).

PERSPECTIVES

Les connaissances dans le domaine de la systématique évolutive des Gerbillinés en général et du genre *Gerbillus* en particulier ont progressé significativement ces dernières années, en particulier grâce à l'utilisation des méthodes moléculaires (Chevret & Dobigny 2005; Abiadh et al. 2010; Ndiaye et al. 2012; Alhajeri et al. 2015 ; Ndiaye et al. 2016a). Ces nouvelles données ont également permis de préciser la distribution d'un certain nombre d'espèces (voir Granjon & Duplantier pour la zone sahélo-soudanienne, Happold 2013 ou IUCN 2016 pour l'ensemble de l'aire de distribution du genre). Néanmoins, beaucoup d'espèces listées dans le genre demeurent mal connues (Musser & Carleton 2005, Granjon & Denys 2006, Granjon 2013). Une des raisons est liée à la difficulté d'échantillonnage dans une fraction significative de l'aire de distribution de beaucoup d'espèces, en particulier dans la zone saharo-sahélienne (Brito et al. 2014). L'étude de spécimens de collection via les méthodes de récupération et d'analyse de l'ADN dégradé qu'ils hébergent peut permettre de pallier dans une certaine mesure à cette difficulté (voir Ndiaye et al. 2016 b pour un exemple). Ces méthodes sont toutefois encore assez coûteuses, et pas faciles à mettre en œuvre sur de grands échantillons. Là où l'échantillonnage est possible, l'acquisition de nouveaux spécimens et leur inclusion dans des études intégratives doit permettre de répondre à des questions en suspens, parmi lesquelles :

- Quel est le statut exact (en particulier par rapport à *G. amoenus*) de *G. garamantis*, connue pour le moment seulement des environs de Ouargla (Algérie) ?
- Quelle est la distribution réelle de *G. latastei*, espèce très proche des endémiques du Maroc *G. hesperinus* et *G. hoogstrali*, récemment mise en évidence en Algérie alors qu'elle n'était recensée que de Tunisie et de Libye jusqu'alors (Nicolas et al. 2014) ?
- *Gerbillus occiduus* n'est-elle pas en fait synonyme de *G. riggenbachi* décrite du Sahara Occidental mais mise en synonymie avec *G. tarabuli* (voir Ndiaye et al. 2012) ?

- Quel est le statut exact de plusieurs espèces connues à ce jour seulement de leurs localités-type respectives, en particulier en Afrique de l'Est (Ethiopie, Kenya, Soudan, ... ; cf. Granjon & Denys 2006) ?

RÉFÉRENCES

- Abiadh, A., Chetoui, M., Lamine-Cheniti, T., Capanna, E. & Colangelo, P. (2010) -Molecular phylogenetics of the genus *Gerbillus* (Rodentia, Gerbillinae): Implications for systematics, taxonomy and chromosomal evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 56, 513-518.
- Alhajeri, B.H., Hunt, A.J. & Stepan, S.J. (2015) - Molecular systematics of gerbils and deomyines (Rodentia: Gerbillinae, Deomyiinae) and a test of desert adaptation in the tympanic bulla. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 53, 312-330.
- Aniskin, V.M., Benazzou, T., Biltueva, L., Dobigny, G., Granjon, L., Volobouev, V.T. (2006) - Unusually extensive karyotype reorganization in four congeneric *Gerbillus* species (Muridae: Gerbillinae). *Cytogenet. Genome Res.*, 112, 131-140.
- Aulagnier, S. (2008) - *Gerbillus hesperinus*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. Available via <http://www.iucnredlist.org>.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F. & Zima, J. 2008. *Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé, Paris, France. 271p.
- Brito, J.C., Godinho, R., Martinez-Freiria, F., Pleguezuelos, J.M., Rebelo, H., Santos, X., Vale, C.G., Velo-Anton, G., Boratynski, Z., Carvalho, S.B., Ferreira, S., Gonçalves, C.V., Silva, T.L., Tarroso, P., Campos, J.C., Leite, J.V., Nogueira, J., Alvares, F., Sillero, N., Sow, A.S., Fahd, S., Crochet, P.A., Carranza, S. (2014)
- Unravelling biodiversity, evolution and threats to conservation in the Sahara-Sahel. *Biol. Rev.*, 89, 215-231.
- Dayrat, B., (2005) - Towards integrative taxonomy. *Biol. J. Linn. Soc.*, 85, 407-415.
- Demenocal, P.B. (1995) - Plio-Pleistocene African climate. *Science* 80: 53-59.
- Demenocal, P.B. (2004) - African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth Planet Sc. Lett.*, 220: 3-24.
- Dutrillaux, B. & Couturier, J. (1981) - La pratique de l'analyse chromosomique, p. 86. Masson, Paris.
- Ellerman, J.R. (1941) - *The Families and Genera of Living Rodents*, Vol. II. Family Muridae. Hayman RW and Holt GWC, British Museum (Natural History), London.
- Evans, E.P., Breckon, G. & Ford, C.E. (1963) - An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. *Cytogenetics*, 3, 289-294.
- Granjon, L. (2013) - Genus *Gerbillus*. In: Happold D.C.D. (Ed.) *Mammals of Africa. Volume III: Rodents, hares and Rabbits*. Bloomsbury Publishing, London, 295-297.
- Granjon, L. & Denys, C. (2006) - Systématique et biogéographie des gerbilles sahariennes du genre *Gerbillus* (Rongeurs; Muridés; Gerbillinés). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord*, 73 : 33-44.
- Granjon, L. & Duplantier, J.-M. (2009) - Les Rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne. IRD Editions, Marseille.
- Happold D.C.D. (2013) - *Mammals of Africa. Volume III: Rodents, hares and Rabbits*. Bloomsbury Publishing, London.
- IUCN (2016) - The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. <www.iucnredlist.org>
- Lay, D.M. (1983) - Taxonomy of the genus *Gerbillus* (Rodentia: Gerbillinae) with comments on the applications of generic and subgeneric names and an annotated list of species. *Z. Säugetierkunde*, 48, 329-354.
- Lee, M.R. & Elder, F.F.B. (1980) - Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations. *Cytogenet. Cell Genet.*, 26, 36-40.
- Musser, G.G. & Carleton, M.D. (1993) - Family Muridae. In: Wilson DE, Reeder DA (eds), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 501-755.
- Musser, G.G. & Carleton, M.D. (2005) - Superfamily Muroidea. In: Wilson DE, Reeder DA (eds), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. John Hopkins University Press, Baltimore, pp 894-1531.

- Ndiaye, A., BÂ, K., Aniskin, V., Benazzou, T., Chevret, P., Konečný, A., Sembène, M., Tatar, C., Kergoat, G.J. & Granjon, L. (2012) - Evolutionary systematics and biogeography of endemic gerbils (Rodentia, Muridae) from Morocco: an integrative approach. *Zool. Scr.*, 41, 11-28.
- Ndiaye, A., Shanas, U., Chevret, P. & Granjon, L. (2013) - Molecular variation and chromosomal stability within *Gerbillus nanus* (Rodentia, Gerbillinae): taxonomic and biogeographic implications. *Mammalia*, 77, 105-111.
- Ndiaye, A., Hima, K., Dobigny, G., Sow, A., Dalecky, A., Bâ, K., Thiam, M. & Granjon, L. (2014) - Integrative study of a poorly known Sahelian rodent species, *Gerbillus nancillus* (Rodentia, Gerbillinae). *Zool. Anz.*, 253, 430-439.
- Ndiaye, A., Chevret, P., Dobigny, G. & Granjon, L. (2016a) - Evolutionary systematics and biogeography of the arid habitat-adapted rodent genus *Gerbillus* (Rodentia, Muridae): a mostly Plio-Pleistocene African history. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 54, 299-317
- Ndiaye, A., Tatar, C., Stanley, W., Granjon, L. (2016b) - Taxonomic hypotheses regarding the genus *Gerbillus* (Rodentia, Muridae, Gerbillinae) based on molecular analyses of museum specimens. *ZooKeys*, 566, 145-155.
- Nicolas, V., Souttou, K., Gouisssem, K., Doumandji, S. & Denys, C. (2014) - First molecular evidence for the presence of *Gerbillus latastei* (Rodentia, Muridae) in Algeria. *Mammalia*, 78: 267-271
- Pavlinov, I.Y. (2008) - *A Review of Phylogeny and Classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia)*. Moscow University publishing, Moscow.
- Petter, F. (1975) - *Subfamily Gerbillinae*. Part 6.3. In: Meester J, Setzer HW (Eds), *The Mammals of Africa: An Identification Manual*. Smithsonian Institution, Washington, pp 7-12.
- Shenbrot, G. & Krasnov, B. (2001) - *Geographic variation in the role of gerbils and jirds (Gerbillinae) across the Great Palaeartic Desert Belt*. In Denys C., Granjon L., Poulet A. (eds): *African Small Mammals*, coll. Colloques et séminaires, Paris, IRD: 101-107.
- Viegas-Pequignot, E., Benazzou, T., Prod'homme, M. & Dutrillaux, B. (1984) - Characterisation of a very complex constitutive heterochromatin in two *Gerbillus* species (Rodentia). *Chromosoma*, 89, 42-47.
- Volobouev, V., Lombard, M., Tranier, M. & Dutrillaux, B. (1995a) - Chromosome-banding study in Gerbillinae (Rodentia). I. Comparative analysis of *Gerbillus poecilops*, *G. henleyi* and *G. nanus*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 33, 54-61.
- Volobouev, V., Vogt, N., Viegas-Pequignot, E., Malfoy, B. & Dutrillaux, B. (1995b) - Characterization and chromosomal location of two repeated DNAs in three *Gerbillus* species. *Chromosoma*, 104, 252-259.

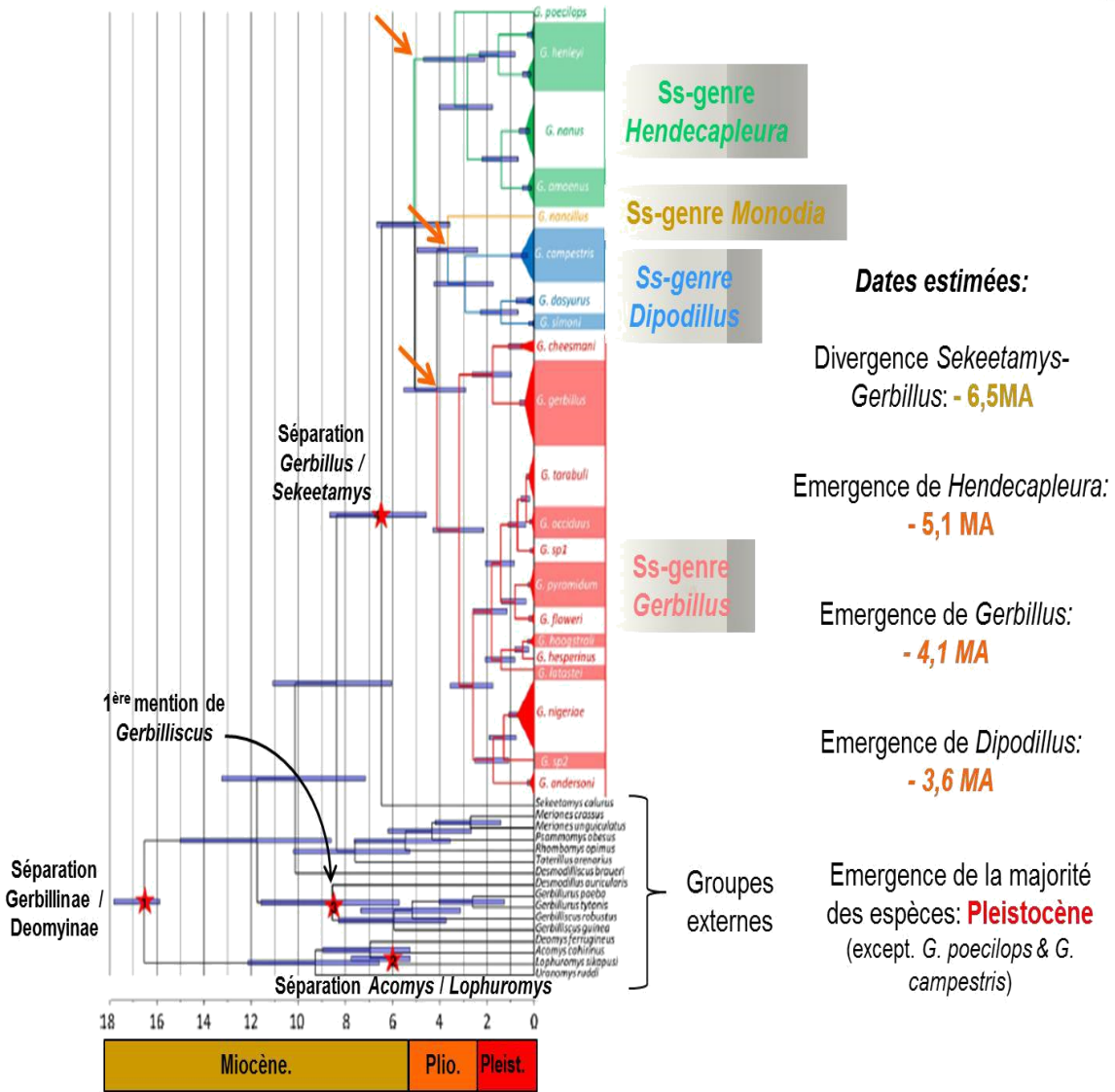


Fig.3: Chronogramme réalisé grâce au logiciel BEAST, plaçant les relations phylogénétiques du genre *Gerbillus* dans un cadre temporel. Etoiles rouges : points de calibration (utilisant les données fossiles mentionnées dans Ndiaye et al. 2016) ; flèches oranges : événements majeurs d'émergence de lignées (sous-genres, voir les dates correspondantes à droite de la figure).

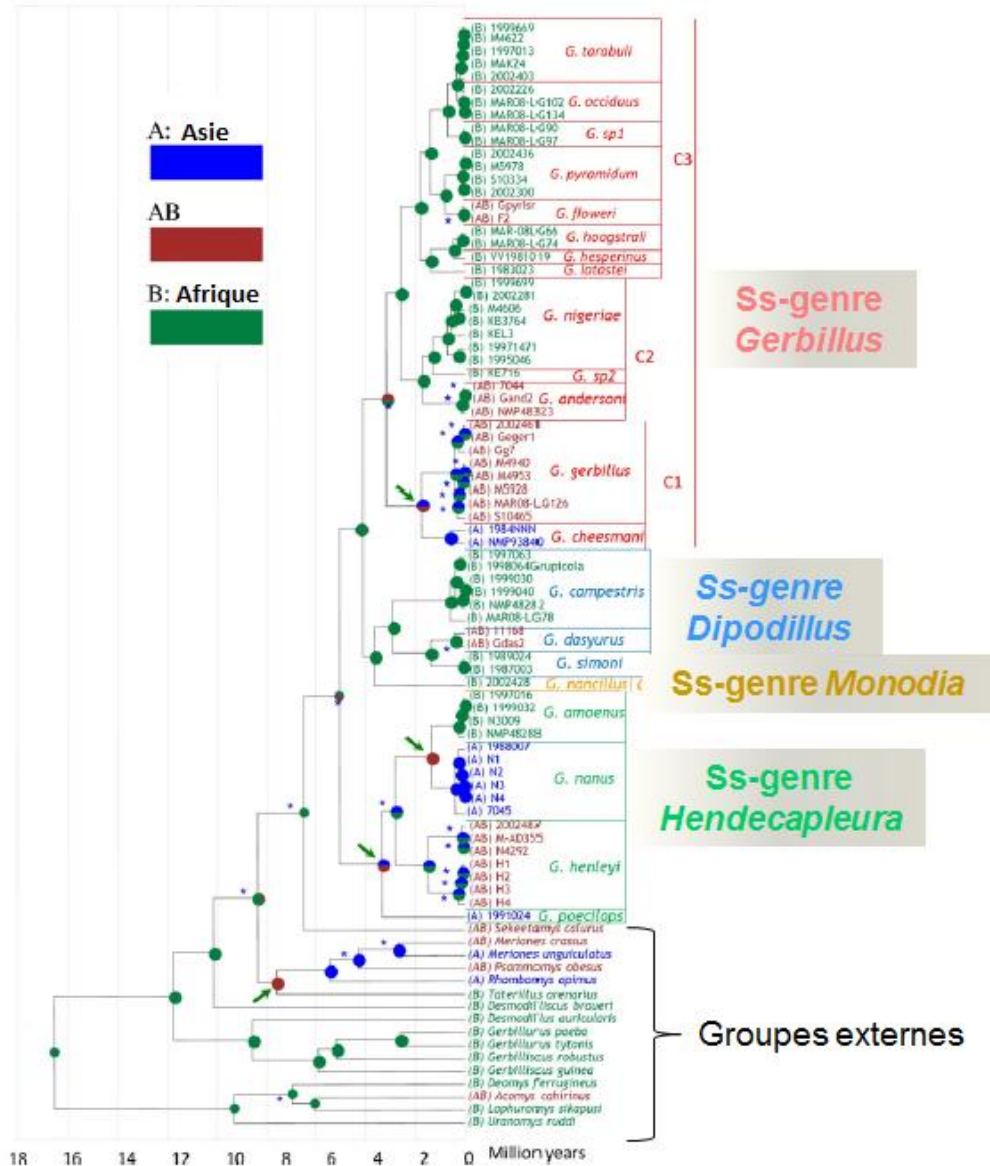


Fig. 4 : Reconstruction des aires de distribution ancestrales chez les Gerbillinés, et plus particulièrement dans le genre *Gerbillus*. Les événements de vicariance sont indiqués par des flèches vertes, les événements de dispersion par des astérisques bleus.

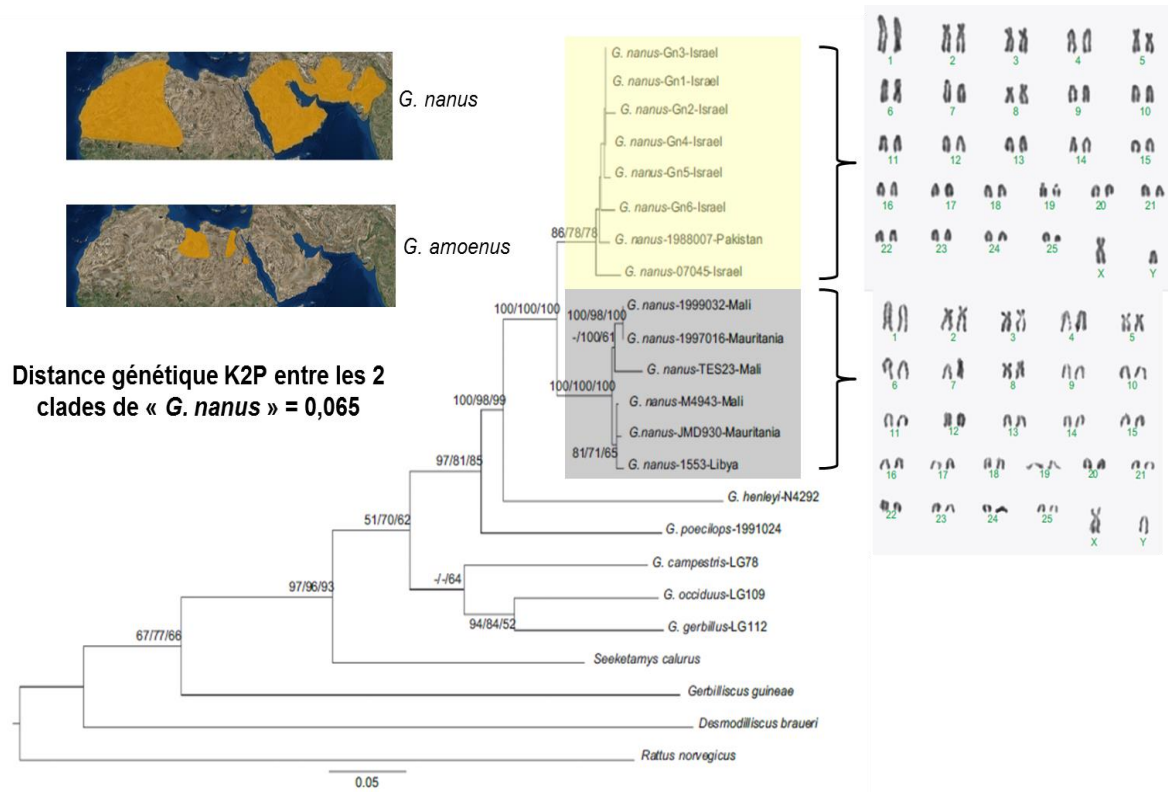


Fig.5 : Cartes de distribution de *G. nanus* et *G. amoenus* telles que figurées par «The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-2» (www.iucnredlist.org); arbre phylogénétique (à partir de séquences de cytochrome b) figurant les relations de parenté entre un ensemble de spécimens libellés «*G. nanus*» d'Asie et d'Afrique, et caryotypes de spécimens d'Israël (haut) et du Mali (bas), d'après Ndiaye et al. (2013).

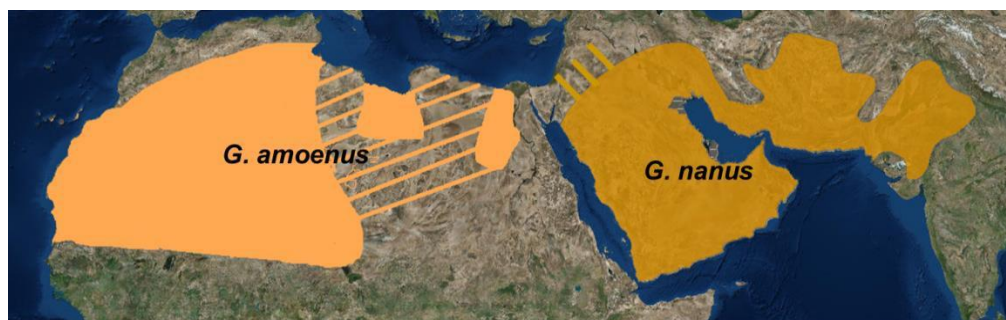


Fig. 6 : Cartes de distribution proposées pour *G. Amoenus* et *G. nanus* à l'issue des analyses moléculaires menées par Ndiaye et al (2013, 2016 b).

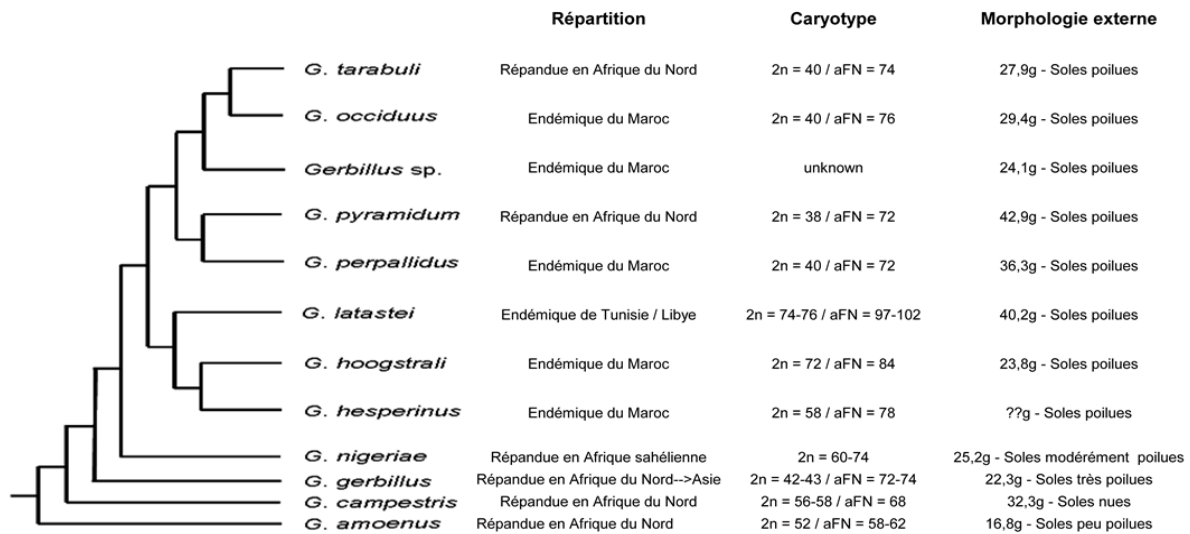


Fig.7 : Caractéristiques phylogénétiques, biogéographiques, caryologiques et morphologiques d'un ensemble d'espèces de gerbilles, incluant les endémiques du Maroc (modifié à partir de Ndiaye et al. 2012).

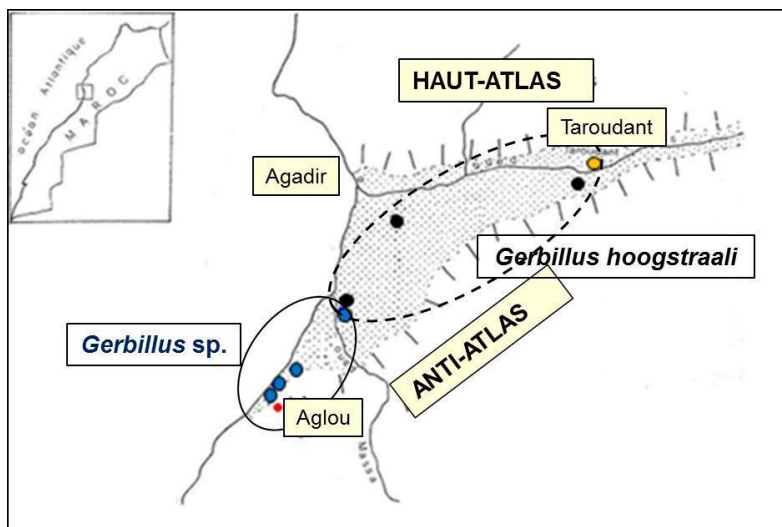


Fig.8 : Distribution des sites de captures de spécimens caractérisés comme *G. hoogstraali* et *Gerbillus sp.* (d'après Ndiaye et al. 2012).

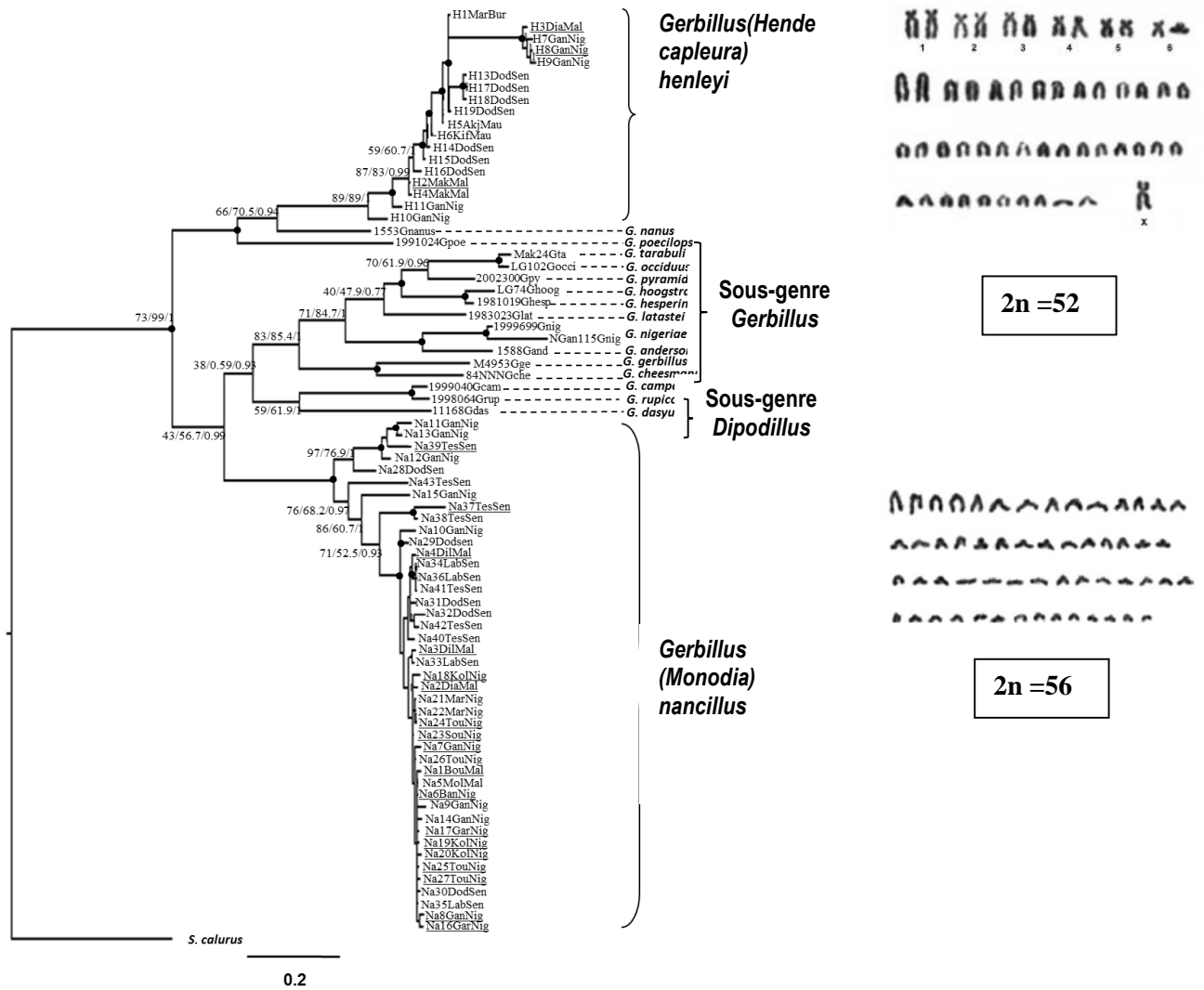


Fig. 9 : Relations phylogénétiques entre une série de spécimens du genre *Gerbillus* incluant des échantillons importants de *G. henleyi* et *G. nancillus*, et caryotypes de ces deux dernières espèces (d'après Ndiaye et al. 2014).

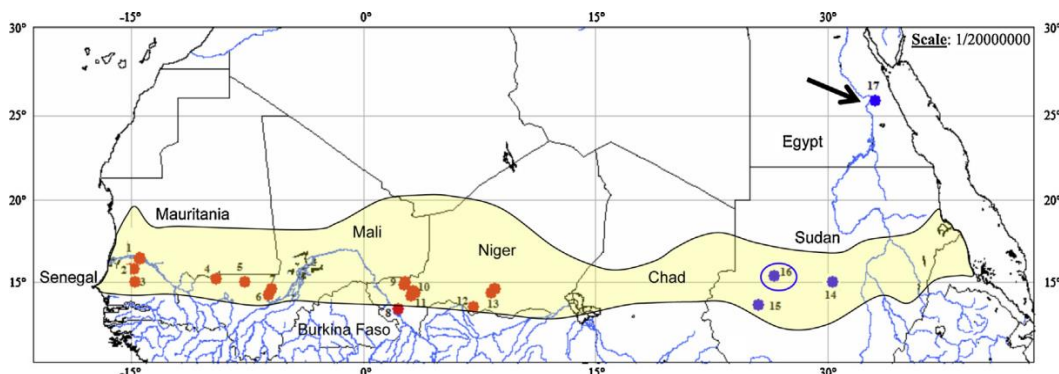


Fig.10: Distribution actualisée de *Gerbillus nancillus*. Zone sahélienne en jaune; points rouges: spécimens étudiés dans Ndiaye et al. (2014); points bleus: autres localités de présence mentionnées dans la littérature (dont localité-type encerclée); la flèche indique une présence possible mentionnée par Pavlinov (in Musser & Carleton 2005).