

UNIVERSITE DE NEUCHÂTEL

INSTITUT DE ZOOLOGIE

DYNAMIQUE DE POPULATION, DISPERSION  
ET ORGANISATION SOCIALE DE LA FORME  
FOUISSEUSE DU CAMPAGNOL TERRESTRE,

(*ARVICOLA TERRESTRIS* SCHERMAN (SHAW),

*MAMMALIA. RODENTIA*).

par

Francis SAUCY

Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université  
de Neuchâtel pour l'obtention du titre de docteur ès sciences

1988

# IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre *Arvicola terrestris scherman* (Shaw)  
(Mammalia, Rodentia)

de Monsieur Francis Saucy

---

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

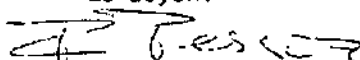
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,  
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs Cl. Mermod, A. Aeschlimann,  
M. Pascal (Jouy-en-Josas) et A. Meylan  
(Changins)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 4 mars 1988

Le doyen:



F. Persoz

# T A B L E   D E S   M A T I E R E S

---

|                                                           |    |
|-----------------------------------------------------------|----|
| 1 ) PREFACE                                               | 1  |
| 2 ) REMERCIEMENTS                                         | 3  |
| 3 ) INTRODUCTION GENERALE                                 | 7  |
| 4 ) INTRODUCTION THEORIQUE                                | 11 |
| BIOLOGIE DE LA FORME FOUISSEUSE DU<br>CAMPAGNOL TERRESTRE | 12 |
| - Systématique et distribution                            | 12 |
| - Reproduction                                            | 15 |
| - Croissance                                              | 15 |
| - Nutrition                                               | 16 |
| - Métabolisme                                             | 17 |
| - Organisation sociale et partage de<br>l'espace          | 18 |
| THEORIES DE LA REGULATION DES POPULATIONS                 | 19 |
| - Modèle malthusien de la croissance                      | 19 |
| - Controverse entre écoles biotique et<br>climatique      | 20 |
| - Les modèles de l'école autoréglative                    | 25 |
| - Approche holistique ou multifactorielle                 | 26 |
| --- Modèle cybernétique de Pimentel                       | 27 |
| THEORIES DES CYCLES CHEZ LES PETITS RONGEURS              | 28 |
| - CARACTERISTIQUES DU CYCLE PLURIANNUEL                   | 29 |
| - HYPOTHESES SUR LES CYCLES DES RONGEURS                  | 32 |
| - FACTEURS EXTERNES OU EXTRINSEQUES                       | 33 |
| 1) La nourriture                                          | 33 |
| 2) La prédation                                           | 36 |
| 3) Le climat et la synchronicité                          | 39 |

## II

|                                                                                   |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------|----|
| - FACTEURS INTERNES OU INTRINSEQUES                                               | 41 |
| - Hypothèses phénotypiques                                                        | 41 |
| 1) Hypothèse endocrine de Christian                                               | 41 |
| 2) Hypothèse de la sélection de parentèle (kin-selection)                         | 43 |
| - Hypothèses génétiques                                                           | 45 |
| 1) Hypothèse de Chitty                                                            | 45 |
| 2) Hypothèse de Smith                                                             | 47 |
| - Hypothèses du comportement spatial et social                                    | 47 |
| 1) Hypothèse de Wynne-Edwards                                                     | 47 |
| 2) Critères de Matson & Moss                                                      | 48 |
| 3) Théorie du comportement spatial de Ostfeld                                     | 49 |
| - Hypothèses holistiques ou multifactorielles                                     | 53 |
| 1) Hypothèse de Lidicker                                                          | 53 |
| 2) Hypothèse de la barrière sociale de Hestbeck                                   | 54 |
| 3) Modèle de Taft                                                                 | 56 |
| DISPERSION                                                                        | 57 |
| - Philopatrie ou dispersion ?                                                     | 57 |
| - Définitions                                                                     | 57 |
| - Dispersion et organisation sociale                                              | 58 |
| - Perspective historique et théorique de la dispersion chez les petits rongeurs   | 60 |
| - Modèle de Howard                                                                | 61 |
| - Modèle de Lidicker                                                              | 61 |
| - Modèle de Stenseth                                                              | 63 |
| -- Modèle de Gadgil                                                               | 63 |
| -- Modèle de Hamilton, May & Comins                                               | 64 |
| -- Modèle de Stenseth                                                             | 65 |
| - Les techniques expérimentales d'étude de la dispersion chez les micromammifères | 68 |
| a) Marquages et piégeages sur de grandes surfaces                                 | 68 |
| b) Création de "dispersal sink" par piégeage exhaustif                            | 68 |
| c) Marquages radioactifs et radio-télémétrie                                      | 69 |
| - Dispersion et cycles pluriannuels                                               | 70 |
| - Les faits                                                                       | 70 |
| - La dispersion chez le Campagnol terrestre                                       | 72 |
| - Approche privilégiée au cours de ce travail                                     | 73 |

### III

|                                                         |     |
|---------------------------------------------------------|-----|
| 5 ) DYNAMIQUE DE POPULATION                             | 75  |
| <hr/>                                                   |     |
| MATERIEL & METHODE                                      | 76  |
| - Piégeages par capture-marquage-recapture (CMR)        | 76  |
| - Piégeages à la pince                                  | 78  |
| - Piégeages sous la neige                               | 78  |
| - Radio-télémétrie                                      | 81  |
| - Matériel utilisé                                      | 81  |
| - Mise au point au laboratoire                          | 82  |
| - Application sur le terrain                            | 83  |
| - Technique de localisation                             | 83  |
| - Rythme de localisation                                | 86  |
| 1) Suivis à long terme                                  | 86  |
| 2) Marquages et suivis simultanés                       | 86  |
| STATIONS D'ETUDE                                        | 87  |
| 1) Zone d'étude principale: Les Cluds                   | 87  |
| - Conditions climatiques                                | 87  |
| - Exploitation de la prairie                            | 91  |
| - Projet du SZV                                         | 93  |
| - La végétation                                         | 94  |
| - Piégeages par CMR                                     | 94  |
| - Limites définitives et calendrier de piégeage         | 95  |
| a) Quadrat                                              | 95  |
| b) Transect                                             | 97  |
| - Piégeages occasionnels à l'extérieur de ces limites   | 98  |
| 2) Zones d'étude temporaire                             | 98  |
| ANALYSE DES RESULTATS                                   | 99  |
| PIEGEAGES PAR CMR                                       | 99  |
| - Préambule                                             | 99  |
| - Estimation des effectifs                              | 99  |
| - Estimation de la densité                              | 100 |
| - Effort de piégeage                                    | 101 |
| PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES                               | 101 |
| - Cohortes                                              | 101 |
| - Sex ratio                                             | 102 |
| - Proportion de résidents, de juvéniles et d'immigrants | 102 |
| - Diagrammes de Lexis                                   | 102 |

|                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------|-----|
| PARAMETRES DE L'ANALYSE TRANSVERSALE                            | 104 |
| - Accroissement mensuel des populations                         | 104 |
| - Taux mensuel de disparition                                   | 104 |
| - Taux mensuel d'apparition                                     | 104 |
| - Taux mensuels d'immigration et d'apparition des juvéniles     | 104 |
| PARAMETRES DE L'ANALYSE LONGITUDINALE                           | 105 |
| - Tables de survie                                              | 105 |
| - Taux de disparition des cohortes (TD)                         | 105 |
| - Demi-vie des cohortes ( $\frac{1}{2}$ V)                      | 106 |
| - Espérance de résidence (ER)                                   | 106 |
| - Durée d'extinction (DE)                                       | 107 |
| PARAMETRES MORPHOLOGIQUES                                       | 107 |
| - Structure pondérale des populations                           | 107 |
| - Croissance pondérale                                          | 107 |
| PROGRAMMES DE CALCUL UTILISES                                   | 108 |
| RESULTATS                                                       | 109 |
| LES CLUDS                                                       | 109 |
| - Evolution numérique de la population du transect              | 113 |
| - Evolution sur les 5 zones                                     | 115 |
| - Evolution de la population du quadrat                         | 117 |
| - Communauté des micromammifères de la prairie                  | 119 |
| - Caractéristiques des différentes sessions de piégeage par CMR | 121 |
| - Effort de piégeage                                            | 121 |
| - Pérennité et disparition des galeries                         | 121 |
| - Trappabilité                                                  | 122 |
| - Calendrier de captures                                        | 125 |
| - Résidents, immigrants et juvéniles                            | 125 |
| ANALYSE TRANSVERSALE                                            | 127 |
| - Paramètres de croissance de la population du quadrat          | 127 |
| - Accroissement                                                 | 127 |
| - Taux de disparition                                           | 127 |
| - Taux d'apparition                                             | 127 |
| - Taux d'immigration et d'apparition des juvéniles              | 129 |

|                                                                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| - Transect                                                                                                                    | 129 |
| - Emigration-immigration                                                                                                      | 129 |
| - Sex ratio                                                                                                                   | 132 |
| <b>ANALYSE LONGITUDINALE</b>                                                                                                  | 134 |
| - Paramètres de l'analyse longitudinale                                                                                       | 134 |
| - Résidence et espérance de vie                                                                                               | 141 |
| - Intégration des juvéniles et des immigrants sur le quadrat                                                                  | 146 |
| <b>CONTRIBUTION DU PIEGEAGE HIVERNAL ET DE LA RADIO-TELEMETRIE A L'ETUDE DE LA PREDATION ET DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION</b> | 149 |
| 1) Echec de la technique de piégeage hivernal                                                                                 | 149 |
| - Hiver 1983-84                                                                                                               | 149 |
| - Hiver 1984-85                                                                                                               | 149 |
| 2) Radio-télémetrie et démographie                                                                                            | 152 |
| <b>EVOLUTION PONDERALE DE LA POPULATION</b>                                                                                   | 155 |
| - Quadrat                                                                                                                     | 159 |
| - Croissance individuelle                                                                                                     | 164 |
| <b>FECONDITE DE LA POPULATION</b>                                                                                             | 168 |
| a) Males                                                                                                                      | 168 |
| b) Femelles                                                                                                                   | 171 |
| <b>GLANDES LATERALES</b>                                                                                                      | 174 |
| - Introduction                                                                                                                | 174 |
| - Analyse des données                                                                                                         | 175 |
| - Résultats                                                                                                                   | 176 |
| - Fiabilité des mesures                                                                                                       | 176 |
| - Dispersion des mesures dans une population adulte                                                                           | 177 |
| - Influence de l'âge et du poids                                                                                              | 178 |
| - Dimorphisme sexuel                                                                                                          | 178 |
| - Evolution des glandes latérales au cours du cycle pluriannuel                                                               | 180 |
| - Variations saisonnières                                                                                                     | 183 |
| - Densité et glandes latérales                                                                                                | 183 |
| - Modèle global de la variabilité des glandes latérales                                                                       | 186 |
| <b>ALBINISME PARTIEL</b>                                                                                                      | 188 |
| - Introduction                                                                                                                | 188 |
| - Résultats                                                                                                                   | 188 |

|                                                                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 6 ) CYCLES EN SUISSE ROMANDE                                                                                   | 191 |
| <hr/>                                                                                                          |     |
| DESCRIPTION DES DONNEES                                                                                        | 193 |
| ANALYSE DES DONNEES                                                                                            | 194 |
| a) Définition du cycle                                                                                         | 194 |
| b) Méthodes d'analyse des séries temporelles                                                                   | 196 |
| - Autocorrélations                                                                                             | 196 |
| - Cyclicité                                                                                                    | 197 |
| - Périodogramme                                                                                                | 197 |
| - Taux de croissance des populations                                                                           | 198 |
| c) Etude de la synchronicité                                                                                   | 199 |
| - RESULTATS                                                                                                    | 200 |
| a) Ste-Croix                                                                                                   | 200 |
| b) Analyse des 11 séries                                                                                       | 208 |
| - Longueur du cycle                                                                                            | 208 |
| - Synchronicité                                                                                                | 212 |
| - Crédibilité des données                                                                                      | 216 |
| 7 ) ANALYSE DES CAMPAGNOLS TERRESTRES PRESENTS DANS<br>LE REGIME ALIMENTAIRE DU HIBOU MOYEN-DUC,<br>ASIO OTUS. | 219 |
| <hr/>                                                                                                          |     |
| INTRODUCTION                                                                                                   | 220 |
| 1) ESTIMATION DU POIDS                                                                                         | 221 |
| - Méthode d'analyse                                                                                            | 221 |
| - Résultats                                                                                                    | 225 |
| 2) APPLICATION DE LA TECHNIQUE D'ESTIMATION DU<br>POIDS AU REGIME ALIMENTAIRE DU HIBOU<br>MOYEN-DUC            | 230 |
| - Matériel & méthode                                                                                           | 230 |
| - Résultats                                                                                                    | 230 |
| 8 ) DISPERSION, DEPLACEMENTS ET UTILISATION DE L'ESPACE<br>CHEZ <u>ARVICOLA TERRESTRIS</u> <u>SCHERMAN</u> .   | 235 |
| <hr/>                                                                                                          |     |
| ANALYSE SPATIALE                                                                                               | 236 |
| - Piégeages par CMR                                                                                            | 236 |
| - Cartographie                                                                                                 | 236 |
| - Centre d'activité et déplacements                                                                            | 237 |
| - Taux de dispersion (Td <sub>x</sub> )                                                                        | 238 |
| - Radiotélémétrie                                                                                              | 238 |
| - Programmes d'analyse                                                                                         | 241 |

|                                                                                               |         |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|---------|
| RESULTATS                                                                                     | 243     |
| - Analyse des déplacements observés aux Cluds par CMR, piégeage à la pince et radiopistage    | 243     |
| - Evolution du taux de dispersion en fonction de la phase du cycle pluriannuel                | 250     |
| - Présentation graphique des déplacements                                                     | 255     |
| - Stratégie de dispersion :                                                                   |         |
| Déplacements en surface ou souterrains                                                        | 258     |
| - Mouvements des résidents                                                                    | 265     |
| - Mouvements suivis en continu                                                                | 271     |
| - Influence du couvert végétal sur la distribution spatiale et les mouvements des campagnols. | 273     |
| <br>9 ) PARTAGE DE L'ESPACE ET ORGANISATION SOCIALE                                           | <br>283 |
| <hr/>                                                                                         |         |
| INTRODUCTION                                                                                  | 285     |
| METHODE ET STATIONS D'ETUDE                                                                   | 285     |
| RESULTATS                                                                                     | 285     |
| 1) Les Ciernes-Picats: été 1985                                                               | 287     |
| 2) La Comballaz: automne 1985                                                                 | 289     |
| 3) Solepra: été 1986                                                                          | 293     |
| 4) Rougemont: été 1986                                                                        | 295     |
| 5) Les Cluds: été 1986                                                                        | 297     |
| 6) Surface des domaines vitaux                                                                | 299     |
| <br>10 ) SYNTHESE ET DISCUSSION                                                               | <br>303 |
| <hr/>                                                                                         |         |
| 1) CYCLES ET DYNAMIQUE DE POPULATION                                                          | 304     |
| - Déclenchement et causes du déclin                                                           | 307     |
| - Prédation                                                                                   | 307     |
| - Nourriture                                                                                  | 311     |
| - Parasitisme et épizooties                                                                   | 311     |
| - Albinisme partiel                                                                           | 312     |
| - Périodicité des pullulations                                                                | 313     |
| - Pullulations et pratique agricole                                                           | 315     |
| 2) DISPERSION                                                                                 | 317     |
| 3) ORGANISATION SOCIALE ET SPATIALE                                                           | 321     |

# VIII

|                                        |         |
|----------------------------------------|---------|
| 11 ) CONCLUSIONS                       | 325     |
| <hr/>                                  |         |
| - CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES D'AVENIR | 326     |
| - RESUME                               | 329     |
| - ZUSAMMENFASSUNG                      | 332     |
| - SUMMARY                              | 335     |
| - REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES          | 339-366 |

**1****P R E F A C E**

## La taupe

Un beau jour, le curé vient trouver le maire et lui dit:

- Bonjour, Monsieur le Maire.

- Bonjour, notre *Chire*.

- Monsieur le Maire, vous avez bien arrangé la place devant l'église.

- *Yè oui*, on a fait tout ce qu'on pouvait, Monsieur le Curé. Vous savez bien qu'on s'entend bien la Commune et pis vous. On est des Rouges et vous des Noirs... mais ça va quand même...

- Oui, mais voilà, il y a une taupe qui pousse au beau milieu de ce gazon.

- Quoi! Une taupe? Et le maire dit en patois: *in boussereü?*

- Oui, *in boussereü!*

- Ah, nom de bleu! Qu'est-ce qu'on veut faire? Je veux dire à Jules, le garde-champêtre, d'aller la prendre cette taupe.

On a appelé Jules; le Jules est allé, il a placé sa pince et il a réussi à la prendre vivante! C'était un exploit! Alors réunion du Conseil:

- Qu'est-ce qu'on va faire? (On était déjà écologistes dans ce temps-là!) Qu'est-ce qu'on va faire avec cette taupe?

- Il faut la tuer!

- Ah non! Il faut la noyer!

- Non.

- Eh bien, il faut la donner à un chat!

- Non.

Alors le plus vieux du Conseil a dit:

- Moi, j'ai une solution à vous proposer. On m'a toujours dit que le plus terrible, hein? c'était d'enterrer quelqu'un vivant... et de le laisser mourir sous terre, vivant!

- Ah oui! Eh bien, pour punir cette taupe, on veut l'enterrer vivante!

Alors on est allé avec le fossoyeur, on a creusé un trou dans le gazon, on a mis la taupe dedans, on a rebouché, on a donné un coup de pied dessus et on a dit:

- Tiens *cravouret*! Maintenant tu peux crever!...

## 2

R E M E R C I E M E N T S

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à toutes les personnes qui m'ont aidé, encouragé, conseillé et entouré au cours de ce travail et qui, de près ou de loin, ont contribué à sa réussite.

Mes remerciements s'adressent tout particulièrement :

- au Prof. Dr. A. AESCHLIMANN, directeur de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, membre du Jury de thèse, pour son soutien et son accueil chaleureux au sein de son institut.
- au Prof. Dr. C.-Ph. MERMOD, de l'Université de Neuchâtel, directeur de thèse, qui a consenti à superviser ce travail et m'a accueilli dans son laboratoire et dans son groupe. Il a ainsi mis à ma disposition toutes les facilités matérielles et techniques de la faculté et m'a procuré les ressources financières nécessaires durant la période de rédaction.
- au Dr. A. MEYLAN, chef du Service de Zoologie des Vertébrés de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins/Nyon qui a assumé la direction technique et pratique de l'étude et a tout mis en œuvre pour me permettre de la réaliser et me faciliter la tâche.
- au Dr. A. VEZ, directeur de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins/Nyon qui a mis à ma disposition l'infrastructure de cet établissement et qui a assuré le financement matériel de ce travail.
- au Prof. Dr. A. ETIENNE, de l'Université de Genève, chez qui j'ai travaillé comme assistant durant la période de récoltes des données. Je lui suis particulièrement reconnaissant de m'avoir offert la possibilité de mener à bien ce projet et de m'avoir accordé toute la liberté nécessaire à un travail de terrain au programme parfois exigeant. La présente étude a en outre grandement bénéficié sur le plan méthodologique de cette collaboration enrichissante.
- au Dr. J.-P. AIROLDI, de l'Université de Berne, qui a bien voulu lire le manuscrit et m'a fait part de ses remarques critiques.
- à Mme J. MORET, conseillère statistique à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel dont l'aide, la patience et la compréhension m'ont aidé à tirer le

meilleur de mes données.

- au Prof. Dr. F. Streit, de l'Institut de Mathématiques de l'Université de Genève, pour son aide et ses conseils dans le domaine de l'analyse des séries temporelles.
- au Dr. J. MOREL, qui a eu la gentillesse de mettre ses données à ma disposition.
- au Dr. J. EGELBACH et à Mlle A. REICHARDT, de l'Université de Zurich, qui m'ont proposé d'examiner les campagnols qu'ils ont récoltés au cours de leur étude du régime alimentaire de rapaces nocturnes.
- au Dr. M. SALVIONI, ami avec qui j'ai eu de nombreux et fructueux échanges tout au long de ce travail et dont l'aide sur le terrain me fut précieuse.
- à Mr. J.-D. BOURQUIN, de l'Université de Lausanne, qui a mis à ma disposition le programme d'analyse des domaines vitaux et avec qui j'ai également eu d'intéressants contacts.
- à Mr. R. KOPP, qui a effectué les relevés botaniques et avec qui une fructueuse collaboration s'est engagée aussi bien sur le terrain que lors de l'analyse des données.
- à Mr. R. MAURER, de l'Université de Genève, avec qui j'ai travaillé durant 5 ans et qui m'a initié à l'informatique et aux joies de la programmation, ainsi qu'à Mmes E. Teroni et V. Portenier, du même laboratoire et dont j'ai apprécié l'amitié et la disponibilité durant toute cette époque.
- à tous mes amis et collègues de l'Université de Neuchâtel, dont le soutien et les conseils me furent précieux. Je tiens à remercier tout particulièrement de leur aide pour les traductions en anglais et en allemand, respectivement le Dr. F. GUERIN et M. KALTENRIEDER.
- à Mrs. Gilbert MAYOR et Jean-Luc BERTHOLET, collaborateurs du SZV, qui m'ont aidé en toutes circonstances à résoudre les problèmes d'ordre technique et m'ont assisté dans le travail de terrain. Leur bonne humeur et les moments passés en leur compagnie ont également contribué au succès de cette étude. J'aimerais également remercier tous les fonctionnaires de la Station de Changins avec qui j'ai eu des contacts et qui se sont toujours montrés extrêmement serviables. La liste serait trop longue à établir, mais je pense aux employés des diverses sections scientifiques, à ceux de l'administration centrale, de la bibliothèque, de la météorologie, du service informatique, du parc

automobile, et de la mécanique, ainsi qu'à Mr. A. GENOUD, de la Sous-Station de la Frétaz, à sa famille et à ses collaborateurs pour tous les services rendus.

- à Mrs E. GANDER, S. GANDER, R. BECK, P. CHABLAIX et B. CHABLAIX, exploitants de la prairie des Cluds, ainsi qu'à leurs familles et à tous les agriculteurs rencontrés dans le Jura et les Préalpes, chez qui j'ai été accueilli avec beaucoup de gentillesse. Sans leur compréhension et leur collaboration ce travail n'aurait pas été possible. Je leur dédie tout particulièrement la préface de ce mémoire, car il faut beaucoup d'ouverture d'esprit et de confiance pour accepter que soient relâchés dans ses champs des dizaines de rongeurs en période de pullulation.
- à mes parents J.-P. et G. SAUCY, pour m'avoir soutenu, encouragé et aidé tout au long de mes études. Je tiens à leur adresser mes remerciements les plus chaleureux, car sans eux ce travail n'aurait simplement pas été possible.
- à Anne-Gabrielle, enfin, pour toute l'aide, les encouragements, la compréhension et la patience qu'elle m'a accordés, qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

# 3

I N T R O D U C T I O N

G E N E R A L E

Les importants dégâts occasionnés périodiquement aux cultures herbagères par la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (SHAW) ont suscité depuis une vingtaine d'années de multiples recherches, aussi bien fondamentales qu'appliquées, sur la biologie et l'écologie de ce rongeur myomorphe. La plupart de ces travaux ont été réalisés dans les deux organismes nationaux suisse et français de recherche agricole, soit le Service de Zoologie des Vertébrés de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins à Nyon et le Laboratoire pour l'Etude de la Faune sauvage de l'Institut National de Recherches Agronomiques (INRA/CNRZ), situé à Jouy-en-Josas.

La présente étude a été menée dans la première de ces deux institutions, dirigée par le Dr. A. Meylan, et s'inscrit dans la ligne des travaux qui ont été effectués auparavant dans ce laboratoire.

Les études initiales ont porté sur la détermination du statut taxonomique de la forme fouisseuse (Meylan et Morel 1971, Morel 1981), ainsi que sur les paramètres caractérisant sa croissance et sa reproduction (Morel 1981). Ces auteurs ont également mis au point les premières techniques d'estimation de la densité et ont abordé la question de la dynamique de population. Ils ont en particulier pu mettre en évidence les spectaculaires fluctuations d'abondance qui marquent les périodes de pullulation et de déclin chez ce rongeur (Morel et Meylan 1970, Meylan 1981). Par la suite, Airoidi (1975b, 1978) a apporté une contribution décisive aux études menées sur le terrain, grâce à la mise au point d'une technique de capture-marquage-recapture (CMR) efficace, autorisant le suivi de populations à long terme. Il s'est également intéressé au problème de la structure sociale (Airoidi 1976a, 1976b, 1978). Plus tard, il a mis en évidence le rythme d'activité polyphasique d'A. t. scherman (Airoidi 1979) et a proposé un modèle théorique d'organisation du terrier (Airoidi 1981, 1985).

Enfin, dans une revue de synthèse, un bilan des travaux menés en Suisse sur la forme fouisseuse du Campagnol terrestre a été établi récemment par Mûri (1984). L'état de la recherche fondamentale et appliquée est analysé et les principales lacunes dans nos connaissances sont mises en exergue dans cette étude.

Les travaux réalisés dans le laboratoire français ont porté entre autres sur l'élaboration d'une technique d'échantillonnage aisée et reproductible (Pascal 1981,

1984, Pascal & Meylan 1986, Rodolphe & Pascal 1985), ainsi que sur l'étude des besoins énergétiques et le métabolisme d'A. t. scherman au laboratoire et en conditions naturelles (Grenot et al. 1982, 1983, 1984). Ils sont actuellement orientés vers la mise au point d'une méthode de lutte intégrée visant à limiter les dégâts de ce rongeur (Pascal et Habert 1984, Pascal et al. 1985).

Debrot (1981) et Meylan (1981) ont montré par une méthode indirecte que les variations d'abondance du Campagnol terrestre se déroulent selon un rythme cyclique, phénomène observé depuis longtemps dans les populations de petits rongeurs (Elton 1942). Les causes qui régissent de tels cycles sont encore mal comprises et font l'objet de théories multiples et contradictoires qui alimentent la controverse sur les mécanismes de régulation des populations (Krebs & Myers 1974, Taitt & Krebs 1985).

Les travaux récents réalisés sur la plupart des micromammifères ont montré qu'il ne suffisait pas d'analyser les paramètres de démographie classique, mais qu'il était indispensable de tenir compte d'autres aspects jusqu'alors souvent négligés. La dispersion des individus avait en particulier été délaissée, jusqu'à ce que des expériences en enclos attribuent à ce phénomène un rôle régulateur de première importance (Krebs & Myers 1974). De même, les questions relatives au comportement, à l'organisation sociale et au partage de l'espace avaient été peu étudiées, car les moyens appropriés pour les aborder manquaient. L'utilisation et l'application récente de la radio-télémetrie aux petits mammifères constitue un progrès technique considérable dans ce sens et permet de décrire plus finement les relations sociales que ces animaux fort discrets entretiennent entre eux.

C'est donc dans ce contexte et avec la volonté d'intégrer les divers aspects évoqués ci-dessus que j'ai entrepris ce travail avec pour objectifs principaux :

1) Etudier la dynamique de population par CMR, car aucun travail de ce type n'avait été mené jusqu'alors au cours d'un cycle d'abondance pluriannuel. En effet, la plus longue étude par CMR n'a duré que 10 mois et a été effectuée dans une parcelle isolée (Airolidi 1978). Il importait en premier lieu de fournir une description détaillée de la démographie d'une population vivant dans des conditions naturelles et choisie dans une région où de tels cycles avaient été observés; le but ultime étant de chercher à en expliquer les causes et les mécanismes.

2) Etudier le mode de dispersion d' A. t. scherman. Cette question est apparue comme l'un des points cruciaux à analyser, car en plus de son rôle régulateur, la dispersion est d'une importance primordiale dans la dynamique de colonisation du sol. Il importait donc de déterminer les

taux d'immigration et de dispersion, ainsi que les distances parcourues et d'établir si les animaux qui effectuent ces mouvements constituent une fraction particulière de la population.

3) Etudier l'organisation sociale et l'utilisation de l'espace, afin de déterminer dans quelle mesure les mécanismes de régulation des populations dépendent ou non du système social et si, en retour, les variations des conditions de l'environnement peuvent en modifier ou en influencer l'expression.

Bien que les problèmes énumérés ci-dessus soient divers, tous trois sont intimement liés et ne peuvent être abordés isolément. C'est pourquoi les questions n'ont pas toujours été traitées séparément. La dispersion, par exemple, affecte tout à la fois la dynamique de population et maints aspects du partage de l'espace. De même, plusieurs problèmes de démographie ont été résolus de manière inattendue au cours d'expériences visant plus spécifiquement l'étude de la dispersion et de l'organisation sociale.

# 4

INTRODUCTION

THEORIQUE

## BIOLOGIE DE LA FORME FOUISSEUSE DU CAMPAGNOL TERRESTRE

## SYSTEMATIQUE ET DISTRIBUTION

Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), est un mammifère rongeur, qu'il convient de rattacher à la famille des *Arvicolidae* selon la classification proposée par Chaline & Mein (1979), basée sur l'évolution des caractères morphologiques, essentiellement le crâne et la dentition.

|           |             |
|-----------|-------------|
| Classe :  | MAMMALIA    |
| Ordre :   | RODENTIA    |
| Famille : | ARVICOLIDAE |

Le genre *Arvicola* (Lacépède, 1799) est représenté en Europe par deux espèces, *A. sapidus* Miller, 1908 et *A. terrestris* (L., 1758), qui se distinguent par leur nombre chromosomique (Matthey 1956). *A. sapidus*, est un animal lié aux milieux humides, dont la distribution couvre la plus grande partie de la France et de l'Espagne. Il présente un caryotype à 40 chromosomes, alors que les différentes formes d'*A. terrestris* réparties sur le reste du continent eurasiatique n'en ont que 36 (Matthey 1956). Cette seconde espèce présente des formes aquatiques de grande taille, au pelage foncé qui occupent les plaines et les rives des cours d'eau et des formes fouisseuses, plus petites, au mode de vie souterrain. On trouve les premières en Grande-Bretagne (Corbet 1964, Stoddart 1968), aux Pays-Bas (Van Wijngaarden 1954), en Allemagne du Nord (Herfs 1939, Müller-Böhme 1936, Wieland 1973), en Scandinavie (Myilymäki 1967, Jeppsson 1987, en Europe de l'Est (Kratovich & Grulich 1961, Kolisova & al. 1970) et jusqu'aux confins de l'URSS (synthèse et revue des travaux soviétiques in Panteleyev 1968, Panteleyev & al. 1971), ainsi que dans le sud de l'Europe, en Italie, Grèce et Yougoslavie (références in Morel 1981). En revanche, les formes fouisseuses occupent des milieux plus secs et leur répartition est limitée aux massifs montagneux du Nord des Alpes, des Balkans et des Pyrénées (Morel 1981).

Dans certaines régions, en particulier aux abords des limites de répartition de formes différentes, on peut rencontrer des campagnols aux moeurs fouisseuses, vivant à proximité d'animaux au mode de vie aquatique, comme sur l'île de Read en Grande-Bretagne (Southern & Crowcroft 1956), en Allemagne (Wieland 1973) et en Suède (Jeppsson 1987). Ces auteurs rapportent que, dans certaines circonstances, les animaux d'une population peuvent passer

d'un mode de vie à l'autre, mais dans tous les cas, ils considèrent que les milieux humides constituent l'habitat primaire, et que les campagnols ne s'installent en pleine terre que lorsque la densité est élevée ou que des inondations les chassent. Jeppsson (1987) a observé des mouvements migratoires saisonniers entre les marais où les animaux vivaient en été et les prairies plus élevées et plus sèches des alentours, dans lesquelles ils creusaient des terriers d'hivernage. Au printemps, une partie seulement de ces campagnols recolonisaient les milieux humides, les autres demeurant dans la prairie durant la période de reproduction, soit dans un habitat considéré comme secondaire. Pour expliquer cette différence de comportement, Jeppsson invoque la densité trop élevée dans le marais. Elle a également rencontré des populations aux mœurs purement fouisseuses vivant toute l'année à l'écart des milieux humides.

On trouve en Suisse deux formes, l'une aquatique et localisée au Tessin, A. t. italicus Savi, 1839 (Meylan 1977, Morel 1981), l'autre limitée au nord du massif alpin et que Meylan et Morel (1970) rattachent à A. t. scherman (Shaw, 1801). Ces animaux se distinguent des campagnols des formes aquatiques par leur taille réduite, leur pelage plus clair, brun-roux et leur mode de vie souterrain. Bien qu'ils soient également présents en plaine, c'est à l'étage montagnard, entre 800 et 1500m, que les campagnols fouisseurs posent en Suisse de sérieux problèmes à l'agriculture. En effet, c'est à ces altitudes qu'ils trouvent encore les grandes étendues de prairies et de pâturages permanents qui constituent leur habitat optimal. En effet, les Campagnols terrestres ne s'accommodent guère des champs régulièrement labourés. Dans les prairies où ils creusent leurs terriers, des taupinières caractéristiques, résultant de l'excavation des galeries, signalent leur présence (Meylan 1976, 1981).

La systématique des différentes formes n'est pas encore établie de manière définitive, cependant les tentatives d'hybridation (Morel 1981) et l'analyse des protéines (Graf 1982) indiquent que les deux sous-espèces rencontrées en Suisse sont en voie de spéciation. En effet, elles montrent une interfertilité partielle (Morel 1981) et la distance génétique qui les sépare est nettement supérieure à la variation observée à l'intérieur des formes ou populations (Graf 1982). Les campagnols fouisseurs des deux localités jurassiennes étudiées par cet auteur sont monomorphes pour 20 loci, et se différencient légèrement du point de vue génétique des animaux de Savoie, qui sont de plus grande taille et dont le mode de vie est également souterrain (Graf 1982). Les campagnols fouisseurs sont cependant plus proches entre eux, qu'ils ne le sont d'A. t. italicus. Il semble donc que les différentes formes évoluent rapidement dans les régions montagneuses où elles sont distribuées en

taches et peuvent constituer des isolats. Les cycles d'abondance très marqués, avec des effectifs faibles à la suite du déclin, accentuent sans doute encore le phénomène par des effets fondateurs et une dérive génétique très rapide.

Morel (1981) postule qu'il existe une barrière physiologique, génétique et surtout éthologique à la reproduction entre la forme aquatique du sud des Alpes et A. t. scherman. Et de fait, la lecture de l'abondante littérature consacrée aux campagnols aquatiques (Herfs 1939, Jeppsson 1987, Kratochvil 1965, Kratochvil & Grulich 1961, Leuze 1976, Müller-Böhme 1936, Pelikan & Holisova 1969, Stoddart 1968, 1969, 1970a, 1971, Van Wijngaarden 1954, liste bibliographique complète in Airolidi & Meylan 1974) montre qu'il y a de grandes différences de comportement entre les animaux fouisseurs et les représentants des autres sous-espèces. On en retire le sentiment d'être confronté à des animaux d'espèces distinctes que le taxonomiste ne sait comment séparer.

Dans les milieux humides, on a des campagnols aquatiques dont le poids adulte varie entre 150 et 300 g, qui vivent le long des cours d'eau ou à proximité de zones marécageuses. Ces animaux se déplacent régulièrement en surface sur de longues distances (Stoddart 1970a, Pelikan & Holisova 1969, Holisova & al. 1970, Leuze 1976, Gemmecke 1985), ce qui permet de les étudier par observation directe. Ils nagent bien et utilisent régulièrement la voie aquatique lors de leurs mouvements de dispersion (Leuze 1976). Ces animaux se nourrissent essentiellement des parties vertes de plantes à faible valeur énergétique et à haute teneur en cellulose, comme les cyperacées ou les roseaux (Holisova 1970, Leuze 1976, Woodall 1978). Enfin, leurs populations n'atteignent jamais des densités aussi élevées que celles observées chez A. t. scherman. En revanche, la forme fouisseuse évite systématiquement les milieux humides et les bords des cours d'eau où elle est supplantée par la Taupe, Talpa europaea. Ces campagnols pèsent à l'âge adulte entre 65 et 150 g et ont un comportement lucifuge qui rend leur étude par observation visuelle impossible; ce n'est qu'exceptionnellement que l'on peut les rencontrer en surface, en particulier lorsqu'ils viennent s'alimenter (Saucy 1987). Enfin, les animaux fouisseurs vivent en prairies grasses, à l'intérieur de terriers aux dimensions réduites (Airolidi 1976a, 1976b, 1978, Meylan 1981, Morel 1981, Saucy & Meylan 1987) dans lesquels ils se nourrissent de racines, de bulbes et des parties vertes de diverses dicotylédones à haute valeur nutritive (Airolidi 1976a, Piquet in Meylan 1981, Kopp comm. pers.).

Ainsi, sans vouloir prendre position sur le plan taxonomique, j'ai été amené dans un but pratique à

considérer les formes fouisseuses et aquatiques comme des espèces distinctes et à ne me référer qu'aux travaux réalisés sur A. t. scherman pour effectuer des comparaisons au niveau intra-spécifique.

## REPRODUCTION

La saison de reproduction débute généralement en mars, se poursuit jusqu'à l'automne et présente une intensité maximale entre mai et juillet (Morel 1981). Après une gestation de 22 jours, les femelles mettent bas entre 2 et 7 petits, 4 le plus souvent (Morel 1981). L'existence d'un oestrus post-partum chez A. t. scherman permet une rapide succession des portées qui se suivent à intervalles de 3 semaines environ. Les jeunes sont allaités durant deux semaines et les plus précoces d'entre les femelles peuvent déjà se reproduire à l'âge de 6-7 semaines (Morel 1981).

Bien que peu de certitudes aient été acquises à ce sujet, la densité, le climat et divers facteurs sociaux dépendant de la phase du cycle pluriannuel sont susceptibles d'affecter et de moduler les principales caractéristiques du mode de reproduction. Ainsi, dans plusieurs cas l'activité reproductrice s'est poursuivie durant l'hiver, soit avant une sévère pullulation (Morel & Meylan 1970, Morel 1981) et au cours d'un hiver particulièrement clément (Meylan & Airolidi 1975). Il est possible que d'autres phénomènes observés chez diverses espèces de Microtus, tels que variation de la taille des portées ou de l'âge de la maturité sexuelle (Krebs & Myers 1974, Taïtt & Krebs 1985) se produisent également dans le cas d'A. t. scherman. Ces caractéristiques du mode de reproduction seraient fonction des conditions du milieu et de la phase du cycle. La suppression ou l'inhibition de la reproduction ou même l'effet Bruce (Bruce 1959) (résorption des embryons en présence de mâles non-familiers) sont également à envisager.

## CROISSANCE

Les campagnols de la forme fouisseuse présentent une croissance rapide et, dès l'âge de 2 à 3 mois il n'est plus possible de discerner les jeunes des adultes (Morel 1981). Comme chez la plupart des micromammifères (Morris 1972, Bourlière & Spitz 1975, Pucek & Lowe 1975, Lidicker & MacLean 1969, Airolidi & Hoffmann 1984), la croissance atteint rapidement un plateau, au laboratoire tout au moins (Morel 1981), et il faut renoncer à utiliser les caractères morphologiques comme critères d'âge au-delà de 3 mois environ. Morel (1981) a montré que seul le poids du

cristallin de l'oeil continue à augmenter avec l'âge. Malheureusement, cette méthode est peu précise, car la croissance du cristallin est proportionnelle au logarithme de l'âge et l'intervalle de confiance pour toute estimation individuelle est approximativement égal à la valeur prédite (Morel 1981). De plus, cet auteur a observé de telles différences entre les souches étudiées, qu'il est nécessaire d'étalonner la courbe de croissance chaque fois que l'on change de site. Ce phénomène a également été observé chez d'autres espèces d'Arvicolidés européens (Le Louarn 1971, Le Louarn & al. 1970) et il n'est pas exclu que la vitesse de croissance du cristallin ne varie également avec la phase du cycle pluriannuel.

Cependant, les observations d'arrêt de la croissance faites au laboratoire sont sujettes à caution, car Morel (1981) rapporte que les animaux maintenus en captivité ont présenté un développement hivernal ralenti ou nul. Des études sur le terrain ont démontré une évolution inverse, tous les animaux recapturés au printemps, les subadultes en particulier, ayant poursuivi leur croissance au cours de l'hiver (Saucy & Meylan 1987).

#### NUTRITION

La plupart des travaux concernant la nutrition chez le Campagnol terrestre se rapportent aux formes aquatiques (revue in Hollisova 1970), si bien que le régime alimentaire des animaux fouisseurs est encore mal connu. Les premières données nous viennent de l'analyse des réserves accumulées dans les terriers d'A. t. scherman (Airoldi 1976a). Pour l'essentiel, ce sont surtout les parties racinaires des plantes qui sont stockées et cet auteur, dans sa présentation des espèces les plus fréquemment récoltées, a observé une préférence marquée pour le pissenlit, Taraxacum officinale, en plaine et pour les bulbes de crocus, Crocus albiflorus, en montagne. Une grande variabilité dans les proportions respectives de chaque espèce a été détectée d'une station à l'autre. Ainsi, les graminées sont souvent présentes en petite quantité, alors que les légumineuses peuvent parfois constituer une part appréciable de la végétation mise en réserve (Airoldi 1976a). Des travaux actuellement en cours pour déterminer les habitudes alimentaires d'A. t. scherman montrent d'ores et déjà de nettes préférences pour les dicotylédones et pour les plantes à fort rendement fourrager, comme le pissenlit et les légumineuses (Kopp comm. pers.). Cette étude récente contredit les résultats de Piquet (in Meylan 1981) qui avait trouvé une forte proportion de graminées par l'analyse des contenus stomacaux. De telles différences ne sont pas surprenantes, car la méthode utilisée par Piquet

ne tient pas compte des différences de digestibilité entre des plantes dont le contenu en cellulose est variable.

Les campagnols ne dédaignent ni les vergers ni les cultures spéciales (Meylan 1983) et la diversité des espèces végétales auxquelles ils s'attaquent démontre, qu'en dépit de préférences manifestes, ils présentent d'excellentes facultés d'adaptation. Ces observations suggèrent un comportement opportuniste de leur part face aux ressources à disposition.

### METABOLISME

Les besoins énergétiques de la forme fouisseuse sont très élevés. Grenot & al. (1982) estiment qu'un animal ingère journalièrement une quantité de carotte fraîche, comprise entre 80 et 160 % de son propre poids corporel. Les campagnols présentent une bonne adaptation physiologique à une diète composée de racines, puisqu'ils assimilent environ 90 % de l'énergie lorsqu'on les nourrit avec des carottes uniquement. Pour Holisova (1965, 1970, 1976) la consommation atteint en moyenne 80 % du poids chez la forme aquatique, mais la nourriture des animaux dans ce cas est beaucoup moins riche, car elle est composée de monocotylédones à faibles rendement énergétique, soit 30 % de roseaux, Phragmites communis, des Typha et une forte proportion de cypéracées.

Bien que très intense, le métabolisme d'A. t. scherman est similaire à celui des Campagnols terrestres des sous-espèces aquatiques et analogue à celui des autres Arvicolidae vivant dans les régions tempérées (Grenot & al. 1984). La forme fouisseuse présente un "turnover" de l'eau très rapide et des besoins énergétiques différents suivant les conditions de l'environnement. Ainsi, le métabolisme varie en fonction du sexe, de l'âge et de la saison. Il s'élève au printemps lorsque l'activité sexuelle est maximale pour diminuer en août déjà (Grenot & al. 1984). Les besoins augmentent également lorsque la température s'abaisse. Les femelles gestantes et allaitantes ont des taux métaboliques plus élevés, de même que les jeunes lors de la croissance (Grenot & al. 1982, 1984).

## ORGANISATION SOCIALE ET PARTAGE DE L'ESPACE

Dans la mesure où les animaux, au cours de leurs activités régulières, ne s'aventurent pas en surface en dehors des limites du réseau de galeries, le domaine vital d'A. t. scherman correspond au terrier souterrain. Ainsi, la capture des occupants de réseaux isolés et l'ouverture de ces derniers ont permis respectivement à Morel (1981) et à Airolidi (1976a) de déterminer les bases de l'organisation sociale de la forme fouisseuse.

En règle générale, un terrier est habité par un couple d'adultes, accompagné de sa descendance d'une ou deux générations. On rencontre aussi fréquemment des individus isolés, soit parce qu'ils viennent de s'établir ou parce que leur partenaire a disparu. Lorsque le sol est uniformément couvert de taupinières, seule la technique de CMR permet de définir les limites des domaines vitaux et d'établir la structure des groupes sociaux. Les travaux d'Airolidi (1976b, 1978) ont montré que chacune de ces entités occupe une zone distincte de celles de ses voisins les plus proches. Les domaines peuvent donc être considérés comme des territoires de groupe (Saucy & Meylan 1987). Des associations plus complexes composées de plusieurs adultes ont été également décrites et se rencontrent spécialement lorsque la densité est élevée (Airolidi 1976a, 1976b, 1978). Elles comprennent le plus souvent un mâle et 2-3 femelles et moins fréquemment, presque toujours en dehors de la saison de reproduction, des groupes de 2-3 mâles accompagnés de 2-4 femelles.

L'application de la méthode de piégeage par CMR à la forme fouisseuse du Campagnol terrestre est très efficace. En effet, en deux jours, on prend entre 70 et 95 % de l'effectif et chaque individu est capturé et recapturé en moyenne 4.2 fois (Airolidi 1978). Malgré cela un animal ne visite en moyenne que 1.9 pièges différents et ce n'est que par recoupements que l'on peut établir la composition des associations entre individus (Airolidi 1978). On ne peut, en revanche, pas déterminer quelles relations les animaux entretiennent entre eux, ni s'il existe une défense du territoire et par quels sujets elle est assurée.

## THEORIES DE LA REGULATION DES POPULATIONS

---

Les fluctuations d'abondance observées chez des animaux appartenant à des groupes systématiques aussi divers que les végétaux, les protozoaires, les crustacés, les insectes et les vertébrés supérieurs ont donné naissance à maintes théories relatives à la régulation des populations, parmi lesquelles les hypothèses émises pour expliquer les cycles des rongeurs occupent une place importante. La plupart des manuels traitant de ces problèmes présentent des revues de synthèse (Andrewartha & Birch 1954, 1984, Dajoz 1974, Krebs 1985, Begon & Mortimer 1986, parmi d'autres). Aussi le but de cette introduction théorique n'est-il pas de les retranscrire, mais d'en extraire les principaux concepts pour les utiliser comme cadre de référence lors de la discussion tout en situant ces notions dans une perspective historique.

L'idée de régulation naturelle n'est pas récente; elle apparaît déjà dans la Grèce antique (Egerton 1973). Les anciens imaginaient alors que les animaux maintiennent des effectifs stables et considéraient les pullulations comme des punitions divines, telles que celles des criquets migrants qui sont rapportées dans la Bible.

### MODELE MALTHUSIEN DE LA CROISSANCE

Une des premières tentatives de modélisation de la croissance des populations a été effectuée à la fin du 18ème siècle par Malthus (1798), économiste britannique qui s'est intéressé à l'espace humaine et a établi le principe de l'impossibilité matérielle d'une croissance infinie. Ses réflexions ont donné naissance au modèle de croissance exponentielle classique décrit par l'équation :

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

ou sous sa forme différentielle:  $r = \frac{dN}{dt \cdot N}$

avec :

$N_t$  = Nombre d'individus au temps t

$N_0$  = Nombre d'individus au temps t+1

$r$  = taux de croissance instantané (ou paramètre malthusien)

La prise en compte des facteurs limitants a permis à Verhulst (1838) d'établir l'équation logistique qui est présentée sous sa forme dérivée:

$$\frac{dN}{dT} = r \cdot N \cdot \frac{(K-N)}{K}$$

avec K = capacité de soutien du milieu.

Ces deux équations constituent encore les modèles descriptifs les plus simples auxquels on puisse se référer.

### CONTROVERSE ENTRE ECOLES BIOTIQUE ET CLIMATIQUE

Il faut ensuite attendre le début du 20ème siècle pour assister à de nouveaux progrès dans la compréhension des mécanismes des populations. C'est l'aspect économique qui a stimulé l'élaboration de nouveaux concepts chez les entomologistes confrontés à de graves problèmes de ravageurs.

Deux courants de pensée opposés sont nés à cette époque. Fondateurs de la première école, appelée biotique, Howard & Fiske (1911) postulaient que deux types de facteurs agissent sur les populations. Ce sont, d'une part, les agents facultatifs qui entraînent des effets catastrophiques et imprévisibles, mais n'affectent pas fondamentalement l'équilibre des populations et, d'autre part, les agents biotiques qui sont seuls responsables des fluctuations observées. Ces auteurs attribuèrent au parasitisme et à la prédation en général une place privilégiée et les considérèrent comme les facteurs décisifs qui seuls permettent de trouver une explication causale aux variations de densité affectant les populations. Cette école élabora une série de modèles dont ceux de Lotka (1925) et Volterra (1926) sont les plus connus.

Bodenheimer (1928) et Uvarov (1931), en tant que représentants de la seconde, appelée école climatique, soutinrent la thèse opposée, déclarant que l'on pouvait toujours expliquer les fluctuations de densité en se référant aux variations climatiques et météorologiques.

La controverse fut vive; les thèses de l'école biotique furent reprises par Nicholson (1933) et affinées par Nicholson & Bailey (1935). Ils perfectionnèrent les modèles de Lotka & Volterra, auxquels ils reprochaient de ne pas tenir compte de la structure d'âge des populations et d'admettre implicitement que tous les individus d'une population se reproduisent. Ils établirent des équations plus réalistes qui intégrèrent également la notion de retard

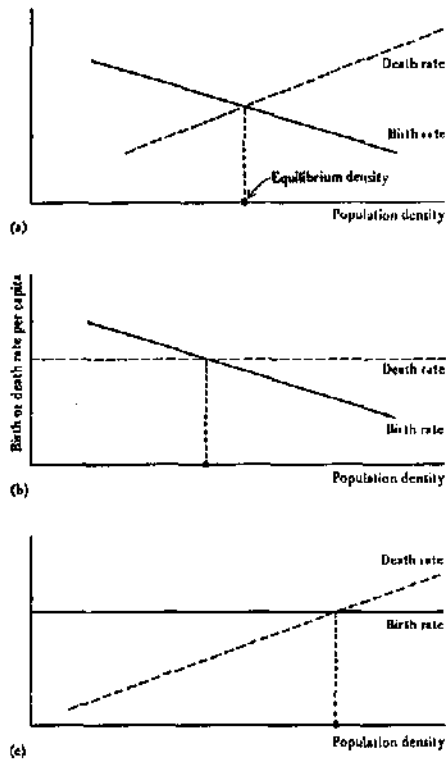
ou de temps de réaction ("time lag"). De tels modèles décrivent mieux les variations d'abondance que l'on observe dans la nature. Ainsi, Maynard-Smith (1968, 1974) a montré qu'en fonction des valeurs attribuées aux paramètres, ces équations peuvent conduire les populations à un équilibre stable, à des oscillations convergentes ou encore à des cycles réguliers et même à des oscillations divergentes dont l'ultime conséquence est l'extinction de la population.

Nicholson s'opposa violemment à l'école climatique et édicta un principe qui résolut momentanément la question et signifia le déclin du courant adverse. En effet, il fit remarquer qu'un facteur d'ordre climatique ou catastrophique, même s'il détruit 98 % de la population ne parvient pas à la contrôler. A l'inverse, un prédateur ou un parasite, en éliminant seulement la moitié des 2 % restants, peut maintenir sa proie à un niveau constant et exercer un contrôle effectif, car en son absence la population proie doublerait à chaque génération. Les idées de Nicholson furent ensuite développées par Smith (1935) qui élaborera les concepts de facteurs dépendants et indépendants de la densité. Il reprit la première dichotomie de l'école biotique et établit que les agents catastrophiques sont indépendants de la densité, alors que les facteurs facultatifs lui sont au contraire inféodés. Il admit cependant que dans certaines circonstances, lorsque la survie des individus est liée à l'accès à un refuge rare ou disponible en quantité restreinte, le climat peut jouer comme un facteur dépendant de la densité.

La formulation proposée par Smith est essentielle, car elle permet l'élaboration d'un modèle simple aux conséquences fondamentales (Enright 1976), reproduit sur la Figure 1. Il est basé sur le postulat qu'à l'équilibre les taux de natalité et de mortalité s'égalisent (Fig. 1a). Les taux sont dits dépendants de la densité s'ils se modifient de manière prévisible lorsque la densité varie, et indépendants dans le cas contraire. Les Figures 1b et 1c dépeignent respectivement l'influence de taux de mortalité et de natalité indépendants de la densité sur la détermination du point d'équilibre.

Deux principes essentiels pour la régulation des populations ont été dérivés de ce modèle (Krebs 1985):

- 1) Aucune population ne cesse de croître à moins que les taux de natalité ou de mortalité ne soient dépendants de la densité.
- 2) Les différences entre des populations à l'équilibre peuvent être causées par des variations de l'un ou l'autre de ces taux, qu'il soit ou non dépendant de la densité (Krebs 1985).



**Figure 1**

Illustration du concept de "density-dependance"

a) Taux de mortalité et de natalité dépendants de la densité

b) Taux de mortalité constant

c) Taux de natalité constant

Reproduit d'après Krebs (1985)

La pertinence des arguments de Nicholson et de ses successeurs a plongé l'école climatique dans l'oubli jusqu'à ce que la controverse soit ravivée, dépassée et probablement définitivement résolue par Andrewartha & Birch (1954). Ils rejetèrent en bloc tous les concepts de l'école biotique et, en particulier, la dichotomie entre facteurs dépendants ou non de la densité, entre agents facultatifs et catastrophiques. Selon eux, tous les facteurs dépendent de la densité, le climat y compris. Un agent quelconque, comme le froid par exemple, décime une population selon un taux de mortalité proportionnel à la densité, car plus l'effectif est élevé, plus l'espèce occupe des habitats marginaux.

Andrewartha & Birch (1954) établissent que les populations sont limitées de trois manières :

- 1) par les ressources naturelles
- 2) par l'accessibilité à ces ressources
- 3) par le manque de temps lorsque le taux de croissance est positif

Selon ces auteurs, le dernier de ces trois points est le plus important, le premier étant le moins décisif, car les ressources seraient toujours surabondantes (1). Ils ont également proposé une description de l'environnement en 4 composantes qui sont distinctes et ne présentent aucun chevauchement:

- 1) Le climat
- 2) La nourriture
- 3) Les autres animaux et les maladies
- 4) L'espace vital

Pour aborder un problème, ils préconisent, d'une part de l'envisager au niveau de l'individu et de tenir compte de tous les facteurs qui affectent et déterminent ses chances de survie ou de reproduction et, d'autre part, de se fonder avant tout sur les faits et non sur les théories. Ils ont cependant révisé récemment ce dernier point (Andrewartha & Birch 1984), affirmant qu'il n'y a pas de compréhension possible en dehors d'un solide cadre théorique préalable.

Les travaux qui ont permis l'élaboration de la plupart des modèles précédents ont tous été réalisés sur des invertébrés, des insectes le plus souvent. Ce n'est qu'à partir des années 1950-1960, que les études sur les vertébrés ont débouché sur des théories de régulation des populations spécifiques à ce groupe systématique.

Ainsi, Lack (1954), en dernier fervent défenseur de l'école biotique, propose-t-il un modèle de régulation chez les oiseaux, basé sur l'idée que le manque de nourriture

constitue le facteur décisif de limitation de leurs populations.

Récemment, pour tenter de réconcilier les vues des écoles biotique et climatique, Krebs (1985) a proposé une théorie qui s'appuie sur une interprétation nuancée des conditions de l'environnement. Dans un milieu favorable les facteurs dépendants de la densité exercent une influence prépondérante, alors que leur impact diminue à mesure que les conditions de l'environnement se détériorent. Leur effet est négligeable aux limites de distribution de l'espèce et dans les habitats marginaux. Les facteurs indépendants se comportent d'une façon réciproque, c'est-à-dire qu'ils prédominent dans un milieu défavorable et deviennent insignifiants dans un environnement optimal (Krebs 1985). L'importance de ces facteurs croît ou décroît selon un continuum qui va des habitats les meilleurs aux plus défavorables.

Ce dernier modèle est analogue dans sa conception à celui de la sélection des stratégies de reproduction r et K proposé par Mac Arthur & Wilson (1967) et affiné par Pianka (1970). Ces auteurs, constatant que certaines espèces présentent de fortes fluctuations de densité alors que d'autres ont des effectifs stables, ont proposé une classification des espèces animales basée sur les deux paramètres de l'équation logistique. Les taxons qui vivent dans un environnement instable et imprévisible ont adopté, sous la pression de la sélection naturelle, une stratégie r caractérisée par un fort potentiel d'accroissement. Les animaux qui représentent ces espèces se distinguent par des variations d'abondance de type catastrophique, une ontogenèse rapide, une maturité sexuelle précoce, sont de petite taille et vivent peu de temps. Ces espèces épuisent rapidement leur milieu, quitte à périr ensuite, et présentent d'excellentes aptitudes à la colonisation. En revanche, celles qui ont choisi la stratégie K, privilégient l'équilibre avec le milieu et limitent leurs effectifs à un niveau inférieur à la capacité de soutien. Ces espèces se caractérisent par des qualités inverses, soit un développement plus lent, une maturité sexuelle retardée, une plus grande taille, une plus grande longévité et présentent seules de véritables mécanismes de régulation des populations.

On trouve chez les rongeurs des représentants des deux tendances. Les campagnols et lemmings correspondent au type r, alors que les castors et les marmottes appliquent la stratégie K. Il existe naturellement des taxons intermédiaires et il faut considérer les stratégies r et K comme les deux extrêmes d'un continuum. Une espèce peut et doit au besoin adapter sa tactique aux conditions de l'environnement dans lequel elle se trouve.

# LES MODELES DE L'ECOLE AUTOREGULATIVE

Les théories proposées par ce courant de pensée se situent dans un cadre conceptuel différent. Elles ne cherchent plus à classer les agents en fonction de la densité, mais proposent une distinction entre facteurs affectant l'équilibre des populations soit de l'extérieur, soit de l'intérieur. Ils sont alors respectivement nommés facteurs externes ou extrinsèques et facteurs internes ou intrinsèques. Tous les agents de l'environnement qui influent sur les processus de régulation, tels que la nourriture disponible, les prédateurs, les parasites, les maladies et le climat sont du domaine extrinsèque.

Cette approche découle des travaux sur les Vertébrés supérieurs et intègre dans ses modèles la grande variabilité individuelle qui caractérise les espèces de ce groupe, par opposition aux Invertébrés. Les auteurs de ces théories postulent l'existence de mécanismes d'autorégulation chez toutes les espèces et reprochent à l'école biotique de ne pas tenir compte des modifications qui surviennent à la fois dans la structure et la composition des populations.

Ford (1931) fut l'un des premiers à entrevoir l'importance éventuelle des variations génétiques sur la régulation des effectifs, mais la formulation de la théorie en revient à Chitty (1955, 1960). Ce spécialiste des populations de petits rongeurs ne conteste nullement l'importance des facteurs extrinsèques, mais relève qu'ils ne suffisent pas, et de loin, à expliquer tous les changements que l'on peut observer au cours d'un cycle d'abondance pluriannuel. Il a en effet remarqué, au cours d'une étude sur Microtus agrestis (Chitty 1952, 1960, Chitty & Chitty 1962), que les animaux présentaient une taille plus élevée en phase de forte densité qu'à toute autre période. La théorie générale de Chitty, qu'il ne faut pas confondre avec l'hypothèse qu'il a émise pour expliquer les cycles des rongeurs, peut se résumer de la sorte :

Si l'on maintient constants tous les facteurs de l'environnement et que l'on enregistre encore des modifications du taux de mortalité, il faut alors attribuer ces variations aux différences entre les organismes.

Il affirma également que toutes les espèces sont capables d'autorégulation et qu'elles peuvent vivre et se maintenir sans détruire leur milieu (Chitty 1960). Il n'est donc pas nécessaire de faire appel à des mécanismes extrinsèques pour expliquer les fluctuations des populations ou leur stabilité.

Cette théorie globale de l'autorégulation des populations a donné naissance à de multiples hypothèses dont les manifestations peuvent se traduire au niveau physiologique ou sur le plan comportemental et dont l'origine est soit génotypique, soit phénotypique (Krebs 1978a). Elles se classent en trois groupes principaux :

1) Hypothèses comportementales d'origine phénotypique

- endocrine ou du stress social de Christian
- de la sélection de parentèle de Charnov & Finerty

2) Hypothèses comportementales d'origine génétique

- du polymorphisme génétique de Chitty
- de l'hétérozygotie de Smith

3) Hypothèses comportementales du partage de l'espace

- de la territorialité de Wynne-Edwards
- du comportement spatial de Watson & Moss
- de la barrière sociale de Hestbeck
- du comportement social et spatial de Ostfeld

La plupart de ces hypothèses se rapportant aux petits rongeurs ou ayant subi une extrapolation à ce groupe, elles seront présentées et commentées dans le chapitre suivant qui traite plus spécifiquement des cycles chez les micromammifères.

Dans un ouvrage tout récent, Cockburn (1988) présente une revue de synthèse des multiples aspects du comportement social et sexuel chez les Vertébrés présentant des fluctuations de densité à caractère cyclique.

## APPROCHE HOLISTIQUE OU MULTI-FACTORIELLE

L'approche holistique rejette les dichotomies présentées plus-haut, que ce soit entre facteurs biotiques et abiotiques ou intrinsèques et extrinsèques; elle les dépasse par une théorie intégrée qui englobe l'ensemble des agents susceptibles d'expliquer la régulation des populations. Cette école a été créée par Thompson (1929) et réactualisée par Lidicker (1978). Les représentants de cette tendance rejettent l'attitude réductionniste qui a conduit à l'élaboration des modèles uni-factoriels, considérés comme simplistes (Lidicker 1978). Ils proposent de prendre en compte, non-seulement l'ensemble des facteurs qui peuvent affecter l'équilibre d'une population, mais également leurs interactions.

Les modèles suivants seront analysés et présentés dans le chapitre sur les cycles des rongeurs :

- modèle de Lidicker
- hypothèse de la barrière sociale de Hestbeck
- modèle de Taitt

Des tentatives purement mathématiques et descriptives des mécanismes d'auto-régulation se développent actuellement. Elles intègrent les lois de la cybernétique et de la théorie des réseaux. Ces modèles théoriques se rattachent à l'école holistique et sont présentés ici, car ils sont de portée plus générale.

### Modèle cybernétique de Pimentel

Certains auteurs ont tenté une approche cybernétique de la régulation des populations, fondée essentiellement sur le principe de la rétroaction négative ou "feedback". Pimentel (1968) suggère qu'une population peut constituer un système équilibré grâce à un mécanisme de rétroaction d'origine génétique, ce qui rattache son modèle à l'hypothèse de Chitty. Pour Pimentel, les systèmes évolués s'affranchissent de la dépendance envers la densité et, dans une communauté naturelle, les populations tendent vers la stabilité. Les pullulations caractérisent des espèces nouvellement introduites qui n'ont pas encore eu le temps de s'intégrer génétiquement à leur nouveau milieu. Ce mécanisme de régulation permet aux populations de s'ajuster à la quantité de nourriture disponible et offre des conditions de stabilité aux relations hôtes-parasites. Selon Pimentel, la rétroaction d'origine génétique est indépendante des autres facteurs de régulation et permet un ajustement grossier de la densité, les réglages plus fins étant assurés par la prédation et par les phénomènes de compétition intra- et inter-spécifique.

Une étape supplémentaire a été franchie par Schwerdtfeger (1968) et Wilbert (1970, 1971 in Dajoz 1974) qui introduisirent le principe des servomécanismes comme agents de régulation. Ces auteurs imaginent que la population est un système contrôlé et soumis à des facteurs de perturbation indépendants de la densité et à des facteurs de régulation inféodés à la densité. Ces derniers sont eux-mêmes sujets à des modifications imprévisibles. Les facteurs de régulation réagissent soit de manière proportionnelle, soit par intégration des variations d'amplitude de la densité. Pratiquement, les facteurs de perturbation permettent de décrire des interactions interspécifiques comme la compétition pour l'espace et les agents régulateurs fournissent de bons modèles pour les relations hôte-parasite ou prédateur-proie.

Dans une optique un peu différente, on peut également citer la théorie des réseaux dont l'application à la régulation des populations est en développement et se révèle très prometteuse (Lewis 1977). Ces modèles intègrent tous les facteurs utiles et cherchent à quantifier les relations que les variables entretiennent les unes avec les autres en se fondant sur les processus de Markov et l'analyse matricielle.

### THEORIES DES CYCLES CHEZ LES PETITS RONGEURS

Les cycles pluriannuels des micromammifères sont connus de longue date, à tel point qu'en Scandinavie, ils font partie de l'imaginaire collectif et ont été intégrés à maints récits et contes enfantins (Stenseth 1984). Ce n'est cependant qu'à partir des travaux de Elton (1924, 1925, 1929) et de la publication de son livre intitulé "Voles, mice and lemmings" (Elton 1942) que des données chiffrées concernant ce phénomène sont disponibles. Depuis lors, de très nombreux travaux ont été réalisés sur les espèces les plus diverses (revues de synthèse in Krebs & Myers 1974, Taitt & Krebs 1985) qui ont donné naissance à plusieurs courants de pensée, soutenus par autant de théories relatives à la régulation des populations. Malheureusement, les théories émises ont rarement été démontrées de manière indiscutable, tant il est difficile d'isoler les facteurs en cause, sur le terrain comme au laboratoire.

C'est pourquoi, dans leur magistrale revue de synthèse, Krebs & Myers (1974) ont exhorté les chercheurs à adopter une approche expérimentale rigoureuse et à renoncer aux pures études descriptives à partir desquelles toutes les conjectures sont possibles. Toutefois, ils soulignent que de tels travaux constituent toujours la base de départ indispensable et qu'il est nécessaire de bien connaître au préalable les principales caractéristiques de la dynamique des populations de l'espace considérée.

Leur appel a été entendu et a provoqué un foisonnement d'études centrées sur des problèmes bien précis. Il faut malheureusement admettre que les résultats sont décevants et le plus souvent contradictoires. En dépit d'un accroissement considérable de nos connaissances, la question de la régulation des populations demeure obscure, comme le montre une revue des recherches les plus récentes réalisées sur les campagnols nord-américains du genre Microtus (Taitt & Krebs 1985).

## CARACTERISTIQUES DU CYCLE PLURIANNUEL

Les changements de densité observés dans les populations de petits mammifères permettent de distinguer des variations annuelles et des fluctuations pluriannuelles. Les premières se produisent régulièrement chaque année et sont le reflet du cycle de reproduction. Sous nos latitudes, l'effectif s'accroît du printemps à l'automne et diminue pendant l'hiver, saison au cours de laquelle les organismes qui meurent ne sont pas remplacés. De telles fluctuations peuvent survenir dans toutes les populations, qu'elles soient stables ou cycliques.

Certaines espèces se caractérisent en revanche par des variations pluriannuelles de la densité, marquées par des périodes d'abondance extrêmement élevée, voire des pullulations, suivies de brusques effondrements. On accorde le nom de cycles à ces fluctuations lorsqu'elles se produisent à intervalles plus ou moins réguliers (Krebs & Myers 1974).

Des cycles ont été décrits chez de nombreuses espèces de micromammifères et dans la plupart des cas leur durée est de 3-4 ans (Krebs & Myers 1974). L'exemple historique le plus ancien et le plus célèbre est sans conteste celui des lemmings (Lemmus lemmus), espèce pour laquelle Elton (1942) fournit des données récoltées durant près de 80 ans. Depuis lors, des cycles ont été décrits chez la plupart des espèces de lemmings européens ou américains, soit Myopus schisticolor, L. trimucronatus, Dicrostonyx groenlandicus, ainsi que chez les campagnols des genres Clethrionomys et Microtus (Krebs & Myers 1974, Henttonen & al. 1985, Taitt & Krebs 1985). De tels cycles ont également été mis en évidence chez la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Debrot 1981, Meylan 1981).

Certaines espèces ne présentent pas de cycles et toutes les populations d'un même taxon ne se comportent pas de manière identique. Dans une brève revue, Tamarin (1983) relève que ce phénomène est fréquent sur les îles ou dans les régions côtières. Taitt & Krebs (1985) rapportent que, sur les 10 espèces américaines du genre Microtus étudiées, 5 seulement se caractérisent par des variations cycliques et que, parmi ces dernières, quatre au moins présentent des populations aux fluctuations annuelles. Une situation similaire a été observée en Scandinavie où les populations méridionales de Microtus agrestis et de plusieurs espèces de Clethrionomys suivent un rythme annuel, alors que dans les régions nordiques, elles montrent des cycles manifestes (Hansson & Henttonen 1985). Cette particularité est connue depuis longtemps (Hansson 1971) et a été érigée en dogme par Odum (1971), qui affirme que les cycles sont plus marqués dans les régions septentrionales.

La définition du cycle pluriannuel est encore aujourd'hui peu claire. En 1974, Krebs et Myers se limitaient à en décrire les phases et mécanismes sans proposer de définition stricte. Dans un cycle type, ces auteurs distinguaient 4 phases d'abondance, soit les périodes de croissance, de forte densité, de déclin et de faibles effectifs.

La phase de croissance est marquée par un taux de croissance, r, positif durant une ou plusieurs années consécutives. Le nombre d'animaux ne cesse d'augmenter, soit de manière constante et régulière, au cours d'une succession de fluctuations annuelles d'amplitude de plus en plus grande, soit de façon exponentielle ou explosive, lorsque le phénomène se produit en peu de temps.

Cette période est suivie d'une phase de forte densité, ou pic, caractérisée par un taux de croissance nul. Sa durée varie entre quelques mois et un à deux ans.

Le déclin se distingue par un taux de croissance négalif. Il peut être rapide et très brusque ou s'étaler sur une année ou deux (Chitty 1955). Il conduit souvent la population à une extinction locale. Chitty (1955) a proposé une typologie des différentes variantes qu'il a nommées M, G et H. Lors d'un déclin de type M, la population s'effondre brusquement en l'espace de quelques mois, le plus souvent au printemps. Le déclin de type G est plus graduel et se poursuit durant la saison de reproduction, sans récupération d'effectif au cours de cette période. Le déclin de type H, enfin, se déroule sur un ou deux ans, mais la population présente une ou deux reprises de la croissance durant la ou les saison(s) de reproduction, avant de s'effondrer.

La phase de faibles effectifs constitue une période intermédiaire entre la fin du déclin et la reprise de la croissance. Elle peut durer entre 1 et 3 ans; elle se caractérise par un taux de croissance nul et par la rareté ou l'absence des animaux. Pour cette raison, elle est assez mal connue.

En 1965, Taitt & Krebs, dans leur classification des campagnols en espèces présentant des fluctuations annuelles ou cycliques, ont retenu comme critère opérationnel de cyclicité l'existence de la séquence suivante : pic-déclin-faibles effectifs, s'étalant sur deux ans au moins. Ils relèvent que la distinction est généralement aisée lorsque l'on dispose de données récoltées sur une longue période. Lors d'études à court terme, qui sont les plus nombreuses, ils proposent de calculer la variance du logarithme des densités printanières et de ne tenir compte que de la population reproductrice. La valeur de ce paramètre est généralement inférieure à 0.5 pour des

variations annuelles et supérieures à 1.0 lors de cycles marqués. Un estimateur similaire, fondé sur la racine carrée de l'écart-type du logarithme de la densité, a été proposé par Lewontin (1968). Il a d'abord été utilisé par Stenseth (1977a), Stenseth & Framstad (1980), puis par Henttonen & al. (1985), Hansson & Henttonen (1985) et Saitoh (1987). Dans ce cas, la valeur limite a été établie à 0.5 par Henttonen et al. (1985) qui ont utilisé des valeurs automnales, moins représentatives que celles du printemps d'après Krebs & Myers (1974).

De telles définitions, fondées sur l'observation d'une séquence d'événements ou sur des différences d'amplitude, permettent de décrire des variations pluriannuelles. Cependant, elles ne sont pas suffisantes pour caractériser un cycle, terme dans lequel la notion de périodicité est implicite. Il convient donc, à mon avis, de déterminer dans chaque cas si les fluctuations observées revêtent un aspect périodique pour déterminer si elles sont réellement cycliques ou s'il ne s'agit que de banales variations aléatoires. Des méthodes statistiques existent qui permettent de caractériser les fluctuations selon des critères objectifs et il convient de les utiliser. Bulmer (1974, 1975) et Finerty (1980) présentent quelques périodogrammes et corrélogrammes qui permettent de confirmer la nature cyclique des fluctuations observées chez diverses espèces.

La distinction entre les 4 phases est parfois malaisée et il arrive souvent que différents auteurs ne soient pas d'accord dans leur interprétation d'un cycle. Les cas d'erreur de classification ne sont pas rares et plus d'un travail a été critiqué pour de tels motifs (Krebs & Myers 1974). Il s'agit d'un point crucial et, pour éviter les erreurs, il convient d'analyser l'évolution du taux de croissance. Une inspection visuelle suffit généralement à distinguer correctement une phase de la suivante, à condition de représenter les variations de la densité sur une échelle logarithmique. Les changements de tendance sont ainsi parfaitement mis en évidence.

La détermination du caractère cyclique des variations d'abondance chez les rongeurs n'étant pas toujours simple, il convient d'être prudent dans cet exercice et de ne se fonder que sur des faits bien établis. Une étude à long terme, vaut mieux que des conclusions hâtives basées sur des recherches ne portant que sur 3 à 4 ans. De tels cas sont assez fréquents et la littérature en est truffée, comme par exemple un cycle évalué à deux ans chez M. arvalis et calculé sur une période de 4 ans seulement (Delattre et al. 1986) ou la classification en variations annuelles ou cycliques des fluctuations de densité de 5 espèces de Microtus, opérée par Taitt & Krebs (1985), alors même que chaque espèce n'a fait l'objet que d'une seule étude d'une durée comprise entre 2 et 3 ans au maximum.

Le problème n'est pas trivial, puisque au terme d'une recherche de 14 ans réalisée sur 6 populations des deux espèces de Microtus américains les mieux connues, M. ochrogaeter et M. pennsylvanicus, L.L. Getz et ses collègues aboutissent à la conclusion que les cycles pluriannuels mis en évidence chez ces deux campagnols ne sont probablement que de simples artefacts d'études à court terme (Getz & al. 1987). Le ton de ces auteurs est sans doute provocateur, mais montre bien à quel point il est essentiel de s'en référer aux faits avant tout.

Leur étude va sans aucun doute relancer la polémique sur la réalité des cycles pluriannuels qui n'a toujours pas été établie de manière indiscutable. En 1974, Krebs & Myers (1974) posaient la question dans un titre de chapitre intitulé : "Do population cycles really occur ?". Ils présentaient maints exemples indiquant l'existence d'un tel phénomène, mais éludaient finalement le problème en affirmant qu'ils ne connaissaient pas d'espèces chez lesquelles des cycles n'aient été observés. On sait aujourd'hui que cette dernière caractéristique est fausse et que plusieurs espèces ne présentent pas de cycles (Tamarin 1978a, Taitt & Krebs 1985, Henttonen et al., Hansson et Henttonen 1985). En 1985, Taitt & Krebs se montraient donc plus prudents et une de leurs affirmations indique que les incertitudes demeurent et que la question est loin d'être résolue. Il écrivaient en effet ceci (p. 575) : "We do not know whether the dichotomy between annual and cyclic populations is real, or whether there is a continuum between the two extremes".

#### HYPOTHESES SUR LES CYCLES DES RONGEURS

Les principales hypothèses, émises dans le but d'expliquer les fluctuations pluriannuelles de densité dans les populations de micromammifères sont présentées ci-après, avec pour cadre théorique de référence celui de l'école auto-régulatrice. C'est en effet la plus féconde et la plus répandue actuellement. Les principales catégories présentées par Krebs & Myers (1974) et Taitt & Krebs (1985) ont été adoptées. Les hypothèses ont été regroupées dans la mesure du possible par rapport au facteur considéré comme décisif par chaque auteur ou par le courant de pensée dans lequel il se situait. Dans chaque cas, une courte discussion permet d'évaluer le succès, les échecs et les limites du modèle. Lorsqu'il y a lieu, les données concernant la forme fongieuse du Campagnol terrestre sont présentées et analysées.

## FACTEURS EXTERNES OU EXTRINSEQUES

### 1) LA NOURRITURE

La nourriture fut l'un des premiers facteurs limitants proposé par les théoriciens de la dynamique des populations. Son rôle dans le déterminisme des cycles a souvent été évoqué, en particulier comme déclencheur du déclin à la suite d'une surexploitation du milieu. Cette vision un peu simpliste est contredite par maints travaux qui montrent que ce phénomène se produit rarement et constitue en fait l'exception. Les populations déclinent généralement avant d'avoir épuisé le milieu, du moins aux yeux de ceux qui les étudient.

La nourriture des rongeurs, des campagnols en particulier, est essentiellement végétale. Durant la période de végétation, elle se compose des organes aériens et dans une moindre mesure, des parties souterraines, racines, bulbes ou rhizomes, ces dernières prédominant dans le régime alimentaire hivernal des rongeurs de prairie. Les graines constituent également une source de nourriture importante, spécialement chez les rongeurs forestiers des genres *Clethrionomys* et *Apodemus*, alors que les mousses entrent pour une part importante dans l'alimentation des lemmings (revues in Grodzinski & Wunder 1975, Fleming 1979, Batzli 1985).

La végétation peut agir sur une population et la contrôler par quatre facteurs :

- 1) la quantité
- 2) la qualité
- 3) les produits secondaires toxiques
- 4) le couvert végétal

La plupart des auteurs s'accordent à admettre que la quantité de nourriture disponible influence les taux de croissance et de survie des rongeurs, mais en aucun cas elle n'est invoquée comme facteur décisif et suffisant dans le déterminisme des cycles (Taitt & Krebs 1985, Batzli 1985). L'apport de nourriture supplémentaire, lors d'expériences conduites sur des campagnols nord-américains, montre que de telles manipulations permettent au milieu de supporter un plus grand nombre d'animaux, mais en aucun cas, le déclin n'a pu être évité de cette manière (Cole & Batzli 1978, Desy & Thompson 1983, Taitt & Krebs 1985).

L'impact de la qualité de la nourriture est beaucoup moins bien compris et divers travaux suggèrent que son rôle pourrait être de premier ordre (Batzli 1985). Cette hypothèse est difficile à vérifier. Or il semble, selon

White (1978), que la teneur en azote soit essentielle pour l'élevage des jeunes. Les expériences de nourrissage sont en particulier critiquées de ce point de vue, car la nourriture supplémentaire ne contient pas nécessairement les éléments qui jouent le rôle de facteurs limitants. Toutes les tentatives visant à établir le régime alimentaire des campagnols ou lemmings ont montré une sélectivité manifeste de la part des animaux. Certains travaux font état d'une consommation massive des espèces préférées (Batzli & Pitelka 1970, Batzli 1985). Ces observations ne permettent toutefois pas de déterminer dans quelle mesure les espèces les mieux consommées sont indispensables aux animaux, ni si ces derniers présentent des besoins ou des adaptations physiologiques spécifiques ou encore s'ils sont capables de se tourner vers une autre diète et d'en retirer un bénéfice identique.

Certains travaux ont montré l'apparition de résistance chez des plantes soumises à un fort abroutissement (Krebs 1978b, Batzli 1985). Freeland (1974) a proposé un modèle de régulation des populations de campagnols et lemmings basé sur la qualité de la nourriture. Cette hypothèse tient également compte de la toxicité de diverses substances accumulées dans les feuilles ou les racines. La résistance se manifeste par une augmentation de la teneur en divers composés secondaires, comme les alcaloïdes, les tanins, les phénols, les saponines ou les terpènes, la toxicité de ces produits pour les campagnols ou le bétail ayant été démontrée par Oh et al. (1970). Il est toutefois difficile d'établir le rôle de telles substances dans la perspective de la régulation des populations, car elles sont nombreuses, interagissant entre elles et sont peut-être en équilibre avec la composition du sol et sa teneur en substances nutritives. De plus, leurs effets peuvent se révéler contradictoires suivant les espèces considérées, le régime alimentaire variant beaucoup d'un rongeur à l'autre (Batzli 1985). Selon cet auteur, ce n'est que par sa qualité que la nourriture pourrait avoir un rôle comme facteur de régulation.

Des préférences alimentaires ont également été mises en évidence chez la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Airolidi 1976a, Kopp comm. pers.). Le rôle de la végétation comme facteur limitant des populations de ce rongeur n'est pas à négliger, car lors de ses pullulations, il n'est pas rare qu'il détruise entre 50 et 100 % de la végétation disponible, comme en témoignent les dégâts aux cultures (Meylan 1981, Delabays 1987). Morel (comm. pers.) estime que la surexploitation du milieu est la raison du déclin observé en 1970.

Les interventions humaines, soit essentiellement les pratiques agricoles, visent à modifier et à améliorer la qualité et la quantité du fourrage dans les prairies. Il est probable que cela entraîne des effets bénéfiques sur les taux de reproduction, de croissance et de survie des rongeurs. Il est cependant douteux que de telles manipulations puissent être à l'origine des fluctuations pluriannuelles des populations. La végétation joue également un rôle protecteur contre les prédateurs (Getz 1970, Batzli 1985); de nombreux travaux ont montré l'importance du couvert végétal sur la distribution spatiale des rongeurs qui désertent les zones dont la végétation a été fauchée (Batzli 1985, Birney et al. 1976, Bourquin & Meylan 1982, Teivainen et al. 1985). L'impact du mode d'exploitation des prairies sur la régulation des populations n'est pas connu, mais la plupart des auteurs considèrent les zones fauchées comme des habitats extrêmement défavorables (Batzli 1985, Lidicker 1985, Taitt & Krebs 1985).

Récemment, Laine & Henttonen (1985) ont trouvé une périodicité de 3-4 ans analogue à celle des populations de micromammifères, au niveau de la qualité et de la productivité de la végétation du nord de la Scandinavie. Ils ont émis l'hypothèse séduisante que les cycles des rongeurs ne seraient que le reflet de ceux de la végétation. En l'absence d'approche expérimentale, il est impossible de déterminer si cette idée est exacte ou si les variations observées ne révèlent pas simplement l'impact des rongeurs sur la végétation. Les insectivores nordiques présentent également des cycles identiques à ceux des rongeurs (Henttonen & al. 1985, Korpimäki 1985), dont l'origine est probablement sans rapport avec la production primaire.

## 2) LA PREDATION

La prédation occupe, avec la nourriture et le climat, une place privilégiée dans la littérature sur les cycles des rongeurs. Ce facteur a été évoqué et développé dans les premiers modèles de l'école biotique élaborés dès le début du 20ème siècle. L'équation de l'interaction proie-prédateur de Lotka (1925) et de Volterra (1926) en est issue. Ce modèle est basé sur le principe de l'interdépendance entre les populations de deux espèces. Lorsque la densité de la proie augmente, le prédateur réagit numériquement et devient si abondant qu'il finit par consommer plus que la population proie ne peut produire. C'est donc lui qui déclenche le déclin et provoque l'extinction de la population de rongeurs. Une fois cette dernière disparue, les prédateurs affamés meurent à leur tour en grand nombre et le cycle recommence. Les populations du prédateur oscillent avec un ou deux ans de retard sur celles de leur proie. Il s'agit d'une théorie trophique et l'analogie avec l'hypothèse dans laquelle la végétation joue le rôle de facteur limitant les populations de rongeurs est évidente.

Ce mécanisme décrit assez correctement les interactions entre un prédateur spécialiste et sa proie préférée. En effet, plusieurs cas classiques sont décrits dans la littérature, comme celui des lynx et des lièvres dans le nord du Canada (cf. Finerty 1980 pour une analyse correcte des statistiques de chasse). Debrot (1981) a montré qu'une telle relation existait entre A. t. scherman et l'hermine. Cette excellente correspondance entre les fluctuations observées et l'équation de Lotka & Volterra ne prouve toutefois pas que les relations de cause à effet, qui sont sous-jacentes au modèle, soient exactes.

Cette hypothèse a été largement diffusée et jouit encore aujourd'hui d'une très grande notoriété en raison de sa simplicité. Cependant, la plupart des chercheurs l'ont abandonnée depuis longtemps car en aucun cas, il n'a pu être prouvé qu'un prédateur ait influencé l'évolution d'une population de rongeurs au point de stopper sa croissance ou de déclencher son déclin (revue in Pearson 1985). L'impact des prédateurs spécialistes a en revanche été mis en évidence à plusieurs reprises durant le déclin, ainsi qu'en période de faibles effectifs et l'hypothèse prévaut actuellement que les prédateurs peuvent au plus limiter l'amplitude d'une pullulation et moduler la durée du cycle (Pearson 1966, 1971, 1985).

Des travaux récents de chercheurs scandinaves ont réévalué le rôle de la prédation comme facteur de régulation des populations de micromammifères.

Andersson & Erlinge (1977) proposent deux classifications des prédateurs en fonction des stratégies trophiques et spatiales qu'ils adoptent : ils opposent les spécialistes aux généralistes et les résidents aux nomades. Les spécialistes se nourrissent d'une proie privilégiée et présentent une réaction numérique aux fluctuations de population de cette dernière. Ils ne diversifient leur régime alimentaire qu'en cas de nécessité, soit lorsque leur proie a disparu ou qu'elle est devenue très rare. Les généralistes, en revanche, ont un régime naturellement diversifié et peuvent réagir fonctionnellement, numériquement ou globalement (Dajoz 1985, Begon & Mortimer 1986). Ils sont prompts à répondre aux variations de densité des rongeurs. Le nomadisme caractérise les espèces qui ont de grandes facilités de déplacement et cette stratégie est adoptée par la plupart des oiseaux rapaces, les mammifères étant le plus souvent résidents sur leurs terrains de chasse (Andersson & Erlinge 1977).

En Scandinavie, des différences entre les populations septentrionales et méridionales de rongeurs ont été décrites par Hansson (1971). Cet auteur a observé des fluctuations annuelles dans le sud, des cycles pluriannuels dans le nord et une situation intermédiaire dans les régions du centre. Récemment, Hansson & Henttonen (1985) et Henttonen & al. (1985) ont montré qu'il existait un gradient de cyclicité en fonction de la latitude chez plusieurs espèces dont la distribution couvre l'ensemble de la Scandinavie. Hansson (1971) avait émis l'hypothèse que l'appauvrissement de la faune prédatrice pouvait expliquer ces différences, car on observe une diminution de la diversité des prédateurs de micromammifères lorsque l'on se dirige vers le nord (Hansson 1971). Au septentrion, on ne trouve que des spécialistes, essentiellement des petits mustélidés, alors que le nombre d'espèces généralistes augmente à mesure que l'on descend vers le sud, où la faune présente sa plus grande diversité.

Cette hypothèse a été testée et semble confirmée par de récentes études, tant pratiques que théoriques (Erlinge et al. 1983, 1984). Dans le premier de ces travaux, ils montrent que la consommation annuelle des prédateurs au sud de la Suède correspond approximativement à la biomasse produite. Les variations pluriannuelles dans le nord seraient dues à l'absence de généralistes qui ne peuvent s'y maintenir, car ils ne trouvent pas de proies alternatives en suffisamment grand nombre dans ces régions. Dans le sud de la Suède, les populations de lapins, Oryctolagus cuniculus remplaceraient les rongeurs lorsque ceux-ci déclinent. Dans leur théorie, ces auteurs insistent sur l'importance de proies alternatives qui, selon eux, permettent aux généralistes de conserver des effectifs stables. La sensibilité de ces derniers aux changements de densité des micromammifères et leur promptitude de réaction

leur permettent de contrôler le niveau des populations de rongeurs. Malheureusement, Erlinge et al. (1983) basent leurs faits sur des estimations de production et de prédation relativement grossières, extrapolées à un territoire de 40 km<sup>2</sup> et ne fournissent pas d'évidence expérimentale à leur théorie.

Récemment, Erlinge (1987) a tenté une telle approche et a montré que dans un enclos duquel les prédateurs étaient exclus, la population de rongeurs ne subissait pas un déclin printanier aussi marqué qu'à l'extérieur. L'interprétation des résultats de cette expérience de quelques mois est discutable et la preuve que la population de rongeurs de l'enclos pourrait présenter des fluctuations cycliques n'a pas été apportée.

Une autre hypothèse, un peu plus complexe, a été récemment proposée par Hansson (1987) pour expliquer le même phénomène. Elle est soutenue par un modèle théorique de Stenseth & Oksanen (1987). Il s'agit en fait d'une unification de deux théories du même auteur, celle sur la prédation présentée ci-dessus (Hansson 1971) et celle de la nourriture, considérée comme facteur limitant (Hansson 1979).

Cette nouvelle synthèse est bien entendu un peu plus difficile à tester et, comme Krebs le souligne (1978a), il n'y a aucune objection de principe à opposer à toute proposition de théorie supplémentaire, à condition qu'elle contribue à faire progresser la question et que les nouveaux modèles puissent être soumis à l'analyse expérimentale. Le récent engouement pour les théories extrinsèques dans les pays scandinaves révèle à quel point les problèmes sont complexes et difficiles à aborder de manière satisfaisante. En effet, les modèles proposés par ces chercheurs n'apportent que de subtiles modifications par rapport à ceux du début du siècle et nous ne disposons toujours pas d'un cadre expérimental rigoureux dans lequel les facteurs pourraient être évalués indépendamment les uns des autres.

Les relations entre la forme fouisseuse du Campagnol terrestre et ses prédateurs ont été analysées par Debrot (1981, 1982) qui a établi une liste de 32 espèces susceptibles de se nourrir au dépens de ce rongeur. Il a en outre montré que l'Hermine, *Mustela erminea* L., présentait une réaction numérique aux fluctuations de densité de sa proie. Des travaux ont également été menés en France et plusieurs modèles ont été proposés par Delattre (1981, 1983a, 1984a, b, c). Dans une publication récente, Delattre et al. (1986) ont tenté une synthèse des interactions entre les Arvicolidés et leurs prédateurs qui intègre le modèle d'Erlinge & al. (1984) et divers aspects de l'écologie des paysages. Les idées suggérées sont intéressantes, mais peu

de données ont encore été réunies pour les confirmer. Enfin, un projet, dont le but est de mesurer l'impact de l'ensemble des prédateurs sur les populations d'A. t. scherman, est actuellement en cours dans le Jura bernois (Mermod, comm. pers.)

### 3) LE CLIMAT ET LA SYNCHRONICITE

Le climat est le troisième facteur extrinsèque invoqué dans la problématique des cycles des rongeurs (Krebs & Myers 1974) et son impact a déjà été discuté dans le cadre de la controverse entre les écoles biotique et climatique. Il peut, d'une part, affecter directement la dynamique des populations par l'entremise des taux de natalité, de croissance et de mortalité et d'autre part, agir indirectement par son influence sur la végétation.

Bien que ce facteur soit évoqué dans la plupart des modèles, il y a peu de théories spécifiquement climatiques pour expliquer les cycles des rongeurs. Il est certain que de nombreux auteurs y ont pensé, avant d'abandonner l'idée, compte tenu de l'absence de périodicité simple dans la plupart des séries de données météorologiques. Fuller (1967, 1969) est l'un des premiers à y faire appel et à considérer que des événements climatiques suffisent à expliquer l'ensemble des fluctuations de densité.

La recherche de corrélations significatives entre la densité et un paramètre météorologique ou un événement antérieur est l'une des approches modernes pour aborder la question. En cas de succès, elle permet de construire un modèle dans lequel les effets des paramètres s'expriment avec un retard temporel ("time lag"). Cette technique a été appliquée à une vaste échelle depuis que des ordinateurs et des programmes sont disponibles pour effectuer ce travail de manière systématique. Toutefois, la découverte d'une corrélation significative entre un déclin et la température ou la pluviométrie à un moment précis, ne constitue aucunement une explication causale du phénomène. De telles informations sont cependant intéressantes et permettront peut-être de déboucher, puis de tester des facteurs insoupçonnés.

Peut-être les paramètres utilisés dans de telles études ne sont-ils pas signifiants pour les organismes et ne les affectent-ils pas de manière simple. En effet, les données climatiques utilisées sont généralement des moyennes mensuelles, ou des extrema, qui peuvent masquer les effets catastrophiques d'un événement météorologique isolé mais décisif quant à son impact sur le taux de survie. Ainsi par exemple, les variations de la température hivernale mesurée

à deux mètres du sol sont sans conséquence pour un animal vivant dans un terrier isolé thermiquement par une épaisse couche de neige.

La synchronicité des cycles est l'un des arguments les plus forts en faveur de l'hypothèse climatique. En effet, si la régulation des populations était directement ou indirectement déterminée par les conditions météorologiques, on devrait observer des fluctuations synchrones sur de vastes surfaces, ce qui est souvent le cas. Pourtant, des situations inverses, caractérisées par des populations déphasées les unes par rapport aux autres, sont également fréquentes (Krebs & Myers 1974). La conviction actuelle, généralement partagée est que le climat influence partiellement la régulation des populations, sans avoir cependant d'effet déterministe sur les cycles (Krebs 1985).

Une étude des cycles d'A. t. scherman à la Vallée de Joux (VD) a été réalisée par la technique de recherche des corrélations entre les variations de densité et les données météorologiques (Villa 1981). Cet auteur a dégagé quelques paramètres prometteurs, sans que les résultats ne permettent de construire un modèle. Malheureusement, dans ce travail, des données disparates, provenant de plusieurs communes, ont été regroupées de manière peu critique et ne recelaient de la sorte probablement pas de cyclicité. Une seconde tentative serait donc nécessaire pour tirer des conclusions définitives.

## FACTEURS INTERNES OU INTRINSEQUES

### HYPOTHESES PHENOTYPIQUES

#### 1) HYPOTHESE ENDOCRINE DE CHRISTIAN

La première théorie de l'école auto-régulatrice sur les cycles des rongeurs a été émise par Christian (1950). Cette hypothèse a été élaborée sur la base des modifications observées dans le système endocrinien des rats et souris de laboratoire soumis à un stress expérimental. Transposé à la théorie de la régulation de populations sauvages, ce modèle postule que le nombre d'interactions agressives augmente avec la densité, ce qui occasionne des perturbations physiologiques chez les sujets qui y sont soumis. Le stress agit au niveau du système hormonal, via l'hypothalamus, et l'hypophyse. Il se manifeste, en particulier, par une hypertrophie du cortex surrénalien, conduisant à une augmentation de la production d'adrénaline (Christian 1950, 1976, 1980). Ces troubles entraînent une dégradation de l'état de santé des animaux qui présentent des déficiences immunologiques, ainsi qu'une plus grande sensibilité aux maladies, aux épidémies et aux parasites. En conséquence, une diminution du taux de survie et une réduction du potentiel reproducteur de la population provoquent l'effondrement de l'effectif.

Cette théorie propose donc un mécanisme causal susceptible d'expliquer le déclenchement du déclin, ainsi que le déterminisme des autres phases du cycle pluriannuel par un mécanisme auto-régulateur. Durant les périodes de faibles effectifs et de croissance, les animaux subissant peu d'agressions, présentent un état physiologique sain et leur potentiel reproducteur peut s'exprimer pleinement. Les effets du stress apparaissent petit à petit et augmentent en fonction de la densité jusqu'à un seuil critique à partir duquel la population commence à décliner; un nouveau cycle débute ensuite. L'hypothèse de Christian est une théorie comportementale purement phénotypique, car elle ne fait appel à aucune base génétique pour expliquer tant la montée de l'agressivité dans les populations que les dégradations physiologiques que ce phénomène entraîne.

La théorie endocrine a connu un grand succès dans les années 1960-1975, mais elle n'a pas obtenu de confirmation indiscutable sur le terrain. Différentes approches ont été utilisées. Les plus simples, considérant par exemple le nombre de blessures par morsure comme un indice du niveau

d'agressivité, ont donné des résultats contradictoires, de même que les plus sophistiquées consistant à peser le tissu cortical, à doser les taux hormonaux ou à détecter des modifications de la formule sanguine (Krebs & Myers 1974, Taitt & Krebs 1985). La rigueur des premiers travaux de Christian et Davis (1964, 1966), qui présentaient des évidences en faveur de la théorie endocrine, a été critiquée par Krebs & Myers (1974). Des reproches du même ordre ont également été adressés aux expériences de Andrews (1968, 1970) et de Andrews & Strohbehn (1971). Des recherches plus récentes ont cependant confirmé les premiers résultats et ont montré une corrélation entre la densité et les variations du poids des surrénales chez M. breweri (To & Tamarin 1977) et chez M. pennsylvanicus (Geller & Christian 1982). Le phénomène est particulièrement perceptible chez les femelles qui pourraient jouer un rôle prédominant dans le mécanisme, car la survie de leurs portées pourrait en être affectée (Taitt & Krebs 1985).

La théorie endocrine a trouvé une application dans un groupe zoologique différent, celui des micro-marsupiaux australiens. Des variations importantes des taux hormonaux et une suppression des défenses immunitaires ont été observées chez Antechinus (Moore 1974, Bradley et al. 1980), genre qui se caractérise par une stratégie reproductrice probablement unique chez les mammifères. Ces animaux vivent une saison de rut unique, brève et intense, marquée par une augmentation du niveau d'agressivité et une élévation des taux d'androgènes chez les mâles. Ces animaux meurent massivement au terme de la période d'accouplement et les femelles subissent un sort identique après avoir sevré leur progéniture. Il n'est pas possible de maintenir vivants ces animaux en captivité au-delà des quelques semaines qui suivent la fin de la saison de reproduction (Tyndale-Biscoe 1979). Le stress lié à la reproduction, mis en évidence par l'augmentation des taux d'hormones circulantes, serait responsable de cette soudaine mortalité.

Malheureusement, aucun phénomène similaire n'a encore été observé dans une population de rongeurs. Des expériences de confinement ont montré au contraire que, lorsque des campagnols sont maintenus en enclos, les mécanismes de régulation semblent disparaître. Ce phénomène, baptisé "fence effect", a été observé chez plusieurs espèces de Microtus (Frank 1953, Krebs & Myers 1974) qui ont atteint des densités beaucoup plus élevées que dans les conditions naturelles. Aucune des prédictions de Christian ne se sont réalisées et le déclin s'est toujours produit par manque de nourriture (Krebs & Myers 1974).

Les diverses tentatives de manipulation de

l'agressivité par des traitements hormonaux sont encore peu nombreuses et elles n'ont pas donné à ce jour de résultats clairs (Taitt & Krebs 1985). Toutefois, un abaissement du nombre d'interactions agonistiques, accompagné d'une amélioration du taux de survie, ont été obtenus chez M. townsendii à l'aide d'implants de scopolamine (Gipps 1982). Les mécanismes semblent relativement subtils et sont difficiles à mettre en évidence sur le terrain, les modifications du système endocrine se répercutant sur la fertilité et la durée de la saison de reproduction. L'interprétation des résultats est alors délicate, car on ne sait s'il faut attribuer les variations de densité observées à un changement du comportement ou à une influence sur les paramètres de la reproduction, non-visés par le traitement. Des investigations plus approfondies sont donc encore nécessaires pour établir le bien-fondé de l'hypothèse de Christian.

Il n'existe aucune donnée sur la justesse de cette théorie en rapport avec les cycles ou la dynamique des populations de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre.

## 2) HYPOTHESE DE LA SELECTION DE PARENTELE (KIN-SELECTION)

Cette théorie récente, issue du courant sociobiologique (Wilson 1975), se base sur un travail fondamental de Hamilton (1964). Ce dernier a émis l'hypothèse que, dans une population, les individus apparentés ("kin") ont intérêt à adopter un comportement altruiste et à s'entraider mutuellement pour augmenter leur succès de reproduction global ("inclusive fitness"). A certaines conditions, définies par des règles simples exprimées en termes de coûts et de rendements, il peut même être génétiquement plus avantageux de renoncer à sa propre reproduction au profit de celle d'un proche parent (Hamilton 1964, Wilson 1975). Pour qu'un tel comportement soit rentable, il faut que le succès de reproduction du bénéficiaire soit multiplié par un facteur ( $k$ ) supérieur à l'inverse du coefficient de parenté ( $r$ ) (Hamilton 1964). Soit :

$$k > \frac{1}{r}$$

Ce modèle a été élaboré à la suite d'observations et d'études réalisées chez les Hyménoptères et il constitue le fondement de la théorie de l'évolution de l'eusocialité chez les insectes sociaux. Charnov & Finerty (1980) l'ont adapté aux rongeurs et proposent une hypothèse de la régulation des populations fondée sur l'idée de la

sélection de parentèle et le mécanisme de la dispersion. Selon Charnov & Finerty, lorsque la densité est faible les animaux sont fortement apparentés et montrent peu d'agressivité entre eux. Le taux de dispersion est alors nul ou faible. En phase de croissance et de forte densité, ce dernier augmente sous la pression du nombre, le coefficient de parenté diminue alors et on observe un accroissement des interactions agonistiques. Comme dans l'hypothèse endocrine, l'augmentation du niveau d'agressivité entraîne une diminution des taux de survie et de reproduction et finalement un déclin de la population.

Bien qu'elle soit fondée sur l'apparentement génétique entre individus, cette théorie est également d'ordre phénotypique, car les animaux sont censés réagir de manière agressive face à des sujets non-apparentés, quelle que soit la phase du cycle (Taitt & Krebs 1985). C'est une hypothèse séduisante; cependant il reste à démontrer dans quelle mesure les animaux sont capables de reconnaître leurs proches parents et s'ils montrent effectivement un comportement altruiste à leur égard dans la nature. Pour Bekoff (1981), la distinction entre individus apparentés et non-apparentés s'apprend au cours de l'ontogenèse. En fait, c'est plus la familiarité d'animaux élevés ensemble qui est reconnue et qui serait suffisante pour déclencher des comportements de coopération. En dehors des aspects sociobiologiques qui sont controversés, la principale objection que l'on puisse faire à l'hypothèse de Charnov & Finerty concerne le mécanisme de dispersion proposé, car il est désuet. Stenseth (1984) a intégré le modèle de la sélection de parentèle dans un modèle général de régulation des populations de campagnols et lemmings.

A ma connaissance, aucune expérimentation n'a encore été menée pour tester cette hypothèse dans les populations de petits rongeurs. Bien que la question soit difficile à traiter, je pense que la forme fouisseuse du Campagnol terrestre se prêterait à une telle approche. En effet, le comportement des sujets adultes d'A. t. scherman consistant à reboucher les trous occasionnés à leur terrier présente un aspect altruiste dirigé vers des animaux apparentés, soit les juvéniles et les subadultes. Bien que mal connu, ce comportement semble apparaître relativement tardivement au cours de l'ontogenèse (observations personnelles) et son rôle de protection contre les prédateurs est évident. Les animaux qui l'accomplissent prennent un risque manifeste, dont profitent les autres occupants du réseau. Ceux-ci, de par leur proximité spatiale, ont de fortes chances d'être de proches parents.

## HYPOTHESES GENETIQUES

## 1) HYPOTHESE DE CHITTY

Pour expliquer la régulation des populations et les fluctuations pluriannuelles des rongeurs, Chitty (1955, 1960) a invoqué des variations individuelles du comportement, déterminées par un polymorphisme génétique. Cette idée postule que les différents génotypes sont soumis à la sanction de la sélection naturelle. Les effets de cette dernière sont décelables à court terme et se manifestent par de profondes modifications de la fréquence de différents allèles au cours du cycle.

Chitty (1967) proposait l'existence de deux génotypes identifiables à leur phénotype comportemental, soit des individus agressifs ou dociles. Durant les périodes de forte densité, les animaux étant soumis à de nombreuses interactions, les sujets de grande taille au comportement agressif seraient favorisés et sélectionnés positivement. Ces individus seraient également caractérisés par un faible potentiel reproducteur et utiliseraient l'essentiel de leur énergie à la défense du territoire. Ils prédomineraient encore durant le déclin, puis disparaîtraient progressivement durant la phase de faible densité. En revanche, dès cette époque et pendant la période de croissance, les génotypes de petite taille, dociles et au fort potentiel reproductif seraient avantagés, car, l'espace n'étant pas limité, ils pourraient éviter les interactions agonistiques.

Récemment, Chitty (in Taitt & Krebs 1985) a proposé un modèle simple à un seul locus. Les campagnols présentant l'un et l'autre comportement seraient homozygotes pour deux allèles AA et aa, correspondant respectivement aux phénotypes agressifs et dociles.

Krebs (1978a), dans une revue critique de l'hypothèse de Chitty, a dégagé 13 prédictions à tester expérimentalement pour établir le bien-fondé de la théorie. La problématique envisagée de cette manière s'est révélée très féconde et nombre de travaux réalisés ou analysés dans cette perspective, ont permis de confirmer ou de rejeter la théorie en fonction de ces 13 critères. Toutes ces prédictions ne sont cependant pas spécifiques à l'hypothèse de Chitty et deux d'entre elles, parmi les plus décisives, seront abordées ici. La première, fondamentale, postule que des différences doivent être décelables dans la composition génétique d'une population en fonction de la phase du cycle (Krebs 1978a). Elle a été confirmée à plusieurs reprises par des analyses électrophorétiques de diverses protéines

(revues in Gaines 1981, 1985) et beaucoup ont vu dans ces résultats une confirmation de la théorie. Ses détracteurs ont rétorqué qu'une absence de variabilité génétique au cours du cycle eût été beaucoup plus étonnante et que la preuve était donc insuffisante. De plus, les enzymes analysés n'ont probablement aucun rapport avec l'agressivité des animaux (Gaines 1985, Taitt & Krebs 1985). Des travaux récents ont montré que le polymorphisme génétique au sein des populations est un phénomène complexe, aucune corrélation n'ayant pu être établie entre les variations des fréquences alléliques et la succession des différentes phases d'un cycle (Gaines 1985).

Un autre critère stipule que les caractères individuels doivent être transmis d'une génération à l'autre. Peu de travaux ont été réalisés sur ce sujet central de la théorie de Chitty. Rasmuson & al. (1977) ont montré, chez M. agrestis, des différences de la quantité d'activité locomotrice chez des campagnols provenant de populations scandinaves dont les fluctuations sont annuelles ou cycliques. Ils ont de plus prouvé que ce caractère est hautement transmissible, les populations cycliques du nord étant les plus actives. En revanche, Krebs (1978a), Taitt & Krebs (1985) rapportent qu'Anderson (1975) n'a observé aucune transmission génétique du comportement spatial de M. townsendii, contredisant ainsi le modèle. Ils considèrent que ce résultat négatif n'invalide pas la théorie du polymorphisme génétique, car les populations de ce gros campagnol de la côte ouest-américaine sont contrôlées par le comportement spatial et non par les principes de l'hypothèse de Chitty. Krebs (1978a) avait du reste déjà répliqué par cet argument lorsque Boonstra (1977b) avait démontré qu'une autre des prédictions était également contredite dans les populations de cette même espèce.

Tout récemment, Boag & Boonstra (1987), au cours d'une expérience rigoureuse réalisée chez M. pennsylvanicus, ont montré qu'il n'y avait aucune transmission génétique de caractères comme la taille, le taux de croissance ou l'âge de la maturité sexuelle. Les animaux nés en élevage présentaient un effet maternel prédominant et des tendances opposées à celles observées chez les sujets de contrôle. Cette expérience décisive menée au cours d'un cycle pluriannuel remet en cause la théorie de Chitty qui était considérée comme l'une des plus intéressantes par les chercheurs nord-américains.

Signalons encore que Stenseth (1981) avait démontré à l'aide d'un modèle théorique fondé sur deux génotypes que l'hypothèse n'était pas plausible et qu'il était impossible de générer des fluctuations cycliques sans faire appel à un autre mécanisme.

## 2) HYPOTHESE DE SMITH

Un modèle alternatif à celui de Chitty a été proposé par Smith & al. (1975). Il est fondé sur le principe de l'hétérosis, ou de la supériorité des hétérozygotes sur les homozygotes. Divers aspects en ont été commentés et développés par Smith & al. (1978), mais cette théorie n'a pas fait l'objet d'expériences spécifiques.

## HYPOTHESES DU COMPORTEMENT SPATIAL ET SOCIAL

L'organisation sociale d'une espèce est indissociable de son comportement spatial ("spacing behavior"), car la compréhension du système social passe par l'étude du partage de l'espace. C'est pourquoi les théories concernant ces deux domaines sont souvent difficiles à distinguer et ont été regroupées ici.

## 1) HYPOTHESE DE WYNNE-EDWARDS

Wynne-Edwards (1962) a étudié en détail les mécanismes de régulation dans les populations d'oiseaux, de Tétragnidés en particulier. Comme Lack (1954), il est arrivé à la conclusion que la nourriture constituait le facteur limitant. Il postule que pour défendre cette ressource et ne pas l'épuiser, les oiseaux ont créé, sous la pression de la sélection naturelle, un système social du partage de l'espace basé sur la territorialité. Il s'agit du principal apport théorique de cet auteur, qui a mis en évidence l'importance de l'organisation sociale comme facteur de régulation. Il a également insisté sur le rôle de la dispersion qui contribue à la fois au renouvellement des individus et au maintien d'un effectif stable. Wynne-Edwards, par analogie aux processus physiologiques qui régissent un organisme, considérerait la régulation d'une population comme un phénomène d'homéostasie, obéissant aux lois de la cybernétique.

## 2) CRITERES DE WATSON &amp; MOSS

Watson & Moss (1970), étudiant les cycles de lagopèdes (*Lagopus lagopus*) en Ecosse, ont repris le modèle de Wynne-Edwards et ont établi une liste de 5 critères opérationnels permettant d'affirmer que l'effectif d'une espèce est contrôlé par son comportement spatial. Ils portent sur l'existence de surplus dans la population, soit d'animaux qui, ne possédant pas de territoire, constituent en quelque sorte une soupe de sécurité.

- 1) Une fraction de la population ne se reproduit pas
- 2) De tels animaux sont pourtant physiologiquement capables de reproduction
- 3) Les animaux qui se reproduisent ne sont pas limités par les ressources disponibles
- 4) Il existe une mortalité compensatoire
- 5) Si les 4 premières conditions sont vérifiées et que la densité varie en fonction de la nourriture à disposition, alors on peut affirmer que comportement spatial et nourriture contrôlent l'effectif de la population reproductrice.

Le concept de mortalité compensatoire signifie que la fraction des animaux qui ne se reproduisent pas est sacrifiée. Dans un système social, comme celui des oiseaux, basé sur la territorialité, de tels individus sont relégués à la périphérie des zones favorables et sont condamnés à errer à la recherche d'un site convenable à la reproduction ou à attendre qu'une place devienne vacante. En raison de leur position marginale dans le système social, ils subissent de lourdes pertes. En effet, ils sont plus exposés aux prédateurs que leurs congénères et ne bénéficient pas de conditions de vie d'aussi bonne qualité. On parle alors de mortalité socialement induite (Watson & Moss 1970, Tamarin 1983, 1985). Cet effectif de surplus joue un rôle de tampon et constitue une réserve. Car, si un facteur de l'environnement décime spécifiquement une partie des reproducteurs, les animaux de surplus peuvent les remplacer. Ainsi, grâce au mécanisme de la mortalité compensatoire, le niveau de la population demeure approximativement constant (Watson & Moss 1970, 1972).

Ce modèle décrit parfaitement les fluctuations d'abondance des lagopèdes écossais qui présentent un cycle pluriannuel de 6 ans environ (Watson & Moss 1970). Le comportement social limite les reproducteurs, dont le nombre absolu est déterminé par la nourriture disponible (Watson & Moss 1970, 1972).

Les 5 critères de Watson & Moss ont été introduits dans le corpus théorique de la littérature sur les fluctuations

de populations des rongeurs par Krebs & Myers (1974), car ces auteurs soupçonnaient qu'ils puissent s'appliquer à M. townsendii. Ces conditions peuvent être testées expérimentalement, bien que la quatrième soit difficile à démontrer chez des micromammifères, les cadavres étant rares et difficiles à trouver. Leur pressentiment a été confirmé lors de travaux ultérieurs réalisés par Anderson (1975), Boonstra (1977a), Boonstra & Krebs (1977), Taitt & Krebs (1981, 1983). Ultérieurement, Taitt & Krebs (1985) ont acquis la conviction et la certitude que les critères de Watson & Moss sont satisfaits dans le cas du Campagnol de Townsend, qui constitue ainsi la première et seule espèce dont le contrôle des populations ait été élucidé de manière satisfaisante à ce jour. Malheureusement, ces animaux ne présentent pas de fluctuations cycliques, mais des variations annuelles de la densité, entrecoupées de pullulations occasionnelles. Ainsi, cette espèce ne constitue pas un modèle général pour expliquer le phénomène des cycles.

### 3) THEORIE DU COMPORTEMENT SPATIAL DE OSTFELD

Ce n'est que récemment que le comportement social et spatial des petits rongeurs a été étudié en détail, essentiellement parce que les moyens techniques manquaient auparavant. Les nombreux travaux réalisés (revue in Madison 1985, Wolff 1985) n'offrent encore qu'une vision partielle et fragmentaire de la structure sociale des différentes espèces de campagnols. Ils démontrent cependant une grande diversité du comportement spatial et des facultés d'adaptation qui rendent la synthèse peu aisée. Ostfeld (1985) a tenté une telle entreprise et propose une théorie de l'organisation sociale et spatiale des Arvicolidae.

L'hypothèse d'Ostfeld se situe dans le courant de Wynne-Edwards, car elle postule que la nourriture constitue dans tous les cas le facteur limitant et que le comportement spatial en découle. Il ne s'agit cependant pas d'un véritable modèle de régulation des populations, car Ostfeld ne prétend pas expliquer les cycles ou les variations annuelles de la densité. Toutefois, les idées qui sont développées offrent un fondement à une hypothèse basée sur la nourriture et le comportement spatial. L'auteur reprend les arguments et la classification élaborés par Greenwood (1980, 1984) pour décrire la structure sociale en vigueur chez les oiseaux. Il intègre également les concepts modernes de l'optimisation des ressources ("optimal foraging", Krebs & Davies 1978).

Ostfeld (1985) postule une asymétrie des stratégies de reproduction entre les sexes. Pour les femelles qui investissent beaucoup de temps et d'énergie dans leur progéniture, la nourriture constitue le facteur limitant. Pour les mâles, c'est l'accès aux femelles qui détermine leur succès reproductif, car ils dépensent peu d'énergie dans les soins apportés aux jeunes.

L'auteur divise les différentes espèces de Microtinae en trois groupes en fonction de leur régime alimentaire : les omnivores dont le régime se compose de fruits, de champignons et surtout de graines, comme les Clethrionomys et les purs herbivores, chez qui il distingue deux catégories. La terminologie anglo-saxonne sera utilisée ici pour les caractériser, car la distinction n'existe pas en français et elle ne correspond pas à la classification de la botanique systématique. Selon Ostfeld (1985), les herbivores sont subdivisés en "grass-" et "forb-eaters". Le régime alimentaire des premiers est constitué à plus de 60 % de "grasses", soit de graminées, de laïches et autres monocotylédones à haute teneur en cellulose, alors que ces plantes représentent au maximum 60 % de la diète des seconds, le reste de leur nourriture se composant de "forbs", ou plantes à feuillage et racines bien développés. Sous ce vocable sont englobées la plupart des dicotylédones et les monocotylédones à bulbes et/ou à grandes feuilles, comme les Liliacées par exemple.

Dans la plupart des habitats les "grasses" sont uniformément distribuées, au contraire des "forbs" et des graines, fruits et champignons qui sont souvent rares et disséminés en taches ("patches"). Selon Ostfeld, la répartition des ressources détermine directement le comportement spatial des femelles. Une nourriture groupée en ilots est aisément défendable et plus elle est rare, plus elle mérite d'être protégée. Donc, chez les espèces omnivores ou friandes de plantes à feuillage riche, les femelles présenteront une tendance à la territorialité, alors que chez les autres un tel comportement n'apparaîtra pas. En effet, la nourriture de ces dernières est distribuée de manière homogène et ne nécessite pas d'être défendue. Les femelles des espèces "grass-eaters" vivront dans des domaines vitaux se chevauchant les uns les autres et pourront même s'associer en petits groupes. Une telle organisation sociale permet l'éclosion de diverses formes de coopération, allant du partage du nid à l'élevage commun des jeunes (Wolff 1985, Madison 1985). De plus, elle ouvre la voie à des regroupements de femelles apparentées et à des comportements altruistes comme ceux postulés par la sociobiologie (Wilson 1975). Enfin, la tolérance sociale permet à ces campagnols d'atteindre des effectifs beaucoup plus élevés que dans les espèces dont le comportement territorial limite la densité (Wolff 1985).

Afin d'optimiser leur succès reproductif, les mâles cherchent à avoir accès à un nombre maximal de femelles. Leur comportement spatial sera donc dépendant de celui adopté par ces dernières. Les mâles ne seront territoriaux qu'à condition qu'un tel comportement leur permette de copuler avec plusieurs femelles sans avoir à défendre un espace trop étendu. Cette stratégie spatiale ne se rencontrera donc que chez les "grass-eaters" dont les femelles vivent dans des domaines qui se superposent largement. Pour les mâles, elles constituent une ressource défendable. En revanche, chez les espèces dont la nourriture est dispersée et les femelles sont territoriales, les mâles occuperont de vastes surfaces qu'ils ne défendront pas. Leurs domaines respectifs chevaucheront donc largement ceux de leurs voisins.

TABLEAU 1

Diagramme résumant la théorie de la territorialité de Ostfeld (1984).

| Régime alimentaire       | Comportement spatial                              |                                |
|--------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------|
|                          | Femelles                                          | Mâles                          |
| Omnivores et Forb-eaters | Territoires                                       | Vastes domaines se chevauchant |
| Grass-eaters             | Domaines vitaux se chevauchant<br>Groupes sociaux | Territoires                    |

Au cours d'un survol de la littérature, Ostfeld cite de nombreux exemples à l'appui de sa théorie et observe une bonne concordance entre les faits et les prédictions de son hypothèse. Il rapporte que les femelles sont territoriales et que les mâles vivent dans de vastes domaines vitaux chez Clethrionomys glareolus, C. rufocanus, C. gapperi, C. rutilus, Microtus pennsylvanicus, M. richardsoni, M. oeconomus, M. arvalis, ainsi que chez Arvicola terrestris. Pour cette dernière espèce, Ostfeld se base sur les travaux de Stoddart (1970a) réalisés sur la forme aquatique en Ecosse, dont les résultats ont été confirmés par Leuze (1976) et Jeppsson (1987). On peut ajouter à cette liste une espèce européenne dont le comportement spatial a été récemment décrit, soit Pitymys subterraneus (Salvioni 1986). La classification de M. arvalis, fondée sur une étude réalisée en Pologne par Mackin-Rogalska (1979) n'est

pas correcte, car les travaux de Frank (1957) et de Spitz (1977) ont montré que les femelles de cette espèce vivent en petites colonies apparentées qui sont régulièrement visitées par les mâles.

Ostfeld place dans la seconde catégorie comprenant les espèces à territorialité mâle, M. agrestis, M. californicus, M. xanthognatus; il convient d'y ajouter P. multiplex, P. savii (Salvioni 1986) et probablement P. pinetorum (Fitzgerald & Madison 1983, Madison 1985).

La classification proposée par Ostfeld (1985) est basée sur les espèces dont le comportement spatial a été étudié le plus intensément. Cependant, nos connaissances sont fragmentaires et de nombreuses lacunes subsistent encore dans ce domaine, ainsi que sur le régime alimentaire de nombreux taxons.

L'auteur cite également des études réalisées au sein d'une même espèce, mais dans des conditions environnementales différentes et qui ont mis en évidence une organisation sociale variable. Dans les cas présentés, les modifications du comportement social des femelles ont entraîné une réponse des mâles qui est en accord avec la théorie d'Ostfeld (1985).

Une espèce cependant, soit M. ochrogaster, ne se conforme pas au modèle, car son système social est strictement monogame (Carter & al. 1980, Getz & al. 1981, 1987, Getz & Hofmann 1986). Les domaines des individus de sexe différent se recouvrent et le comportement spatial est territorial chez les femelles comme chez les mâles (Getz & Hofmann 1986). Ostfeld explique cette divergence entre les faits et sa théorie par le mode de vie de M. ochrogaster dont l'environnement est particulièrement hostile. Pour augmenter les chances de survie de leur progéniture dans un tel milieu, les mâles ont adopté une stratégie de reproduction fondée sur la monogamie. M. ochrogaster est en effet la seule espèce de campagnols chez laquelle une participation paternelle aux soins parentaux ait été mise en évidence (Getz & al. 1981).

Le comportement social et spatial d'A. t. scherman est encore relativement mal connu. Les observations d'Airoidi (1976a, 1976b, 1978) et de Morel (1981) suggèrent toutefois que chez ce rongeur l'organisation sociale est basée sur la monogamie. Les limites des domaines vitaux sont déterminées par les dimensions du réseau de galeries qui sont identiques pour les mâles et les femelles, du moins dans les terriers isolés.

## HYPOTHESES HOLISTIQUES OU MULTI-FACTORIELLES

L'idée que la régulation des populations ne peut s'expliquer qu'en faisant appel à des modèles multifactoriels est ancienne et remonte à Darwin (Taft & Krebs 1985). Elle n'a cependant été émise et proposée comme hypothèse de travail qu'en 1973 par Lidicker. Plusieurs des théories présentées ci-dessus font déjà appel à plus d'un facteur, deux ou trois en général, mais ne se réclament pas de l'approche holistique. On peut les qualifier de théories plurifactorielles, car leurs auteurs se contentent de faire appel à un agent supplémentaire lorsque le modèle unifactoriel qu'ils ont testé se révèle défaillant.

### 1) HYPOTHESE DE LIDICKER

Lidicker (1973) propose une approche résolument nouvelle dans le domaine des cycles chez les rongeurs. Il pense qu'il peut y avoir une part de justesse dans chacune des théories unifactorielles et qu'elles ne s'excluent pas mutuellement. Si, par exemple, l'hypothèse du polymorphisme génétique postulée par Chitty est confirmée au cours d'une étude, cela n'implique pas que le comportement spatial ou des mécanismes endocriniens ou encore des facteurs climatiques ne puissent intervenir simultanément ou successivement. On peut imaginer qu'à certaines époques du cycle telle association d'agents soit déterminante et qu'au-delà d'une valeur critique, le contrôle passe à un autre ensemble de facteurs. Mais, et c'est ici que réside la nouveauté, Lidicker (1978) suggère de prendre en compte, non seulement tous les facteurs, mais de s'intéresser également à leurs interactions. Dans une hypothèse à plusieurs facteurs les effets des différents agents examinés sont simplement additifs, alors que dans une théorie holistique l'interaction entre les facteurs s'ajoute aux conséquences individuelles de chacun d'entre eux et peut même déboucher sur un phénomène insoupçonné et de nature différente.

Pour expliquer la régulation des populations de Microtus californicus, Lidicker (1978) propose un modèle à 6 facteurs. Ceux-ci se rapportent soit au climat, comme les précipitations, la durée de la période de végétation, la photopériode, soit à la physiologie, comme les variations affectant les systèmes endocrine et reproducteur ou encore à la démographie, comme la prédation et la dispersion.

L'échec des modèles unifactoriels pour expliquer de manière satisfaisante les processus de la régulation montre

que l'attitude de Lidicker est peut-être la seule qui soit réaliste. Elle a cependant été critiquée par Tamarin (1978b), qui reproche à son hypothèse d'être malaisée, sinon impossible à tester. L'argument de ce dernier peut se résumer ainsi : "il est suffisamment difficile de tester un seul facteur et nos connaissances ne sont actuellement pas encore assez étendues pour aborder des modèles complexes". Tamarin a tout à la fois tort et raison. Il a raison d'affirmer qu'une théorie que l'on ne peut soumettre à la méthode expérimentale classique n'est d'aucune utilité pratique, mais il a tort de continuer à tester des facteurs uniques, si les mécanismes de régulation résident dans l'interaction d'entre eux. Dans le compte-rendu du symposium de Pymatuning, Lidicker (1978), en présentant ses arguments, rétorque d'avance aux objections de Tamarin. Il affirme, entre autres, que son modèle peut être testé expérimentalement et ajoute malicieusement à l'adresse de ses détracteurs qu'une science créée sur des fondements aussi réductionnistes que les théories uni-factorielles a bien peu de valeur face à la complexité du monde réel.

Lidicker n'a malheureusement pas été compris et les arguments de Tamarin ont été repris par Krebs (1978a). Taitt & Krebs (1985) les défendent encore pour des raisons pratiques et expérimentales. Seuls les collaborateurs de Lidicker ont poursuivi les recherches dans cette voie et les résultats disponibles sont peu nombreux et ne concernent que *M. californicus*. Il est donc encore trop tôt pour se prononcer sur la valeur de cette théorie.

## 2) HYPOTHESE DE LA BARRIERE SOCIALE DE HESTBECK

L'hypothèse de la barrière sociale de Hestbeck (1982), ou "social fence hypothesis", bien qu'elle puisse être par erreur rattachée au courant de pensée de Wynne-Edwards, car elle fait appel au comportement social, à la dispersion et à la nourriture, est en fait une véritable théorie multifactorielle issue de la pensée holistique prônée par Lidicker. Hestbeck considère que les populations sont limitées par la nourriture lorsque la densité est forte et par le comportement spatial en dessous d'un seuil critique d'émigration dont la valeur dépend du niveau d'agressivité à l'intérieur et à l'extérieur du groupe d'origine.

La dispersion joue un rôle central dans ce modèle. L'auteur postule que les jeunes animaux présentent une tendance naturelle à quitter leur domaine natal pour établir leur propre territoire de reproduction dans une zone inoccupée. En période de faibles effectifs, ils n'éprouvent aucune difficulté à trouver un endroit vacant à proximité de celui où ils sont nés. Lorsque la densité est forte en revanche, ils doivent traverser les domaines

d'animaux étrangers, jusqu'à ce qu'ils parviennent à un site convenable. Dans un milieu inhomogène, les endroits les plus favorables sont occupés en priorité et les habitats sub-optimaux ou défavorables se situent en périphérie. Au cours de leurs mouvements de dispersion, les jeunes animaux sont confrontés à l'agressivité d'individus qu'ils ne connaissent pas et qui défendent leur propre territoire. Il est notoire qu'il existe une certaine agressivité dans un groupe de rongeurs qui vivent ensemble et que son niveau dépend de la densité (Christian 1950). Il est également connu qu'elle est plus élevée face aux inconnus (Getz & Carter 1980, Charnov & Finerty 1980, Bekoff 1981).

Dans sa théorie, Hestbeck postule que tant que la densité est faible, l'agressivité du groupe externe, c'est-à-dire des animaux étrangers qu'un animal rencontre au cours de son déplacement, est inférieure à l'agressivité à laquelle il est soumis dans son domaine natal. Sa motivation à s'installer dans un endroit vacant est donc renforcée et il émigre. Lorsque la densité augmente, la résistance du groupe externe s'accroît également et dès que l'agressivité atteint un niveau supérieur à celle du groupe interne, elle constitue une véritable barrière sociale à la dispersion. Les jeunes animaux auront donc tendance à demeurer dans leur domaine d'origine dans lequel la densité va par conséquent augmenter.

Ainsi, tant que la densité demeure inférieure au seuil critique, l'effectif de la population est contrôlé par le comportement spatial et le niveau de la population demeure approximativement constant. Lorsque ce seuil est franchi, le nombre des animaux augmente de manière explosive par un phénomène de rétroaction positive et la population est en fin de compte limitée par la capacité de soutien du milieu, c'est-à-dire par la nourriture.

A ma connaissance, il n'y a pas encore eu de démarche expérimentale se référant explicitement à cette théorie. Seul son auteur, dans un travail récent consacré à M. californicus apporte des éléments de confirmation de ce modèle et de celui que Lidicker a proposé pour la même espèce (Hestbeck 1986).

## 3) MODELE DE TAITT

Taitt & Krebs (1985), après avoir dénoncé la théorie de Lidicker à laquelle ils reprochent d'être exprimée en termes vagues, proposent un modèle holistique repris de Taitt (1985) pour expliquer les processus de régulation des populations de M. townsendii.

Les mécanismes qui contrôlent les effectifs de cette espèce ont déjà été exposés plus haut et reposent sur la nourriture et le comportement spatial. Le modèle multifactoriel de Taitt prévoit que si les individus surnuméraires meurent, alors la fraction reproductrice restera à un niveau bas et l'effectif subira des variations annuelles. Si, au contraire, les surplus se maintiennent dans la population et se reproduisent, alors les fluctuations de la densité seront cycliques.

Ces auteurs indiquent que leur modèle est exprimé en termes clairs et précis et qu'il est susceptible de vérification expérimentale, au contraire de celui de Lidicker.

## D I S P E R S I O N

---

### PHILOPATRIE OU DISPERSION ?

Une approche de la dispersion, indépendante des questions de dynamique des populations, a été proposée par Greenwood (1980, 1984) pour les Vertébrés supérieurs. Cet auteur a analysé les causes et les conséquences de la dispersion et a élaboré un modèle de l'organisation sociale, spatiale et sexuelle chez les mammifères et les oiseaux. Les fondements de sa théorie reposent d'une part sur la disponibilité et l'accès aux ressources et d'autre part sur un dimorphisme sexuel des stratégies de reproduction. Ces dernières déterminent à la fois le mode de dispersion et la structure sociale de chaque espèce.

#### Définitions

On utilise indifféremment en français le terme de dispersion pour qualifier des notions aussi dissemblables que la distribution des animaux dans l'espace et leurs déplacements. La langue anglaise dispose de deux vocables distincts : "dispersion" et "dispersal" dont Stoddart (1970a) donne une définition claire. Le premier permet de décrire la répartition des animaux dans leur milieu et les mouvements qu'ils effectuent quotidiennement à l'intérieur du domaine vital. Sous cette acception, la dispersion pourrait être comparée dans le domaine de la statistique à la distribution d'un nuage de points autour de la moyenne. "Dispersal", en revanche, se rapporte au déplacement qu'un animal effectue lorsqu'il quitte son domaine natal pour établir son propre espace vital ou de manière plus générale lorsqu'il déplace totalement son champ d'activité vers une zone qu'il ne fréquentait pas auparavant. Lorsque l'on suit un tel mouvement, on observe deux nuages de points distincts l'un de l'autre et une distribution bimodale. D'ores et déjà, en utilisant le terme de dispersion, je me référerai exclusivement à la deuxième acception, soit "dispersal". Les auteurs anglo-saxons ont forgé le mot "disperser" pour qualifier un animal qui a effectué un mouvement de dispersion, terme que l'on peut traduire par le néologisme de "dispersant".

Greenwood (1980) distingue deux types de dispersion; celle des juvéniles qui quittent leur domaine natal et celle des adultes qui se déplacent entre deux sites de reproduction. Il les nomme respectivement "natal" et "breeding dispersal"; on peut leur faire correspondre en français les notions de dispersion post-juvénile et adulte.

Cet auteur opère également une classification des espèces en fonction de la distance parcourue durant les mouvements de dispersion post-juvénile. Les espèces qui effectuent des déplacements lointains sont qualifiées de "dispersive" et celles qui s'installent à proximité de leur lieu de naissance de "philopatric species". La distinction de Greenwood est un peu floue, car il n'y a pas de limite stricte entre les deux catégories. Shields (1984) propose un critère opérationnel pour séparer les deux stratégies. Il utilise le terme de "vagrandy" pour se référer aux taxons qui se dispersent à grande distance et considère qu'une espèce est du type "vagrant" ou "dispersive" si la longueur médiane des mouvements effectués est supérieure à 10 unités du domaine vital moyen. Cette stratégie est adoptée par de multiples invertébrés benthiques, les poissons marins et diverses espèces végétales. Si la dispersion est inférieure à cette norme l'espèce est dite philopatrick. La plupart des Vertébrés se situent dans cette seconde catégorie (Greenwood 1980, 1984, Shields 1984).

#### DISPERSION ET ORGANISATION SOCIALE

Si les mammifères et les oiseaux présentent des stratégies de dispersion de type philopatrick, il existe à l'intérieur de ces deux ordres un dimorphisme sexuel au niveau des distances parcourues. La valeur adaptative d'une telle stratégie réside dans le fait qu'elle permet de diminuer ou d'éviter les répercussions d'un "inbreeding" trop élevé. En effet, chez les espèces philopatrickes, la taille de la population est restreinte et une dispersion différenciée permet d'augmenter les limites à l'intérieur desquelles des échanges génétiques peuvent se produire. De manière générale, on observe que les mâles se dispersent plus loin chez les mammifères, alors que c'est l'inverse chez les oiseaux. Sur 65 espèces de mammifères étudiées par Greenwood (1980), 45 montrent une dispersion mâle prédominante, 15 taxons ne présentent pas de différence et dans 5 cas seulement ce sont les femelles qui se déplacent. Chez les oiseaux, sur 30 espèces, 21 se révèlent à philopatrie mâle, 6 ne recèlent pas de différence et dans 3 taxons seulement les femelles sont plus sédentaires (Greenwood 1980, 1984).

Greenwood propose, pour expliquer ces stratégies divergentes, une théorie de la dispersion basée sur la disponibilité et la défense des ressources. Chez les oiseaux, l'organisation sociale est prioritairement monogame et fondée sur la territorialité des mâles. Pourquoi un tel système? Parce que l'effectif des populations est déterminé par la nourriture disponible et

le nombre de territoires en dépend directement (Lack 1954, Wynne-Edwards 1962, Watson & Moss 1970). Les mâles constituant le sexe limité, luttent pour l'accès aux ressources et leur succès reproductif dépend directement de la possession d'un domaine vital. Selon Greenwood, ils ont plus de chances d'obtenir un territoire s'ils demeurent à proximité de leur lieu de naissance, car ils connaissent bien l'environnement et ses habitants. Ils forment ainsi le sexe philopatrique et les femelles se dispersent pour éviter l'inbreeding.

Chez les mammifères, la situation est inverse car les mâles ne luttent pas pour la nourriture, mais pour les partenaires. Leur succès de reproduction dépend donc de l'accès aux femelles, celles-ci constituant le sexe limité. Elles sont plus sédentaires que les mâles, car pour elles la nourriture est le facteur limitant. Les femelles forment le sexe philopatrique et les mâles se dispersent. Les conséquences des deux stratégies sur la dispersion et l'organisation sociale sont résumées dans le Tableau 2, établi d'après Greenwood (1980, 1984).

TABLEAU 2 Influence des stratégies de reproduction sur la dispersion et l'organisation sociale des Vertébrés supérieurs (Modifié de Greenwood, 1984).

|                                                 | OISEAUX                        | MAMMIFERES                         |
|-------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------|
| STRATEGIE DE REPRODUCTION                       | DEFENSE<br>DES<br>RESSOURCES   | DEFENSE<br>DU/DES<br>PARTENAIRE(S) |
| Investissement des mâles dans les ressources    | Elevé                          | Faible                             |
| Investissement des femelles dans les ressources | Faible                         | Elevé                              |
| Système de reproduction                         | Monogamie                      | Polygamie                          |
| Philopatrie                                     | Mâle                           | Femelle                            |
| Dispersion                                      | Femelle                        | Mâle                               |
| Inbreeding                                      | Evité                          | Evité                              |
| Conséquence                                     | Femelles choisissent les mâles | Accès aux femelles accru           |

# PERSPECTIVE HISTORIQUE ET THEORIQUE DE LA DISPERSION CHEZ LES PETITS RONGEURS

L'existence d'une relation entre les déplacements des rongeurs et les cycles pluriannuels est connue de longue date (Elton 1942, Krebs & Myers 1974, Stenseth 1984). Les lemmings constituent sans doute l'exemple le plus spectaculaire et le plus célèbre. Durant les années de pullulation, ces animaux effectuent en groupe des mouvements à grande distance qui peuvent les amener à parcourir de vastes contrées sur plusieurs dizaines ou centaines de km, sans se soucier des obstacles naturels tels que rivières, fleuves ou bras de mer. La traversée de tels milieux se solde parfois par une mortalité de masse qui, en plus d'avoir alimenté les contes de fées scandinaves, a impressionné durablement nombre de scientifiques et conditionné l'approche théorique de la question. En effet, l'idée très répandue que les lemmings se suicident collectivement en se jetant à la mer est entièrement fautive (Krebs & Myers 1974, Stenseth 1984), mais a toujours été renforcée par le fait que les populations de rongeurs déclinent régulièrement l'année suivante.

La croyance que la dispersion est liée à la densité s'est maintenue jusque dans les années 1970. On imaginait alors qu'un animal vivant dans un environnement familier n'éprouvait de motivation à le quitter et à se déplacer que s'il y était contraint, soit pour trouver de la nourriture, un partenaire sexuel ou encore sous la pression sociale. La prise en compte des risques de prédation encourus durant un déplacement en terrain inconnu a également contribué à l'élaboration d'une théorie de la dispersion dans laquelle les aspects positifs et la valeur adaptative ont été occultés et sous-estimés (Lidicker 1975).

Cette attitude de principe s'est perpétuée et a été renforcée par l'absence quasi totale d'études sur la dispersion des rongeurs. On se bornait, lors de recherches de dynamique de population, à admettre sans arguments expérimentaux que l'immigration et l'émigration étaient des phénomènes négligeables dont les effets se compensaient et se neutralisaient mutuellement. La plupart des informations dont on disposait alors étaient de nature anecdotique et portaient sur des observations occasionnelles. Toutefois, quelques travaux avaient déjà été réalisés dans le but d'examiner les distances maximales ou moyennes parcourues par les représentants de différentes espèces, comme ceux de Varshavskii (1937) sur *M. arvalis*, de Errington & Errington (1937), Errington (1944) sur le rat musqué (*Ondatra zibethica*), de Howard (1949), Dice & Howard (1951) sur *Peromyscus maniculatus*.

Ce n'est cependant que récemment que les chercheurs ont

compris le rôle éminent joué par la dispersion dans la régulation des populations de rongeurs, grâce à la conjonction de l'approche expérimentale et d'une révision théorique de la question. Les études de populations confinées en enclos, ont montré que ces dernières pouvaient atteindre des densités jusqu'à 100 fois supérieures à celles enregistrées dans les conditions naturelles, soit 8'700 ind./ha chez *M. agrestis* (Clarke 1955), ou 72'500 chez *M. arvalis* (Van Wijngaarden 1960). Cet effet de confinement, ou "fence effect", a été considéré comme la conséquence directe de la suppression de l'émigration dans les populations étudiées et a conduit les zoologues à reconsidérer la question de la dispersion.

#### MODELE DE HOWARD

Une des premières hypothèses modernes sur la question a été formulée par Howard (1960). Il postule l'existence de deux types de dispersion. L'une, nommée "innate dispersal", suppose une base génétique au phénomène et la seconde, baptisée "environmental dispersal", est d'ordre phénotypique et correspond à tout déplacement réalisé en réaction aux modifications des conditions du milieu ou de la densité.

#### MODELE DE LIDICKER

Lidicker, (1962, 1975), a totalement renoué l'approche théorique du sujet en proposant un modèle adaptatif de la dispersion. Il postule qu'un mouvement de dispersion est évolutivement favorable, s'il est effectué dans de bonnes conditions, c'est-à-dire lorsqu'il subsiste encore des habitats susceptibles d'être colonisés. Dans de telles circonstances un animal peut améliorer son succès reproductif en quittant son ancien domaine au profit d'un nouveau.

Lidicker distingue deux types de déplacements et a proposé pour les définir, les concepts de dispersion de saturation et de pré-saturation. Le premier correspond à la représentation classique et postule que les animaux se dispersent sous la pression du nombre et de l'accroissement des interactions agressives dans la population. Dans ce cas, l'habitat est saturé. Il est si abondamment peuplé qu'il ne subsiste pas d'endroits favorables où s'installer et les dispersants sont voués à la disparition. Ce type de dispersion n'est pas adaptatif et ne présente pas d'autre intérêt pour la population que celui d'abaisser la densité.

Les animaux qui l'accomplissent sont des individus jeunes, socialement dominés et souvent en mauvaise condition physique. La dispersion de pré-saturation, en revanche, implique des sujets parfaitement sains qui sont sensibles à de faibles augmentations de la densité. Ils quittent un endroit avant qu'il ne soit surpeuplé pour des zones encore inoccupées ou peu habitées où ils sont susceptibles d'augmenter leur succès reproductif. Ce type de dispersion présente donc un caractère adaptatif.

Le modèle de Lidicker prévoit en cas de dispersion de pré-saturation que toutes les classes d'âge peuvent être représentées. Une femelle adulte, par exemple, peut trouver un avantage sélectif en abandonnant à ses rejetons le domaine dans lequel elle les a allaités, pour aller mettre bas une autre portée dans un endroit vacant. Cette prédiction, comme d'autres d'ailleurs, a rapidement trouvé confirmation. Un tel comportement a été rapporté chez les femelles de *M. montanus* par Jannett (1977) et ensuite chez plusieurs autres espèces (Jannett 1980, Lidicker 1985).

Lidicker postule également l'existence de "dispersal sinks", c'est-à-dire d'habitats inoccupés jouant le rôle de milieux d'accueil pour les dispersants. Lorsque l'ensemble de ces refuges est colonisé, toute possibilité de dispersion réussie devient exclue et Lidicker (1975) parle de "frustrated dispersal". La motivation à la dispersion existe encore chez ces animaux, mais son accomplissement étant irréalisable, de tels individus sont condamnés à subir la domination des sujets les plus agressifs ou à constituer une sous-population errante passant d'un domaine vital à l'autre sans jamais parvenir à se fixer.

Le modèle de Lidicker (1975) s'est révélé très fructueux; il a modifié profondément l'approche théorique du phénomène et a inspiré toute une génération de chercheurs. Une somme de renseignements ont été accumulés, qui dans la plupart des cas ont confirmé la conviction de Lidicker. Ces travaux ont fait l'objet de plusieurs revues de synthèse (Gaines & MacClensaghan 1980, Gaines 1985, Stenseth 1984, Lidicker 1985). Ces informations ont permis à Lidicker de proposer une classification plus fine de la dispersion de pré-saturation et il distingue actuellement les catégories suivantes (Lidicker 1985) :

A) Dispersion de saturation

B) Dispersion de pré-saturation

- 1) Saisonnière
- 2) Ontogénétique
- 3) Colonisatrice
- 4) D'interférence

La dispersion saisonnière correspond aux déplacements effectués régulièrement, par exemple pour chercher un abri avant l'hiver ou un partenaire sexuel au printemps. La seconde se réfère aux processus de maturation de l'individu; il s'agit de la dispersion post-juvénile ou natale. Les mouvements de colonisation surviennent en général après une extinction locale de la population, alors que les processus d'interférence se produisent lorsqu'un animal se déplace pour se mettre à l'abri d'un prédateur ou de parasites (Lidicker 1985).

#### MODELE DE STENSETH

Lidicker est un praticien et un empiriste aux idées éclairées, mais son modèle souffrait d'un manque de rigueur. Il a été reconsidéré et modifié par Stenseth (1984), qui est un théoricien scandinave de la dynamique des populations de rongeurs. Cet auteur dans une revue de la dispersion et des cycles pluriannuels, reprend l'ensemble des modèles théoriques élaborés dès les années 1970 pour créer sa propre théorie de la dispersion (Stenseth 1984).

Les premières hypothèses considérées par Stenseth ont été établies pour un modèle environnemental désigné sous le terme de "habitat complexe". Ce milieu hypothétique est constitué de zones d'accueil ("patches") de taille variable, optimales ou suboptimales, susceptibles d'être colonisées et séparées les unes des autres par des milieux de transition défavorables (Stenseth & Hansson 1981).

#### Modèle de Gadgil

Le modèle de Gadgil (1971), fondé sur une reproduction asexuée prévoit que la dispersion dans un tel milieu sera favorisée et élevée dans trois cas :

- 1) lorsque la stabilité des habitats est de courte durée
- 2) lorsque la distance entre les zones favorables est petite

- 3) lorsqu'une mortalité de type catastrophique libère temporairement des milieux optimaux

Cette théorie a été généralisée ultérieurement par Tomnicki (1978, 1980) qui postule une organisation hiérarchisée de la population, toujours pour un système asexué. Il conclut que même si les chances de trouver une zone favorable sont faibles, l'émigration présente un avantage sélectif.

#### Modèles de Hamilton, May & Comins

Hamilton et May (1977) ont proposé un modèle asexué de portée plus générale encore, car il est conçu pour des environnements stables. Ces auteurs ont prouvé que la dispersion est un phénomène adaptatif et que quelque soient les conditions, il y a toujours un avantage sélectif à inciter sa progéniture à la dispersion. Ils ont montré en particulier qu'il existait une stratégie évolutionnairement stable (ESS) au sens de Maynard-Smith (1976), caractérisée par un taux optimal de dispersion ( $v$ ). Une stratégie quelconque peut être considérée comme évolutionnairement stable, si l'on peut montrer que lorsqu'elle est adoptée par une fraction des individus, aucune stratégie alternative n'est susceptible d'envahir la population, ni de supplanter la première. Le taux optimal dérivé par Hamilton & May (1977) est donné par la relation :

$$v = \frac{1}{2-p}$$

avec  $p$  = probabilité pour un dispersant de trouver un endroit favorable où s'établir

Cette équation est absolument fondamentale dans le raisonnement sur la dispersion, car elle établit que, même lorsque les conditions sont les plus défavorables, soit  $p = 0$ , il subsiste encore un avantage sélectif à inciter la moitié au moins de sa progéniture à l'émigration.

Une extension du modèle qui intègre la capacité de soutien du milieu ( $K$ ) a été proposée par Comins et al. (1980). Elle débouche sur des représentations tridimensionnelles du taux de dispersion en fonction de  $K$ , de  $p$  et de la taille de la population.

### Modèle de Stenseth

Stenseth (1984) présente un modèle identique qui tient compte d'une structure à deux classes d'âge et se base sur les matrices de Leslie. Le résultat est identique à celui obtenu par Hamilton & May (1977).

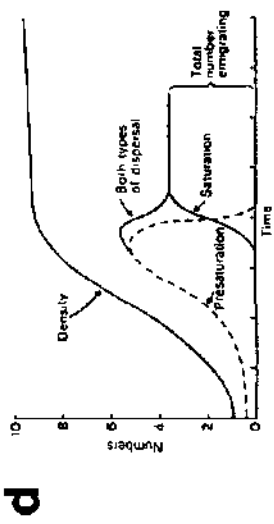
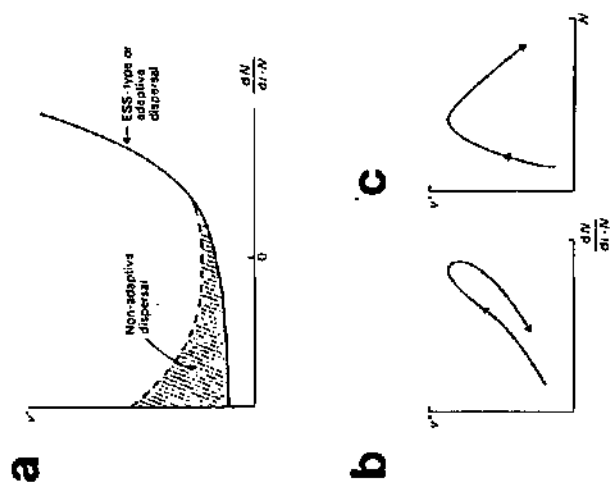
L'introduction de la reproduction sexuée dans ces diverses théories a été abordée par Roff (1975), puis par Comins & al. (1980). Ces auteurs concèdent que le taux de dispersion optimal diminue légèrement dans un système sexué, mais que les caractéristiques essentielles de leurs modèles demeurent inchangées.

Bengtsson (1978) s'est intéressé à l'influence et aux conséquences de l'inbreeding. Selon cet auteur, il s'agit également d'un facteur susceptible d'abaisser le taux optimal de dispersion, particulièrement en période de faible densité.

Le modèle général de Stenseth (1984) intègre l'ensemble des conséquences dérivées des travaux de Gadgil (1971), de Zonnicki (1978, 1980), de Hamilton & May (1977), de Comins & al. (1980), ainsi que celles découlant de l'hypothèse de Lidicker (1975), qui sont plus spécifiques aux rongeurs. Cependant, Stenseth relève plusieurs erreurs dans le raisonnement de Lidicker. En effet, ce dernier analysait le nombre de dispersants en fonction de la densité, alors que Stenseth propose de s'intéresser à l'évolution du taux de dispersion en fonction du taux de croissance de la population.

Cette mise au point est fondamentale dans la perspective des cycles des rongeurs. Il est évident que le nombre de dispersants est corrélé à l'effectif de la population et qu'il continue de croître avec l'augmentation de cette dernière, même si le taux de dispersion diminue. En période de basse densité le nombre d'animaux est tellement faible que tout événement de dispersion prend une importance énorme. Ainsi, chaque cas enregistré à cette époque correspond proportionnellement à 100 mouvements observés dans une population à l'effectif 100 fois plus élevé. Il peut paraître simpliste d'exprimer les choses de cette manière, cependant nombre de travaux ont été mal interprétés par leurs auteurs qui se référaient au nombre absolu de dispersants et non au taux de dispersion (Stenseth 1984).

Les modèles de Lidicker (1975) et de Stenseth (1984) ont été reproduits pour illustrer ce propos (Fig. 2a et 2d). On constate que chez Lidicker le nombre de dispersants est exprimé en fonction de la densité, alors que chez le second le taux de dispersion varie avec le taux de croissance de la population. Stenseth propose d'abandonner



a

b

c

d

e

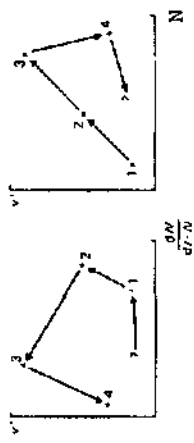
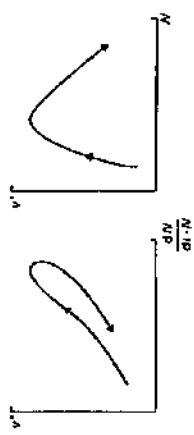


Figure 2

a) Modèle de Stenseth (1984)  
Evolution du taux de dispersion  
(v) en fonction :  
b) du taux de croissance  
c) de la densité

d) Modèle de Lidicker (1975) (modifié par Stenseth 1984)  
e) du taux de croissance  
f) de la densité

la dichotomie entre saturation et pré-saturation au profit de dispersion adaptative et non-adaptative. Cette terminologie est non-ambigüe et décrit plus correctement le phénomène que celle de Lidicker. On constate en comparant les deux graphes qu'il subsiste en période de forte densité une fraction de dispersion adaptative, absente dans le modèle de Lidicker.

Les implications de ces deux modèles et leurs différences sont présentées sur la Figure 2 (b, c, e et f). Ces diagrammes montrent l'évolution du taux de dispersion au cours d'un cycle pluriannuel complet en fonction, soit du taux de croissance, soit de la densité. On constate que les divergences sont importantes. Une discussion détaillée des similitudes et différences a été donnée par Stenseth (1984) et ne sera pas reprise ici, car ces courbes peuvent se déduire aisément du modèle général.

Le concept de "dispersal sink" proposé par Lidicker est également remis en cause par Stenseth, car cette notion se réfère à des types de milieux différents, suivant que la dispersion est adaptative ou non. En cas de forte densité, les habitats disponibles sont essentiellement des milieux de transition défavorables et ne constituent pas des refuges au sens où Lidicker (1975) l'entendait. Stenseth propose donc d'abandonner la notion de "dispersal sink" au profit de la classification de Hansson (1977) en "donors" et "receptors habitats".

## LES TECHNIQUES EXPERIMENTALES D'ETUDE DE LA DISPERSION CHEZ LES MICRONANNIFERES

Un des problèmes pratiques parmi les plus complexes que rencontrent les chercheurs est de parvenir à reconnaître un résident d'un dispersant et de préciser les caractéristiques de chacun d'eux. Plusieurs approches expérimentales ont été tentées.

### a) Marquages et piégeages sur de grandes surfaces

La méthode la plus sûre, mais également la plus fastidieuse, consiste à marquer des animaux sur de grandes surfaces et à calculer les déplacements effectués par chaque sujet entre des sessions de piégeage successives. Malheureusement, cette technique se heurte au fait que la surface à prospecter pour retrouver un animal augmente comme le carré de la distance parcourue. Ce handicap peut être partiellement surmonté en réalisant des échantillonnages linéaires à des distances croissantes de la zone de marquage. La méthode linéaire donne généralement de maigres résultats, insuffisants pour un traitement statistique (Lidicker 1985). La seule critique opposée à cette technique réside dans une hypothétique baisse de la trappabilité des dispersants.

### b) Création de "dispersal sink" par piégeage exhaustif

Les chercheurs nord-américains ont expérimenté diverses techniques qui toutes se révèlent déficientes à déterminer de manière parfaite le statut des animaux. Lorsque l'importance de la dispersion eut été comprise, une attitude simpliste et abusive fut, dans un premier temps, adoptée. Elle se limite à attribuer à la dispersion toutes les pertes enregistrées au cours d'une étude de dynamique de population (Hilborn 1975, Hilborn & Krebs 1976).

Une fois ces excès dénoncés, une approche expérimentale consistant à prélever exhaustivement les rongeurs d'une surface donnée et à considérer comme dispersant tout animal capturé ultérieurement a été utilisée fréquemment (revue in Lidicker 1985). Cette technique est imparfaite et quatre critiques lui ont été opposées (Lidicker 1985) :

- 1) Il est difficile de prélever exhaustivement tous les animaux, la trappabilité des rongeurs, des Microtus américains en particulier, étant assez mauvaise. D'anciens résidents seront donc involontairement classés comme dispersants.
- 2) Les individus de la périphérie peuvent étendre leurs

domaines dans la zone piégée, ce qui constitue une source d'erreurs considérable.

- 3) La disponibilité de terrains rendus ainsi vacants peut induire la dispersion chez des animaux qui ne se seraient pas déplacés en d'autres circonstances.
- 4) Un tel dispositif peut inciter certains individus à s'installer, alors qu'ils auraient poursuivi leur trajet si le milieu avait été occupé. En d'autres termes, la fraction immigrante n'est pas nécessairement constituée des mêmes individus en conditions expérimentales qu'en milieu naturel.

Ces critiques ont conduit divers chercheurs à créer des obstacles naturels ou artificiels censés simuler un habitat de transition et permettant de mieux distinguer les deux catégories. La pratique la plus courante est de faucher une bande autour de la zone d'étude (Beacham 1979, 1980, 1981, Hestbeck 1982). Tamarin et al. (1984) ont choisi un terrain entouré de forêt, alors que d'autres ont construit des enclos parfois sophistiqués, munis de trappes ou de tubes de sortie (Gaines & al. 1979, Johnson & Gaines 1985, 1987, Riggs 1979, Verner 1979, Verner & Getz 1985). Des barrières ont été utilisées par Garad & Howard (1981, 1982) dans le but de dévier, canaliser et récupérer tous les dispersants qui sortaient de leur parcelle d'étude.

#### c) Marquages radioactifs et radio-télémetrie

La technique du marquage radioactif a été utilisée occasionnellement pour étudier la dispersion des petits rongeurs (Lidicker 1985). Elle n'est toutefois pas très appropriée à un tel but, car elle ne permet pas d'identifier individuellement plus de 2 à 3 sujets simultanément (Airoldi 1979, Ricci & Vogel 1984, Salvioni 1986) et la distance de détection est limitée à quelques mètres seulement. Elle convient mieux à l'étude des mouvements réguliers d'un animal à l'intérieur de son domaine vital, qu'au suivi de longs déplacements.

Cette technique a été appliquée sur une grande échelle lors d'une étude de la dispersion de M. townsendii par Hilborn & Krebs (1976). Sur les 219 filaments de  $Ta^{182}$  dont ils ont équipé leurs animaux, ils n'en ont récupéré que 30, soit moins de 14 %. Une telle dissémination de matériel radioactif est inadmissible et cette technique est à proscrire dans le cadre de travaux sur les mouvements à longue distance. De plus, Hilborn & Krebs (1976) furent dans la plupart des cas incapables d'établir si les animaux s'étaient déplacés ou s'ils avaient été victimes de prédateurs.

La radio-télémétrie, en revanche, est une technique adéquate, car elle n'est nocive, ni pour l'environnement, ni pour le chercheur. De plus, elle permet l'identification d'un nombre quasi illimité de sujets, ainsi que leur détection à plusieurs dizaines ou centaines de mètres. L'application de cette méthode aux petits rongeurs est récente et en pleine expansion. Elle est cependant plus souvent utilisée pour étudier l'organisation sociale des micromammifères que leur dispersion (Madison 1985). Elle ne présente qu'un défaut majeur, celui de l'encombrement qui peut gêner l'animal et induire des modifications du comportement. Une réduction temporaire de l'activité a été, par exemple, enregistrée lors des premières expériences effectuées chez M. pennsylvanicus (Hamley & Falls 1975).

## DISPERSION ET CYCLES PLURIANNUELS

Dès que l'influence de la dispersion sur la dynamique des populations de rongeurs eut été reconnue, nombre de théories ont été adaptées pour intégrer ce phénomène. L'effort principal dans ce sens a été réalisé par Lidicker (1975), Krebs (1978a, 1978b, 1979), Krebs et al. (1973, 1976), Myers & Krebs (1974), Tamarin (1977, 1978c, 1980), Gaines & McClenaghan (1980). De nouveaux modèles plus spécifiquement basés sur la dispersion ont également vu le jour, tels que ceux de Charnov & Finerty (1980) ou de Hestbeck (1982). D'autres auteurs enfin ont postulé que la dispersion ou même l'immigration était la cause primordiale de la cyclicité (Abramsky & Tracy 1979, Abramsky & Van Dyne 1980). Cependant, aucune de ces hypothèses n'a été testée expérimentalement et il paraît douteux que la dispersion en elle-même puisse expliquer les fluctuations pluriannuelles des populations (Lidicker 1985, Stenseth 1984). Il conviendrait plutôt d'intégrer ce phénomène dans une perspective holistique telle que celle proposée par Lidicker (1978). Un modèle de ce type a été exposé par Stenseth (1984).

## LES FAITS

Les différentes études réalisées sur la dispersion des micromammifères et des campagnols en particulier ont fait l'objet de plusieurs revues de synthèse (Gaines & McClenaghan 1980, Krebs 1978b, 1979, Lidicker 1975, 1985, Stenseth 1984, Tamarin 1978, 1980) et seules les caractéristiques principales seront évoquées ici.

Le modèle proposé par Greenwood (1980, 1984) est

globalement confirmé, les mâles effectuant généralement de plus grandes distances que les femelles lors de leurs mouvements de dispersion. Cet effet n'est toutefois pas toujours évident et peut être plus marqué suivant les saisons ou disparaître lorsque les données sont regroupées (Lidicker 1985).

L'hypothèse de Howard (1960) postulant une base génétique à la dispersion a obtenu maintes confirmations. De nettes différences génotypiques ont été observées entre résidents et dispersants par Myers & Krebs (1971), Krebs & al. (1976, Keith & Tamarin (1981). L'étude de Rasmuson & al. (1977) est à cet égard intéressante. Elle montre d'une part, que l'activité locomotrice est transmissible et d'autre part, qu'elle est plus élevée dans les populations cycliques que dans les autres. Ceci suggère qu'il existe une relation entre l'intensité de la dispersion et l'apparition de fluctuations cycliques de la densité. Cependant Verner (1979) et Riggs (1979) n'ont pas observé de différences phénotypiques entre résidents et dispersants au cours de leurs travaux. Lidicker (1985) conclut qu'en définitive aucune base génétique pour la dispersion n'a été démontrée, alors que Stenseth (1984) pense que l'inverse est vrai.

La théorie de Lidicker sur la dispersion a été étayée par de multiples études et la plupart des travaux se réfèrent à cette hypothèse, bien qu'il soit impossible d'un point de vue pratique de distinguer un dispersant de pré-saturation d'un autre. Stenseth (1984), dans une revue des principaux travaux réalisés, relève toutefois que l'analyse des résultats de la littérature confirme mieux son propre modèle que celui de Lidicker. Il a en effet observé que le taux de dispersion montre une corrélation avec la densité dans 8.3 % des cas seulement, contre 37.5 avec le taux de croissance; dans 66.7 % des cas, les pertes dues à l'émigration sont corrélées avec le taux de croissance.

Durant les vingt dernières années, la dispersion a été abordée dans l'optique des principales théories de régulation des populations. L'agressivité, le poids, ainsi que l'état reproductif des dispersants et des résidents sont les caractères qui ont été le plus souvent comparés. Dans la perspective de Chitty, les individus qui se déplacent, que ce soit en période de saturation ou de présaturation, devraient être de petite taille et socialement dominés. La plupart des travaux relèvent une telle tendance (Lidicker 1985). Cependant, l'hypothèse de Christian prévoyant des attributs identiques pour les dispersants, il n'est pas possible sur cette base de départager les deux théories.

Les expériences et les analyses de la dispersion

réalisées par prélevement exhaustif sont sujettes à caution pour plusieurs raisons :

- 1° La distinction entre résidents et dispersants est imprécise.
- 2° Les comparaisons de poids ont, à mon avis, peu de signification, car elles reflètent probablement plus les différences de structure d'âge ou de taux de croissance dans les échantillons, qu'un biais de la dispersion lié aux mécanismes de la régulation des populations. Cet écueil est pour le moment insurmontable, car il n'existe pas de méthode fiable de détermination de l'âge chez les campagnols.
- 3° Les tests d'agressivité sont soumis à la même critique et devraient être réalisés avec des animaux de classes d'âge identiques.

La somme des travaux et études réalisées montre que le problème de la dispersion est l'un des éléments essentiels de la dynamique et de la régulation des populations. Les mécanismes, toutefois, demeurent mal compris et méritent encore d'être approfondis.

#### LA DISPERSION CHEZ LE CAMPAGNOL TERRESTRE

Ce phénomène a été étudié chez les formes aquatiques du Campagnol terrestre par Stoddart (1970a) et Leuze (1976) en Ecosse. Leurs conclusions sont assez différentes, car les méthodes d'étude ne sont pas les mêmes. Stoddart, par la technique de capture-recapture a recensé quelques déplacements occasionnels de femelles marquées et son travail fut l'un des premiers à mettre en évidence le rôle adaptatif de la dispersion. Leuze, en revanche, a observé une disparition de tous les jeunes mâles de leur domaine natal, phénomène n'affectant que 75 % des femelles; elle a attribué à la dispersion l'ensemble des pertes enregistrées dans la population. Son interprétation est supportée par de nombreuses observations visuelles de déplacements à grande distance effectués par des animaux porteurs d'émetteurs radio. La forme aquatique semble donc présenter une forte dispersion post-juvénile affectant les deux sexes, quoique prédominante chez les mâles et une dispersion adulte touchant surtout les femelles.

Les résultats de Jeppsson (1987) concernant des animaux au mode de vie mixte semblent indiquer un biais de la dispersion en faveur des femelles, tant sur le plan des distances parcourues, que du nombre de sujets impliqués.

Cependant, les informations présentées sont peu documentées et permettent plus de dégager une tendance que de tirer des conclusions définitives.

Les études concernant la forme fouisseuse du Campagnol terrestre sont rares. Airoidi (1976b, 1978) présente quelques exemples de mouvements et rapporte un déplacement de 150 m enregistré par un heureux concours de circonstances (Airoidi 1978). Des renseignements similaires ont été recueillis au cours d'un travail sur les déplacements hivernaux (Saucy 1981, Saucy & Meylan 1987).

Une étude visant à qualifier les dispersants en fonction de la phase du cycle a été réalisée par Pascal & Boujard (1987) qui ont utilisé la méthode du "dispersal sink". Ce travail est l'un des plus intéressants qui aient été menés sur cet aspect de la dynamique des populations d'A. t. scherman. Lors de deux expériences, ils ont observé des différences affectant la composition, le poids et l'état reproductif de la population recolonisant une parcelle vidée de ses occupants. L'interprétation de leurs résultats sera discutée à la fin de ce travail.

#### APPROCHE PRIVILEGIEE AU COURS DE CE TRAVAIL

Bien que l'une ou l'autre des hypothèses émises pour expliquer la régulation des populations de rongeurs ait pu échapper à cette présentation, les principales théories ont toutefois été abordées. Ce survol de la littérature montre que la problématique demeure complexe et qu'aucun modèle simple et de portée générale n'a encore été élaboré, ni confirmé de manière indiscutable.

Confronté à une telle multiplicité de théories, je n'ai pas au cours de ce travail cherché à vérifier ou à infirmer l'une ou l'autre d'entre elles. J'ai au contraire tenté d'effectuer une description des phénomènes démographiques caractérisant les populations d'A. t. scherman, dénuée de tout parti pris de nature polémique. En effet, les connaissances concernant cette espèce étaient insuffisantes pour espérer tester tel facteur ou telle hypothèse et j'ai préféré une étude en conditions naturelles, me permettant de dégager les phénomènes importants.

En plus de la détermination des paramètres démographiques classiques, je me suis intéressé plus spécifiquement aux aspects que les théories les plus récentes considèrent comme essentiels à la compréhension des mécanismes de régulation des populations, soit la dispersion, le comportement spatial et l'organisation sociale.

# 5

D Y N A M I Q U E

D E

P O P U L A T I O N

## M A T E R I E L     &amp;     M E T H O D E S

PIEGEAGES PAR CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE (CMR)

La méthode de piégeage de la forme fousseuse du Campagnol terrestre par capture-marquage-recapture (CMR), mise au point par Airoidi (1976b), a été appliquée systématiquement tout au long de ce travail. Cette technique ayant été décrite à maintes reprises (Airoidi 1976b, 1978, Meylan 1976, 1977, Saucy 1981, Saucy et Meylan 1987), je me contenterai ici d'en rappeler les principes généraux et de préciser le cas échéant les variantes adoptées.

Les campagnols sont capturés à l'aide de pièges Sherman en aluminium disposés dans de petites fosses creusées perpendiculairement aux galeries. Chaque piège est étroitement appliqué face à la communication aménagée avec le réseau souterrain. Cette manière de procéder permet de prendre les animaux sans perturber le terrier. Les pièges sont espacés de 3 à 4 mètres les uns des autres et distribués sur le terrain, à raison de 4-6/100 m<sup>2</sup> lorsque le sol est uniformément occupé par A. t. scherman (Airoidi 1976b).

A la veille d'une session de piégeage, après avoir détecté les galeries par sondage, les trappes sont réparties le plus régulièrement possible sur la parcelle d'étude. Les fosses sont creusées et les pièges fermés sont mis en place en position retournée, la communication n'étant établie qu'au matin du premier jour de piégeage. Une session se déroule sur deux jours au cours desquels les pièges sont contrôlés toutes les une à deux heures. A. t. scherman étant aussi actif de jour que de nuit (Airoidi 1979), les captures sont opérées durant la journée, les trappes étant fermées et retournées pour la nuit. Ainsi, au cours des deux jours de la session, il est possible d'effectuer au moins 12 contrôles.

Lorsqu'il n'est pas capturé, A. t. scherman signale son passage devant un piège par un rejet de terre dans la trappe ou par un bouchon obturant la communication entre le piège et le terrier. Durant la nuit, les campagnols ne rencontrant que des pièges désamorcés, ils isolent totalement leur réseau de galeries, si bien qu'au matin il est facile de déterminer quelles galeries sont fréquentées par les rongeurs.

Dans certains cas, la durée de la session a été

écourcée parce qu'aucune capture n'avait été effectuée au terme du premier jour et qu'il n'y avait pas de signes d'activité au niveau des pièges le lendemain matin. Le nombre de relevés est alors inférieur à 12. En situation de faible densité, les campagnols capturés lors des premiers contrôles ont parfois été gardés en captivité durant la nuit, afin de s'assurer qu'il ne subsistait pas d'autres individus dans leur terrier; le piégeage a aussi pu être abrégé dans de tels cas.

Avant de retirer les pièges et de combler les fosses, un relevé cartographique de tous les postes de piégeage a été effectué.

Les campagnols capturés pour la première fois ont été doublement marqués, sous narcose à l'éther, à l'aide de plaques auriculaires numérotées et par amputation des phalanges.

A chaque session de piégeage, les animaux ont été pesés au gramme près et répartis en 3 classes d'âge approximatif, soit juvéniles au-dessous de 45 g, subadultes entre 45 et 64 g et adultes à partir de 65 g.

Le sexe et l'état de reproduction ont aussi été déterminés. Chez les femelles, l'aspect des mamelles a été systématiquement examiné. L'observation a montré que les mamelons sont toujours visibles, quel que soit l'âge et que leur présence est un critère sûr de détermination du sexe des juvéniles. En fonction de l'état de développement de ces organes, les femelles ont pu être classées en 3 catégories, soit celles qui ne se sont pas encore reproduites et présentent des mamelles à peine visibles de couleur blanche, les femelles qui ont déjà mis bas et dont les mamelles sont bien développées et de couleur généralement brunâtre et enfin les femelles gestantes ou allaitantes aux glandes mammaires roses et très enflées. J'ai également noté si l'orifice génital était ouvert ou fermé et relevé la présence ou l'absence de bouchon vaginal. Les femelles ont aussi été examinées pour déceler les cas de gestation; malheureusement il n'existe pas de technique fiable pour réaliser ce test et seules les femelles proches de la mise-bas ont pu être détectées avec sécurité, car elles présentent à ce stade un abdomen gonflé et ballonné.

L'état de reproduction des mâles est beaucoup plus difficile à caractériser, car les testicules se trouvent généralement déjà en position scrotale chez les subadultes. J'ai cependant testé la méthode décrite par Woodall (1982), consistant à mesurer la distance entre la papille génitale et l'anus, car cet auteur a trouvé une corrélation significative entre ce caractère morphologique et le poids des testicules chez la forme aquatique britannique. D'autre

part, il a observé en laboratoire que la distance pénis-anus diminue en automne, soit à la fin de la période de reproduction et augmente de nouveau au printemps. Cette mesure a été effectuée systématiquement, afin de déterminer si ce phénomène apparaît également chez les campagnols de la forme fouisseuse vivant en conditions naturelles.

Les ectoparasites n'ont pas été recherchés systématiquement, bien qu'à l'occasion ils aient pu être récoltés pour être déterminés.

Les opérations décrites ci-dessus ont été effectuées à chaque session lors de la première capture des différents sujets. Les individus recapturés par la suite ont été identifiés par lecture de leur numéro de marque (Airoldi 1976b, 1978, Saucy 1981, Saucy et Meylan 1987).

#### PIEGEAGES A LA PINCE

En certaines rares occasions, j'ai eu recours à la technique du piégeage à la pince pour reprendre certains campagnols porteurs de radio-émetteurs qui refusaient d'entrer dans les pièges Sherman. Cette méthode dont l'usage est largement répandu chez les agriculteurs, et les "taupiers" qui luttent contre les Taupes et les Campagnols terrestres a été décrite dans plusieurs publications (Meylan 1976, 1977, 1981, Meylan et Morel 1970, Morel et Meylan 1970, Morel 1981, etc.). Tous les animaux capturés par les collaborateurs du Service de Zoologie des Vertébrés en marge de ce travail ont été pris de cette manière.

#### PIEGEAGES SOUS LA NEIGE

Lors d'un précédent travail (Saucy 1981), j'ai tenté de mettre au point une technique de piégeage d'A. t. scherman sous la neige. La méthode se fonde sur l'idée que les campagnols se déplacent sur le sol entre terre et neige durant l'hiver, comme en témoignent les nombreuses traces d'activité que l'on observe au printemps. La technique utilisée alors était rudimentaire et consistait à creuser des puits dans la neige où les postes de piégeage étaient installés à la verticale de terriers repérés en automne. Ceux-ci étaient formés de poubelles en plastique sans fonds reposant sur des taquets en bois, ménageant ainsi un passage aux rongeurs. Cette technique, peu efficace, a cependant permis de capturer quelques campagnols. Elle a été reprise et améliorée dans le cadre de cette étude et un

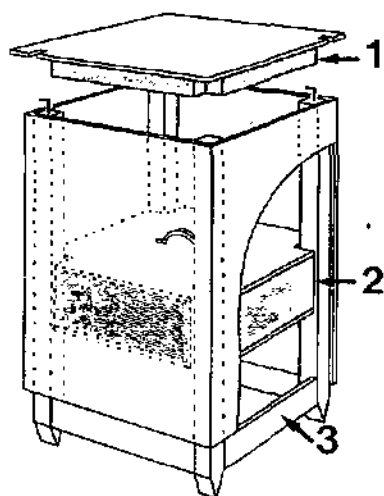


Figure 3

Poste de piégeage hivernal

1. Couvercle isolant
2. Panneau d'isolation intermédiaire
3. Volets amovibles

nouveau modèle de poste de piégeage a été imaginé et testé (Saucy et Meylan 1987).

Il s'agit de caissons en bois contreplaqué de 80 cm de haut pour une section carrée de 50 x 50 cm dont le plan est présenté sur la Figure 3. Installés au niveau de terriers de Campagnols terrestres, ils sont montés sur 4 pieds qui permettent de les arrimer solidement au sol avant l'hiver, tout en laissant un interstice de 5 cm destiné au passage des animaux. Pour éviter que de la neige soufflée ne s'accumule à l'intérieur, ils sont munis de volets amovibles masquant cet espace, dispositif qui est retiré après qu'une couche de neige d'une épaisseur suffisante se soit déposée. Un système d'isolation a été prévu pour éviter que le sol ne gèle durant l'hiver au niveau des postes. Il se compose, d'une part d'un couvercle constitué par une plaque de polystyrène expansé (sagex) de 5 cm collée sous une planche de contreplaqué et d'autre part, d'une cloison intermédiaire de 15 cm de sagex insérée entre deux planches et reposant à 30 cm au-dessus du sol environ. L'emplacement des postes a été signalé sur le terrain par une perche de 2.5 m, l'épaisseur de la couche de neige s'élevant parfois jusqu'à 2 m.

J'ai également tenté d'attirer des animaux en direction des caissons à l'aide de demi-tuyaux en PVC de 12 cm de diamètre posés sur le sol et simulant la voûte supérieure d'une galerie.

Durant l'hiver, des appâts, soit des carottes et des quartiers de pomme, ont été déposés au fond des postes et inspectés régulièrement. Lors de ces contrôles tous les signes d'activité tels que trous, rejets de terre ou encore disparition des appâts ont été répertoriés. Les animaux ont été capturés dans des pièges Sherman disposés à même le sol lorsque les animaux fréquentaient les postes ou installés dans des fosses perpendiculaires aux galeries, lorsque celles-ci subsistaient en profondeur.

## RADIOTELEMETRIE

Afin de compléter les informations obtenues par CMR et d'approfondir l'étude de la dispersion et de l'organisation sociale du Campagnol terrestre, il était nécessaire de disposer d'une technique permettant de suivre en continu certains animaux, d'être en mesure de les distinguer les uns des autres, tout en étant capable de les détecter et de les localiser à distance. La radiotélémetrie offre ces possibilités et, grâce à la miniaturisation des composants électroniques, il est devenu possible de construire des émetteurs de petite taille qui ne pèsent que quelques grammes et sont susceptibles d'être appliqués aux micromammifères.

La première application aux micromammifères a été tentée par Rawson et Hartline (1964) qui ont utilisé un collier d'un poids de 2,5 g environ lors d'expériences de retour au gîte chez Peromyscus. Leurs émetteurs n'étaient pas contrôlés en fréquence et ce n'est qu'en 1967 que Brooks et Banks (1971) utilisèrent pour la première fois sur des petits rongeurs en liberté des émetteurs dont la fréquence était stabilisée par un quartz. Jusqu'en 1978, les applications sont restées relativement peu fréquentes. Elles sont ensuite devenues très répandues, aux USA en particulier (revue in Madison 1985).

La radiotélémetrie a également été appliquée au Campagnol terrestre par divers chercheurs. Ainsi Leuze (1976, 1980), lors d'une étude sur la dispersion et le comportement de la forme aquatique en Ecosse a équipé d'émetteurs plusieurs dizaines d'animaux. Plus récemment, Jeppsson (1987), travaillant elle aussi sur la forme aquatique, mais en Suède a également utilisé cette technique. Grenot et al. (1983, 1984), dans le cadre d'études d'écophysiologie ont pour la première fois posé des émetteurs sur des Campagnols terrestres de la forme fousseuse. Cette technique est également utilisée par les chercheurs allemands pour tester l'efficacité de diverses méthodes de lutte contre A. t. scherman (Pelz, comm. pers.).

## Matériel utilisé

Le principe de la méthode est simple. L'animal porte un émetteur, qui en plus du quartz et de quelques circuits électroniques comprend une pile et une antenne émettrice. Cette antenne émet dans le milieu environnant un signal de fréquence déterminée, à intervalles réguliers. Le signal est ensuite capté à distance par une antenne réceptrice et

transmise à un récepteur. Des explications détaillées concernant le principe et l'application de cette technique ont été publiées dans des ouvrages de synthèse par Amlaner & MacDonald (1980), Cheeseman & Mitson (1982) et tout récemment par Kenward (1987).

Le matériel a été acquis auprès de la firme américaine AVM qui dispose d'une expérience étendue dans le domaine du radiotracking de micromammifères. Par la suite, les émetteurs ont été achetés chez Biotrack en Grande-Bretagne.

Les émetteurs de type SM-1 (AVM) et SS-1 (Biotrack) ont été choisis dans la bande de fréquences comprises entre 148 et 149 MHz. Les quartz sont stables et d'une précision telle qu'ils oscillent dans une bande inférieure à 20 kHz. Ainsi, il est possible de distinguer sans risque d'erreur au moins 50 émetteurs différents dans un plage de 1 MHz. Alimentés par une pile au mercure de 85 MAH et enrobés dans une résine acrylique, les émetteurs pèsent 4 g et ont une durée de vie théorique de 42 jours. Installés sur un animal se déplaçant dans ses galeries, leur portée varie entre 50 et 200 m suivant les conditions et la qualité du matériel.

Une antenne Yagi à 3 éléments, des écouteurs et un récepteur LA-12 DS d'AVM complètent la liste du matériel acheté au début du projet. Une seconde antenne a été construite postérieurement et un récepteur MTouch 101 (Regency USA), utilisé habituellement par les radio-amateurs, a également été employé comme appareil de secours ou comme second récepteur lors de suivis réalisés simultanément par deux opérateurs.

#### Mise au point au laboratoire

La pose des émetteurs sur les animaux a été mise au point dans un terrarium vertical en verre conçu pour l'observation du comportement fouisseur d'A. t. scherman (Airolidi et al. 1976). J'ai opté pour la solution d'une antenne émettrice en boucle formant un collier passé autour de la tête, de préférence à l'implantation des émetteurs dans la cavité péritonéale, méthode fréquemment utilisée chez les rongeurs (Madison 1977, 1978, 1980, Mineau & Madison 1977). De cette manière, il n'y a pas de risques d'infection résultant de l'intervention chirurgicale et la portée du signal est meilleure. En effet, avec les implants, l'antenne émettrice est étroitement enroulée autour du module, et des tests ont montré que cela réduit la portée d'un facteur 10. Théoriquement, la portée maximale est obtenue avec une antenne fouet ayant une extrémité libre reposant sur le dos de l'animal. J'ai également renoncé à cette solution, car les observations en

captivité ont révélé que tous les éléments de l'émetteur doivent être maintenus à l'abri des incisives du rongeur pour éviter les pannes. Des essais sur le terrain avec des émetteurs enterrés dans le sol n'ont par ailleurs pas montré de différence de portée entre une antenne en boucle orientée dans le plan vertical et une antenne foug horizontale.

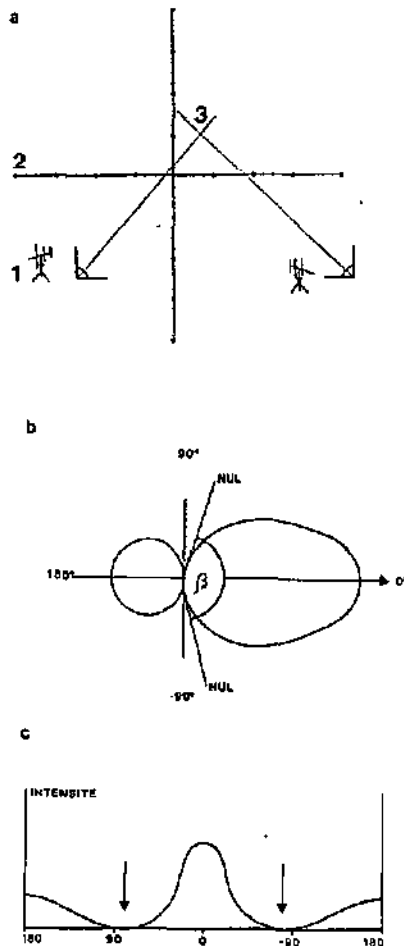
La pose d'un émetteur est une opération délicate. Le collier doit être suffisamment serré pour que l'animal ne puisse le retirer et assez lâche pour ne pas le blesser. En effet, A. t. scherman creusant ses galeries à l'aide de ses incisives (Aifoldi et al. 1976), effectue dans ces circonstances des mouvements de tête de grande amplitude. L'installation d'un émetteur requiert une dizaine de minutes durant lesquelles l'animal doit être parfaitement calme. C'est pourquoi cette opération a toujours été réalisée sous narcose profonde obtenue par l'injection d'une dose de kétamine proportionnelle au poids du campagnol et équivalente à 5 mg pour 100 g. L'émetteur est fixé à l'aide d'une colle à prise rapide (cyanoite) sous le cou de l'animal, après en avoir dénudé la peau avec des ciseaux. L'antenne émettrice constituant le collier est repliée et ajustée sur la nuque puis sertie avec de la gaine thermorétractable et assurée à l'aide d'une bague en aluminium. Les animaux se réveillent après 20 minutes environ; ils sont gardés en captivité durant quelques heures pour leur laisser le temps de se remettre totalement de la narcose.

### Application sur le terrain

Afin d'économiser les piles et de profiter au maximum de leur durée de vie, les émetteurs ont été préparés au dernier moment. J'ai effectué moi-même tous les changements de pile, sur le terrain le plus souvent. Avant que l'émetteur ne tombe en panne, soit après 35 jours d'utilisation, les animaux ont été recapturés et le matériel récupéré.

### Technique de localisation

La position des animaux a été déterminée manuellement à l'aide de 2 antennes Yagi à 3 éléments montées sur des trépieds munis de rapporteurs d'angles. Pour localiser un campagnol sans le déranger les détecteurs ont été effectuées à partir de postes situés à 20 ou 30 m environ de l'animal. Ces emplacements ont été choisis de manière à



**Figure 4** Principes généraux de la technique de radiopistage.

- a) Méthode de détection utilisée sur le terrain
  - 1) Antenne Yagi montée sur trépied
  - 2) Système de repérage
  - 3) Position de l'animal
- b) Diagramme de réception d'une antenne Yagi. La flèche indique la direction de provenance du signal.
- c) Modification d'intensité du signal en fonction de l'angle formé par la direction de l'antenne et la provenance du signal, des flèches indiquent les "nuls".

former un angle de quelque  $90^\circ$  avec la position du sujet (Fig. 4a).

Lorsque l'axe de l'antenne réceptrice est orienté en face de l'émetteur, l'amplitude du signal est maximale. Cependant sa direction est difficile à déterminer avec précision. En revanche, si l'antenne est déplacée vers la droite ou la gauche, l'amplitude du signal décroît constamment jusqu'à un minimum ou "nul". Ces deux minima forment avec le poste de détection un angle dont la bissectrice indique la provenance du signal. La Figure 4b montre un diagramme de réception typique du signal émis par une antenne en boucle. Il se présente sous la forme d'un chiffre "8" un peu allongé (Amlaner 1980). On constate qu'il peut y avoir une ambiguïté de  $180^\circ$  sur la provenance du signal. Cependant son amplitude est plus forte lorsque l'antenne est dirigée face à l'émetteur comme le montre la Figure 4c et l'angle entre les deux nuls est inférieur à  $180^\circ$  si on utilise une antenne Yagi de bonne qualité.

Un système de repérage, constitué de jalons espacés de 2.5 m, formant deux axes perpendiculaires entre eux est mis en place à proximité du terrier de l'animal et permet de déterminer sa position. Elle est donnée par l'intersection des bissectrices déterminées à partir des deux postes de détection (Fig. 4a). Grâce à l'utilisation de repères sur le terrain, les localisations sont précises et donnent de meilleurs résultats qu'en effectuant des visées à la boussole. Des tests ont montré qu'en utilisant la première méthode, 95 % des points sont situés dans un rayon de 1.5 m autour de la position d'un émetteur posé au sol, alors qu'avec la boussole ce rayon atteint 5 m, soit des erreurs comprises respectivement dans des cercles de 7.1 et 78.5 m<sup>2</sup>. Cette dernière valeur étant voisine de la surface moyenne du domaine vital d'A. t. scherman (Airoldi 1976b, Saucy et Meylan 1987), il était préférable de disposer d'une technique plus précise.

La boussole demeure cependant un instrument indispensable, en particulier pour déterminer la position d'un individu qui s'est déplacé en dehors des limites du système de repérage.

La précision de localisation diminue bien entendu si l'animal se déplace durant l'opération. Dans ce cas, l'erreur est difficile à apprécier. Pour pallier à cet inconvénient, les localisations ont parfois été exécutées simultanément par deux opérateurs.

Le rythme d'émission d'un émetteur, ainsi que l'amplitude et l'intensité du signal sont affectés par les mouvements de l'animal qui le porte. Il est donc possible de déterminer si ce dernier est actif ou s'il se repose. Il

est en revanche exclu d'établir si le sujet se déplace ou s'il se livre à des activités de prise de nourriture ou de toilettage à l'intérieur de son nid. Les campagnols présentant plusieurs phases d'activité journalières, la réception d'un signal régulier sur une longue période signifie que le sujet est mort ou qu'il s'est défait de son collier.

### Rythme de localisation

Le rythme de localisation appliqué sur le terrain fut irrégulier. En règle générale, les animaux ont été localisés les uns après les autres au moins une fois chaque jour ou à intervalles de 2 à 3 jours en fonction des circonstances et des disponibilités. Lorsqu'un émetteur avait disparu, l'essentiel du temps était alors consacré à sa recherche, après que la position des autres eût été établie. Dans certains cas, un animal ou un groupe d'individus ont été suivis en continu au cours d'une phase d'activité complète.

Une fois la technique mise au point sur le terrain, deux types d'expériences ont été entreprises.

#### 1) Suivis à long terme

J'ai suivi quelques campagnols isolés jusqu'à leur disparition, essentiellement dans le but d'observer leur déplacements.

#### 2) Marquages et suivis simultanés

De plus, j'ai effectué des marquages simultanés d'individus occupant, soit les mêmes terriers, soit des domaines voisins, afin d'étudier l'utilisation de l'espace et l'organisation sociale. Dans un premier temps, la distribution spatiale des animaux a été déterminée par CMR, puis entre 10 et 20 campagnols ont été choisis et équipés d'émetteurs avant d'être relâchés. Au terme de l'expérience, les animaux ont été recapturés pour récupérer le matériel.

## S T A T I O N S     D ' E T U D E

### 1) ZONE D'ETUDE PRINCIPALE : LES CLUDS

La localité choisie pour l'étude de la dynamique de population du Campagnol terrestre se trouve à proximité du hameau des Cluds, sur la commune de Bullet (VD), dans le Jura suisse. Il s'agit d'une prairie de fauche située à 1200 m d'altitude sur laquelle les fluctuations des populations de petits mammifères sont suivies depuis 1979. Cette étude s'insère dans le cadre d'un projet de recherche conduit dans cette station par le Service de Zoologie des Vertébrés (SZV) de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques de Changins à Nyon (SFRA).

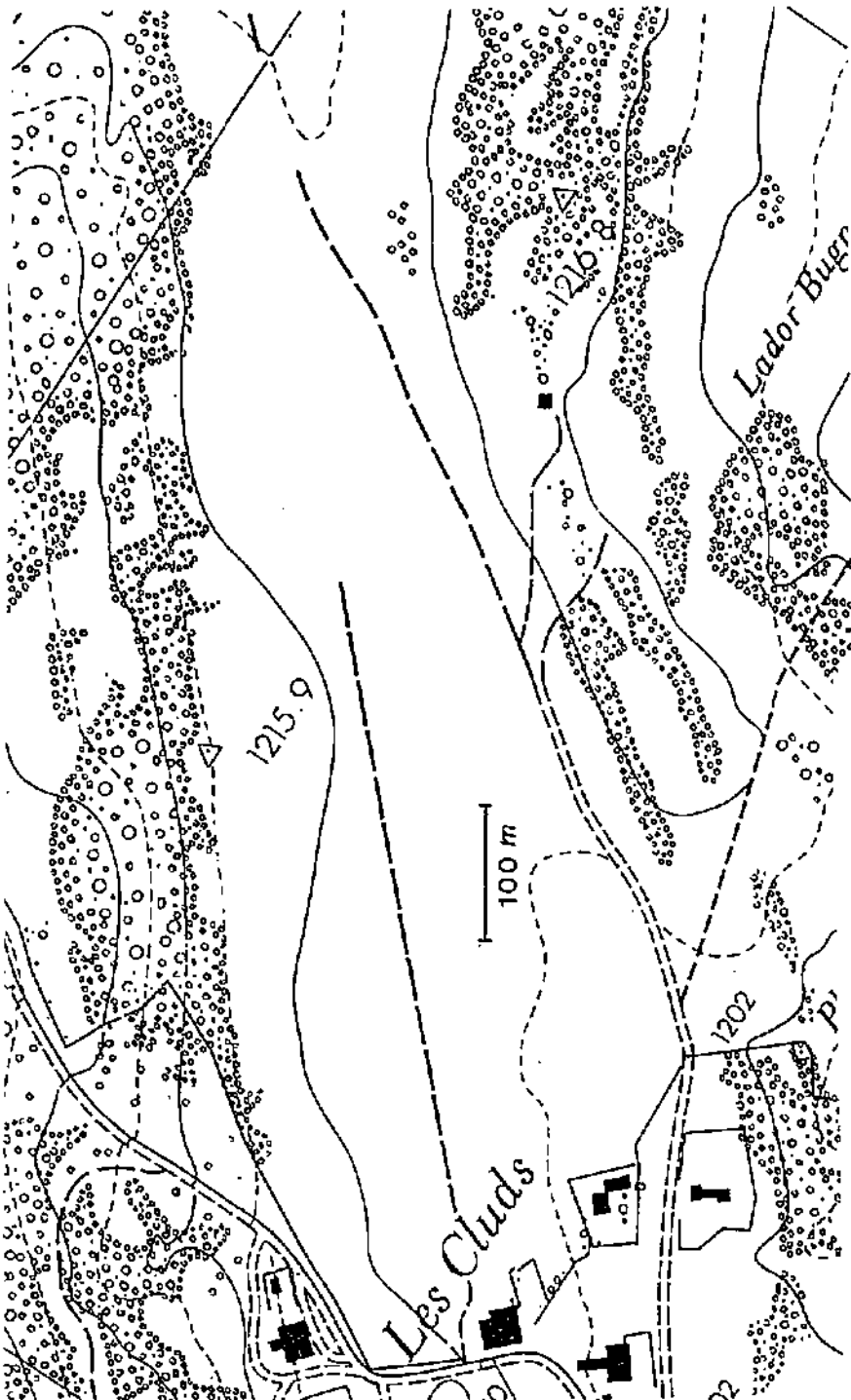
Le travail y a débuté en automne 1982 et s'est poursuivi jusqu'en automne 1986.

La Figure 5 présente une carte du site d'étude. Il s'agit d'un synclinal orienté d'ouest en est, qui s'étend sur plus d'un km et dont la largeur décroît progressivement de 350 à 150 m environ. Cette prairie est limitée au nord et au sud par des massifs forestiers. Elle se poursuit à l'est, alors que vers l'ouest, un mur de pierres sèches la sépare de la route et des premières maisons du hameau.

### CONDITIONS CLIMATIQUES

A moins d'un km du terrain d'étude, à la Frétaz, se trouve une exploitation agricole dépendant de la Station Fédérale de Recherches Agronomiques (SFRA). Elle dispose d'un équipement d'enregistrement automatique des données climatiques, intégré au réseau suisse d'observations météorologiques.

La Frétaz se trouve également à 1200 m d'altitude, mais jouit d'une exposition sud. Aussi me suis-je assuré que les conditions climatiques sur le terrain des Cluds étaient pareilles à celles observées par la station automatique. Les variations de la température et du degré hygrométrique de l'air ont été enregistrées aux Cluds de novembre 1982 à novembre 1985, à l'aide d'un thermohydropgraphe. Ces observations ont montré que les conditions climatiques évoluent de manière similaire dans les deux localités, bien que les extrêmes soient plus marqués aux Cluds. Ainsi, durant l'hiver, la température est, aux Cluds, inférieure



**Figure 5** Les Cluds, carte du site d'étude montrant l'isolement partiel de la prairie.

en moyenne de 2°C à celle de la Frétaz, alors que les maxima de chaleur sont également plus accentués aux Cluds durant l'été.

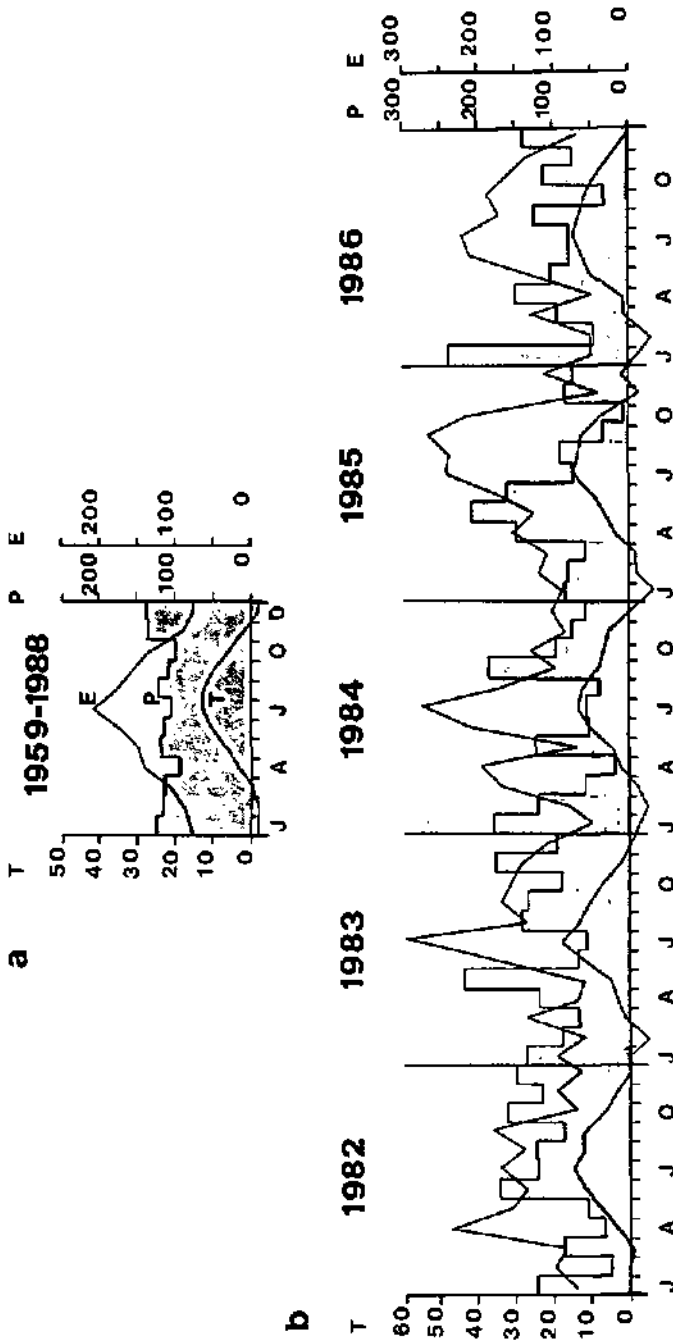
Seules les données de la Frétaz sont présentées, car celles-ci sont complètes et un plus grand nombre de paramètres ont été mesurés en continu par la station automatique, en particulier l'insolation et la pluviométrie. De plus, ces données permettent de comparer les conditions climatiques qui ont prévalu durant le travail avec la moyenne établie au cours des 27 dernières années.

Ces observations compilées annuellement par le Service météorologique de la SFRA sont présentées graphiquement sur la Figure 6, selon le modèle préconisé par Walter (1979). La courbe d'insolation a également été dessinée sur les diagrammes climatiques.

La Figure 6a montre un diagramme des conditions météorologiques moyennes à la Frétaz, calculées sur une période de 27 ans. Les précipitations dépassent annuellement les 1400 mm et sont réparties uniformément sur les 12 mois, alors que la température suit une courbe régulière culminant à 13°C environ en juillet et août, pour atteindre son minimum de -2°C en janvier et février. L'insolation moyenne présente une allure similaire avec un maximum de 207 h en juillet, pour un ensoleillement annuel total de 1628 h.

Les diagrammes annuels de 1982 à 1986 sont présentés sur la Figure 6b. L'année 1982 fut caractérisée par un hiver plus doux que la moyenne, ainsi que par un printemps ensoleillé et relativement sec. 1983 s'est signalé par un mois de mai pluvieux et un mois de juillet exceptionnellement chaud, avec 10 jours durant lesquels la température fut supérieure à 25°C, alors que la moyenne mensuelle fut de 6°C plus élevée que la moyenne de ce mois calculée sur 27 ans. En 1984 et 1985, les précipitations ont été nettement plus faibles que la moyenne annuelle et se sont élevées respectivement à 1074 et 1124 mm, pour une moyenne de 1429. Le seuil de sécheresse, donné par R<sub>42T</sub> (Walter 1979), a d'ailleurs été atteint en octobre 1985. Quant à 1986, il s'agit d'une année moyenne qui ne se signale par aucune particularité.

De manière générale, l'insolation et la pluviométrie sont des paramètres qui évoluent inversement l'un par rapport à l'autre, l'absence de précipitations coïncidant avec une augmentation de la durée d'insolation et réciproquement. Cependant, en automne et en hiver, le brouillard réduit considérablement la quantité d'insolation.



**Figure 6** Diagramme climatique du site d'étude (données de la Fréteaz).

- a) Conditions moyennes  
 b) Evolution durant la période d'étude  
 T = Température en degrés C  
 P = Précipitations en mm (en grisé)  
 E = Ensoleillement en heures

## EXPLOITATION DE LA PRAIRIE

L'exploitation de la prairie est relativement complexe, car quatre agriculteurs se partagent l'ensemble de la surface. Les lettres majuscules de la Figure 7 désignent les parcelles exploitées par chacun d'entre eux. Les limites séparant ces quatre zones n'ont été établies qu'au cours de l'automne 1983 à la suite d'un remembrement. Auparavant, le terrain était divisé entre deux exploitations agricoles seulement, l'une constituée de la zone D, la seconde couvrant les surfaces A, B et C. Cette dernière fut, jusqu'à cette date exploitée en commun par trois agriculteurs.

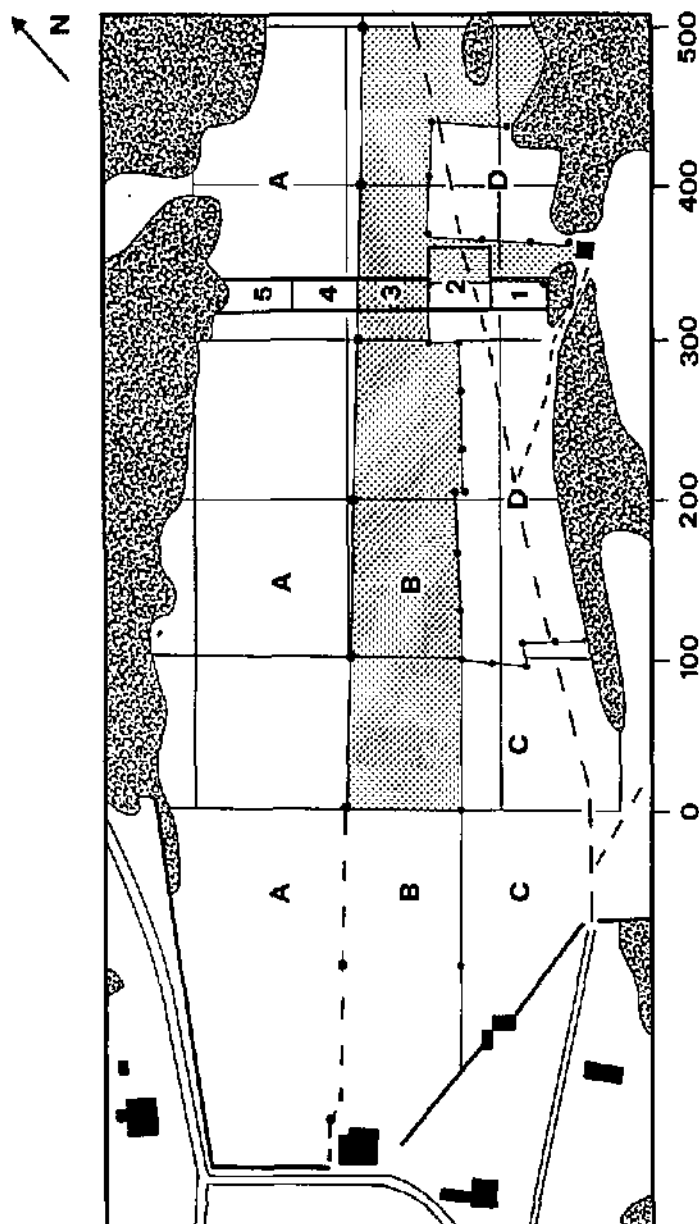
Une fois indépendants, ces trois paysans ont continué d'exploiter le sol de la même manière qu'antérieurement, les seules différences qui ont été relevées affectant l'ordre dans lequel ces surfaces, ou des parties d'entre elles, ont été fauchées ou engraisées.

Durant la période d'étude, la parcelle D n'a pas subi de modification, mais elle a toujours été exploitée de manière moins intensive que le reste de la prairie, l'agriculteur y effectuant généralement une coupe de moins que ses trois collègues.

Ainsi, malgré la redistribution du terrain, les conditions d'exploitation sont demeurées globalement constantes sur l'ensemble de la surface tout au long de la période d'étude. Le remaniement n'a pas eu de répercussions décelables, ni de conséquences néfastes pour l'interprétation des résultats.

Le calendrier des travaux agricoles s'établit comme suit pour les parcelles A, B et C :

- 1) vers le 15 mai la région proche des habitations subit une brève pâture printanière, la zone broutée ne dépassant jamais la cote 100 (Fig. 7).
- 2) à partir du 10 juillet le foin est récolté sur toute la surface, au moment de la floraison des graminées.
- 3) du 15 au 30 septembre le regain est fauché sur une partie du terrain seulement, le reste étant conservé sur pied en vue de la pâture d'automne. L'étendue des surfaces concernées par cette seconde coupe varie en fonction des années, des conditions météorologiques, ainsi que de la quantité de fourrage déjà engrangé lors de la première récolte.



**Figure 7**

Plan de la zone d'étude aux Cluds

A,B,C,D : Parcelles exploitées par chacun des 4 agriculteurs

0 - 500 : Zone recensée par le SZV

0 - 300 : Zone de lutte

300-500 : Zone témoin

1,2,3,4,5 : Subdivisions du transect de piégeage

- 4) en octobre l'ensemble de la surface est soumis à une pâture d'automne s'étendant progressivement d'ouest en est.

Comme il a été dit plus haut, la parcelle D n'est pas exploitée de manière aussi intensive que les 3 autres. Elle ne subit généralement pas de pâture au printemps, les foins y sont récoltés un mois plus tard que sur le reste de la prairie et le regain n'y est jamais fauché. Il est consommé par le bétail en automne.

Régulièrement, au printemps, en été et en automne, les agriculteurs épandent sur le terrain le lisier et le fumier qu'ils ont accumulés. Périodiquement, des engrais, essentiellement des nitrates, des phosphates et des scories, sont également utilisés pour enrichir le sol. Cette adjonction de fertilisants est irrégulière et varie selon les exploitants et les besoins de la prairie.

#### PROJET DU SZV

Le Service de Zoologie des Vertébrés (SZV) de la SFRA étudie l'évolution de la population de Campagnols terrestres sur le plateau des Cluds depuis l'automne 1979, avec l'aide des services cantonaux de protection des plantes.

Ce projet a pour objectif, d'une part d'estimer de manière indirecte, par un recensement systématique des taupinières, le niveau de la population de campagnols et d'autre part, de tenter de maintenir une partie de la prairie à l'abri des pullulations de ce rongeur, par une destruction de tous les micromammifères détectés lors de ces recensements.

Trois fois par an, après la fonte de la neige, après les foins et avant l'hiver, tous les signes d'activité laissés par les animaux entre les cotes 0 et 500 (Fig. 7) sont relevés et cartographiés. Ensuite, les collaborateurs du service procèdent à l'élimination systématique des micromammifères présents dans la zone comprise entre 0 et 300, soit par piégeage à la pince, soit par gazage ou encore par empoisonnement des animaux avec des appâts toxiques.

La surface située entre 300 et 500 m, constitue une zone témoin, sur laquelle aucune intervention n'a été tentée (Fig. 7).

Afin de s'orienter sur le terrain, de petits piquets en bois ont été fichés dans le sol, à 100 m d'intervalle dans

le sens de la longueur de la prairie et tous les 50 m en largeur. Ces repères définissent un quadrillage qui permet de localiser précisément chaque point et de retrouver d'année en année les différentes limites.

## LA VEGETATION

L'étude des relations entre la forme fougèreuse du Campagnol terrestre et la végétation de cette prairie fait l'objet d'un autre travail (Kopp en prép.). Aussi, seules quelques généralités seront présentées ici. R. Kopp a dressé une liste floristique d'une cinquantaine d'espèces végétales. Du point de vue botanique, il s'agit d'une prairie de fauche de l'étage montagnard assez typique qui se rattache à l'association de l'Anthriscus-Trisetum.

Contre toute attente, l'analyse n'a pas permis d'effectuer de distinction entre la parcelle D et les autres, alors qu'à première vue de grandes différences semblaient manifestes. Kopp a cependant reconnu deux faciès particuliers dans cette association. L'un est dominé par la bistorte, Polygonum bistorta et se situe sur sol profond et humide de part et d'autre de la limite entre A et B (Fig. 7). Le second se trouve sur sol humide et riche en substances nutritives et présente une très forte prédominance de l'anthriscus, Anthriscus silvestris et de l'alchémille, Alchemilla vulgaris. Ce faciès s'étend sur l'ensemble de la parcelle D. Les particularités observées sur cette dernière se marquent par des différences d'abondance relative entre les espèces qui sont essentiellement dues au mode d'exploitation. Signalons enfin que le sol présente un pH nettement acide, voisin de 5 en moyenne.

## PIEGEAGES PAR CMR

Dès l'automne 1982, la zone témoin a été affectée au marquage de campagnols, afin d'étudier les déplacements et la dynamique de population d'A. t. scherman.

En octobre et novembre 1982, un piégeage par CMR a été réalisé sur une bande de 50 m de large, qui s'étend d'une lisière à l'autre et est située entre les cotes 315 et 365 (Fig. 7). Ces limites ont été établies de manière à éviter que les campagnols marqués ne soient tués lors de l'opération de destruction organisée en deçà de 300. On sait en effet que les animaux installés dans un terrier s'éloignent peu du centre de celui-ci, la DMR (distance

maximale entre recaptures) étant en moyenne inférieure à 15 m (Saucy et Meylan 1987), alors que la DRS (distance entre recaptures successives) n'excède pas 5 m (Pascal 1984).

La proximité d'une étendue libre de rongeurs étant supposée fonctionner comme zone d'attraction des campagnols, équivalente au "dispersal sink" de Lidicker (1975), constituait une raison supplémentaire pour placer la bande de piégeage en bordure de la zone de destruction.

### Limites définitives et calendrier de piégeage

Les limites de l'automne 1982 se sont révélées trop étendues pour qu'une telle surface puisse être régulièrement échantillonnée et dès le printemps 1983, un plan de piégeage plus modeste, mais plus réaliste, tenant également compte des désirs des agriculteurs fut mis au point.

Ce programme prévoyait d'une part le piégeage mensuel d'un quadrat de 1600 m<sup>2</sup> et d'autre part le recensement de la population d'A. t. scherman sur un transect de 20 m de large, trois fois par an.

Les trois sessions de piégeage effectuées sur le transect devaient permettre de suivre l'évolution de la population de Campagnols terrestres sur l'ensemble de la prairie, alors que le but du programme appliqué sur le quadrat était de mettre en évidence les aspects plus fins de la dynamique de population, tels qu'apparition des juvéniles, immigration, survie des différentes cohortes, etc.

#### a) Quadrat

Les dimensions du quadrat ont été établies de telle sorte que le piégeage puisse être réalisé par une seule personne, tout en échantillonnant une surface optimale au cours de la même session.

Le choix des dimensions de cette surface se base sur une seconde analyse des résultats d'un piégeage effectué au Brassus en automne 1980 et couvrant une zone de 4900 m<sup>2</sup> (Saucy 1981, Saucy et Meylan 1987, leur Fig. 4). L'analyse a été réalisée de la manière suivante :

- 3 fenêtres de 30, 40 et 50 m de côté ont été disposées sur le plan de piégeage, puis déplacées de 10 m

TABLEAU 3

Variations locales de la densité d'A. L. Sherman sur une parcelle de 4900 m<sup>2</sup>.  
Analyse basée sur les données d'une étude réalisée au Brassus en automne 1980 (Saucy & Meylan 1987, leur Fig. 4).

| SURFACE<br>ECHANTILLONNEE<br>EN m <sup>2</sup> | 900           | 1600         | 2500         |
|------------------------------------------------|---------------|--------------|--------------|
| N QUADRATS<br>ETUDIES                          | 15            | 8            | 3            |
| DENSITE<br>MOYENNE ±<br>ECART-TYPE             | 354.8 ± 108.6 | 315.5 ± 57.2 | 276.0 ± 43.3 |
| EXTREMES                                       | 155.6-544.4   | 262.5-412.0  | 240.0-324.0  |

en 10 m de manière à parcourir l'ensemble de la surface.

- les campagnols capturés à l'intérieur des limites de chacune de ces fenêtres ont été dénombrés et à chaque fois, la densité par hectare a été calculée en divisant le nombre d'individus par la surface échantillonnée.

Les quadrats de 30 x 30 m de côté ont montré de plus grandes variations que ceux de 40 ou 50 m, comme les extrêmes de chaque catégorie le prouvent. Les résultats (Tab. 3) indiquent que la densité, de même que la variance de ce paramètre, diminuent si la surface de piégeage s'accroît. C'est la raison pour laquelle le quadrat de 900 m<sup>2</sup> échantillonné par Morel (1981), par Airolidi (1976b) et puis par Pascal & Boujard (1987) a été abandonné au profit d'une surface de 1600 m<sup>2</sup>, qui offre une meilleure évaluation de la densité. C'est en effet un bon compromis entre l'augmentation de la surface échantillonnée et la diminution de l'écart-type de l'estimateur de densité.

Le quadrat de 40 m de côté établi aux Cluds correspond à la zone 2 de la Figure 7. Il se situe entre les cotes 320 et 360: il est intégré au transect et chevauche les propriétés B et D. Un chemin de terre empierré, où l'occupation par les Campagnols terrestres est exclue, divise ce terrain en deux parties inégales. Grâce à la compréhension et à la collaboration des agriculteurs, les piégeages ont pu être effectués toutes les 3 à 4 semaines sur cette surface, quelle que soit la hauteur de la végétation.

#### b) Transect

Le transect définitif, dont les limites sont indiquées sur la Figure 7, a été établi entre 320 et 340 m. Il s'étend d'une lisière à l'autre sur une longueur de 212 m. On constate que la zone de piégeage chevauche les zones A, B et D. Vu ses dimensions, soit 5040 m<sup>2</sup>, quadrat inclus, la surface échantillonnée a été divisée en 5 zones de 40 m de long environ, établies arbitrairement en essayant de respecter les limites de propriétés. Ces subdivisions sont numérotées de 1 à 5 sur la Figure 7. Pour des raisons pratiques, lorsque la densité de Campagnols terrestres était élevée, ces 5 parcelles ont été piégées successivement les unes à la suite des autres au cours de la même session, l'intervalle entre deux séries de piégeage étant d'une semaine. En revanche, en période de faible densité, il fut possible de regrouper les zones et de réaliser le recensement de l'ensemble de la parcelle au cours d'une ou deux séries de piégeage seulement.

Afin d'occasionner un minimum de dégâts aux récoltes, les sessions de piégeage se sont déroulées trois fois par an, lorsque le sol était dépourvu de végétation, soit au printemps après la fonte de la neige, en été après les foins et en automne après les regains. En automne, les piégeages ont tout de même été effectués dans les zones dont le regain n'avait pas été fauché.

#### Piégeages occasionnels à l'extérieur de ces limites

En diverses occasions, lorsque la densité de Campagnols terrestres était faible à l'intérieur des limites du transect, les piégeages ont été étendus à toute la surface de la prairie, au-delà même des limites de la zone témoin, soit jusqu'à la cote 800. Le but de ces opérations était d'une part, d'obtenir des informations sur les rares campagnols encore présents sur le terrain, et d'autre part, de disposer d'animaux pour mettre au point et appliquer la technique de radiotracking.

#### 2) ZONES D'ETUDE TEMPORAIRE

Les populations de Campagnols terrestres sont soumises à des cycles d'abondance très marqués et celle des Cluds n'a pas échappé à la règle. En 1985, les campagnols devinrent si rares, qu'il fut nécessaire de chercher de nouvelles stations, pour effectuer les expériences qui avaient été projetées. Des populations abondantes furent détectées dans les Préalpes vaudoises, soit au Pays-d'en-Haut et sur le flanc sud du col des Mosses. En 1985 et 1986, des expériences de radiotélémétrie ont été réalisées dans quatre localités, soit aux Ciernes-Picat, commune de Flendruz (VD), à Rougemont (VD), à La Combailaz (VD) et à Solepra, commune du Sépey (VD). Ces travaux ont été menés dans des prairies fraîchement fauchées, situées entre 1000 et 1350 m d'altitude et soumises à des conditions d'exploitation similaires à celles appliquées aux Cluds.

## ANALYSE DES RESULTATS

PIEGEAGES PAR CMRPréambule

Au cours de ce travail, des informations ont été recueillies dans différentes localités. Aux Cluds, où les données relatives à la dynamique de population ont été récoltées, les limites des zones de piégeage ont parfois varié. Pour le calcul des densités et des paramètres démographiques, seuls les animaux capturés à l'intérieur des limites du transect et du quadrat ont été considérés, car ces zones sont les seules à avoir été régulièrement piégées. Les données du quadrat ont été intégrées à celles du transect pour les périodes correspondantes, soit au printemps, en été et en automne. Ainsi la population du quadrat doit-elle être considérée comme une sous-population échantillonnée mensuellement. Les résultats obtenus ne proviennent donc pas de populations indépendantes et ne doivent pas être opposés les uns aux autres. Ils sont en fait complémentaires, l'intervalle inter-session ayant été privilégié au détriment de la surface dans le cas du quadrat et réciproquement pour le piégeage du transect.

En revanche, pour estimer les variations et l'évolution des caractères morphologiques toutes les données recueillies par piégeage à la pince et par CMR ont été retenues.

Estimation des effectifs

L'estimation de l'effectif est basée sur le nombre total d'animaux capturés au cours d'une session de piégeage. La méthode du calendrier de capture a été appliquée, c'est-à-dire que sont considérés comme présents, mais ayant échappé aux pièges tous les individus qui, absents lors d'une session avaient été pris antérieurement et ont été recapturés postérieurement; ils sont alors inclus dans l'effectif.

Certains campagnols bourrent systématiquement de terre les pièges qu'ils rencontrent et ne se laissent jamais

capturer. Leur présence n'est détectée avec sécurité que lorsque la densité est faible. Dans de tels cas, un sujet a été ajouté à l'effectif, chaque fois que subsistaient des pièges bourrés et que tous les individus recensés avaient été capturés au cours d'un seul contrôle.

Finalement, en considérant ces divers aspects, on obtient un effectif corrigé de la population d'A. t. scherman qui tient compte des animaux non-capturés.

La Taupe ne se laisse pas facilement prendre dans les pièges qu'elle bourre également lors de ses passages. Il convient donc d'attribuer les signes d'activité résiduelle à l'espèce qui en est responsable. T. europaea présente un rythme d'activité circadien à trois phases et ne visite pas systématiquement l'ensemble de son réseau au cours de chacune de ses période d'activité (Fritschy & Meylan 1980), comme le fait A. t. scherman (Airoidi 1979). J'ai considéré que cet insectivore occupait les zones de trappes sans capture qui étaient bourrées épisodiquement. Des captures occasionnelles ont d'ailleurs confirmé la coexistence de ces deux espèces de micromammifères sans qu'il soit possible d'estimer l'effectif de la population de Taupes.

### Estimation de la densité

J'ai renoncé à utiliser l'un ou l'autre des indices d'estimation de population testés par Airoidi (1976b, 1978), car aucun d'entre eux ne fournit de résultats fiables, les conditions d'application n'étant généralement pas réunies (Airoidi 1976b, 1978, Saucy et Meylan 1987).

Les densités ont été calculées en divisant l'effectif corrigé par la surface échantillonnée et rapportées à l'hectare, sans tenir compte de l'effet de bordure. Ce dernier varie avec la densité (Morel 1981, Saucy et Meylan 1987), mais ne devrait pas excéder 25 % pour des quadrats de 30 m de côté lorsque la densité est inférieure à 300-400 ind/ha (Meylan et Morel 1970, Airoidi 1976b, Morel 1981).

L'effet de bordure étant proportionnel au rapport périmètre/surface de la parcelle échantillonnée, il diminue lorsque la surface augmente. Dans le cas de zones rectangulaires d'égale surface, l'effet de bordure est minimal pour un quadrat et maximal pour un transect linéaire. Pour le transect et le quadrat étudiés par CMR aux Cluds, le rapport périmètre/surface est par hasard identique dans les deux cas, étant égal à 0.10/m. Il est donc inférieur à celui du quadrat de 30 m de côté pour lequel ce rapport vaut 0.13/m. Par conséquent, les densités présentées dans cette étude sont certainement moins

affectées par l'effet de bordure que dans la plupart des travaux antérieurs réalisés sur des surfaces moins étendues. De plus, l'effet de bordure est certainement plus marqué dans les piégeages exhaustifs que lors d'études par CMR. En effet, dans le premier cas, les campagnols sont prélevés et les animaux installés en périphérie sont susceptibles d'être capturés dans les réseaux de galeries vidés de leurs occupants, occasionnant ainsi une surestimation de l'effectif, d'autant plus sensible que la densité est élevée.

### Effort de piégeage

L'effort de piégeage, défini par Airolidi (1978) comme le produit du nombre de pièges par leur temps d'exposition, a été calculé à titre indicatif et permet d'effectuer des comparaisons avec d'autres études. Cet indice n'est cependant pas très représentatif du travail effectué, car il dépend du nombre de trappes mises en place et, par conséquent, de la présence ou de l'absence de galeries sur les parcelles étudiées. Ainsi, lorsque la densité diminue dans les populations d'A. t. scherman, l'effort de piégeage décroît en fonction de la disparition des galeries dans le sol.

Un autre indice a également été calculé. Il s'agit du nombre d'individus capturés par piège posé. Ce rapport rend mieux compte de l'intensité du travail réalisé lorsque la densité est basse.

### PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES

#### Cohortes

En l'absence de critères sûrs de détermination de l'âge des campagnols sur le terrain, il est difficile d'appliquer les méthodes d'analyse classiquement utilisées en démographie. Ces dernières permettent de décrire le devenir de cohortes distinctes, constituées d'animaux nés à la même époque. Ces techniques supposent que l'âge des animaux soit connu lorsqu'ils entrent dans la population ou alors que l'on puisse le déterminer a posteriori (Begon & Mortimer 1986).

Dajoz (1974), suivi par Jamon (1982, 1986), donne cependant une définition moins restrictive de la notion de cohorte, qu'il considère comme tout "groupe d'individus qui

ont vécu simultanément un même évènement origine, mais qui n'ont pas forcément le même âge". J'ai adopté cette définition et j'ai admis ici que les cohortes d'âge 0 sont constituées par les individus présents lors des différentes sessions de piégeage, indépendamment de leur âge.

### Sex ratio

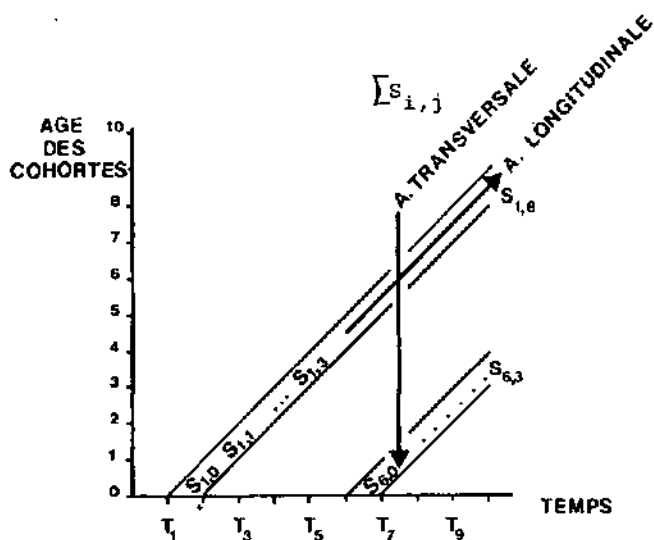
Pour chaque session de piégeage, les proportions de mâles et de femelles ont été calculées. La probabilité que les fréquences observées soient statistiquement différentes d'un sex ratio équilibré, soit 50:50, a été déterminée par un test de Chi<sup>2</sup>, ou comparée à la distribution binomiale en cas de petits échantillons (Sokal et Rohlf 1981).

### Proportion de résidents, de juvéniles et d'immigrants

Pour le piégeage du quadrat, ont été classés comme résidents les individus qui avaient déjà été capturés lors de la session précédente. Les nouveaux ont été considérés comme des juvéniles nés sur place si leur poids était inférieur à 45 g et comme des immigrants à partir de cette limite. Cette distinction arbitraire est justifiée par l'étude des courbes de croissance des juvéniles capturés juste après le sevrage et recapturés régulièrement par la suite. En effet, ces jeunes animaux, dont le poids était inférieur à 20 g, pesaient encore moins de 40 g lors de la session suivante. La probabilité que des juvéniles nés in situ aient échappé deux fois à la capture et aient été mal classés est donc très faible.

### Diagrammes de LEXIS

L'évolution des cohortes est représentée sur des diagrammes de Lexis qui permettent d'aborder l'étude de la population sous deux angles différents. D'une part, l'analyse transversale permet de connaître à tout moment l'effectif de la population et de déterminer de quelle cohorte provient telle fraction de la population et d'autre part, l'analyse longitudinale décrit l'évolution des effectifs des cohortes en fonction du temps (Fig. 8).



**Figure 8** Illustration de la méthode d'analyse démographique. D'après Janon (1982)

$S_{i,j}$ : Survivants de la cohorte  $i$  au temps  $j$

$\Sigma S_{i,j}$ : Effectif de la population au temps  $j$

A : Analyse

## PARAMETRES DE L'ANALYSE TRANSVERSALE

Accroissement mensuel des populations

Il est estimé par le nombre d'individus présents lors d'une session ( $N_t$ ) divisé par l'effectif de la session précédente ( $N_{t-1}$ ) et est ramené à un taux mensuel.

$$\text{Accroissement} = \frac{N_t}{N_{t-1}} \cdot \frac{30}{dt}$$

Taux mensuel de disparition

Le taux de disparition des campagnols entre deux sessions de piégeage est calculé en divisant le nombre d'individus qui ont disparu au cours de l'intervalle par l'effectif initial. Ce rapport est ensuite ramené à un taux mensuel.

$$\text{Taux de disparition} = \frac{N_{t-1} - N_x}{N_{t-1}} \cdot \frac{30}{dt}$$

avec  $N_x$ : nombre de survivants

Taux mensuel d'apparition

De la même manière, le taux d'apparition est estimé en divisant le nombre d'animaux nouveaux par l'effectif initial.

$$\text{Taux d'apparition} = \frac{N_t - N_x}{N_{t-1}} \cdot \frac{30}{dt}$$

Taux mensuels d'immigration et d'apparition des juvéniles

Les nouveaux individus étant soit des immigrants, soit des juvéniles nés sur la parcelle, il est également possible de calculer le taux d'apparition de ces deux catégories de campagnols dans la population. Il s'agit en fait d'une décomposition du taux d'apparition présenté ci-dessus en :

$$\text{Taux d'apparition des juvéniles} = \frac{N_{\text{juv}}}{N_{t-1}} \cdot \frac{30}{dt}$$

et

$$\text{Taux d'immigration} = \frac{N_{\text{imm}}}{N_{t-1}} \cdot \frac{30}{dt}$$

## PARAMETRES DE L'ANALYSE LONGITUDINALE

### Tables de survie

Les différents paramètres de l'analyse longitudinale ont été établis à partir des données contenues dans les tables de survie. Elles indiquent pour chaque cohorte, en fonction du temps, le nombre de survivants, de disparus et les proportions respectives de ces deux catégories, ainsi que l'intervalle de temps séparant les sessions de piégeage. On peut en tirer des courbes de survie ou de disparition des cohortes.

### Taux de disparition des cohortes (TD)

Partant de l'hypothèse que le taux de disparition des animaux est relativement constant au cours du temps, la courbe théorique de décroissance des cohortes peut être décrite par l'équation exponentielle :

$$N_t = N_0 e^{-rt}$$

où  $-r$  exprime le taux de décroissance. La disparition des individus est donnée dans les tables de survie et elle est comparée à la distribution théorique par un test de  $\chi^2$  (Andrzejewski et Wierbowska, 1961, Jamon 1982). Le taux de décroissance  $-r$  est calculé selon la méthode définie par Andrzejewski et Wierbowska (1961).

$$r = \frac{N_0}{\sum N_t \cdot (t + 0.5 \Delta t)}$$

$t$  = durée de résidence  
 $\Delta t$  = intervalle entre deux sessions de piégeage  
 $N_0$  = effectif initial  
 $N_t$  = survivants au temps  $t$

Le taux de disparition des cohortes (TD) est finalement donné par la relation :

$$TD = 1 - e^{-rt}$$

En cas de différence significative entre la courbe observée et la courbe théorique, la disparition de la cohorte d'âge 1 a également été examinée. Cette dernière constituant la fraction résidente de la cohorte d'âge 0, sa vitesse de disparition est susceptible de s'ajuster à la courbe théorique, auquel cas la disparition des individus durant l'intervalle entre les deux premières sessions doit être considérée comme accidentelle. L'interprétation de telles situations est particulièrement intéressante, car elles peuvent révéler des phénomènes importants pour la dynamique de la population.

#### Demi-vie des cohortes ( $\frac{1}{2} V$ )

La période de demi-vie des cohortes ( $\frac{1}{2} V$ ) est le temps nécessaire pour que la moitié de l'effectif disparaisse. Elle est donnée par la relation :

$$\frac{1}{2} V = \frac{\ln 2}{r} \quad (\text{Jamon 1982})$$

#### Espérance de résidence (ER)

Lorsque les animaux disparaissent de la population, on ne peut déterminer s'ils sont morts ou s'ils ont émigré. Il n'est donc pas possible de calculer la durée de vie d'un campagnol, en revanche on peut évaluer la période durant laquelle il réside sur le terrain. Par analogie à l'espérance de vie, on est en mesure d'estimer à partir de la courbe théorique de disparition, l'espérance de résidence moyenne d'un individu (ER), dont Jamon (1982) a montré qu'elle est l'inverse du taux de croissance :

$$ER = \frac{1}{r}$$

### Durée d'extinction des cohortes (DE)

La durée d'extinction des cohortes (DE) est le temps nécessaire pour que ne subsiste plus qu'un seul individu vivant de la cohorte. Le nombre 1 est choisi pour des raisons mathématiques, car la courbe de décroissance présente une asymptote pour la valeur 0.

$$DE = \frac{\ln N}{r} \quad (\text{Jamon 1982})$$

### PARAMETRES MORPHOLOGIQUES

#### Structure pondérale des populations

Outre la répartition en trois classes d'âge définies plus haut, les animaux ont également été distribués en classes de poids de 10 g, chaque sexe étant considéré séparément. Une pyramide des poids peut ainsi être construite pour chaque session de piégeage. Le poids moyen et l'intervalle de confiance à 95 % ont également été calculés. Sur les figures et dans les tableaux, ce dernier est indiqué, soit par l'écart-type, soit par l'erreur-standard de la moyenne (e.s.), qui est estimée selon la formule donnée par Simpson & al. (1960) :

$$e. s. = t_{\alpha, n} \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$$

$\sigma$  : écart-type

$t_{\alpha, n}$  : valeur du t de Student au seuil  $\alpha$  (0.05)  
pour n degrés de liberté

N : taille de l'échantillon

#### Croissance pondérale

Le taux de croissance hebdomadaire, correspondant à la variation de poids divisée par le temps, a été calculé. Un taux de croissance moyen a ensuite été estimé pour la population. Il permet de comparer les populations entre elles à différentes périodes.

PROGRAMMES DE CALCUL UTILISES

Les paramètres d'analyse longitudinale ont été estimés à l'aide d'un programme FORTRAN écrit par mes soins, alors que les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide des programmes SPSS (Hull & Nie, 1981) et P-Stat (PWS Publ. 1986) respectivement implantés sur les ordinateurs des Universités de Genève et Neuchâtel.

## R E S U L T A T S

---

### L E S   C L U D S

Au total 483 Campagnols terrestres de la forme fouisseuse ont été marqués aux Cluds et ils ont fait l'objet de 1866 captures et recaptures entre le printemps 1982 et l'automne 1986. Ces animaux ne proviennent pas tous de la bande de 20 m de large et du quadrat, car au printemps 1982, neuf individus ont été marqués dans la zone témoin par les collaborateurs du SZV, puis en automne 1982, la campagne de piégeage s'est déroulée sur un transect de 50 m de large et enfin en 1984, 1985 et 1986 des piégeages complémentaires ont été réalisés sur l'ensemble de la prairie. Il faut encore ajouter à cet effectif 201 sujets pris à la pince dans la zone de lutte située entre 0 et 300 m durant les années 1982 et 1983.

Le Tableau 4 résume les caractéristiques des sessions de piégeage par CMR réalisées dans cette localité. Les nombres d'individus capturés, d'animaux nouveaux, de captures et recaptures sont indiqués pour chaque session, ainsi que les surfaces échantillonnées, l'effort de piégeage, le taux de captures et recaptures et enfin le taux de pièges posés par campagnol capturé.

Les données du quadrat sont présentées séparément de celles du reste du transect jusqu'à la session d'été 1984. Le piégeage régulier du carré a ensuite été abandonné et cette surface a été recensée trois fois par an, en même temps que la bande de 20 m; les résultats du transect et du quadrat ont alors été cumulés.

Pour les échantillonnages réalisés sur l'ensemble de la prairie, les trappes ont été disposées au niveau de terriers présentant de l'activité, mais les piégeages n'ont pas été effectués de manière aussi formelle que sur le transect ou le quadrat. La durée d'exposition des pièges n'a pas toujours été relevée et les trappes sans activité ont généralement été retirées ou déplacées après la première nuit; c'est pourquoi l'effort de piégeage n'est pas donné. De même, la surface n'a pas été calculée, car il faudrait pour en fournir une estimation correcte, également tenir compte des zones inoccupées qui ont été prospectées visuellement, mais n'ont pas été cartographiées systématiquement. Ce tableau sera commenté plus en détail dans le chapitre suivant.

TABLEAU 4      Caractéristiques des différentes sessions de piégeages  
par CMR réalisées aux Ciuds.

| 1 9 8 2     |                       |         |                |                |     |                  |     |                  |      |
|-------------|-----------------------|---------|----------------|----------------|-----|------------------|-----|------------------|------|
| DATE        | ZONE                  | SURFACE | N <sup>1</sup> | N <sup>2</sup> | C   | C/N <sup>1</sup> | P   | P/N <sup>1</sup> | Eff. |
| P-1982      | TEMOIN                | -       | 9              | 9              | -   | -                | -   | -                | -    |
| A-1982      | TRANSECT<br>315-365   | 10625   | 165            | 163            | 394 | 2.4              | 298 | 1.8              | 4430 |
| 1 9 8 3     |                       |         |                |                |     |                  |     |                  |      |
| DATE        | ZONE                  | SURFACE | N <sup>1</sup> | N <sup>2</sup> | C   | C/N <sup>1</sup> | P   | P/N <sup>1</sup> | Eff. |
| P-1983      | TRANSECT <sup>A</sup> | 3800    | 39             | 10             | 92  | 2.4              | 176 | 4.5              | 3035 |
| 4-6.5.83    | QUADRAT               | 1600    | 16             | 7              | 39  | 2.4              | 72  | 4.5              | 1368 |
| 31.5-2.6.83 | QUADRAT               | 1600    | 24             | 10             | 89  | 3.7              | 69  | 2.9              | 1277 |
| 27-29.6.83  | QUADRAT               | 1600    | 26             | 17             | 91  | 3.5              | 85  | 3.3              | 2040 |
| 19-21.7.83  | QUADRAT               | 1600    | 35             | 22             | 85  | 2.4              | 77  | 2.2              | 1502 |
| E-1983      | TRANSECT <sup>A</sup> | 3440    | 45             | 36             | 124 | 2.8              | 147 | 3.3              | 3078 |
| 9-11.8.83   | QUADRAT               | 1600    | 21             | 5              | 71  | 3.4              | 83  | 4.0              | 1660 |
| 31.8-2.9.83 | QUADRAT               | 1600    | 22             | 4              | 78  | 3.6              | 83  | 3.8              | 1494 |
| 27-29.9.83  | QUADRAT               | 1600    | 29             | 9              | 106 | 3.7              | 84  | 3.0              | 1764 |
| A-1983      | TRANSECT <sup>A</sup> | 4190    | 61             | 38             | 193 | 3.2              | 213 | 3.5              | 3539 |
| 26-29.10.83 | QUADRAT               | 1600    | 24             | 3              | 62  | 2.6              | 88  | 3.7              | 1584 |

Tableau 4 (suite)

| 1 9 8 4    |                       |         |                |                |     |                  |     |                  |      |
|------------|-----------------------|---------|----------------|----------------|-----|------------------|-----|------------------|------|
| DATE       | ZONE                  | SURFACE | N <sup>1</sup> | N <sup>2</sup> | C   | C/N <sup>1</sup> | P   | P/N <sup>1</sup> | Eff. |
| F-1984     | TRANSECT <sup>A</sup> | 3440    | 11             | 1              | 38  | 3.5              | 164 | 14.9             | 2760 |
| 16-18.5.84 | QUADRAT               | 1600    | 7              | 0              | 25  | 3.6              | 92  | 13.1             | 1288 |
| 5-7.6.84   | QUADRAT               | 1600    | 3              | 1              | 14  | 4.7              | 77  | 25.7             | 1348 |
| 26-28.6.84 | QUADRAT               | 1600    | 4              | 1              | 10  | 2.5              | 67  | 16.8             | 804  |
| E-1984     | TRANSECT <sup>A</sup> | 3440    | 0              | 0              | 0   | -                | 100 | -                | 1290 |
| E-1984     | PRAIRIE<br>(Talpa)    | -       | 1              | 1              | 1   | 1.0              | 105 | 105.0            | -    |
| E-1984     | PRAIRIE<br>(Arvicola) | -       | 57             | 54             | 132 | 2.3              | 87  | 1.5              | -    |
| 1-3.8.84   | QUADRAT               | 1600    | 0              | 0              | 0   | -                | 52  | -                | 364  |
| 27-28.9.84 | QUADRAT               | 1600    | 0              | 0              | 0   | -                | 2   | -                | 40   |
| A-1984     | TRANSECT              | 5040    | 3              | 3              | 8   | 2.7              | 102 | 34.0             | 2040 |
| A-1984     | PRAIRIE               | -       | 28             | 22             | 58  | 2.1              | 114 | 4.1              | -    |

| 1 9 8 5 |            |         |                |                |    |                  |     |                  |      |
|---------|------------|---------|----------------|----------------|----|------------------|-----|------------------|------|
| DATE    | ZONE       | SURFACE | N <sup>1</sup> | N <sup>2</sup> | C  | C/N <sup>1</sup> | P   | P/N <sup>1</sup> | Eff. |
| P-1985  | TRANSECT   | 5040    | 0              | 0              | 0  | -                | 77  | -                | 1540 |
| E-1985  | TRANSECT   | 5040    | 0              | 0              | 0  | -                | 24  | -                | 480  |
| A-1985  | TRANSECT   | 5040    | 0              | 0              | 0  | -                | 54  | -                | 1080 |
| 1985    | PRAIRIE    | -       | 8              | 7              | 11 | 1.4              | 310 | 38.8             | -    |
|         | (Talpa)    |         | 3              | 3              |    |                  | 228 | 76.0)            |      |
|         | (Arvicola) |         | 5              | 4              |    |                  | 82  | 16.4)            |      |

Tableau 4 (suite)

1 9 8 6

| DATE   | ZONE     | SURFACE | N <sup>1</sup> | N <sup>2</sup> | C    | C/N <sup>1</sup> | P    | P/N <sup>1</sup> | Eff. |
|--------|----------|---------|----------------|----------------|------|------------------|------|------------------|------|
| P-1986 | TRANSECT | 5040    | 2              | 2              | 2    | 1.0              | 59   | 59.0             | 1062 |
| F-1986 | PRAIRIE  | -       | 6              | 5              | 12   | 2.0              | 31   | 5.2              | -    |
| E-1986 | TRANSECT | 5040    | 8              | 7              | 20   | 2.5              | 93   | 11.6             | 1501 |
| E-1986 | PRAIRIE  | -       | 28             | 27             | 79   | 4.0              | 188  | 6.7              | -    |
| A-1986 | TRANSECT | 5040    | 10             | 6              | 22   | 2.2              | 66   | 6.6              | 1056 |
| A-1986 | PRAIRIE  | -       | 13             | 13             | 17   | 1.3              | 36   | 2.8              | -    |
| TOTAUX |          | -       | -              | 483            | 1886 | -                | 3270 | -                | -    |

N<sup>1</sup> : Nombre d'individus présents lors de la session

N<sup>2</sup> : Nombre d'individus nouveaux à la même session

C : Total des captures et recaptures

C/N<sup>1</sup> : Taux de capture et de recaptures par individu

P : Nombre de postes de piégeage

P/N<sup>1</sup> : Effort de piégeage exprimé en nombre de postes installés par individu capturé

Eff : Effort de piégeage exprimé en pièges x nombre d'heures d'exposition (Airolidi 1978)

P-,E-,A- : Saisons, respectivement printemps, été, automne

Transect : Bande de 20 m de large y compris le quadrat de 40 m de côté

Transect\* : Bande sans le quadrat

Transect 315-365 : Bande de 50 m de large échantillonnée en automne 1982 entre les cotes 315 et 365

Les références à Talpa et Arvicola indiquent que des Campagnols terrestres ont été pris dans des terriers attribués à l'une ou à l'autre de ces deux espèces.

### EVOLUTION NUMERIQUE DE LA POPULATION DU TRANSECT

La Figure 9 présente l'évolution de la population de Campagnols terrestres aux Cluds entre l'automne 1982 et l'automne 1986. Cette courbe décrit les variations de densité observées sur le transect échantillonné trois fois par an. Rappelons que cette surface est constituée de la bande de 20 m de large et du quadrat de 40 m de côté. La densité apparaît en ordonnée sur une échelle logarithmique, selon la technique de représentation préconisée par Krebs & Myers (1974). Cette méthode offre l'avantage d'atténuer les variations lorsque les effectifs sont élevés et de mettre en relief les événements qui pourraient passer inaperçus en période de faible densité. Les phases de déclin et de croissance apparaissent également plus nettement. Les rectangles en grisé correspondent aux mois d'hiver durant lesquels les piégeages ont été interrompus.

Sur cette figure, on distingue les quatre phases typiques d'un cycle d'abondance pluriannuel, telles que Krebs & Myers (1974) les ont décrites.

L'étude a débuté en 1982 pendant une période de pic, culminant aux environs de 150 ind/ha et qui s'est prolongée jusqu'à l'automne 1983, les pertes subies durant l'hiver ayant été compensées par la reproduction en été 1983.

Le déclin s'est amorcé pendant l'hiver suivant et la population s'est éteinte au cours de l'hiver 1984-85. Aucun animal n'a été capturé sur le transect lors du piégeage d'août 1984, mais la parcelle a été recolonisée par quelques immigrants capturés en automne. Durant l'été 1984 subsistaient encore çà et là quelques foyers de Campagnols terrestres très actifs comme en témoigne la liste des captures réalisées sur l'ensemble de la prairie (Tab. 4). 76 nouveaux individus ont été marqués à l'extérieur du transect de l'été à l'automne 1984. La localisation des campagnols capturés à cette époque reflète l'hétérogénéité de la distribution spatiale des animaux sur le terrain. La densité était en effet très faible sur l'ensemble de la prairie et les animaux qui subsistaient encore vivaient dans de petits îlots séparés les uns des autres. Durant l'hiver 1984-85, la population d'A. t. scherman a été décimée à l'intérieur, comme à l'extérieur des limites du transect.

L'extinction de la population observée aux Cluds se rattache à un déclin de type H, selon la classification de Chitty (1955). Cet auteur distingue trois modes de disparition : le type M, qui voit la population disparaître brutalement durant l'hiver, le type G où le déclin amorcé pendant l'hiver se poursuit jusqu'en été et finalement le déclin de type H échelonné sur deux hivers au moins et caractérisé par une remontée éphémère de l'effectif au

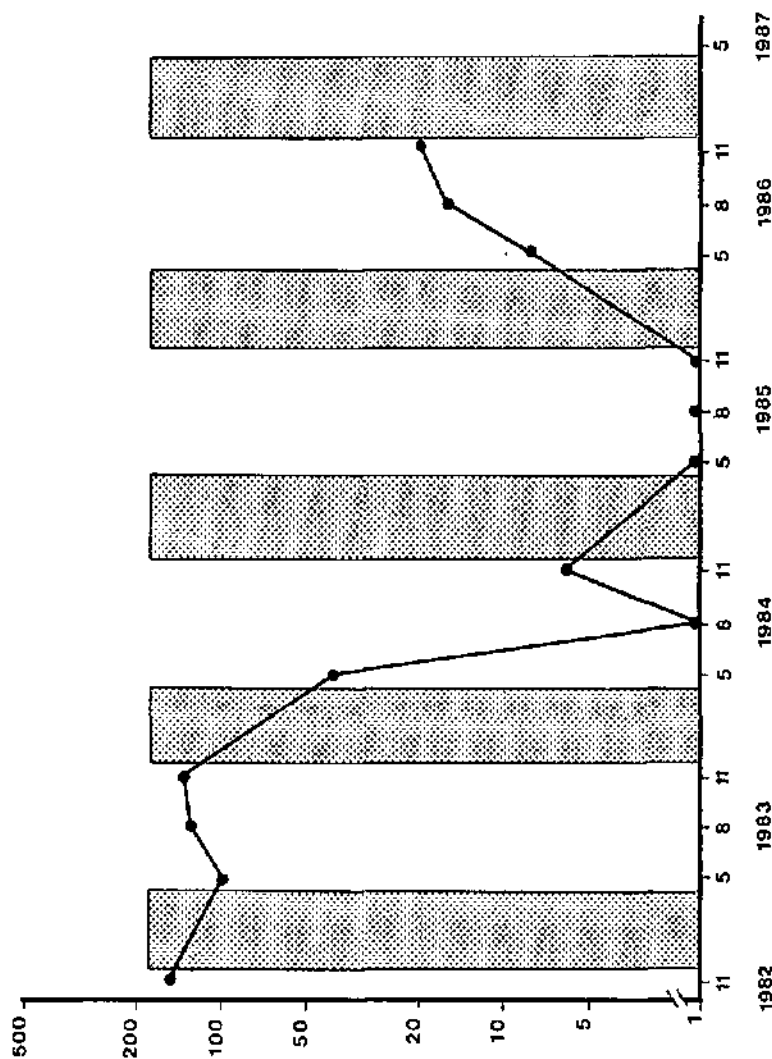


Figure 9

Evolution de la population de Campagnols terrestres sur la parcelle de piégeage (bande + quadrat).

En ordonnée : Densité en individus par hectare (échelle logarithmique).

5, 8, 11 indiquent les trois sessions annuelles de CMR (printemps, été, automne)  
En grisé: période hivernale

cours de la saison de reproduction.

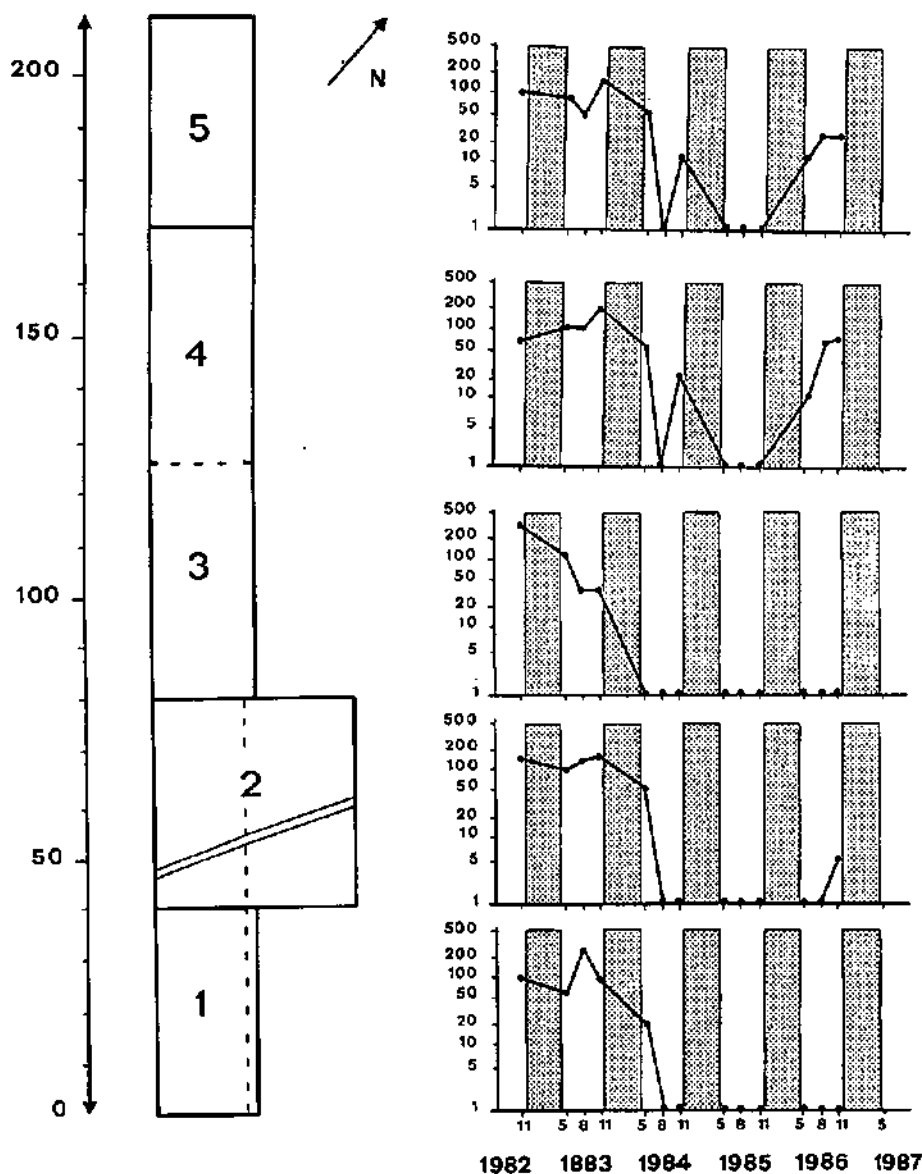
L'année 1985 correspond à la phase de faibles effectifs. Aucun animal n'a été pris sur le transect au cours des 3 sessions de piégeage. Sur l'ensemble de la prairie 8 campagnols seulement ont été capturés, malgré d'intenses investigations. Le nombre de trappes posées, soit 465 durant l'année, l'effort de piégeage, ainsi que le nombre de pièges nécessaires à la capture d'un campagnol donnent un reflet de l'importance et du peu de succès des prospections effectuées en 1985 (Tab. 4).

Enfin, la phase de croissance de la population a débuté en 1986 par l'immigration de quelques campagnols durant l'hiver 1985-86. Ces animaux se sont installés avec succès sur le transect où ils ont réussi à se reproduire, la densité demeurant cependant peu élevée, voisine de 20 ind/ha en automne 1986.

#### EVOLUTION DE LA POPULATION SUR LES 5 ZONES

L'hétérogénéité de la distribution des campagnols mise en évidence sur l'ensemble de la prairie a également été observée sur le transect où d'importantes différences de densité ont été localement relevées. L'évolution de la population de Campagnols terrestres sur les 5 subdivisions du transect, est représentée sur la Figure 10. Les 5 courbes ont été comparées entre elles par un test de Chi<sup>2</sup>, dont les résultats permettent de distinguer trois modes d'évolution (Tab. 5). Les parcelles 2, 4 et 5 ne sont pas différentes entre elles et déterminent l'allure générale de la courbe donnée pour l'ensemble de la population (Fig. 9). La zone 1 diffère significativement des 4 autres, car elle présente un pic très marqué en été 1983, suivi d'un déclin dès l'automne. De même, la parcelle 3 se distingue par un déclin qui a débuté en automne 1982 déjà.

Les différences observées s'expliquent essentiellement par le mode d'exploitation adopté par les trois agriculteurs qui se partagent le terrain. Cet aspect sera développé et analysé en détail dans le chapitre 8, consacré à l'utilisation de l'espace.



**Figure 10**

Evolution de la population de Campagnols terrestres sur les 5 subdivisions (1-5) de la zone de piégeage.

L'échelle est donnée en mètres. Même représentation que sur la Figure 9.

**Tableau 5** Résultats des tests d'homogénéité effectués sur les courbes de densité locale observées aux Cluds.

| 2 | 3  | 4  | 5  |
|---|----|----|----|
| * | ** | ** | ** |
|   | ** | NS | NS |
|   |    | ** | ** |
|   |    |    | NS |
|   |    |    |    |

|   |
|---|
| 1 |
| 2 |
| 3 |
| 4 |

1 - 5 : Subdivisions de la bande de piégeage  
(cf Figure 10)

\* :  $p < 0.05$

\*\* :  $p < 0.01$

NS :  $p > 0.05$

#### EVOLUTION DE LA POPULATION DU QUADRAT

L'analyse de densité effectuée sur les cinq zones a montré que la population du quadrat a présenté une évolution similaire à celle prévalant sur l'ensemble de la parcelle (Tab. 5). On peut donc admettre que cette surface est représentative de la zone étudiée et que les phénomènes qui s'y sont produits ne constituent pas des cas particuliers.

La Figure 11 présente l'évolution de la population du quadrat au cours des piégeages réalisés mensuellement pendant les saisons de reproduction 1983 et 1984. La densité est indiquée en échelle logarithmique, comme sur les figures précédentes.

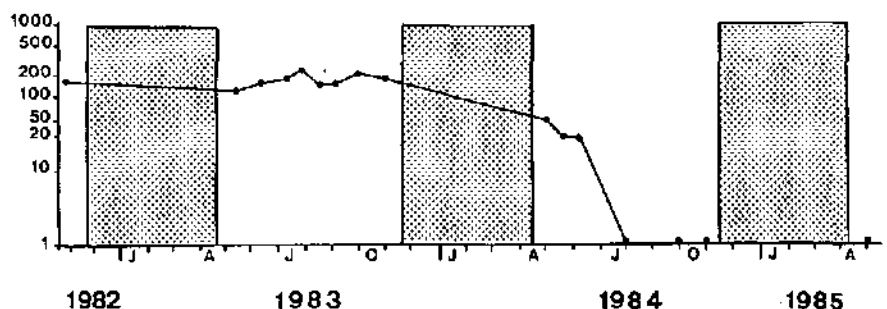


Figure 11

Evolution de la population de Campagnols terrestres sur le quadrat, de l'automne 1982 jusqu'à son extinction en août 1984. Même légende que pour la Figure 9.

On constate que de l'automne 1982 à la fin 1983, l'effectif est demeuré relativement stable. Il s'est accru au cours du printemps 1983, pour atteindre son maximum à la fin juillet, puis la population a diminué durant l'été, pour augmenter à nouveau en fin d'été. Le déclin s'est amorcé dès le début d'octobre et s'est poursuivi jusqu'en août 1984, date de l'extinction de la population.

Les piégeages mensuels confirment donc les résultats d'ensemble obtenus grâce aux trois recensements annuels effectués sur le transect. Cependant, le maximum observé fin juillet est passé inaperçu dans 4 des 5 parcelles. Seule la zone 1 (Figure 10) présente un effectif extrême en été 1983. Ce phénomène est également à mettre en relation avec la présence de végétation et l'exploitation de la prairie par les agriculteurs.

# COMMUNAUTE DES MICROMAMMIFERES DE LA PRAIRIE

Même en période de pullulation, le Campagnol terrestre n'exclut pas les autres micromammifères des prairies de fauche. Des représentants de 5 autres espèces ont été capturés (Tab. 6). Deux d'entre elles sont fréquentes et bien qu'elles n'aient pas fait l'objet d'échantillonnages quantitatifs, leur présence a été régulièrement observée. Il s'agit de la Taupe, Talpa europaea et du Campagnol des champs, Microtus arvalis.

La Taupe vit dans des terriers souterrains qui sont fréquemment colonisés par A. t. scherman (Fritschy & Meylan 1980). Cet Insectivore est difficile à capturer avec les trappes utilisées usuellement pour le Campagnol terrestre et le nombre de captures présenté au Tableau 6, soit 5 au total, est sans rapport avec l'abondance de cet animal au cours de l'étude. En effet, la présence de cette espèce a été constamment détectée, ses traces d'activité étant caractéristiques (Fritschy & Meylan 1980).

Le Campagnol des champs, en revanche, se laisse prendre facilement; il vit généralement dans des terriers distincts qui se caractérisent par des coulées en surface et des trous nombreux, mais de petite taille. Ces animaux ne dédaignent toutefois pas les réseaux du Campagnol terrestre, ni ceux de la Taupe où ils ont été souvent capturés. D'autres ont été pris en surface dans des pièges disposés à proximité de leurs terriers afin de confirmer l'identification. Dans le cas de M. arvalis, le nombre de captures constitue un indice d'abondance relatif, c'est-à-dire que les variations observées sont représentatives de l'évolution générale de la population, mais ne sauraient être exprimées en termes de densité. Au total, 39 individus de cette espèce ont été pris et marqués, dont 24 en 1986.

Deux mulots d'espèces différentes, Apodemus sylvaticus et A. flavicollis, ont également été capturés, le premier dans un réseau de Taupe, à 30 m de la forêt environ, le second au pied d'un épicéa, situé en pleine prairie. Un Campagnol souterrain, Pitymys subterraneus a été pris dans un terrier de Talpa et une Musaraigne carrelet, Sorex araneus, dans des galeries d'Arvicola désertées après le déclin.

Les nombreuses captures de M. arvalis en 1986, correspondent à une augmentation réelle de la population de cette espèce au début de la phase de croissance d'A. t. scherman. Les deux campagnols présentent donc un cycle d'abondance décalé, ce que confirment les recensements du

52v. Ce phénomène d'alternance avait déjà été précédemment mis en évidence par Delattre (1983a, 1984a) dans le Jura français.

Ceci indique que ces deux espèces sont en compétition et que le plus petit des deux rongeurs profite de l'absence du second pour accroître son effectif.

La communauté des micromammifères est relativement pauvre sur la prairie des Cluds et les observations réalisées montrent que la Taupe joue un rôle prépondérant dans le maintien de la diversité. En effet, ses réseaux sont colonisés secondairement par la plupart des autres espèces. Une succession a également été observée, puisqu'après le déclin d'A. t. scherman les galeries de ce dernier ont été systématiquement envahies par M. arvalis.

TABLEAU 6 Liste des espèces, autres qu'A. t. scherman, capturées aux Cluds de 1982 à 1986.

| DATE           | ESPECE                 | Mâles | Femelles | Total |
|----------------|------------------------|-------|----------|-------|
| Automne 1982   | <u>M. arvalis</u>      | 2     | 1        | 3     |
| Printemps 1983 | <u>T. europaea</u>     | 2     | -        | 2     |
| Eté 1983       | <u>S. araneus</u>      | 1     | -        | 1     |
|                | <u>M. arvalis</u>      | 1     | -        | 1     |
| Printemps 1984 | <u>M. arvalis</u>      | 1     | -        | 1     |
| Ete 1984       | <u>A. flavicollis</u>  | 1     | -        | 1     |
|                | <u>A. sylvaticus</u>   | -     | 1        | 1     |
| Automne 1984   | <u>M. arvalis</u>      | 3     | 1        | 4     |
| Ete 1985       | <u>T. europaea</u>     | 3     | -        | 3     |
|                | <u>P. subterraneus</u> | -     | 1        | 1     |
| Automne 1985   | <u>M. arvalis</u>      | -     | 3        | 3     |
| Printemps 1986 | <u>M. arvalis</u>      | 4     | 2        | 6     |
| Ete 1986       | <u>M. arvalis</u>      | 5     | 7        | 12    |
| Automne 1986   | <u>M. arvalis</u>      | 3     | 3        | 6     |

## CARACTERISTIQUES DES DIFFERENTES SESSIONS DE PIEGEAGE

### PAR CMR

#### Effort de piégeage

On constate que l'indice  $P/N^1$  proposé pour évaluer l'effort de piégeage (Tab. 4), se révèle sensible et augmente avec la disparition des animaux. Ceci indique qu'il faut poser un plus grand nombre de pièges pour chaque campagnol capturé en période de faible densité. En effet, en 1983, le rapport  $P/N^1$  est demeuré stable entre 2.2 et 4.5, soit de 3.5 en moyenne. Il n'était que de 1.8 lors du piégeage d'automne 1982, car à cette occasion les pièges ont été plus espacés que de coutume. En 1984, l'indice a subitement augmenté et est demeuré nettement supérieur à 10.0 lors des piégeages réalisés sur le quadrat et le transect jusqu'en été 1986. Les résultats des prospections effectuées en 1984 sur l'ensemble de la prairie dans les terriers typiques d'A. t. scherman et de T. europaea ont été analysés séparément (Tab. 4). Ils montrent qu'à cette époque les deux espèces occupaient des domaines distincts et que seuls quelques rares Campagnols terrestres vivaient à l'intérieur des galeries de Taupes. Le nombre de pièges nécessaires à la capture d'un Campagnol terrestre était alors de 1.5 dans les terriers attribués à A. t. scherman et de 105.0 dans ceux de T. europaea. Les conditions sont demeurées similaires en 1985, puisque 228 des 310 trappes posées en dehors des limites du transect l'ont été dans des terriers de Taupes et n'ont permis de prendre que 3 Campagnols terrestres sur les 8 capturés au cours de l'année. Dans ce cas, 16.8 et 76.0 pièges par Campagnol terrestre capturé furent respectivement posés dans les réseaux de campagnols et de Taupes.

#### Pérennité et disparition des galeries

L'évolution du nombre de pièges mis en place donne une approximation de la persistance des galeries abandonnées et de la vitesse à laquelle elles disparaissent. Sur le quadrat, où les campagnols se sont maintenus jusqu'à la fin juin 1984, 92 pièges ont été posés vers la fin mai. Ce nombre a progressivement régressé. Il ne subsistait que 52 pièges en août, 2 à la fin septembre et vers la fin octobre une seule galerie a été détectée. Elle avait été colonisée par M. arvalis. Ainsi, en moins de six mois toutes les galeries avaient disparu sur le quadrat.

Le phénomène fut plus lent sur l'ensemble du transect,

où un certain nombre de galeries ont été maintenues et entretenues par les Taupes qui ont subsisté tout au long de la période d'étude. Ainsi, pour la bande de 20 m et le quadrat, 256 pièges ont été posés au printemps 1984, 167 en été, 102 en automne, 77 au printemps suivant, 24 durant l'été 1985, puis le nombre de trappes s'est stabilisé entre 50 et 100 jusqu'à la fin 1986.

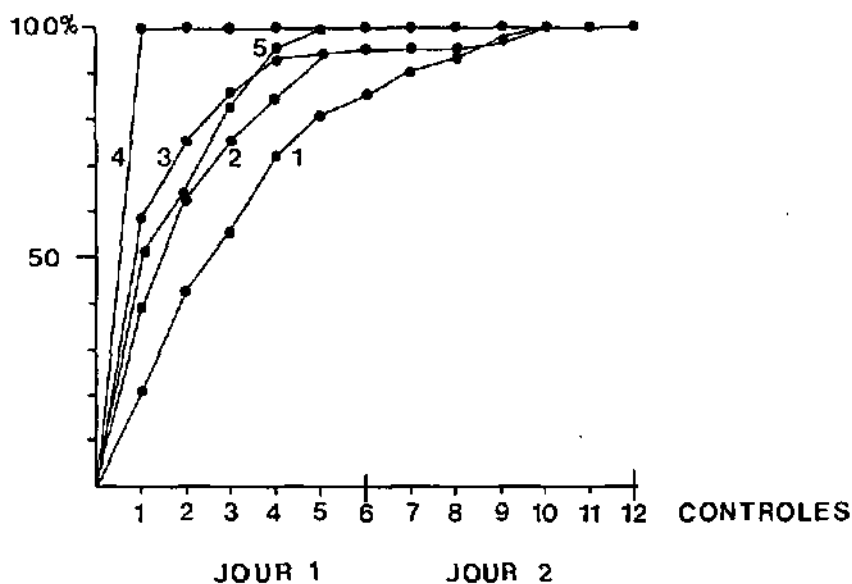
### Trappabilité

La courbe cumulative des premières captures a été établie pour chaque session de piégeage, afin de contrôler si la trappabilité des campagnols avait varié au cours du temps. Rien de tel n'a été détecté, puisque 70 % au moins des individus ont été capturés au terme du premier jour des différentes sessions, comme le montre la Figure 12. Afin de ne pas surcharger le diagramme, une seule courbe par année a été représentée, soit celle de la session durant laquelle le plus grand nombre d'animaux a été recensé. Pour 1985, les données des 8 individus, tous capturés lors du premier contrôle, ont été regroupées. Les résultats concordent avec ceux rapportés par Airolidi (1976b, 1978).

Ainsi, on peut affirmer que le comportement des Campagnols terrestres à l'égard des pièges ne s'est pas modifié en fonction de la densité ou de la phase du cycle et que la trappabilité est demeurée identique tout au long de l'étude.

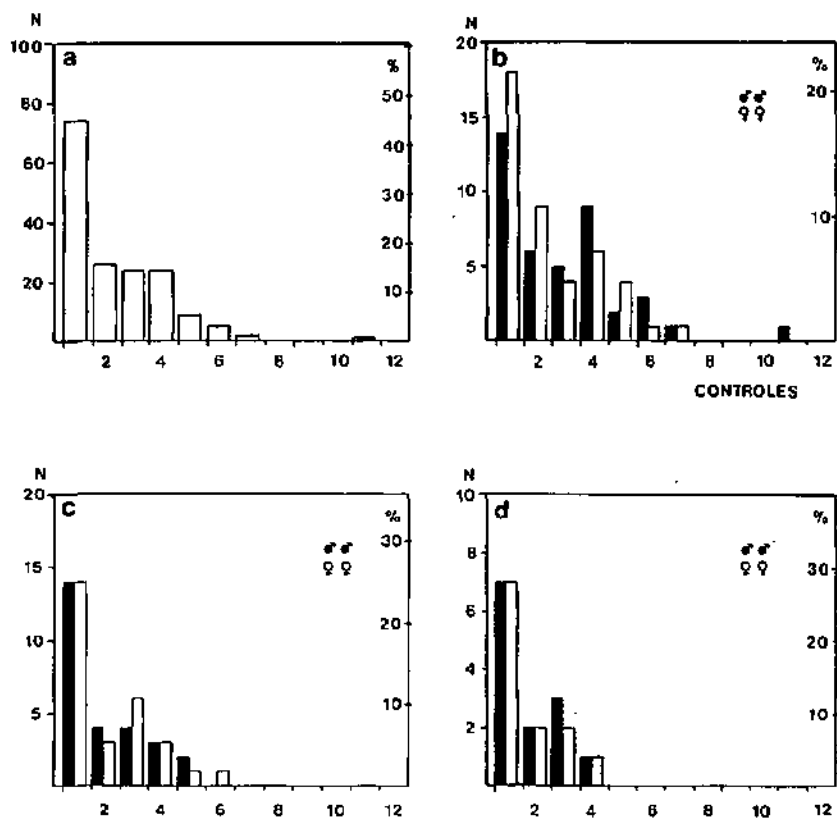
Pour le piégeage d'automne 1982, au cours duquel 165 individus ont été recensés, une analyse détaillée des fréquences de captures et recaptures par sexe et par classes d'âge n'a pas permis de mettre en évidence la moindre différence entre ces diverses catégories. Les histogrammes présentés sur la Figure 13 ont été comparés 2 à 2 par des tests de  $\chi^2$ ; ils ne se sont en aucun cas révélés significativement différents les uns des autres au seuil de 5 %.

On remarque cependant sur ces diagrammes qu'une majorité de campagnols ne se laissent prendre qu'une seule fois et que le nombre de recaptures est plus faible chez les juvéniles que chez les adultes et les subadultes, phénomène déjà mis en évidence par Airolidi (1976b, 1978).



**Figure 12** Courbes cumulatives de captures. Les Cluds, piégeages par CMR.

1. Autonne 1982,  $N = 165$
2. Autonne 1983,  $N = 85$
3. Eté 1984,  $N = 39$
4. 1985,  $N = 8$
5. Eté 1986,  $N = 20$



**Figure 13**

Distribution des fréquences de capture et de recaptures lors du piégeage d'automne 1982 aux Cluds.

- a) Population totale, N = 165
- b) Adultes, N = 84
- c) Subadultes, N = 56
- d) Juvéniles, N = 25

### Calendrier de captures

La Figure 14 présente également l'évolution de la population du quadrat, mais sur une échelle non-logarithmique, de manière à mettre en évidence les variations d'abondance enregistrées sur cette parcelle. Le nombre d'animaux piégés est indiqué en trait plein, alors que l'effectif déduit du calendrier de captures est dessiné en trait discontinu. Les deux courbes sont proches l'une de l'autre, indiquant que peu d'individus ont échappé aux recensements, soit entre 0 et 3 campagnols par piégeage. La situation est identique pour le transect où la différence entre les deux courbes varie entre 1 et 4 sujets. Il faut toutefois relever que certains campagnols peuvent avoir quitté puis réintégré la parcelle entre deux sessions.

### Résidents, immigrants et juvéniles

Sur la même figure, la courbe inférieure indique la proportion de résidents, c'est-à-dire d'animaux qui ont déjà été capturés lors d'une session précédente. L'intervalle entre les deux courbes représente la proportion d'animaux nouveaux, classés en fonction de leur poids, soit comme juvéniles nés sur place (moins de 45 g), soit comme immigrants (45 g et plus).

Sur cette figure, les deux phases de croissance printanière et estivale de 1983 apparaissent distinctement. On constate que la fraction de résidents diminue au printemps et qu'elle croît progressivement au cours de l'été, alors que les juvéniles apparaissent sous forme de deux vagues, l'une massive en mai-juin, la seconde moins importante en août-septembre. On relèvera également le grand nombre d'immigrants en juillet, soit 13 sur 35 individus recensés. Lors des sessions de juin et juillet, les animaux nouveaux constituent à eux-seuls près des 2/3 de l'effectif. Les mois de juillet, août et septembre correspondent à une période d'intégration des juvéniles et des immigrants, car la proportion de résidents s'accroît, comme l'indique la Figure 14.

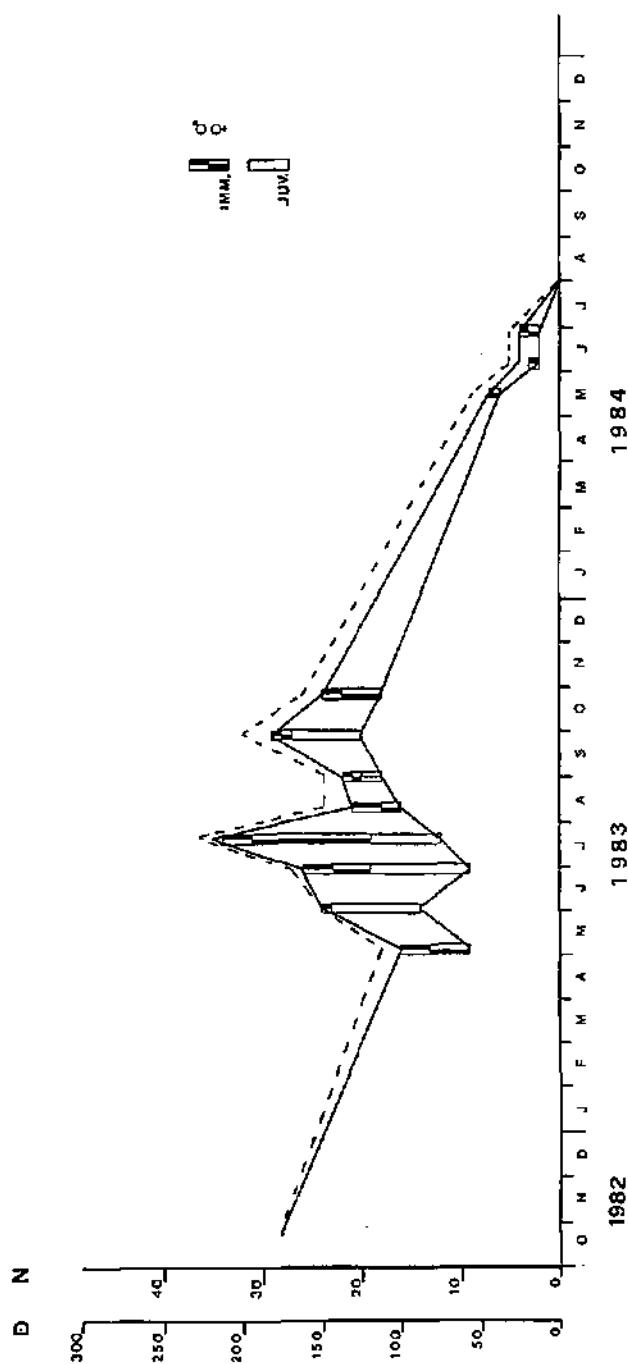


Figure 14 Variations d'abondance dans la population du quadrat, entre 1982 et l'extinction (représentation non-logarithmique).

En trait plein: effectif capturé

En trait discontinu: effectif déduit du calendrier de capture.

Courbe inférieure: fraction résidente

Espace intermédiaire: juvéniles (JUV) nés in situ ou immigrants (IMM)

D: densité en ind/ha N: nombre de sujets capturés

## ANALYSE TRANSVERSALE

PARAMETRES DE CROISSANCE DE LA POPULATION DU QUADRAT

La Figure 15 représente l'évolution mensuelle de l'accroissement, ainsi que celle des taux de disparition, d'apparition et d'immigration de la population du quadrat entre l'automne 1982 et août 1984.

Accroissement

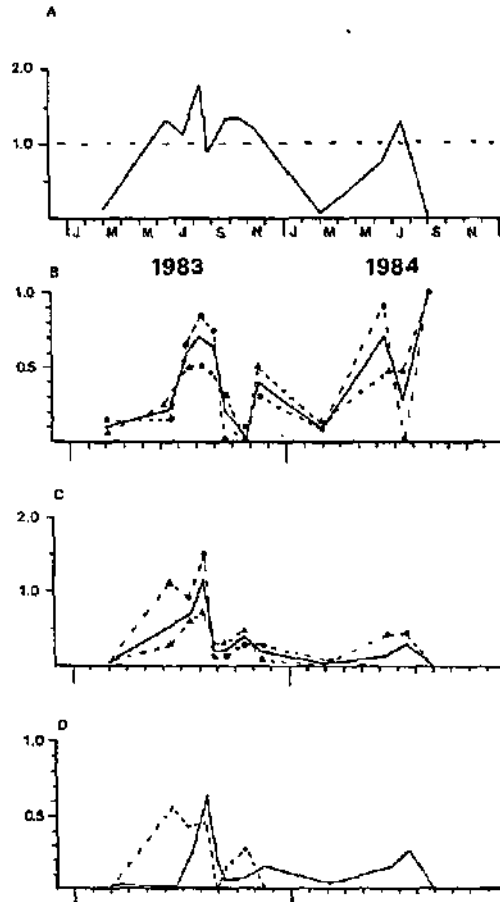
Lorsque l'effectif demeure stable, l'accroissement est égal à 1. Il devient respectivement supérieur ou inférieur à cette valeur dès que la population augmente ou diminue. Les variations de ce paramètre (Fig. 15a) mettent en évidence les deux périodes de croissance décelées en 1983, ainsi que l'amorce d'une telle phase au printemps 1984. Durant l'hiver, en l'absence de reproduction, l'accroissement est proche de 0, les pertes dues à la mortalité n'étant pas compensées par l'immigration.

Taux de disparition

Le taux de disparition peut varier entre 0 et 1. L'effectif demeure stable si la valeur de ce paramètre est égale à 0 et la population s'éteint lorsqu'il vaut 1. On constate (Fig. 15b) d'importantes fluctuations du taux de disparition, plus marquées chez les mâles que chez les femelles. En 1983, l'accroissement et le taux de disparition ont augmenté et diminué simultanément, alors qu'en 1984, la population s'est éteinte, ce dernier paramètre étant très élevé au printemps.

Taux d'apparition

Un taux d'apparition de 1 signifie qu'un animal nouveau entre dans la population pour chaque individu présent, l'effectif de la population étant ainsi multiplié par deux en l'absence de mortalité et d'émigration. L'évolution de ce paramètre est représenté sur la Figure 15c, où l'on relève trois phases d'apparition, correspondant aux périodes d'accroissement de la Figure 15a. On remarque que les variations sont plus accentuées pour les mâles en 1983.



**Figure 15**

Les Cluds, 1982-1984. Evolution des paramètres de l'analyse transversale sur le quadrat.

- A) Accroissement mensuel  
Ligne discontinue : valeur requise pour maintenir un effectif constant.
- B) Taux mensuel de disparition. En trait continu : population totale; en trait discontinu : évolution par sexe.  
Cercles : Mâles  
Triangles : Femelles
- C) Taux mensuel d'apparition. Mêmes symboles que pour B
- D) Taux mensuel d'immigration (trait continu) et d'apparition des juvéniles (trait discontinu).

### Taux d'immigration et d'apparition des juvéniles

Le taux d'apparition peut se décomposer en taux d'apparition des juvéniles et taux d'immigration. Ces deux paramètres sont représentés sur la Figure 15d. Leur évolution permet de déterminer quelle fraction de la population est responsable de l'augmentation de l'effectif. Ainsi, lors de la phase de croissance du printemps 1983, le premier pic est dû à la reproduction in situ, alors que le second découle de l'immigration et de l'apparition de juvéniles dans la population. Il en va de même pour la période de croissance de l'été 1983. En revanche pour la phase d'augmentation du printemps 1984, seule l'immigration est en cause.

Les variations de l'accroissement dépendent intimement de l'évolution des taux d'apparition et de disparition. Ainsi, on constate que tous trois évoluent en parallèle et, qu'en 1983, ils ont atteint simultanément leurs maxima au cours du mois de juin. Le creux estival s'explique par une disparition importante des campagnols, non compensée par de nouvelles entrées dans la population.

### TRANSECT

L'évolution des paramètres de l'analyse transversale a également été analysée pour la population du transect, mais elle n'est pas présentée en détail. En raison du faible nombre de sessions de piégeage, les variations observées sur le quadrat sont atténuées sur le transect, les valeurs hivernales étant identiques. Entre le printemps et l'automne 1983, l'accroissement moyen valait 0.40, alors que les taux de disparition et d'apparition moyens se sont élevés respectivement à 0.22 et 0.19.

### EMIGRATION - IMMIGRATION

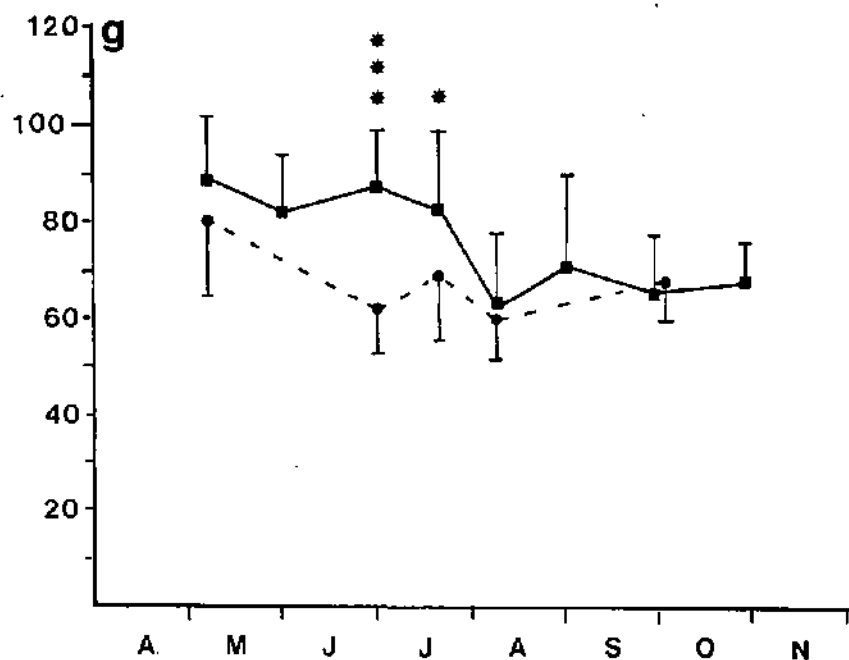
Le taux de disparition est difficile à interpréter, car il est impossible de déterminer si les individus qui ont disparu sont morts ou s'ils ont émigré. Il est cependant probable qu'une partie d'entre eux a quitté la parcelle d'étude, ce que confirme indirectement l'apparition de nombreux immigrants. Cette catégorie de campagnols joue un rôle considérable dans la dynamique de la population, car ils sont impliqués dans les trois phases de croissance observées sur le quadrat, ainsi que lors des périodes de reconstitution des effectifs du transect en automne 1984 et

au printemps 1986.

L'évolution similaire de l'accroissement et des taux de disparition et d'immigration indique qu'un nombre élevé de campagnols effectuent des mouvements de dispersion. Les juvéniles et les immigrants qui ne parviennent pas à se fixer dans un terrier, sont probablement poussés à quitter la parcelle et constituent peut-être une sous-population en constant déplacement.

On observe en 1983 (Fig. 14 et 15d) que la dispersion est essentiellement de type post-juvénile, car les immigrants surviennent en deux vagues successives, avec une session de retard sur l'apparition des nouveau-nés dans la population. Ceci suggère qu'il s'agit pour l'essentiel de jeunes individus qui ont quitté leur terrier natal et cherchent à s'installer ailleurs. Une analyse de corrélation effectuée pour les sessions de juin à octobre 1983 confirme cette hypothèse. En effet, le coefficient de corrélation entre le nombre de juvéniles et d'immigrants présents au cours du même piégeage est égal à 0.20 ( $p$  0.1, 5 dl), alors qu'il est de 0.84 ( $p$  0.05, 5dl), entre l'effectif des juvéniles recensés lors d'une session et le nombre d'immigrants détectés à la suivante.

Si la fraction immigrante est bel et bien constituée d'animaux jeunes et subadultes, cela doit se traduire également par une différence de poids entre ces animaux et les résidents. Le poids moyen des deux groupes a été calculé pour les sessions de piégeage de 1983; il est représenté sur la Figure 16. On constate que le poids des immigrants est en effet significativement inférieur à celui des résidents lors des piégeages de juin et juillet, qui coïncident précisément avec la phase d'immigration majeure. Les immigrants capturés en mai 1983 ont un poids légèrement plus bas que celui des résidents, la différence n'étant alors pas statistiquement significative. Bien que ces animaux aient hiverné et soient adultes, il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'individus plus jeunes que les résidents, entrés tardivement dans la population. De mai à fin juillet 1983, le poids moyen des résidents est demeuré compris entre 80 et 90 g, alors que celui des immigrants s'est maintenu entre 60 et 70 g. Dès le mois d'août, il n'y a plus de différence de poids entre les deux groupes, car la population résidente est en grande partie constituée de juvéniles et d'immigrants qui se sont fixés sur la parcelle. Sur la Figure 16, les données des 3 dernières sessions ont été regroupées, le nombre d'immigrants étant faible à cette époque.



**Figure 16** Evolution du poids moyen sur le quadrat en 1983

En trait continu : fraction des résidents  
 En trait discontinu : fraction des immigrants  
 \* :  $p < 0.05$  ; \*\*\* :  $p < 0.001$ , test de Student

### Sex ratio

La proportion de campagnols mâles et femelles a été calculée pour tous les piégeages et l'évolution du rapport entre les sexes est présentée à la Figure 17, pour le quadrat, le transect et l'ensemble de la prairie. Dans ce dernier cas, toutes les données de CMR et de piégeage à la pince ont été intégrées. Pour le transect et le quadrat, les effectifs sur lesquels les calculs ont été opérés sont indiqués au Tableau 4 et se retrouvent dans les diagrammes de Lexis (Fig. 18). Pour l'ensemble de la prairie, les données de CMR figurent également au Tableau 4. Il faut cependant y ajouter les 201 campagnols pris à la pince entre 1982 et le printemps 1984. Ainsi, la taille des échantillons du printemps, de l'été et de l'automne s'élève respectivement à 13, 19 et 187 en 1982, à 134, 69 et 133 en 1983, l'effectif étant de 38 au printemps 1984.

On constate que les variations les plus marquées se sont produites sur le quadrat (Fig. 17a), ce qui n'est pas surprenant, car il s'agit de la plus petite des 3 surfaces considérées. Sur cette parcelle, le sex ratio fut la plupart du temps déséquilibré en faveur des femelles, le rapport le plus extrême ayant été enregistré en mai 1983. Les femelles constituaient alors les 2/3 de l'effectif. La proportion s'est inversée en juillet 1983, en raison d'une vague d'immigrants mâles, ainsi qu'au printemps 1984. Cependant les fréquences observées ne se sont en aucun cas révélées significativement différentes du rapport théorique 50:50 au seuil de 5 % (test du  $\chi^2$  et test binomial).

Sur le transect (Fig. 17b), la proportion d'animaux des deux sexes est demeurée remarquablement équilibrée. Pour l'ensemble des sujets marqués par CMR au cours de l'étude, le sex ratio est égal à 0.50, 242 mâles et 241 femelles ayant été capturés au total.

Pour des raisons difficiles à expliquer, des variations de plus grande amplitude ont été observées sur l'ensemble de la prairie (Fig. 17c). Entre 1982 et 1983, ces fluctuations sont probablement dues à la prise en compte des captures opérées par le S2V; celles-ci n'ont pas été effectuées selon un plan régulier et rigoureux, car elles n'ont été réalisées qu'en vue d'éliminer des animaux.

En été 1986, les mâles étaient très rares et la proportion de femelles s'élevait à 0.61. Ce déséquilibre provient probablement d'un biais du sex ratio à la naissance, car les femelles étaient également plus nombreuses à l'intérieur des portées. Les tests statistiques n'ont cependant montré aucune différence significative. De plus aucune tendance saisonnière ou annuelle n'a pu être mise en évidence, à part un déséquilibre estival en faveur des femelles sur l'ensemble de la prairie (Fig. 17c).

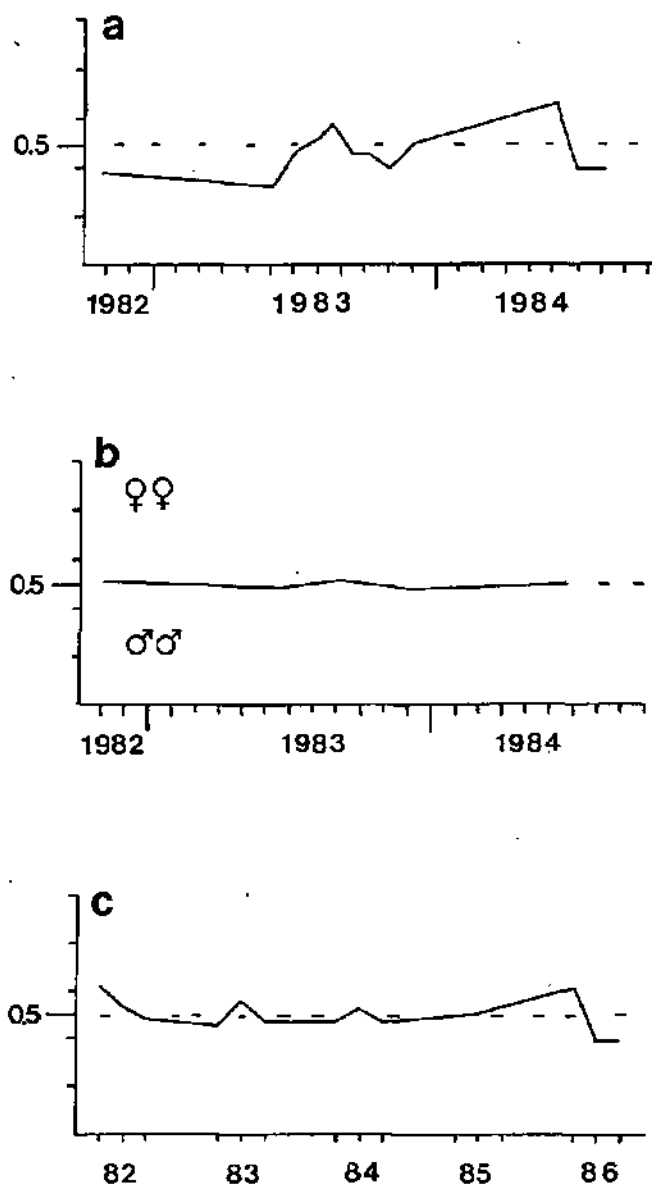


Figure 17

Evolution du sex ratio.

- a) Quadrat
- b) Transect
- c) Ensemble de la prairie

## ANALYSE LONGITUDINALE

A partir des tables de survie, les diagrammes de Lexis ont été construits pour les populations du transect et du quadrat (Fig. 18). Le rythme de disparition et de reconstitution des effectifs apparaît distinctement dans le cas du quadrat. En effet sur cette surface, tous les individus de l'automne 1982 et des deux premières sessions de 1983 ont disparu avant la fin 1983, les animaux présents au début de l'hiver ayant tous été recrutés en juin et juillet.

On constate que les cohortes d'automne 1982 et du printemps 1983, s'éteignent plus lentement sur le transect, où elles sont encore représentées respectivement par 1 et 2 individus au printemps 1984.

La Figure 19 représente les courbes de survie de chacune des cohortes du carré et du transect. On remarque que les individus du printemps 1983 disparaissent plus rapidement que ceux de l'été. Ces cohortes sont constituées pour l'essentiel de campagnols adultes âgés de plus de 6 mois, qui ont hiverné et participent encore à la première vague de reproduction avant de disparaître brusquement. Ensuite, au fil des mois la vitesse de disparition s'atténue progressivement et la cohorte de novembre 1983 présente une courbe de pente similaire à celle d'automne 1982. Quant aux Campagnols du printemps 1984, ils ont mal survécu, car ils ont probablement été soumis à une pression de prédation, de la part des petits mustélidés, qui s'est révélée supérieure à leur potentiel de reproduction.

PARAMETRES DE L'ANALYSE LONGITUDINALE

Les Tableaux 7 et 8 présentent les estimations des paramètres retenus pour caractériser l'analyse longitudinale de la population, soit  $-r$ , le taux de décroissance des cohortes, TD, le taux de disparition,  $k_v$ , la demi-vie, DE, la durée d'extinction et ER, l'espérance théorique de résidence des campagnols. Tant pour le quadrat que pour le transect, les valeurs sont indiquées séparément pour la population et pour chaque sexe.

Ces paramètres ont été établis en se basant sur l'hypothèse que la courbe de disparition des campagnols au cours du temps ne diffère pas d'une décroissance exponentielle. La concordance de cette hypothèse avec la réalité a été vérifiée par un test de  $\chi^2$  dont les

Semaines

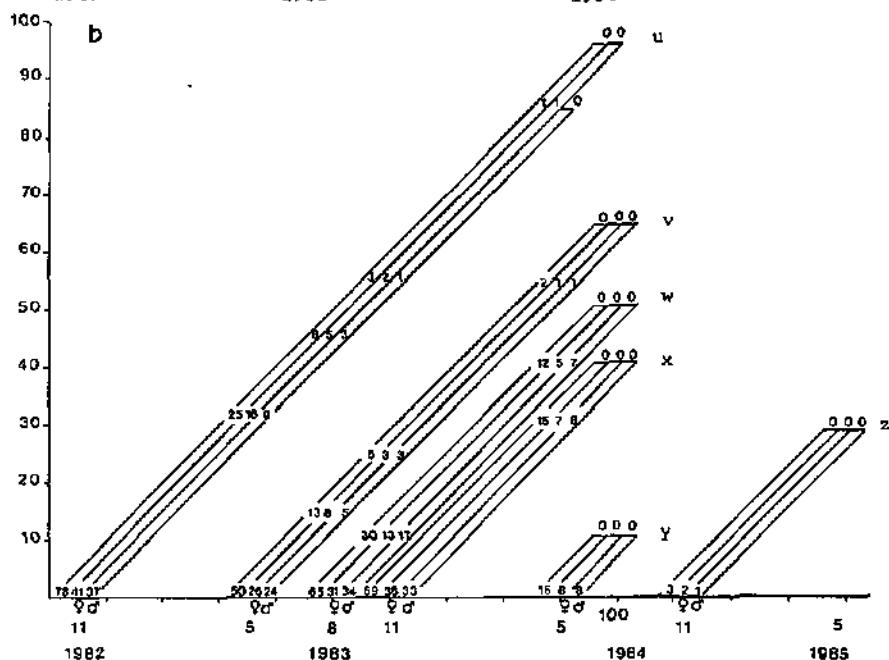
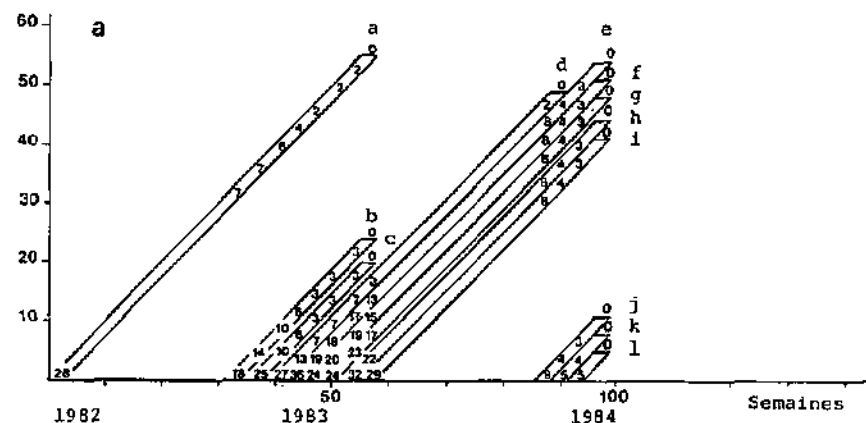


Figure 18

Analyse longitudinale : Diagrammes de Lexis  
 Les cohortes sont désignées par des lettres  
 a) Quadrant minuscules  
 b) Transect

Tableau 7 Valeurs des paramètres de l'analyse longitudinale de la population du quadrat.

| COHORTE   | r    | TD   | W   | DE   | ER  | X'    | nd1 | P   |
|-----------|------|------|-----|------|-----|-------|-----|-----|
| 28.10.82  | 0.17 | 0.16 | 4.0 | 19.6 | 5.8 | 7.56  | 6   | NS  |
| 06.05.83  | 0.44 | 0.36 | 1.6 | 6.6  | 2.3 | 2.88  | 5   | NS  |
| 02.06.83  | 0.79 | 0.54 | 0.9 | 4.0  | 1.3 | 4.97  | 4   | NS  |
| 29.06.83  | 0.50 | 0.39 | 1.4 | 6.6  | 2.0 | 39.92 | 5   | *** |
| 29.06.83* | 0.32 | 0.28 | 2.1 | 7.9  | 3.1 | 7.45  | 4   | NS  |
| 21.07.83  | 0.26 | 0.23 | 2.7 | 14.0 | 3.9 | 20.94 | 6   | *** |
| 21.07.83* | 0.16 | 0.14 | 4.4 | 18.9 | 6.4 | 5.89  | 5   | NS  |
| 11.08.83  | 0.18 | 0.16 | 3.9 | 17.8 | 5.6 | 5.84  | 5   | NS  |
| 02.09.83  | 0.18 | 0.17 | 3.8 | 17.5 | 5.5 | 5.53  | 4   | NS  |
| 29.09.83  | 0.24 | 0.21 | 2.9 | 14.3 | 4.0 | 5.56  | 3   | NS  |
| 29.10.83  | 0.21 | 0.19 | 3.3 | 16.0 | 4.8 | 5.13  | 2   | NS  |
| 18.05.84  | 1.03 | 0.64 | 0.7 | 2.1  | 1.0 | 1.05  | 1   | NS  |
| 07.06.84  | 0.91 | 0.60 | 0.8 | 1.8  | 1.1 | -     | -   | -   |
| 28.06.84  | -    | -    | -   | -    | -   | -     | -   | -   |

Tableau 7 (suite)

| COHORTE   | r    |      | TD   |      | V   |     | DE   |      | ER  |     | X'    |     | ndl  | p  |
|-----------|------|------|------|------|-----|-----|------|------|-----|-----|-------|-----|------|----|
|           | M    | F    | M    | F    | M   | F   | M    | F    | M   | F   | M     | F   |      |    |
| 28.10.82  | 0.22 | 0.15 | 0.20 | 0.14 | 3.1 | 4.6 | 10.8 | 19.1 | 4.5 | 6.6 | 1.13  | NS  | 6.02 | NS |
| 06.05.83  | 0.44 | 0.44 | 0.35 | 0.36 | 1.6 | 1.6 | 4.1  | 5.6  | 2.3 | 2.3 | 2.03  | NS  | 1.87 | NS |
| 02.05.83  | 0.96 | 0.64 | 0.62 | 0.47 | 0.7 | 1.1 | 2.5  | 3.9  | 1.0 | 1.6 | 3.96  | NS  | 2.18 | NS |
| 29.06.83  | 0.54 | 0.39 | 0.41 | 0.32 | 1.3 | 1.8 | 4.9  | 6.6  | 1.9 | 2.6 | 38.99 | *** | 5.40 | NS |
| 29.06.83* | 0.26 | -    | 0.23 | -    | 2.7 | -   | 6.3  | -    | 3.9 | -   | 1.88  | NS  | -    | -  |
| 21.07.83  | 0.27 | 0.23 | 0.24 | 0.21 | 2.5 | 3.0 | 11.2 | 11.5 | 3.7 | 4.3 | 21.64 | *** | 4.22 | NS |
| 21.07.83* | 0.14 | -    | 0.13 | -    | 5.1 | -   | 16.2 | -    | 7.4 | -   | 3.96  | NS  | -    | -  |
| 11.08.83  | 0.15 | 0.21 | 0.14 | 0.19 | 4.6 | 3.3 | 15.8 | 12.2 | 6.6 | 4.7 | 3.85  | NS  | 2.39 | NS |
| 02.09.83  | 0.18 | 0.19 | 0.16 | 0.17 | 4.0 | 3.7 | 13.7 | 13.6 | 5.7 | 5.3 | 4.48  | NS  | 2.56 | NS |
| 29.09.83  | 0.20 | 0.28 | 0.18 | 0.25 | 3.5 | 2.4 | 12.9 | 10.3 | 5.0 | 3.5 | 3.80  | NS  | 2.04 | NS |
| 29.10.83  | 0.19 | 0.22 | 0.17 | 0.20 | 3.6 | 3.2 | 13.4 | 11.7 | 5.2 | 4.6 | 3.58  | NS  | 1.92 | NS |
| 18.05.84  | 1.12 | 0.89 | 0.67 | 0.59 | 0.6 | 0.8 | 1.6  | 1.2  | 0.9 | 1.1 | 1.04  | NS  | 0.38 | NS |
| 07.06.84  | 0.78 | 1.03 | 0.54 | 0.64 | 0.9 | 0.7 | 0.9  | 1.1  | 1.3 | 0.6 | -     | -   | -    | -  |
| 28.06.84  | -    | -    | -    | -    | -   | -   | -    | -    | -   | -   | -     | -   | -    | -  |

r : Taux de décroissance des cohortes

TD : Taux de disparition des cohortes

V : Demi-vie des cohortes (mois)

DE : Durée d'extinction des cohortes (mois)

ER : Espérance de résidence des individus (mois)

X' : Valeur du CHI'

ndl : Nombre de degrés de liberté

M : Males

F : Femelles

P : Probabilité

NS : p &gt; 0.05

\* : p &lt; 0.05

\*\* : p &lt; 0.01

\*\*\* : p &lt; 0.001

En cas de différences significatives, les valeurs ont été recalculées pour la fraction résidente seulement. Elles sont signalées par une étoile en regard des dates de piégeage.

Tableau 8 Valeur des paramètres de l'analyse longitudinale de la population du transect.

| COHORTE | $\kappa$ | TD   | $\kappa V$ | DE   |      | ER   |     | $X^2$ | nd1 | P    |
|---------|----------|------|------------|------|------|------|-----|-------|-----|------|
|         |          |      |            | M    | F    | M    | F   |       |     |      |
| A-1982  | 0.17     | 0.16 | 4.0        | 25.4 | 5.8  | 7.55 | 3   | NS    |     |      |
| P-1983  | 0.32     | 0.27 | 2.2        | 12.2 | 3.1  | 2.94 | 2   | NS    |     |      |
| E-1983  | 0.24     | 0.21 | 2.9        | 17.5 | 4.2  | 9.09 | 1   | AA    |     |      |
| E-1983* | 0.18     | 0.17 | 3.8        | 18.4 | 5.4  | -    | -   | -     |     |      |
| A-1983  | 0.22     | 0.20 | 3.1        | 19.2 | 4.5  | -    | -   | -     |     |      |
| P-1984  | -        | -    | -          | -    | -    | -    | -   | -     |     |      |
|         |          |      |            |      |      |      |     |       |     |      |
|         | $\kappa$ | TD   | $\kappa V$ | DE   |      | ER   |     | $X^2$ | nd1 | P    |
|         |          |      |            | M    | F    | M    | F   |       |     |      |
| A-1982  | 0.19     | 0.17 | 3.7        | 19.4 | 23.2 | 5.4  | 6.2 | 1.50  | NS  | 6.73 |
| P-1983  | 0.33     | 0.28 | 2.1        | 9.5  | 10.5 | 3.0  | 3.2 | 2.34  | NS  | 1.12 |
| E-1983  | 0.22     | 0.20 | 3.1        | 15.8 | 13.4 | 4.5  | 3.9 | 4.92  | AA  | 4.24 |
| E-1983* | 0.18     | 0.17 | 3.8        | 15.5 | 13.7 | 5.3  | 5.3 | -     | -   | -    |
| A-1983  | 0.21     | 0.19 | 3.2        | 16.3 | 15.9 | 4.7  | 4.4 | -     | -   | -    |
| P-1984  | -        | -    | -          | -    | -    | -    | -   | -     | -   | -    |
|         |          |      |            |      |      |      |     |       |     |      |

Même légende que pour le Tableau 7.  
P, E, A correspondent respectivement au printemps, à l'été et à l'automne.

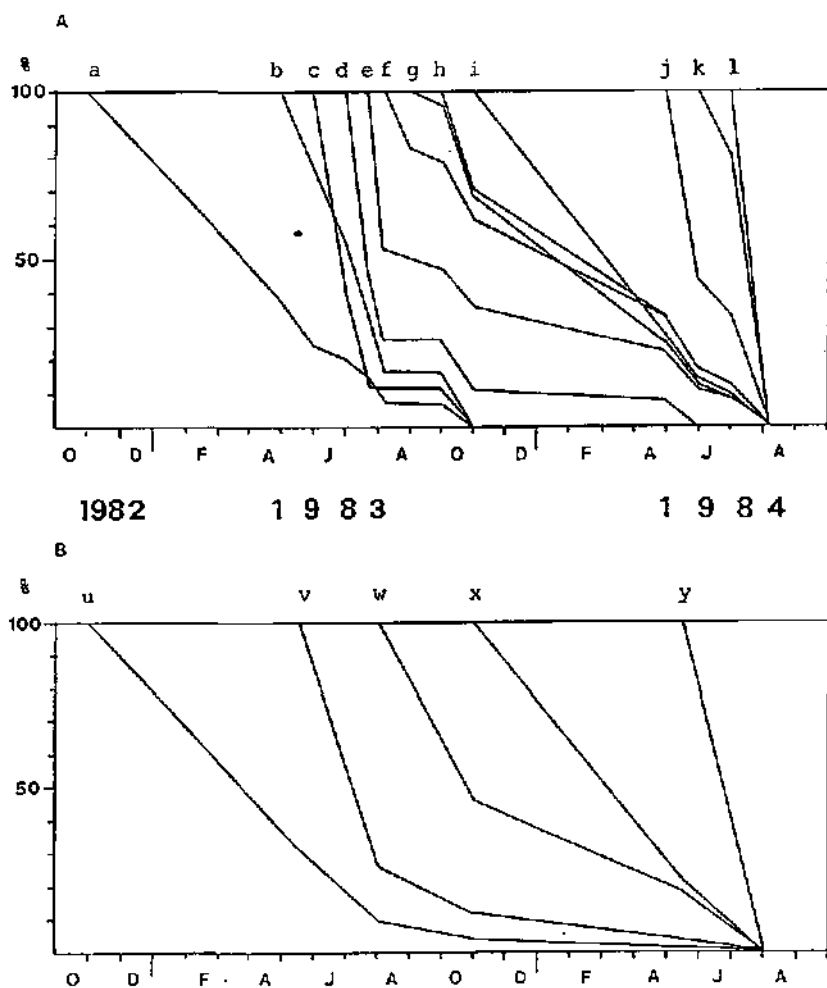


Figure 19

Courbe de survie des différentes cohortes

A : Quadrat

B : Transect

Les lettres minuscules se réfèrent aux cohortes de la Figure 18

caractéristiques sont indiquées pour chaque courbe. En cas de différence significative au seuil de 5%, les calculs ont alors été refaits pour la cohorte d'âge 1, constituée de la fraction résidente de la cohorte d'âge 0. En raison du faible nombre de points, les deux dernières cohortes de chaque parcelle n'ont pu être soumises au test.

On constate que, dans la plupart des cas, les courbes observées ne diffèrent pas de la distribution attendue (Tab. 7 et 8). Cependant la cohorte d'été 1983 sur le transect et celles de la fin juin et de juillet 1983 sur le quadrat ne suivent pas le modèle exponentiel décroissant. Pour les deux dernières, la courbe de disparition des résidents est conforme à la distribution théorique, suggérant ainsi que ce sont les immigrants qui sont responsables de l'absence de concordance entre le modèle et la réalité (Tab. 7). De plus, pour le quadrat, l'analyse par sexe montre que seule la disparition des mâles se révèle différente et que les mâles résidents présentent une courbe en accord avec l'équation (Tab. 7). Ces deux cohortes correspondent précisément à la vague d'immigration de l'été 1983, constituée de mâles pour l'essentiel, soit 10 sur un total de 13 immigrants. La pente de la courbe de disparition de ces deux cohortes est extrême entre juin et août, suggérant que les animaux qui les composent sont morts massivement ou qu'ils ont émigré. La seconde hypothèse me paraît être la plus plausible et renforce l'idée qu'il existe une fraction d'animaux qui se déplacent constamment tant qu'ils n'ont pas trouvé un terrier où s'établir.

Dans le cas du piégeage d'été 1983 sur le transect, les cohortes des deux sexes se démarquent du modèle (Tab. 8). Les résidents n'ont pu être soumis à l'analyse statistique, mais une inspection visuelle de la courbe de survie (Fig. 19b), montre que la disparition des campagnols s'accélère au printemps 1984, probablement sous l'effet de la pression de prédation.

Chacun des cinq paramètres de l'analyse longitudinale présentés dans les Tableaux 7 et 8, évolue de manière similaire par rapport aux autres. On relève toutefois des variations plus accentuées sur le quadrat que sur le transect où les extrêmes sont atténués en raison de l'intervalle de trois mois séparant les sessions de piégeage. On ne détecte pas de différences importantes entre les cohortes mâles et femelles, car leurs représentants disparaissent approximativement au même rythme.

Le taux de décroissance de la population et le taux de disparition des cohortes fluctuent en parallèle sur les deux parcelles, bien que les valeurs du premier soient plus élevées et plus extrêmes que celles du second (Fig. 15b.

Tab. 7 et 8). On note de fortes augmentations printanières de ces deux paramètres en 1983 et 1984, suivies d'une stabilisation de leurs valeurs entre 0.15 et 0.30 pendant le reste de l'année. La demi-vie des cohortes, soit le temps nécessaire à la disparition de la moitié de l'effectif, est minimale au printemps sur le transect, comme sur le quadrat. Durant cette saison, ses valeurs varient entre 0.6 et 2.7 mois, alors qu'elles fluctuent entre 2.5 et 5.1 pour les cohortes d'été et d'automne.

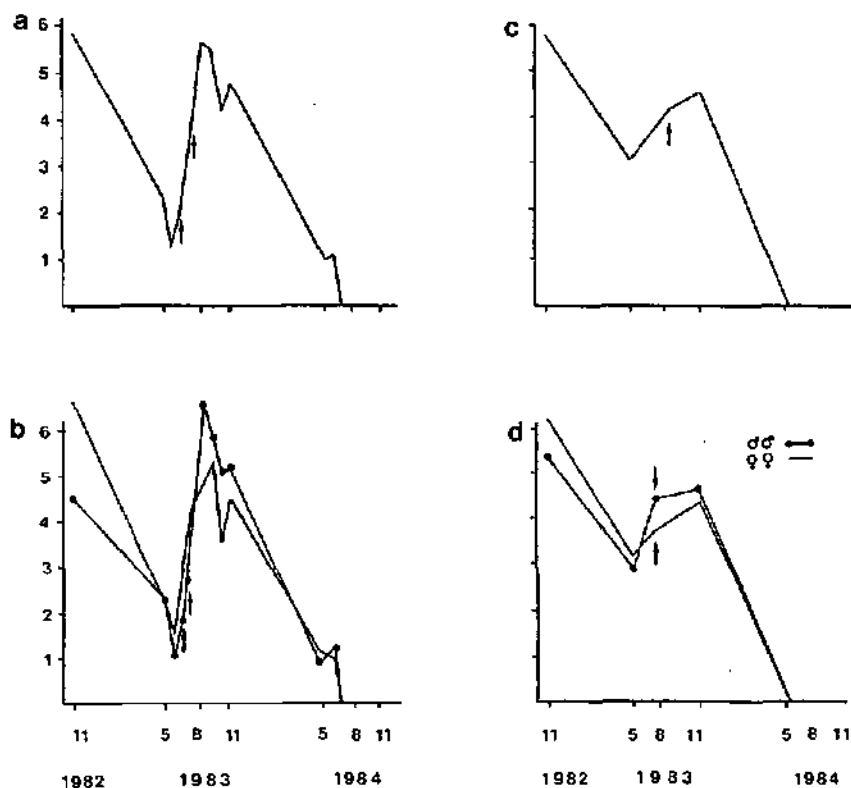
La durée d'extinction des cohortes varie entre 0.9 et 25.4 mois et présente de grandes différences saisonnières, les valeurs les plus faibles étant également enregistrées au printemps. A cette époque, elles sont inférieures à 13 mois sur le transect et à 8 mois sur le quadrat, alors qu'elles sont respectivement comprises entre 17 et 26 mois sur la première parcelle et entre 14 et 20 mois sur la seconde durant le reste de l'année.

#### RESIDENCE ET ESPERANCE DE VIE

L'espérance de résidence permet d'évaluer de manière indirecte l'espérance de vie des campagnols. Ce paramètre prend des valeurs légèrement supérieures à la demi-vie des cohortes (Tab. 7 et 8) et présente les mêmes tendances. Il varie entre 1 et 3 mois pour les cohortes du printemps et entre 4 et 7 mois pour celles d'été et d'automne. L'évolution au cours du temps de l'espérance de résidence est représentée sur la Figure 20 pour les deux parcelles. Il n'apparaît pas de différences importantes entre les sexes et les variations sont atténuées sur le transect, tout comme pour les autres paramètres. Les points pour lesquels la courbe de disparition ne s'accorde pas au modèle exponentiel sont indiqués par des flèches.

Cependant, l'espérance de vie réelle des campagnols est sans nul doute supérieure aux estimations de résidence, car des animaux de toutes les classes d'âge ont effectué des déplacements. Certains d'entre eux ont été observés comme résidents dans le même terrier durant plusieurs mois, avant de quitter leur réseau de galeries et de s'établir ailleurs.

Il est particulièrement intéressant de comparer les estimations de résidence calculées à partir du modèle logistique, avec les observations faites sur le terrain. La durée de résidence réelle est présentée sur la Figure 21, où les résultats de toutes les cohortes sont réunis et cumulés, chacune des parcelles étant analysée séparément. On remarque pour le quadrat une distribution bimodale de la durée de résidence. Entre 0 et 6 mois, la disparition des



**Figure 20** Evolution de l'espérance de résidence.

- a: Population du quadrat
- b: Population du quadrat par sexes
- c: Population du transect
- d: Population du transect par sexes

En ordonnée: Espérance de résidence en mois

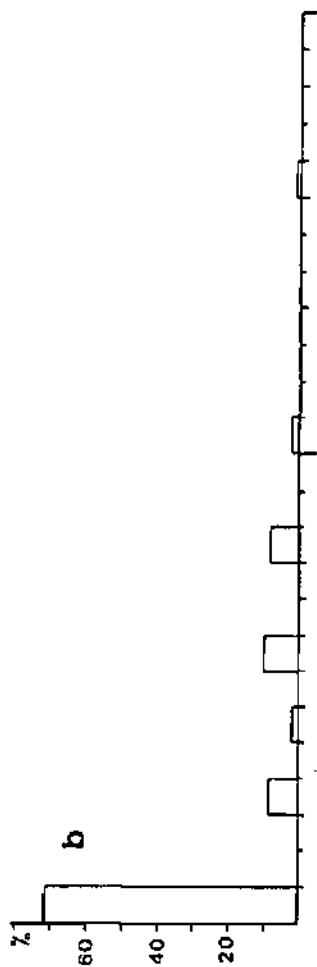
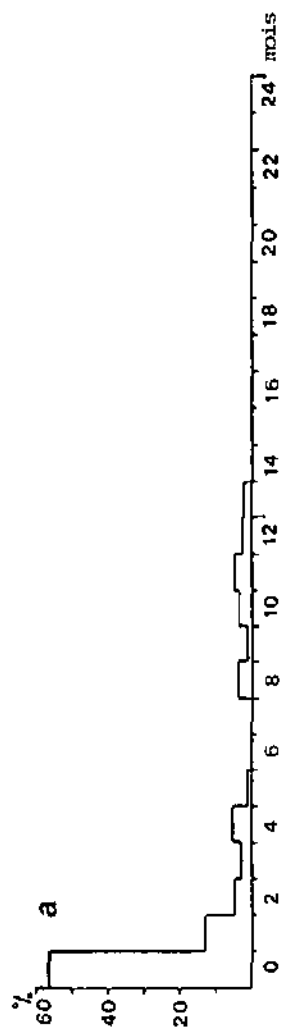


Figure 21 Distribution des durées de résidence observées

a) Quadrat, N = 111

b) Transect, N = 199

campagnols suit une courbe exponentielle décroissante. Ensuite survient une catégorie de résidents qui ont hiverné une fois au moins et dont la durée de présence sur le terrain varie entre 8 et 13 mois.

En raison de l'interruption des piégeages durant l'hiver, l'intervalle entre les sessions n'est pas régulier et certaines classes sont certainement sous-représentées, alors que d'autres sont sur-évaluées. C'est pourquoi les histogrammes de la Figure 21 n'ont pas été comparés au modèle théorique décroissant.

Sur le transect, la distribution du temps de résidence se révèle également bimodale, avec des durées comprises entre 6 et 12 mois pour 18 % de la population, alors que 71 % des campagnols disparaissent après la première session.

L'absence de campagnes de piégeage en hiver conduit à une surestimation de la fraction des animaux qui ne sont jamais recapturés. Cependant cette erreur ne doit pas être excessive, puisqu'à cette saison le taux de disparition est minimal (Figure 15b). Si l'on fait abstraction des piégeages d'automne, la proportion de campagnols qui quittant la population après la première session passe de 56 à 51 % dans le cas du quadrat et de 71 à 46 % sur le transect. Ainsi donc, en moyenne, la moitié des animaux environ disparaît entre deux sessions.

La Figure 21 permet de donner une approximation de la longévité des animaux sur le terrain. On constate qu'un seul individu est demeuré plus d'un an sur la parcelle d'étude. Il s'agit d'une femelle capturée comme subadulte en automne 1982 et qui s'est maintenue jusqu'au printemps 1984. On peut donc estimer son âge à cette date entre 22 et 23 mois. Deux autres individus, soit un mâle adulte immigrant sur le quadrat au printemps 1983, et une femelle gestante au printemps 1982, tous deux nés vraisemblablement au plus tard l'automne précédant leur première capture, se sont maintenus respectivement 12 et 18 mois sur la parcelle et devaient être âgés de 18 et 24 mois au moins. Ces observations correspondent extrêmement bien aux valeurs estimées pour le temps de disparition des cohortes (Tab. 8).

Ces données sur la longévité des animaux concordent également avec les estimations de Morel (1981) basées sur le poids du cristallin. En effet, cet auteur n'a détecté que quelques rares animaux âgés de 20 mois environ à Bulle, ainsi que 2 individus de plus de trois ans à la Combe des Begnines.

La dynamique de la population est résumée par un diagramme synthétique (Fig. 22), sur lequel la structure et la disparition des différentes cohortes mâles et femelles



Figure 22

Dynamique de population. Diagramme de synthèse.

a) Quadrat

b) Transect

Les flèches indiquent la date de l'extinction de la population et les étoiles signalent les cohortes qui ne suivent pas une décroissance exponentielle.

sont représentées. Les étoiles désignent les cohortes qui diffèrent statistiquement du modèle logistique.

Dans le cas du quadrat (Fig. 22a), la différence de survie entre les sexes est manifeste en 1982-83, et la proportion s'inverse durant l'hiver 1983-84, quoique ce phénomène ne soit pas statistiquement significatif ( $\chi^2 = 2.24$ , ddl = 1,  $p > 0.05$ ). Comme sur le transect, les individus qui passent l'hiver ont été recrutés au début de l'été. Tous les individus entrés après la session de la fin juillet disparaissent au cours de la mauvaise saison.

Les cohortes mâles du quadrat montrent de plus grandes variations d'effectif que celles des femelles pendant la saison de reproduction. En effet, le nombre de ces dernières demeure voisin de 13 entre avril et octobre, alors que celui des mâles croît d'avril à juillet, avant de se stabiliser entre 11 et 13 en fin d'été.

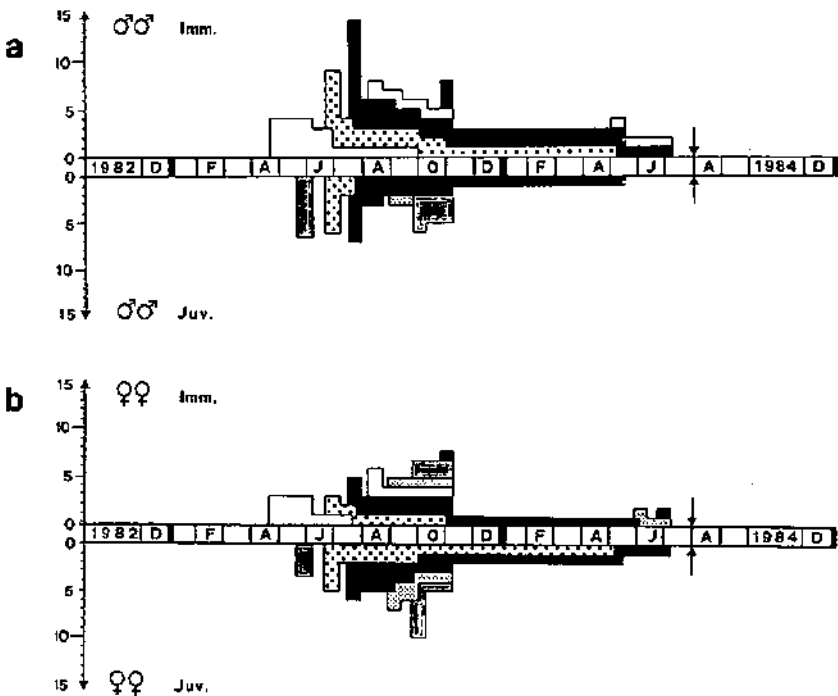
Pour le transect (Fig. 22b), on constate que les cohortes d'automne 1982 et 1983 présentent une évolution similaire durant l'hiver, bien que la survie des femelles soit meilleure que celle des mâles en 1982-83. Il apparaît nettement que la majorité des survivants de la cohorte d'automne 1983 sont entrés dans la population avant les piégeages d'été.

#### INTEGRATION DES JUVENILES ET DES IMMIGRANTS SUR LE QUADRAT

Le diagramme suivant (Fig. 23) illustre le devenir des campagnols nouvellement entrés dans la population du quadrat lors de chaque session. L'intégration des juvéniles nés *in situ* et des immigrants des deux sexes est présentée séparément.

En 1983, les juvéniles de la première vague de reproduction disparaissent tous, aucun d'entre eux n'ayant été recapturé par la suite. On relève également que la proportion de femelles qui parviennent à s'établir et deviennent résidentes est supérieure à celle des mâles. Cependant, en raison des faibles nombres, cet effet n'est statistiquement pas démontré ( $\chi^2 = 1.09$ ,  $p > 0.05$ ).

Les quatre classes de campagnols nouveaux, soit les mâles, les femelles, immigrants et juvéniles, ont été comparées entre elles par des tests de  $\chi^2$  pour détecter d'éventuelles différences relatives à leur durée de résidence. Les disproportions les plus marquées se manifestent pour les animaux capturés consécutivement au cours de trois sessions. Cependant, même pour cette



**Figure 23** Intégration des immigrants et des juvéniles sur le quadrat

a) Mâles

b) Femelles

situation aucune différence d'intégration statistiquement assurée à 5 %, n'a pu être mise en évidence. Des quatre catégories, ce sont les juvéniles mâles qui présentent le plus faible taux d'intégration. 2 seulement sur 22 subsistent encore après trois sessions, alors qu'il reste 7 femelles juvéniles sur 18 ( $\chi^2 = 3.48$ , ddl = 1,  $p > 0.05$ ). Chez les immigrants 8 mâles sur 23 et 6 femelles sur 15 parviennent à s'établir.

Les différentes proportions de Campagnols terrestres nouveaux recapturés lors de 2 sessions consécutives sont présentées dans le Tableau 9.

TABLEAU 9 Intégration des immigrants et des juvéniles dans la population du quadrat.

| Classe        | P1   | P2   | N  |
|---------------|------|------|----|
| Mâles Imm.    | 0.48 | 0.35 | 23 |
| Femelles Imm. | 0.67 | 0.40 | 15 |
| Mâles Juv.    | 0.32 | 0.09 | 22 |
| Femelles Juv. | 0.44 | 0.39 | 18 |
| Total         |      |      | 78 |

P1, P2 : proportion des individus de la classe recapturés une et deux fois

N : nombre d'individus de la classe

Imm : immigrant(e)s

Juv : juvéniles

# CONTRIBUTION DU PIEGEAGE HIVERNAL ET DE LA RADIOTELEMETRIE A L'ETUDE DE LA PREDATION ET DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION

---

## 1) ECHEC DE LA TECHNIQUE DE PIEGEAGE HIVERNAL

Les résultats des 2 tentatives de piégeage sous la neige ont déjà été publiés en détail (Saucy & Meylan 1987) et ne seront que résumés ici, pour être discutés dans la perspective de la dynamique de population.

### Hiver 1983-84

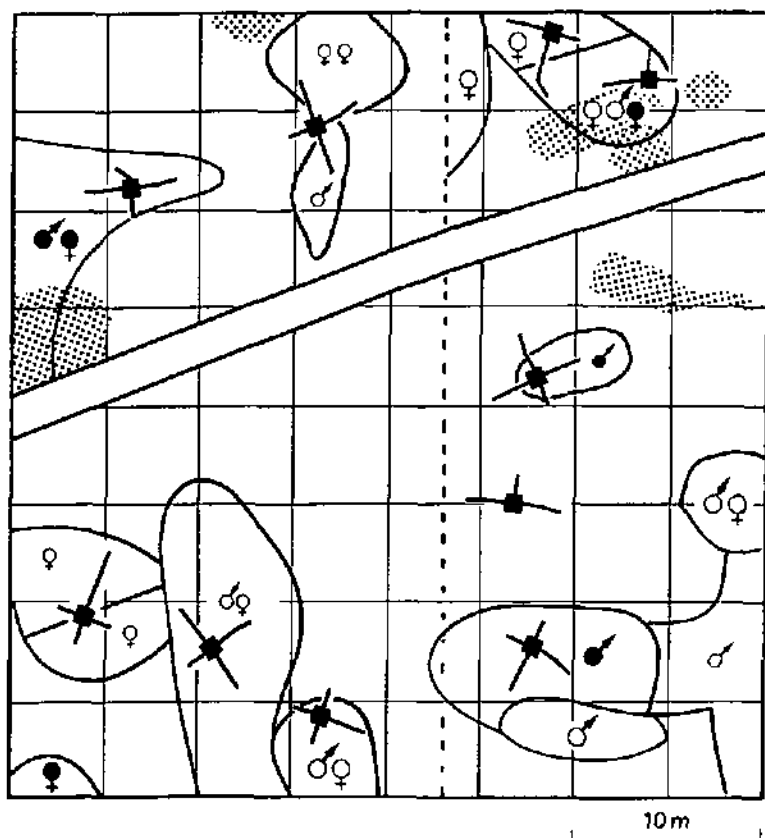
Après la dernière session de CMR de la fin octobre 1983, dix caissons de piégeage hivernal et les demi-tuyaux destinés à attirer les campagnols ont été installés sur le quadrat pour la première fois. La Figure 24 présente le plan du dispositif superposé à la carte des domaines vitaux d'automne 1983.

A part quelques rejets de terre, aucune activité d'A. t. scherman n'a été enregistrée dans les postes. La méthode s'est révélée inefficace et n'a pas permis la capture du moindre animal durant cet hiver. Le système d'isolation s'est cependant avéré satisfaisant, car la température au niveau du sol s'est maintenue constante à 0°C du 3 février au 12 avril 1984. Durant cette période, la couche de neige s'élevait à 1.8 m et la température moyenne, mesurée sur le site, est demeurée inférieure à 0°C, avec des extrêmes compris entre -19°C et +11°C.

Les signes relevés sur le terrain après la fonte de la neige révèlent que les campagnols ont été peu actifs à proximité des postes de piégeage (Fig. 24). La plupart des demi-tuyaux avaient été colonisés par M. arvalis et une partie d'entre eux, soit 12 mètres sur un total de 60, avait été comblée de terre par A. t. scherman.

### Hiver 1984-85

A la suite de l'extinction de la population de Campagnols terrestres, les postes de piégeage hivernal ont été disséminés sur l'ensemble de la prairie et installés au niveau des rares foyers encore actifs en automne 1984 (Fig. 25). En l'absence de neige en décembre, le sol a gelé, excepté à l'intérieur des caissons et les rongeurs ont rejeté dans ces derniers la terre qu'ils ne pouvaient



**Figure 24** Plan du dispositif de piégeage hivernal, mis en place en automne 1983 et distribution d'*A. t. scherman* à cette époque sur le quadrat.

Les carrés et traits épais désignent la position des postes de piégeage et des demi-tuyaux.

Cercles pleins : Sujets présents en automne 1983 et au printemps 1984

Cercles évidés : Individus ayant disparu au cours de l'hiver

Grands et petits cercles désignent respectivement les adultes et subadultes. Les surfaces pointillées correspondent aux zones où des signes d'activité ont été relevés au printemps. La ligne discontinue indique la limite de propriété entre B et D.



évacuer ailleurs. Dans deux postes, une communication avait été maintenue entre la surface et le réseau souterrain, alors que dans deux autres des galeries ont été détectées dans la masse de terre. 4 campagnols y ont été capturés les 13 et 14 décembre 1985.

En janvier, la prairie était toujours dépourvue de couverture neigeuse. Le sol et la terre excavée ont également gelé à l'intérieur des caissons, car la température externe est demeurée inférieure à  $-20^{\circ}\text{C}$  durant deux semaines. Les conditions climatiques se sont adoucies en mars, la neige est apparue et le sol s'est progressivement dégelé. Les postes ont alors été systématiquement et régulièrement visités par l'Hermine, Mustela erminea, qui n'a pas laissé le moindre survivant, comme des piégeages ultérieurs l'ont confirmé. Des traces de ce prédateur avaient déjà été observées l'hiver précédent aux alentours des caissons.

## 2) RADIO-TELEMETRIE ET DEMOGRAPHIE

La pression des prédateurs sur la population de Campagnols terrestres s'est maintenue en 1985, soit pendant la période de faible densité. Durant le printemps, seuls 4 individus ont été pris, malgré un effort de piégeage intense sur l'ensemble de la prairie. Trois d'entre eux ont été suivis par radio-télémetrie. Deux au moins ont été victimes de M. erminea. Le premier, une femelle adulte gestante, a été capturé et consommé au nid, car sa dépouille à demi-dévorée y a été retrouvée. L'émetteur du second, un mâle subadulte, a été transporté sur 150 m, à travers la forêt située au sud de la prairie, jusque dans un bosquet où il a été retrouvé dans un pierrier. Le troisième animal, un mâle adulte, a disparu un soir entre 18 et 20 h après 8 semaines de suivi ininterrompu. L'émetteur qu'il portait n'a pu être retrouvé en dépit de recherches effectuées sur plusieurs km<sup>2</sup>. Il est probable qu'il a également été pris par un prédateur et que ce dernier a endommagé le collier.

Des cas de prédation ont été enregistrés au cours de la plupart des expériences de radio-pistage, comme on peut le constater à la lecture du Tableau 10. En tout, 94 Campagnols terrestres ont été équipés d'émetteurs, dont 44 mâles et 50 femelles. Sur ce total, 10 sont morts, 13 ont été pris par un prédateur, 10 ont effectué un déplacement et 5 n'ont jamais été retrouvés. Sur les dix cas de mortalité enregistrés, six l'ont été en 1984 et doivent être attribués à une technique encore imparfaite. En effet, lors des premiers essais, les colliers ont été ajustés trop étroitement autour du cou des animaux et ils leur ont

occasionné des blessures qui se sont rapidement infectées. Ce problème fut résolu dès 1985 et dans les autres cas de mortalité, aucune blessure n'a plus été relevée.

A la Combailaz, en automne 1985, les chats se sont livrés à une prédation intense sur le terrain et il leur est même arrivé de se battre entre eux pour y accéder. 4 campagnols sur 20 ont succombé à cette pression et un émetteur n'a jamais été retrouvé, portant à  $\frac{1}{4}$  la proportion des sujets prélevés par *F. catus*. Au terme de l'expérience, l'un des survivants présentait une ablation du membre antérieur droit. Il avait été sectionné au niveau de l'épaule, par un prédateur probablement, et le moignon était déjà parfaitement cicatrisé.

**Tableau 10** Destin des Campagnols terrestres suivis par radiotélémétrie aux Cluds et dans quatre stations des Préalpes entre 1984 et 1986.

|            | JURA      |      |      | PREALPES          |                |              |                | TOTAL | %     |
|------------|-----------|------|------|-------------------|----------------|--------------|----------------|-------|-------|
|            | LES CLUDS |      |      | 1985              |                | 1986         |                |       |       |
|            | 1984      | 1985 | 1986 | CIERNES-<br>PICAT | COMBAL-<br>LAZ | SOLE-<br>PRA | ROUGE-<br>MONT |       |       |
| N          | 14        | 3    | 16   | 11                | 20             | 16           | 14             | 94    | 100.0 |
| MALES      | 10        | 2    | 4    | 4                 | 9              | 8            | 7              | 44    | 46.8  |
| FEMELLES   | 4         | 1    | 12   | 7                 | 11             | 8            | 7              | 50    | 53.2  |
|            |           |      |      |                   |                |              |                |       |       |
| REPRIS     | 4         | 0    | 14   | 11                | 12             | 15           | 10             | 66    | 70.2  |
| MORTS      | 6         | 0    | 0    | 0                 | 3              | 0            | 1              | 10    | 10.6  |
| PREDATION  | 3         | 2    | 2    | 0                 | 4              | 1            | 1              | 13    | 13.8  |
| INCONNU    | 1         | 1    | 0    | 0                 | 1              | 0            | 2              | 5     | 5.3   |
|            |           |      |      |                   |                |              |                |       |       |
| TOTAL      | 14        | 3    | 16   | 11                | 20             | 16           | 14             | 94    | 100.0 |
|            |           |      |      |                   |                |              |                |       |       |
| DISPERSION | 3         | 2    | 1    | 2                 | 0              | 1            | 1              | 10    | 10.6  |

Dans les cas de prédation, l'identification du prédateur a presque toujours été rendue possible par les traces laissées dans les environs ou sur le collier lui-même. Ainsi, ont été attribués à l'Hermine les cas de campagnols totalement ou partiellement dévorés dans leur nid, de même que les émetteurs transportés dans des pierriers. Les Chats ont été rendus responsables lorsqu'ils étaient régulièrement observés en train de chasser sur la parcelle d'étude ou que les colliers étaient détectés à proximité des habitations. Aux Cluds par exemple, une chatte a ramené deux campagnols dans une ferme et les a déplacés sur respectivement 200 et 800 m environ. Les émetteurs ont été récupérés dans le foin à proximité de ses chatons.

Ces deux espèces de prédateurs terrestres laissent sur le collier de petits trous dus à leurs canines, alors que les oiseaux y impriment la trace de leur bec. Un émetteur présentant de tels signes a été retrouvé à 4 ou 5 mètres au-dessus du sol dans les branches d'un épicéa, duquel une Buse variable, Buteo buteo, s'est envolée à mon approche. Enfin, durant les foins, un Milan noir, Milvus migrans, a pris sous mes yeux un individu marqué.

Parmi les prédateurs, le Chat domestique, vient en tête, suivi par l'Hermine, les autres observations se répartissant parmi les oiseaux rapaces (Tab. 11).

TABLEAU 11 Répartition des observations de prédation entre les espèces prédatrices.

| ESPECE PREDATRICE                      | N cas |
|----------------------------------------|-------|
| Chat domestique ( <i>Felis catus</i> ) | 7     |
| Hermine ( <i>Mustela erminea</i> )     | 2     |
| Buse variable ( <i>Buteo buteo</i> )   | 2     |
| Milan noir ( <i>Milvus migrans</i> )   | 1     |
| Rapace nocturne non identifié          | 1     |

## EVOLUTION PONDERALE DE LA POPULATION

La pesée est une des opérations les plus aisées à effectuer en nature sur l'animal vivant, c'est pourquoi cette mesure a été réalisée dans la plupart des études consacrées aux micromammifères, permettant de comparer les travaux entre eux. Si le poids n'offre pas chez la forme fouisseuse du Campagnol terrestre une estimation de l'âge satisfaisante au-delà de 2 à 3 mois (Morel 1981), ce paramètre constitue cependant une excellente mesure indirecte de la taille des animaux, comme le montre la table de corrélation entre les différents caractères mesurés par Morel (Tableau 19). On observe, en effet, chez les animaux nés en captivité, une corrélation significative entre le poids et la longueur tête et corps (LTC), aussi bien pour les animaux nés en captivité ( $r = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ), que pour ceux pris sur le terrain ( $r = 0.87$ ,  $p < 0.001$ ).

La Figure 26 montre l'évolution pondérale de la population d'A. t. scherman aux Cluds entre 1982 et 1986. Les données acquises par CMR et par piégeage à la pince ont été cumulées et sont présentées sous forme de moyennes saisonnières. En raison du faible nombre de campagnols capturés en 1985, les informations ont alors été regroupées en un seul point.

La courbe inférieure en trait gras correspond au poids moyen de l'ensemble de la population. On relève une succession de fluctuations saisonnières présentant un maximum au printemps, lorsque la population est majoritairement constituée d'adultes ayant hiverné, et un minimum en été ou parfois en automne, en raison de la disparition d'une partie des animaux âgés et de l'apparition des juvéniles et des subadultes nés durant la saison de reproduction.

On détecte également une diminution progressive et significative du poids moyen en fonction du temps (coefficient de corrélation :  $r = 0.578$ ,  $ddl = 12$ ,  $p < 0.05$ ). Ce mode d'évolution pondérale est classique chez les rongeurs présentant un cycle d'abondance pluriannuel (Chitty & Chitty 1962, Krebs & Myers 1974), les poids les plus élevés étant observés lors des périodes de pic et les plus faibles durant les phases de faibles effectifs. Comme l'indique la Figure 26, A. t. scherman n'échappe pas à la règle, les poids les plus bas ayant été enregistrés en 1984 et 1985 lorsque la densité était très faible.

Les poids moyens du printemps, de l'été et de l'automne ont été comparés d'une année à l'autre par des tests de Student. En raison des petits échantillons prélevés à certaines périodes, aucune tendance systématique ne se dégage de cette analyse. Ainsi, seules les valeurs

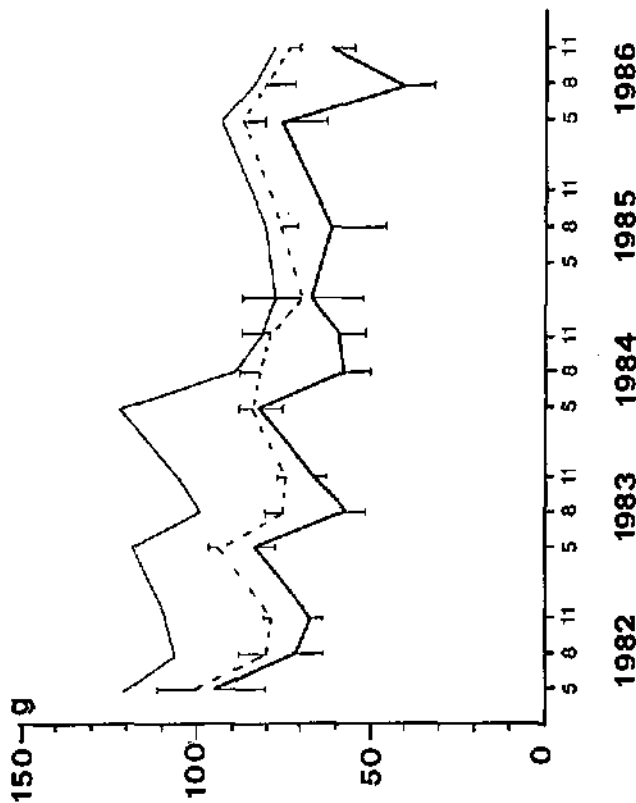


Figure 26 Evolution pondérale de la population sur la prairie des Cluds.

Trait gras: poids moyen de la population totale

Trait discontinu: poids moyen de la fraction adulte

Trait fin: poids maximum des mâles

Les intervalles de confiance à 95 % sont indiqués par des traits verticaux ( $\bar{X} \pm es$ )  
 En raison du faible nombre de données, les valeurs de 1985 ont été regroupées en un  
 seul point. Le poids des sujets capturés sous la neige durant l'hiver 1984-85 est  
 également représenté.

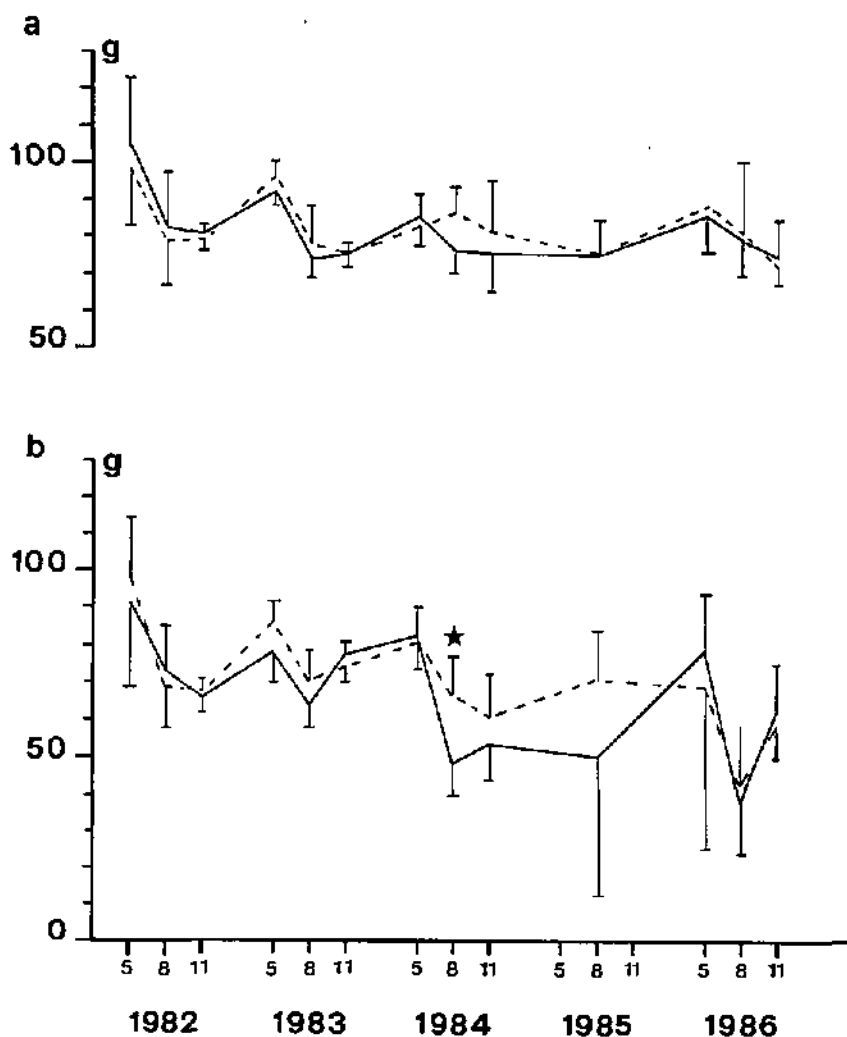
printanières de 1982 et 1984 diffèrent du point de vue statistique ( $p < 0.02$ ), alors que pour l'été, toutes les années, à l'exception de 1983 et 1984 ( $p > 0.05$ ), se distinguent les unes des autres (1982-1983,  $p < 0.01$ ; 1982-1984,  $p < 0.05$ ; 1982-1986,  $p < 0.001$ ; 1983-1986,  $p < 0.01$ ; 1984-1986,  $p < 0.01$ ). Pour les valeurs de l'automne, 1984 diffère de 1982 ( $p < 0.02$ ), ainsi que de 1983 ( $p < 0.02$ ).

Le poids moyen étant affecté par les proportions variables de juvéniles et de subadultes, j'ai jugé utile de représenter également le poids moyen de la fraction adulte de la population, constituée des individus pesant 65 g ou plus. Dans ce cas, (courbe intermédiaire en trait discontinu, Fig. 26), la diminution est également perceptible, bien que la corrélation ne soit pas significative ( $r = 0.528$ ,  $ddl = 12$ ,  $0.1 > p > 0.05$ ). Les comparaisons effectuées par saison entre les différentes années montrent une différence significative du poids moyen des adultes au printemps entre 1982 et 1984 ( $p < 0.001$ ), 1982 et 1986 ( $p < 0.01$ ), ainsi que 1983 et 1984 ( $p < 0.01$ ). En automne, le poids moyen des adultes de 1982 diffère de celui des populations de 1983 ( $p < 0.01$ ) et de 1986 ( $p < 0.02$ ). En revanche, pour l'été aucune différence n'a été décelée d'une année à l'autre.

La courbe supérieure en trait fin (Fig. 26), illustre les variations du poids maximal des mâles en fonction du temps et des phases du cycle d'abondance. Ce paramètre montre les mêmes fluctuations saisonnières que le poids moyen pour l'ensemble de la population. Cependant, la disparition des très gros individus est manifeste dès le déclin au printemps 1984 et constitue une des caractéristiques majeures des variations de poids observées au cours de cette étude. Ainsi, en 1982 et 1983, lorsque les campagnols étaient abondants, le poids maximal des mâles est constamment demeuré supérieur au poids moyen de la population adulte, alors qu'au cours des années suivantes les valeurs de ce paramètre se sont maintenues à l'intérieur des limites de confiance du poids moyen des adultes (Fig. 26).

L'origine de ces campagnols de grande taille est incertaine et nos connaissances ne permettent malheureusement pas de déterminer s'il s'agit d'individus extrêmement âgés ou d'animaux manifestant des traits génétiques particuliers. D'autre part, en période de faible densité, les échantillons sont parfois réduits d'un facteur 10, diminuant ainsi la probabilité de rencontre de tels individus s'ils existent.

L'évolution du poids moyen, analysé par sexe entre 1982 et 1986, est présentée sur la Figure 27b pour l'ensemble de la population et sur la Figure 27a, pour sa fraction adulte. On relève que les variations observées fluctuent de



**Figure 27** Evolution, par sexe, du poids moyen de la population de la prairie des Cluds.  
 Trait plein: mâles, discontinu: femelles  
 Les intervalles de confiance sont présentés, sauf dans deux cas, l'échantillon n'étant que d'un seul individu.

a) Population adulte

b) Population totale

manière similaire pour les mâles et les femelles, sauf en été 1984 (Fig. 27b). Lors de cette session, le poids moyen de la population s'est révélé significativement différent entre les sexes ( $t = 2.58$ ,  $ddl = 54$ ,  $p < 0.02$ ). Cette divergence s'explique par un excès de femelles adultes et de mâles juvéniles, occasionnant un fort déséquilibre et une asymétrie dans la pyramide des poids (Fig. 28). Cette disproportion entre les classes de poids de chaque sexe est statistiquement assurée ( $\chi^2 = 10.39$ ,  $ddl = 4$ ,  $p < 0.05$ ).

En revanche, l'écart observé en 1985 provient essentiellement de la taille de l'échantillon, comme l'indique l'intervalle de confiance pour le poids des mâles calculé sur quatre individus seulement. Dans le cas des adultes, aucune différence significative n'a été détectée entre les sexes, bien que les femelles soient généralement plus lourdes que les mâles, probablement parce qu'une partie d'entre elles étaient gestantes.

La pyramide des poids par sexe et par classe de 10 g est indiquée à la Figure 28 pour chacune des trois sessions annuelles de piégeage entre 1982 et 1986. Dans la plupart des cas, les distributions sont symétriques et équilibrées. On note cependant, en plus de la situation de l'été 1984 évoquée plus haut, un excès de femelles juvéniles en automne 1983 et en été 1986, alors que les mâles juvéniles sont plus nombreux en été 1983. Les nombres sont toutefois trop faibles pour mettre en évidence des différences assurées.

#### QUADRAT

Le diagramme suivant (Fig. 29) présente l'évolution par sexe du poids moyen de la population du quadrat au cours de la saison de piégeage 1983, alors que la population maintenait des effectifs élevés. Pour ne pas surcharger le dessin les intervalles de confiance n'ont pas été indiqués.

Dès la fin mai, le poids de la fraction mâle de la population s'est brusquement abaissé pour se stabiliser aux alentours de 60 g, reflétant une diminution effective du poids des adultes, ainsi que la disparition de certains d'entre eux et surtout l'entrée de jeunes animaux dans la population.

Les fluctuations importantes du poids des femelles révèlent deux périodes de gestation, soit entre mai et juillet et en août-septembre. Dans ce second cas, les variations révèlent une synchronicité étonnante des mises bas et des gestations. Les deux phases de reproduction précèdent d'un mois les deux vagues d'apparition des

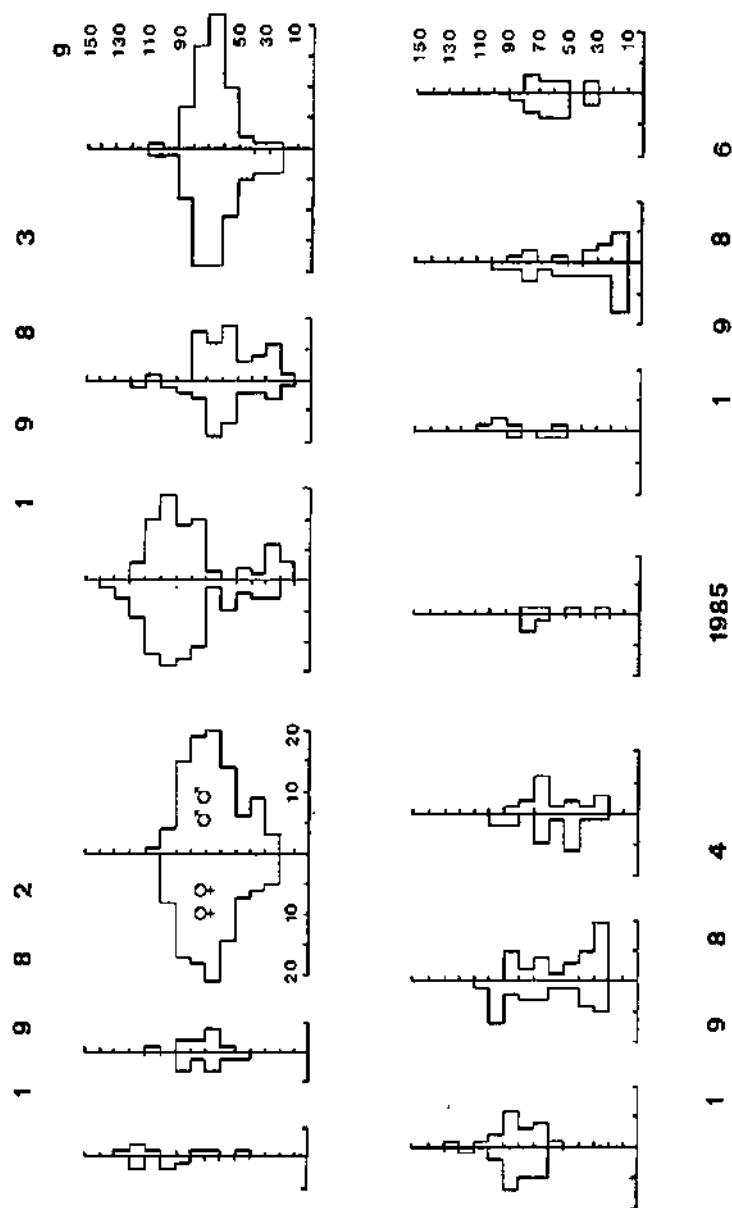
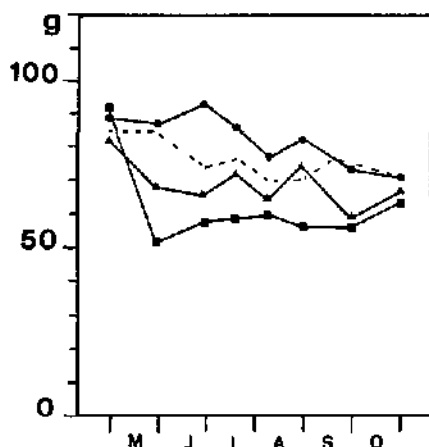


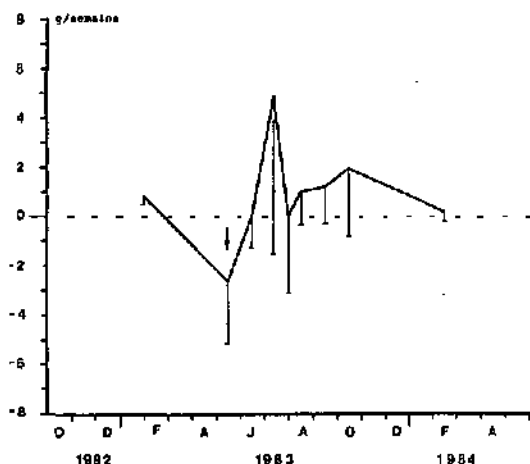
Figure 26 Evolution saisonnière de la structure pondérale de la population aux Cluds.

Les trois pyramides annuelles correspondent respectivement aux populations du printemps, de l'été et de l'automne.



**Figure 29** Evolution pondérale de la population du quadrat en 1983.

Les deux courbes inférieures correspondent au poids moyen des populations respectivement mâle (carrés) et femelle (triangles). Les courbes supérieures représentent la fraction adulte des mâles (trait discontinu) et des femelles (cercles).



**Figure 30** Evolution du taux de croissance hebdomadaire moyen de la population mâle du quadrat en 1983.

La flèche indique une perte de poids statistiquement assurée.

juvéniles. L'absence de jeunes campagnols en août suggère, soit un échec de la reproduction en juillet, soit une émigration des femelles gravides ou de leur progéniture.

La Figure 30 présente l'évolution du taux de croissance pondérale hebdomadaire moyen pour la population mâle du quadrat. Ces calculs n'ont pas été effectués pour les femelles dont le poids est affecté par les gestations. Seuls les animaux capturés lors de deux sessions consécutives ont été intégrés dans les estimations. Les individus capturés en automne et au printemps sur le transect ont également été inclus dans les moyennes hivernales.

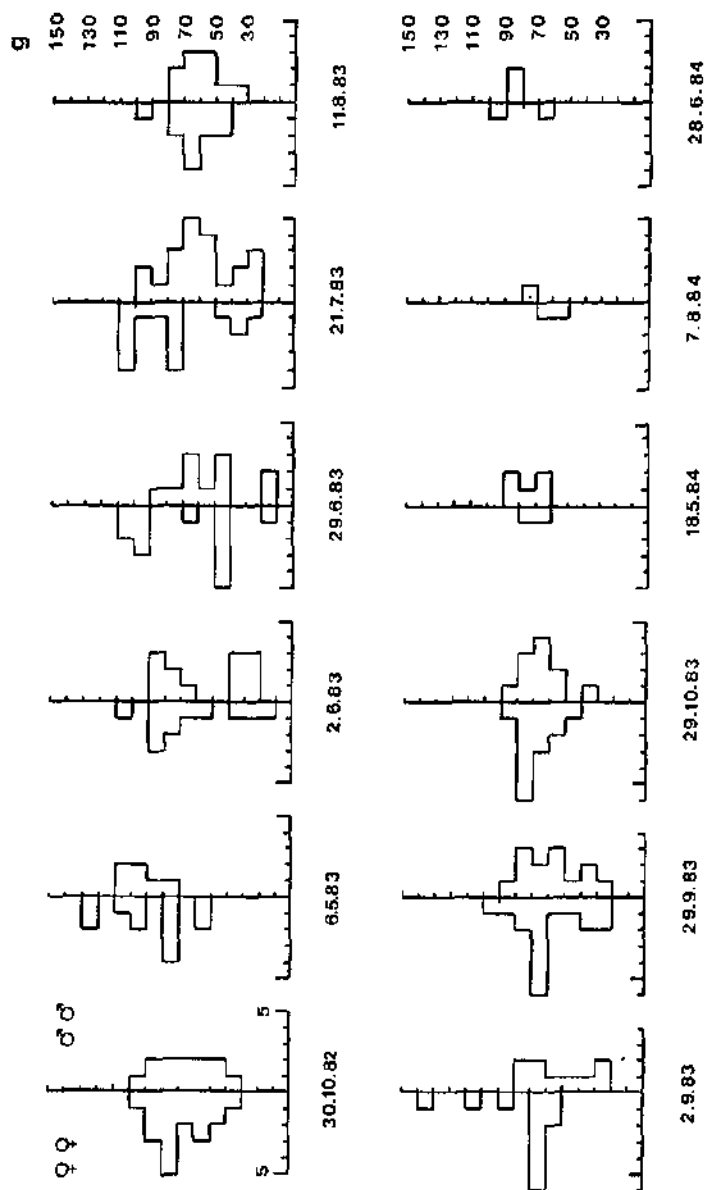
On observe que le taux de croissance demeure positif ou nul durant toutes les périodes, à l'exception du mois de mai 1983. Durant l'hiver, les campagnols ont poursuivi leur croissance comme cela avait déjà été observé dans d'autres localités (Saucy et Meylan 1987). Ainsi, d'octobre 1982 à mai 1983, les 16 individus recapturés ont tous pris du poids selon un rythme moyen de 0.8 g/semaine, alors que ce taux fut de 0.3 pour les 7 campagnols suivis durant l'hiver 1983-84.

La diminution de poids enregistrée durant le mois de mai 1983 concerne 5 individus, tous adultes, qui ont en moyenne perdu 2.6 g/semaine. La différence entre le taux de croissance moyen de l'hiver précédent et celui du mois de mai a été comparée à l'aide d'un test non-paramétrique (Mann-Whitney) et elle est statistiquement assurée ( $U = 1.00$ ,  $p < 0.001$ ).

Cette perte de poids généralisée est assez surprenante. Elle reflète peut-être le stress lié au début de la saison de reproduction. Celui-ci se manifesterait par une augmentation de l'activité générale en relation avec la défense du territoire, la recherche de partenaires ou encore les soins apportés aux jeunes.

Par la suite, le taux de croissance pondérale montre deux pics correspondant à la période de prise de poids chez les jeunes animaux entrés dans la population durant l'été.

La Figure 31 illustre les pyramides de poids de la population du quadrat entre l'automne 1982 et le mois de juin 1984. En raison des faibles nombres d'individus, les distributions sont souvent asymétriques.



**Figure 31** Evolution de la structure pondérale de la population du quadrat entre 1982 et son extinction.

### CROISSANCE INDIVIDUELLE

Finalement et pour clore ce chapitre, les Figures 32 et 33 présentent l'évolution pondérale de quelques individus sélectionnés, soit parce qu'ils illustrent l'un ou l'autre des phénomènes commentés ci-dessus, soit parce qu'ils ont été recapturés et suivis pendant de longues périodes sur le quadrat ou le transect.

La Figure 32a illustre les variations de poids subies durant la saison de reproduction 1983 par les femelles de la cohorte d'automne 1982. Sur le terrain, il est difficile de déterminer avec certitude si une femelle est gravide ou non, mais l'amplitude des différences de poids permet de confirmer les impressions recueillies lors des manipulations de l'animal et d'établir *a posteriori* le rythme des gestations. Ainsi les femelles 11 et 14 ont probablement eu 3 portées en 1983 et les femelles 19, 26 et 12 ont chacune mis bas au moins une fois.

Les variations les plus importantes observées chez ces individus permettent d'estimer l'investissement des femelles dans la reproduction entre 19 et 55 % de leur poids de base. Ces chiffres sont vraisemblablement inférieurs à la réalité, car les campagnols n'ont probablement été que rarement capturés lorsque leur poids était maximal ou minimal.

La Figure 32b présente la croissance pondérale des femelles apparues durant l'été 1983. Il s'agit de juvéniles nées sur le quadrat ou d'immigrantes. Aucun de ces campagnols n'excédait un poids de 73 g en automne et les animaux nés avant le mois de juin étaient plus lourds à fin octobre que ceux nés avant cette date. On notera un cas de gestation chez une femelle de 48 g, âgée de 5 à 6 semaines environ à la fin du mois de juin et dont le poids atteignait 90 g au piégeage suivant, soit une augmentation de 88 % et une croissance de 14 g/semaine. Les juvéniles capturés dès juillet montrent une croissance rapide, s'infléchissant brusquement en octobre autour de 60 g.

Les quelques rares femelles recapturées au printemps 1984 n'ont pas poursuivi leur croissance durant l'hiver et leur poids se situait toujours entre 60 et 73 g.

La Figure 33a montre que les mâles de la cohorte d'automne 1982 ont atteint leur poids adulte durant l'hiver, période durant laquelle les subadultes pesant moins de 65 g ont manifesté un taux de croissance compris entre 1.3 et 2.0 g/semaine, alors que celui des adultes a varié entre 0.3 et 0.9.

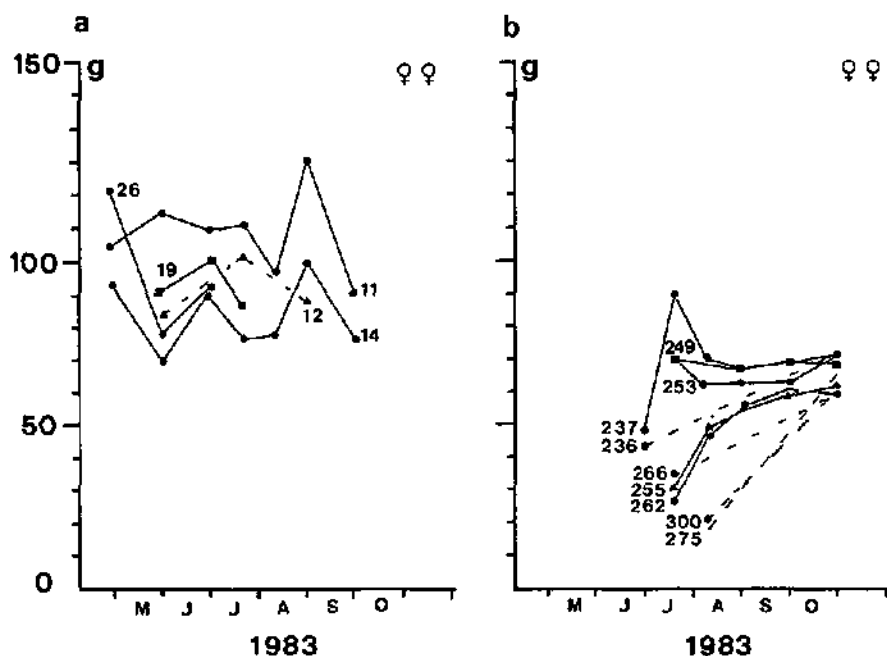
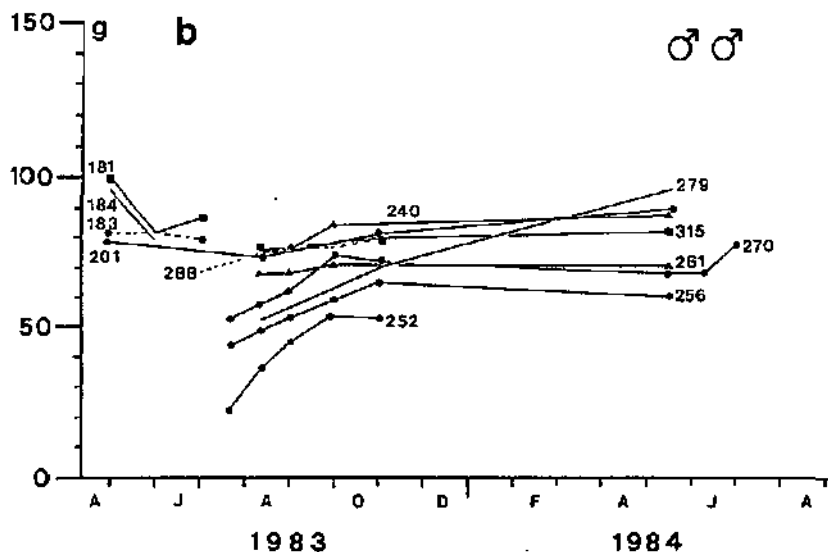
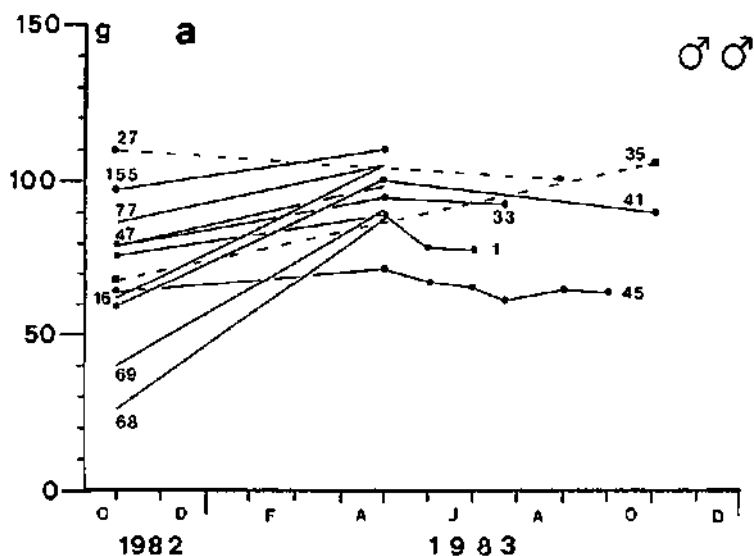


Figure 32

Exemples de variation de poids chez les femelles. Quadrat, 1983.

- a) Individus adultes de la cohorte d'automne 1982
- b) Individus juvéniles ou immigrants des cohortes de printemps et d'été 1983.



**Figure 33** Exemples de variation de poids chez les mâles du quadrat et du transect, 1982-1984.

a) Cohorte d'automne 1982

b) Cohortes du printemps et de l'été 1983.

L'individu 45, dont le poids a oscillé entre 60 et 70 g était un animal adulte d'une taille nettement inférieure à celle de ses congénères. Ayant émigré du transect vers le quadrat en mai 83, ce campagnol s'y est maintenu durant toute la saison de reproduction, son domaine vital recouvrant celui d'une ou deux femelles suivant les circonstances. Bien que la paternité ne puisse être établie de manière certaine chez les campagnols, cet individu est le seul mâle qui ait présenté un succès reproductif établi et manifeste durant cette étude. Il est probablement le père des individus 255 et 262 (Fig. 33a) et 261 (Fig. 32b) qui ont survécu jusqu'au printemps 1984 et dont le poids adulte n'excédait pas 70 g. Cette observation plaide en faveur d'une transmission génétique de la taille chez ces campagnols et d'une sélection en faveur des petits individus durant les périodes de faibles effectifs.

De plus, ces individus de petite taille montrent à quel point il est arbitraire de fonder une estimation de l'âge sur le seul critère pondéral. Dans d'autres cas, durant la saison de reproduction 1983, certains subadultes identifiés à leur pelage, pesaient au contraire plus de 65 g.

La diminution de poids relevée en mai 1983 est illustrée par les individus mâles 1 et 45 (Fig. 33a), ainsi que 181 et 184 (Fig. 33b).

Sur ce dernier diagramme, où l'évolution pondérale des juvéniles des cohortes de 1983 est représentée, on observe les mêmes caractéristiques de croissance que chez les femelles (Fig. 32b), soit un infléchissement en octobre, ainsi qu'une croissance hivernale relativement faible. A l'exception de l'animal 279, le poids des mâles est demeuré compris entre 60 et 80 g durant l'hiver 1983-84.

## FECONDITE DE LA POPULATION

Lors des pléageages par CMR et des dissections des campagnols pris à la pince, l'état reproductif des animaux a été examiné, dans le but d'estimer la fécondité et la fertilité de la population au cours du cycle d'abondance.

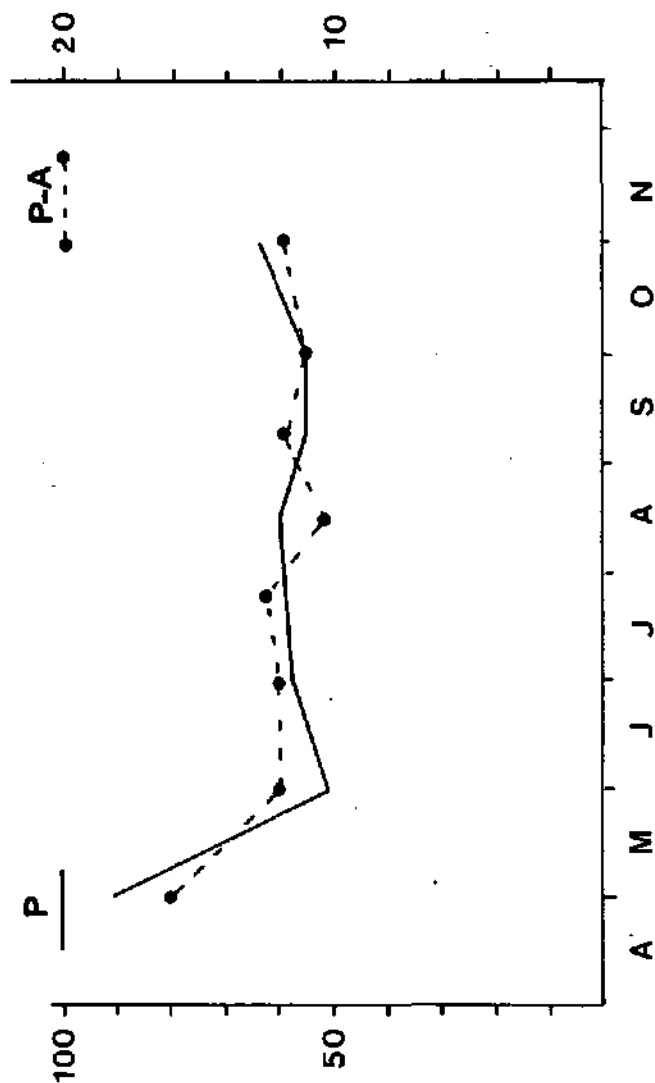
### a) Mâles

Il est difficile d'établir un diagnostic différencié pour les mâles chez lesquels, dès l'âge de deux mois les vésicules séminales sont pleines et dont les testicules se trouvent en position scrotale. La mesure de la distance entre la papille urinaire et l'anus (P-A), que Woodall (1982) présente comme un bon critère de fertilité chez Arvicola terrestris, s'est révélée décevante.

En effet, ce caractère montre dans toutes les populations étudiées une relation étroite avec la taille de l'animal. De l'automne 1982 à fin 1983, le coefficient de corrélation entre le poids de l'animal et la distance P-A a varié entre 0.74 et 0.95, étant toujours significatif à  $p < 0.001$ .

Woodall (1982), ayant observé une diminution sensible de ce caractère en août 1975 et 1976 dans une population de la forme aquatique des bords de la Tamise, en avait conclu que ce phénomène annonçait la fin de la saison de reproduction. Bien qu'il ait constaté et mentionné l'existence d'une corrélation entre le poids et la distance P-A, il n'en n'a pas tenu compte dans l'interprétation de ses résultats et a omis de préciser que la baisse observée coïncidait exactement avec la disparition massive des individus de poids élevé de la cohorte de l'an précédent et l'entrée dans la population des jeunes de l'année, détails qui figurent pourtant dans un travail antérieur (Woodall 1978).

Aux Cluds, la population du quadrat a montré une évolution semblable à celle décrite par Woodall. Ces résultats sont présentés sur la Figure 34, où le poids moyen a également été reporté. La corrélation entre les deux courbes est évidente et statistiquement assurée ( $r = 0.86$ ,  $ddl = 6$ ,  $p(0.01)$ ). Aussi ai-je admis que la distance P-A ne constitue pas un critère utilisable et renoncé à toute conjecture visant à caractériser l'état reproductif des individus de sexe mâle.



**Figure 34** Corrélation entre l'évolution du poids moyen et la distance entre l'anus et la papille urinaire (P-A). Les Cludus, population mâle du quadrat en 1983.

P = Poids moyen en g  
P-A = Distance moyenne en mm.

TABLEAU 12 Fécondité de la population des Cluads entre 1982 et 1986.  
Données de CMR et de piégeage à la pince.

| Pince + CMR |    |    |      | Pince |      | CMR        |       | CMR        |         |
|-------------|----|----|------|-------|------|------------|-------|------------|---------|
| DATE        | N  | R  | N/R  | Fg    | Fd   | Ns ± es    | Extr  | Nj ± es    | Extr Np |
| P-1982      | 14 | 13 | 0.93 | 2     | (9)  | 4.0 ± 0.00 | (4-4) | -          | -       |
| A-1982      | 96 | 46 | 0.48 | 2     | (13) | 2.5 ± 1.50 | (1-4) | 4.2 ± 0.49 | (3-6) 5 |
| P-1983      | 74 | 64 | 0.86 | 28    | (46) | 4.9 ± 0.27 | (3-8) | 3.5 ± 0.65 | (2-5) 4 |
| E-1983      | 31 | 25 | 0.81 | 0     | (1)  | -          | -     | 3.3 ± 0.41 | (2-5) 8 |
| A-1983      | 72 | 34 | 0.47 | 1     | (24) | 4.0        | -     | 3.0 ± 0.41 | (2-4) 4 |
| P-1984      | 21 | 14 | 0.67 | 2     | (14) | 5.5 ± 0.50 | (5-6) | 3.6 ± 0.36 | (2-5) 7 |
| E-1984      | 25 | 15 | 0.60 | -     | (0)  | -          | -     | 2.4 ± 0.75 | (1-5) 5 |
| A-1984      | 8  | 5  | 0.75 | -     | (0)  | -          | -     | -          | 0       |
| 1985        | 3  | 3  | 1.00 | -     | (0)  | -          | -     | -          | 0       |
| P-1986      | 3  | 3  | 1.00 | -     | (0)  | -          | -     | -          | 0       |
| E-1986      | 22 | 18 | 0.82 | -     | (0)  | -          | -     | 5.2 ± 0.86 | (3-8) 5 |
| A-1986      | 14 | 14 | 1.00 | -     | (0)  | -          | -     | 3.0        | -       |

N : Nombre de femelles capturées  
R : Nombre de femelles en état de reproduction ou sexuellement actives  
N/R : Proportion de femelles sexuellement actives  
Nj : Nombre de juvéniles par portée  
Ns : Nombre de subadultes par portée

Fg : Nombre de femelles gravides capturées à la pince  
Fd : Nombre de femelle disséquées  
Ns ± es, Extr : Nombre moyen d'embryons par femelle gravide ± erreur-type, et valeurs extrêmes  
Np : Nombre de portées examinées

## b) Femelles

Les femelles, en revanche, offrent un grand nombre d'indices permettant de qualifier leur état reproductif. L'orifice vaginal et les mamelles ont été examinés sur les animaux capturés par CMR ainsi que l'utérus chez les campagnols pris à la pince.

Comme il n'est pas possible de déterminer avec certitude sur les animaux vivants lesquels d'entre eux participent effectivement à la reproduction, j'ai plutôt tenté de déterminer quelle fraction de la population était susceptible de le faire. En plus des cas de gestation et d'allaitement évidents, un orifice perforé ou la présence d'un bouchon vaginal, impliquant une copulation récente, ont été considérés comme des indications de reproduction possible.

Les observations réalisées sur les jeunes femelles recapturées durant plusieurs sessions ont montré que les mamelles ne se développent pas avant la première gestation. Les dissections ont d'ailleurs confirmé que les subadultes aux mamelles gonflées étaient gravides ou que tout au moins leur utérus était plus développé que chez les autres individus de cette classe d'âge, témoignant ainsi d'une activité reproductrice.

Pour les individus capturés à la pince, les embryons ont été dénombrés chez les femelles gravides et la présence de cicatrices placentaires, indices d'une gestation antérieure, a également été retenue comme critère de reproduction.

La taille des portées a été estimée d'une part, sur la base du nombre d'embryons par femelle gestante et d'autre part, d'après le nombre de juvéniles et/ou de subadultes capturés par CMR dans les domaines vitaux de femelles isolées ou de couples bien établis. Les jeunes individus seuls ont été considérés comme des animaux en dispersion et n'ont pas été pris en compte dans ces estimations.

Les données ont été regroupées et analysées par saison et sont présentées au Tableau 12. On constate que la fraction reproductrice de la population (R/N) est élevée en toute saison et n'est inférieure à 50 % qu'en automne 1982 et 1983, soit au début de la pause hivernale. L'année du déclin, soit 1984, se caractérise par des taux de printemps et d'été peu élevés, alors que dès 1985 presque toutes les femelles capturées montrent des signes d'activité reproductrice.

Les piégeages à la pince réalisés par le SZV ont été menés irrégulièrement de 1982 à 1984, date à laquelle ils ont été abandonnés. Ces données sont présentées à titre indicatif et peuvent être comparées avec les données de CMR. On remarque en particulier que la proportion de femelles gravides est en général assez faible, sauf au

printemps 1983, 61 % des femelles étant gestantes à cette date. En fin de saison de reproduction, la taille des portées montre une diminution, le nombre d'embryons étant compris entre 1 et 4 pour une moyenne de 3 sur les 3 cas recensés en automne, alors qu'elle est de 5 au printemps, les extrêmes étant compris entre 3 et 8 pour les 32 cas étudiés. Ces observations recoupent celles de Morel (1981), qui cependant n'avait pas détecté de portées supérieures à 7.

La comparaison avec la taille des portées déduites des données de CMR, révèle des moyennes en général inférieures aux estimations basées sur le décompte des embryons. Diverses causes sont à l'origine des écarts enregistrés. D'une part, la mortalité post-natale et la prédation s'ajoutent à une possible résorption d'embryons soupçonnée par Morel (1981) et d'autre part, une fraction des juvéniles peut avoir échappé aux piégeages, les individus de cette classe d'âge étant capturés un peu moins fréquemment que les autres (Airoldi 1978). De plus, certains d'entre eux peuvent avoir quitté le domaine vital de leurs parents avant le piégeage, la dispersion intervenant dès l'âge d'un mois, soit à 30 g environ, chez les plus précoces. En automne 1982, l'écart observé montre des portées plus grandes pour les données de CMR. Cependant, la moyenne pour les piégeages à la pince est basée sur deux individus seulement qui ont été capturés en fin de saison de reproduction, c'est-à-dire qu'il s'est écoulé plus d'un mois entre la conception des juvéniles capturés sur le terrain et celle des embryons dénombrés chez les deux femelles prises à la pince.

La taille des portées de subadultes est plus faible que celles des juvéniles, car une fraction importante des animaux a déjà quitté le domaine natal.

On détecte, dans les données de CMR, une diminution de la taille des portées, qui passe de 4.2 à 2.4 entre la phase de pic et le déclin. La valeur de l'automne 1983 est intermédiaire. Dès l'amorce de la période de croissance, en revanche, le nombre de jeunes par portée augmente brusquement à plus de 5 en été 1986. 8 juvéniles ayant été capturés dans un cas. La taille des portées de 1986 est significativement différente de celles de 1983 et 1984 regroupées ( $t = 2.69$ ,  $ndf = 18$ ,  $p < 0.02$ ). Ainsi, il existe une corrélation entre les phases du cycle d'abondance pluriannuel et la fécondité de la population. La proportion de femelles susceptibles de se reproduire et la taille des portées sont minimales durant le déclin et maximales en période de croissance ou de forte densité.

Cette affirmation est confirmée par un certain nombre de particularités relevées lors des piégeages et des dissections. Ainsi en été 1982, deux femelles de 62 et 64 g

présentaient respectivement 10 et 6 cicatrices placentaires. En automne de la même année, deux individus de 60 g, porteurs, l'un de 4 cicatrices et le second d'un embryon, attestaient de la reproduction chez de jeunes animaux, tout comme une femelle de 54 g aux mamelles déjà bien développées.

Au printemps 1983, une femelle subadulte portait déjà trois embryons et pesait 50 g, progéniture comprise. Deux individus de 54 et 57 g présentaient un orifice vaginal perforé et des mamelles gonflées. Deux cas similaires ont été recensés durant l'été, ainsi que deux autres en automne 1983.

Dès le déclin et jusqu'au printemps 1986, aucun cas de reproduction précoce n'a plus été décelé. En été 1986, en revanche, toutes les femelles juvéniles et subadultes dont le poids excédait 30 g, soit 12 individus, présentaient des mamelles gonflées et trois d'entre elles un vagin perforé. La situation était identique en automne pour 5 femelles pesant entre 32 et 60 g, ces observations attestant de l'intensification de la reproduction au début de la phase de croissance.

## GLANDES LATÉRALES

---

### INTRODUCTION

Parmi les nombreuses glandes sébacées dont disposent les rongeurs (Müller-Schwarze 1983), celles qui se développent sur les flancs du Campagnol terrestre sont sans doute les plus spectaculaires. De forme ovale, elles sont situées au niveau de la première vertèbre lombaire et peuvent atteindre une surface de plusieurs dizaines de mm<sup>2</sup>.

La morphologie et le mode de sécrétion de ces organes ont été décrits par Vrtis (1930a, 1930b), puis par Stoddart (1972). Ce dernier a montré chez la forme aquatique britannique que le développement de la glande et l'activité sécrétrice sont contrôlés par le taux de testostérone et que le niveau maximal est atteint chez les mâles durant la saison de reproduction. Stoddart considère qu'elles ont un rôle important dans la défense et le maintien du territoire et que les substances odorantes qu'elles contiennent sont analogues aux phéromones décrites chez les insectes (Stoddart 1974, 1980). L'analyse chimique révèle une composition complexe, plus de 36 pics d'élution ayant été détectés par chromatographie (Stoddart & al. 1975, Stoddart 1977). Des différences entre les sexes, entre familles et entre régions ont été mises en évidence par ces auteurs qui suggèrent qu'il existe une odeur commune aux individus qui vivent ensemble.

De telles glandes existent également chez plusieurs Microtus (Müller-Schwarze 1983, Carleton 1985) et chez les hamsters des genres Cricetus (Vrtis 1930c) et Mesocricetus (Johnston 1985). Divers aspects du comportement olfactif de C. cricetus ont été décrits par Eibl-Eibesfeldt (1953), mais, à cet égard, c'est le hamster doré, Mesocricetus auratus, qui est le mieux connu (Johnston 1985). Des capacités de discrimination entre des extraits de glande provenant de sujets différents ont été mises en évidence dans ce taxon et indiquent qu'une reconnaissance individuelle est possible (Johnston & Rasmussen 1984, Huck et al. 1985).

Le comportement de marquage a été bien étudié et il diffère sensiblement entre les hamsters et les campagnols. Les premiers déposent leurs marques odorantes par simple frottement de la glande contre le substrat, alors que les seconds marquent sur le sol avec leurs pattes postérieures qu'ils ont préalablement imprégnées de phéromone par grattage de l'organe. Ce comportement a été décrit par Frank (1956) chez la forme aquatique du Campagnol terrestre

sous le nom de "Markierungstrommel", car l'animal tambourine sur le sol alternativement avec ses deux pattes lorsqu'il effectue son marquage. Jannett & Jannett (1974) rapportent, sous le terme de "drum-marking", un comportement identique chez un campagnol nord-américain, M. richardsoni et proposent pour cette raison de le classer dans le genre Arvicola.

On note également chez A. t. scherman l'existence de telles glandes. Lors d'un travail antérieur (Saucy 1981), il m'a paru qu'il y avait de grandes différences de développement de ces organes d'une population à l'autre. Comme leur rôle intervient dans la défense du territoire et que leur activité dépend de facteurs hormonaux, il m'a semblé intéressant d'en suivre l'évolution au cours d'un cycle. Cet aspect n'a jamais été étudié, si ce n'est par Morel (comm. pers.) dont les données, non-publiées, ont été intégrées et analysées dans ce travail.

#### ANALYSE DES DONNEES

Les dimensions, longueur et largeur, de la glande située sur le flanc droit ont été mesurées au demi-millimètre chez les individus de toutes les populations. L'importance de la sécrétion sur l'organe a été évaluée grossièrement en 3 catégories, soit sécrétions inexistantes, faibles ou abondantes. Le contour exact de la glande latérale n'est pas toujours aisé à discerner extérieurement, alors que sur la face interne de la peau ses limites sont bien visibles. Pour comparaison avec les données de terrain, les dimensions des organes droits et gauches ont été mesurées sur les deux faces lors de la dissection de sujets piégés à la pince.

Dans le but de combiner les deux paramètres mesurés en une seule valeur, la surface a été assimilée à une ellipse dont la longueur et la largeur constituent les axes. Cette opération met en exergue les animaux aux organes particulièrement développés, mais provoque un biais sur la distribution des données. En effet, la multiplication des deux paramètres mesurés, qui isolément présentent une distribution normale, se traduit par une distribution asymétrique. Afin de respecter les conditions d'application des statistiques paramétriques, les données ont été normalisées en prenant la racine carrée de la surface de la glande. Ce nouveau paramètre,  $\sqrt{S}$ , suit une distribution normale et peut être soumis à des comparaisons de moyennes par le test de Student.

Dans la présentation des résultats, lorsque des données récoltées par CMR ou par piégeage à la pince ont été

cumulées, seules les dimensions externes de la glande droite ont été retenues.

## RESULTATS

Comme il a été dit plus haut, de grandes variations existent entre les populations et divers facteurs susceptibles de les expliquer ont été mis en évidence. C'est pourquoi une analyse biométrique globale n'a pas été réalisée. Les dimensions des glandes varient en effet avec l'âge, le poids, la saison, la densité, la phase du cycle, et j'ai préféré illustrer ces divers aspects par des exemples représentatifs, avant de tenter une synthèse.

### Fiabilité des mesures

Les comparaisons entre les mensurations internes et externes des glandes latérales droites et gauches ont été réalisées à l'aide de tests de Student pour des observations paires, car les dimensions mesurées sur un même animal sont liées.

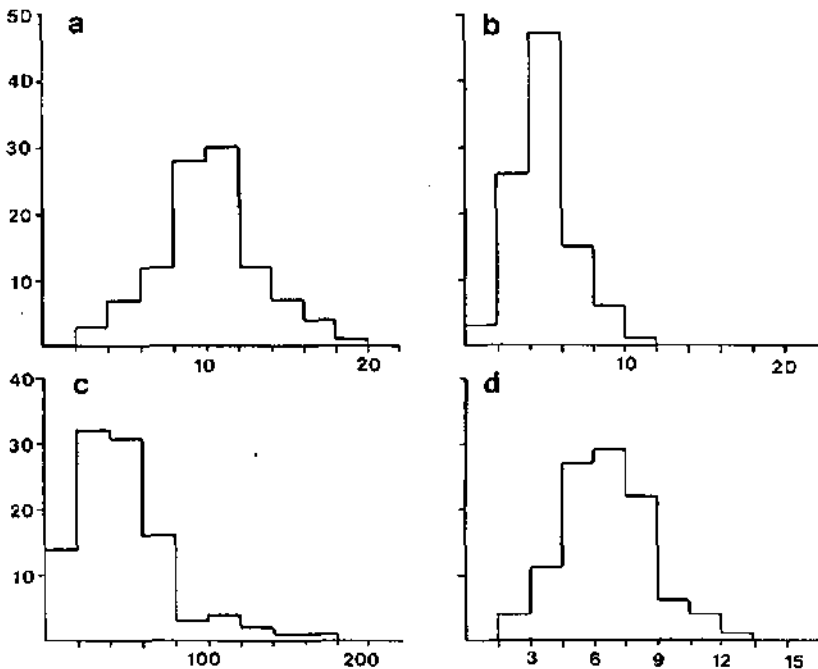
Cette analyse met en évidence une différence significative entre les mesures externes et internes, aussi bien à droite qu'à gauche et montre que l'aire délimitée par la glande sur la face interne est supérieure à la surface externe de sécrétion. Les différences observées sont en moyenne inférieures sur la face externe de  $0.6 \pm 0.09$  mm en longueur et de  $1.0 \pm 0.07$  mm en largeur et sont significativement assurées ( $p < 0.001$  à droite comme à gauche pour les deux caractères). Les répercussions sont en moyenne de  $10.2 \pm 0.7$  mm<sup>2</sup> sur la surface et de  $0.8 \pm 0.05$  mm sur sa racine carrée.

Dans quelques cas, les différences entre les mesures de droite et de gauche se sont révélées significatives au seuil de 5 %. Cependant ces déviations ne varient pas toujours dans le même sens et n'excèdent jamais 0.3 mm, alors que la précision de la mesure est de l'ordre du  $\frac{1}{2}$  mm. Elles constituent probablement un artefact dû au grand nombre de données (159) et à la sensibilité du test.

Dans l'ensemble, ces différences, bien que statistiquement significatives, sont donc de peu d'ampleur et permettent d'affirmer que les mesures effectuées extérieurement sur l'animal, sont représentatives de l'état de développement de l'organe latéral.

## DISPERSION DES MESURES DANS UNE POPULATION ADULTE

La Figure 35 présente un exemple caractéristique de distribution des mesures de la glande en période de reproduction. Il s'agit de la population du printemps 1983 aux Cluds, constituée essentiellement d'individus adultes et ayant hiverné. Dans cette population, les dimensions de la glande vont de 3 à 19 mm en longueur et de 1 à 11 mm en largeur, pour des moyennes respectives de  $10.4 \pm 0.3$  et  $5.3 \pm 0.2$  mm,  $N = 104$ . La surface moyenne vaut  $47.4 \pm 2.1$  et s'étend de 2 à 172 mm<sup>2</sup>, alors que  $\sqrt{S}$  vaut  $6.6 \pm 0.2$  et varie entre 1.5 et 13.5 mm.



**Figure 35**

Dimensions des glandes latérales dans une population adulte. Les Cluds, transect, printemps 1983.

Distribution des valeurs pour quatre paramètres.

- a) Longueur en mm
- b) Largeur en mm
- c) Surface en mm<sup>2</sup>
- d)  $\sqrt{S}$

## INFLUENCE DE L'ÂGE ET DU POIDS

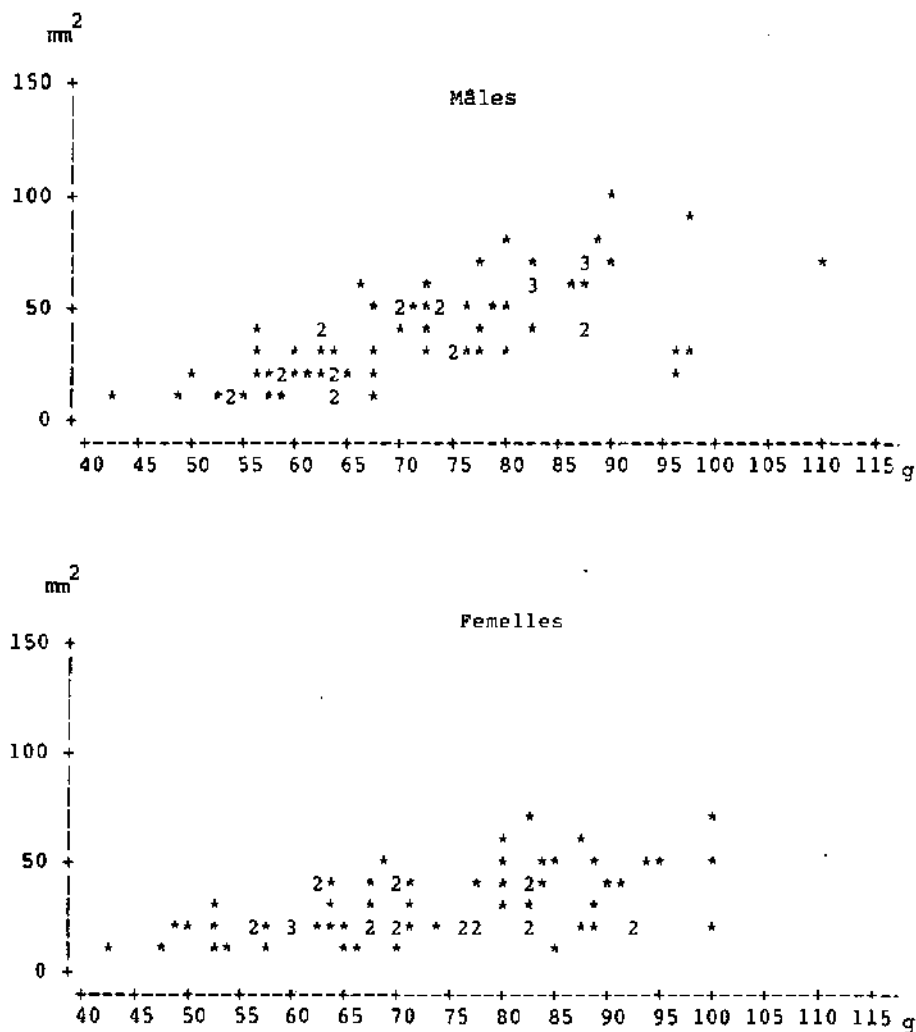
Les mensurations des glandes latérales ont permis de suivre l'apparition et l'évolution de ces organes en fonction de l'âge et du poids des campagnols. On peut admettre que le poids est proportionnel à l'âge entre 0 et 65 g.

Chez les jeunes animaux, lorsqu'elles sont apparentes, les glandes sont de très petite taille et les sécrétions sont souvent absentes jusqu'à deux ou trois mois. Au-delà de cette limite, rares sont les animaux qui ne présentent pas de sécrétion. Les individus chez lesquels aucun dessin de l'organe n'apparaissait à l'extérieur ont été analysés séparément.

La croissance de la glande se poursuit jusqu'à l'âge adulte et révèle une corrélation positive et significative avec la taille de l'animal comme l'indique la Figure 36 sur laquelle la surface de l'organe est représentée en fonction du poids. Ce diagramme correspond à la population des Cluds en automne 1982.

## DIMORPHISME SEXUEL

On remarque que les données de la Figure 36 sont très dispersées, indiquant que la taille de l'animal n'est pas le seul facteur déterminant les dimensions de l'organe latéral. En effet, certains campagnols de 90 g ou plus présentent des glandes dont les dimensions n'excèdent pas celles d'animaux de 50 g. La corrélation entre le poids et la surface de la glande explique environ 50 % des variations chez les mâles ( $r^2 = 0.50$ ) et seulement 34 % chez les femelles ( $r^2 = 0.34$ ). Les valeurs ont été indiquées séparément pour les mâles et les femelles, car les dimensions de la glande latérale montrent un dimorphisme sexuel. En effet, aussi bien la longueur que la largeur et par conséquent  $\sqrt{S}$  sont significativement plus élevées chez les mâles. Dans le cas de la population d'automne 1982, présentée ici, les valeurs moyennes de ces trois paramètres valent respectivement 9.9, 4.5 et 5.9 chez les mâles et 8.9, 3.9 et 5.2 chez les femelles ( $p < 0.05$ , pour les trois comparaisons,  $N = 151$ ). L'effet est plus marqué encore si l'on ne tient compte que des adultes. Les valeurs de ces variables sont alors de 11.4, 5.4 et 6.9 pour les premiers et de 9.6, 4.2 et 5.6 pour les secondes ( $p < 0.001$  dans les trois cas,  $N = 99$ ). Dans cette population d'automne 1982, les pentes des droites de régression entre la surface et le poids sont également statistiquement différentes entre mâles et femelles ( $p < 0.001$ ).



**Figure 36** Relation entre la surface de la glande (en mm<sup>2</sup>) et le poids (en g) d'*A. t. scherman*. Les Cluds, transect, automne 1982. La présentation des valeurs met en évidence un dimorphisme sexuel.

L'existence d'un dimorphisme sexuel des glandes latérales a ensuite été recherchée dans toutes les populations pour lesquelles ce caractère a été étudié. Les données non publiées de Morel, récoltées de 1968 à 1970 dans le Jura vaudois et les Préalpes fribourgeoises (Morel 1981) ont également été intégrées à cette analyse. Une différence significative au seuil de 5 % a été retenue comme critère.

Des glandes latérales significativement plus grandes chez les mâles ont été trouvées dans la plupart des populations, soit aux Begnines (VD), à Bulle (FR) et à la Tour de Trême (FR) pour les données de Morel, ainsi qu'aux Cluds en 1982 et 1983 et à Flendruz (VD) en 1986. Dans les autres stations des Préalpes vaudoises prospectées en 1985 et 1986, la tendance a également été observée, mais n'est pas confirmée par les tests, probablement en raison du faible nombre de données.

L'absence de sécrétion de la glande dans la population des Cluds entre 1982 et 1986 a également été analysée en fonction du sexe. Le rapport entre les sexes étant équilibré dans cette localité, les différentes valeurs observées ont été comparées à la proportion théorique 50:50 par un test de  $\chi^2$ . L'analyse montre que l'absence de sécrétion est un caractère plus fréquent chez les femelles que chez les mâles, soit respectivement 77 et 51 cas ( $\chi^2 = 5.28$ , ddl = 1,  $p(0.05)$ ) et plus rare chez les adultes. Chez ces derniers, le dimorphisme est également très net, 4 mâles ayant été dénombrés pour 20 femelles ( $\chi^2 = 10.67$ , ddl = 1,  $p(0.001)$ ).

#### EVOLUTION DES GLANDES LATÉRALES AU COURS DU CYCLE PLURIANNUEL

La Figure 37 présente l'évolution des dimensions des glandes latérales des individus adultes (pesant plus de 64 g) mâles et femelles entre 1982 et 1986 aux Cluds. En raison du faible nombre de campagnols capturés en 1985 et au printemps 1986, les données des deux sexes ont été regroupées en un seul point dans ces deux cas.

On constate que dès l'amorce du déclin de la population en automne 1983, le dimorphisme s'atténue pour ne réapparaître qu'au début de la phase de croissance en été 1986. Les fluctuations de la population femelle sont de faible amplitude, alors que chez les mâles on observe des maxima plus marqués durant la saison de reproduction en 1983 et 1986.

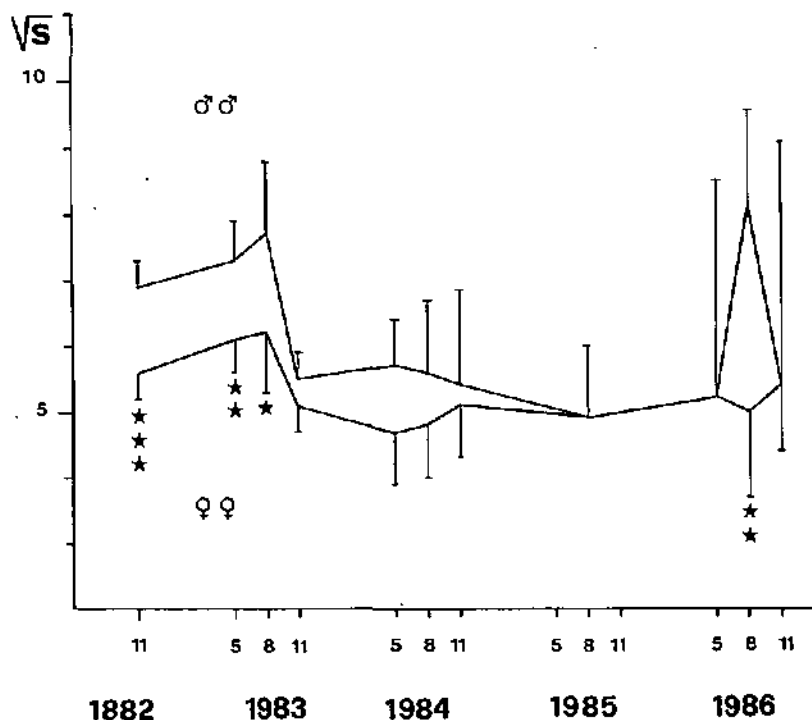


Figure 37

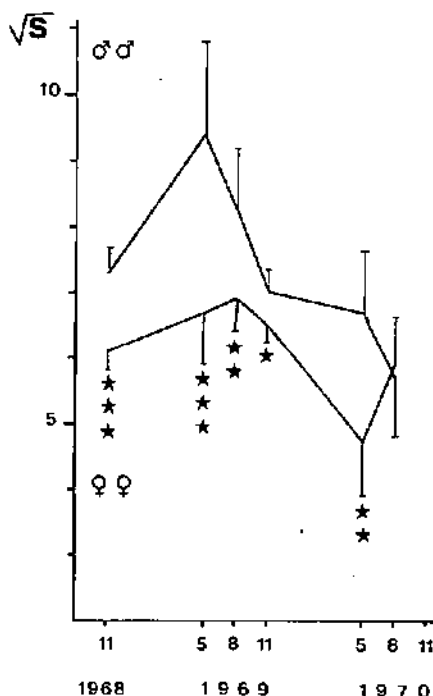
Evolution saisonnière des glandes latérales

Les courbes sont présentées séparément par sexe. Données de CMR et piégeage à la pince confondues. Barres verticales: intervalles de confiance à 95%. Les étoiles signalent un dimorphisme sexuel (test de Student).

\* :  $p < 0.05$ \*\* :  $p < 0.01$ \*\*\* :  $p < 0.001$

Cette chute suggère qu'il existe une relation entre la taille de l'organe latéral et la phase du cycle pluriannuel, les glandes étant plus développées en période de forte densité. Dans cette hypothèse, l'augmentation subite en 1986 annoncerait alors la phase de croissance.

Morel avait également observé une évolution similaire des dimensions des glandes latérales lors de son étude de population réalisée à Bulle de 1968 à 1972 (comm. pers.) et l'analyse de ses données est présentée sur la Figure 38. Rappelons que la population était en phase de croissance en 1968 et qu'elle a atteint son maximum en automne 1969, soit quelque 1400 ind/ha, avant de s'éteindre brutalement au printemps 1970 (Morel 1981). On constate que dans cette population, le dimorphisme s'est maintenu jusqu'au début du déclin. La chute s'amorce en hiver et se poursuit durant le printemps 1970, la glande présentant une surface d'environ 35 mm<sup>2</sup> chez les deux sexes en été.



**Figure 38** Evolution saisonnière des glandes latérales à Bulle, entre 1968 et 1970.

Données de Morel non publiées. Même légende que pour la Figure 37.

## VARIATIONS SAISONNIERES

Les variations de 1986 aux Cluds peuvent également s'interpréter comme un effet saisonnier, modulé en fonction de la phase du cycle. On constate, en effet, que les valeurs maximales sont atteintes en août, soit au milieu de la saison de reproduction (Fig. 37). A Bulle, les dimensions de la glande ont atteint leur maximum au début de la saison de reproduction chez les mâles adultes (Fig. 38). Les données recueillies par Morel entre 1968 et 1970 dans la Combe des Begnines ne sont pas présentées, mais elles montrent la même tendance.

La Figure 39a présente l'évolution de la surface de la glande pour la population adulte du quadrat durant la saison de reproduction 1983. Bien que le dimorphisme soit également présent entre mâles et femelles, en aucun cas la différence n'est statistiquement significative au seuil de 5 %, les nombres étant faibles. Après le maximum de juillet, la surface moyenne de la glande chute aux alentours de 30 mm<sup>2</sup> dans la population mâle et rejoint la valeur moyenne des femelles. La diminution temporaire observée en mai est due à la disparition d'individus âgés, alors qu'en automne la baisse observée correspond à une réelle diminution de l'organe, comme l'indique la Figure 39b, qui illustre quelques cas d'individus suivis durant cette période.

## DENSITE ET GLANDES LATERALES

L'hypothèse d'une relation entre la taille des glandes latérales et la phase du cycle suggérée par l'étude des Cluds a été confortée par les piégeages réalisés dans les populations des Préalpes en 1985 et 1986, les dimensions observées étant systématiquement plus élevées lorsque la densité était forte.

Cette hypothèse a été vérifiée par une analyse de régression entre la racine carrée de surface moyenne de la glande et la densité de Campagnols terrestres à l'hectare. Pour cette étude, les dimensions des glandes latérales des mâles et des femelles adultes, c'est-à-dire ceux les individus pesant 65 g ou plus, ont été retenus et regroupés. Cette opération a pour conséquence d'atténuer l'effet saisonnier observé chez les mâles en été et de tenir compte des femelles dont les glandes se révèlent également plus développées en période de forte densité (Fig. 37 et 38).

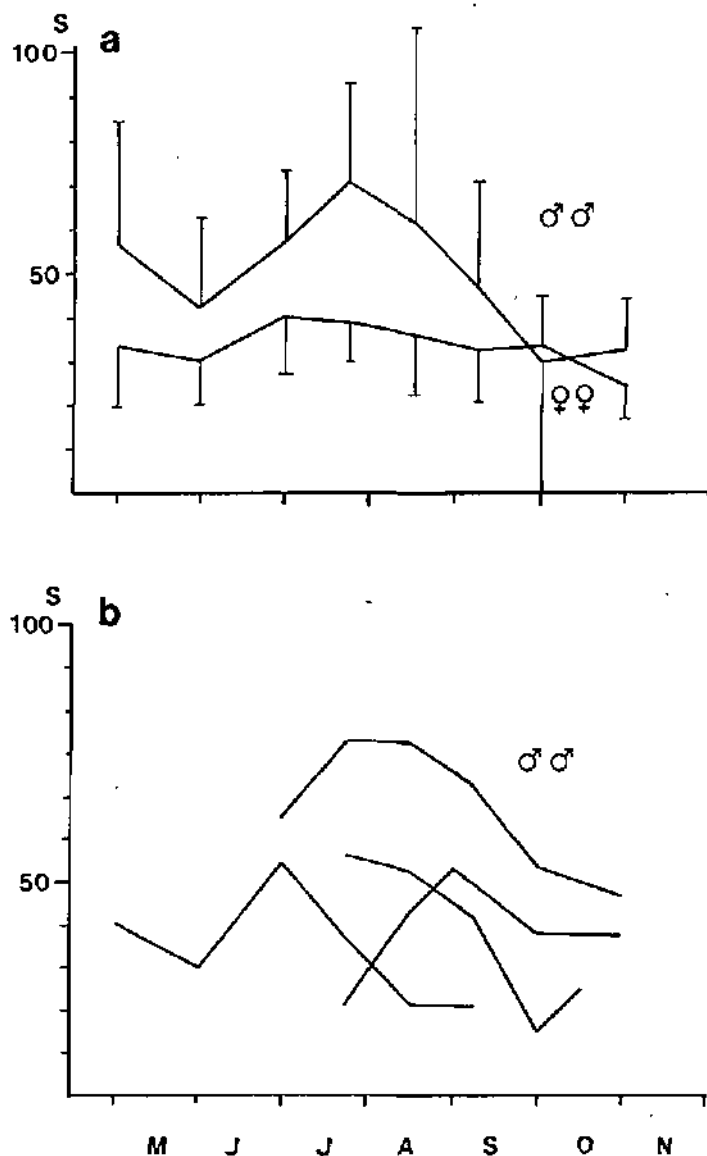


Figure 39

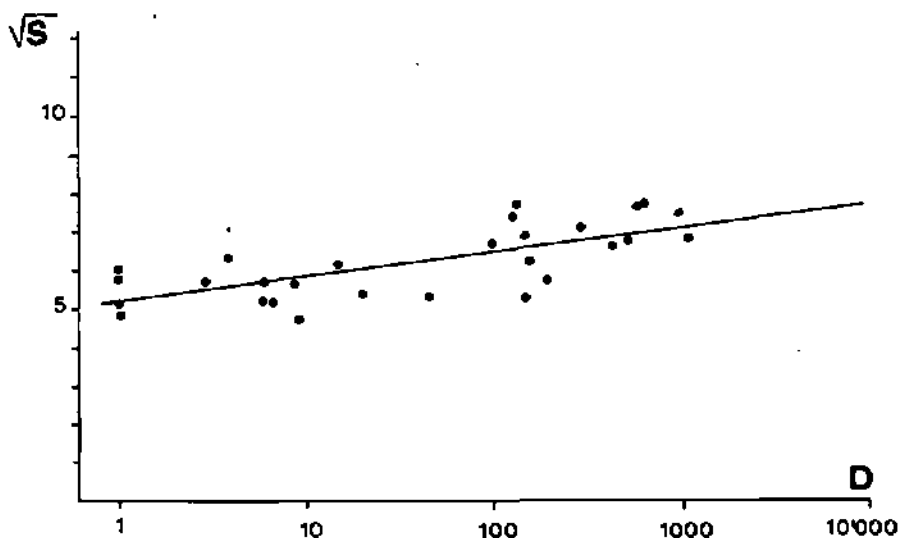
Evolution des glandes latérales de la population du quadrat, Les Cluds, 1983.

a) Population totale par sexe

b) Exemples individuels

S : surface de la glande en mm<sup>2</sup>

Les données saisonnières de la population des Cluds, celles provenant des autres localités où des piégeages ont été réalisés au cours de ce travail, ainsi que celles pour lesquelles Morel donne une estimation de la densité ont été rassemblées, permettant ainsi de réunir 29 valeurs moyennes. Une corrélation significative a été mise en évidence entre  $\sqrt{S}$  et le logarithme de la densité ( $r = 0.73$ ,  $ddl = 27$ ,  $p < 0.001$ ). La Figure 40 présente la droite de régression dont l'ordonnée à l'origine vaut 5.20 et la pente 0.66, cette dernière étant statistiquement différente d'une pente nulle ( $p < 0.001$ ).



**Figure 40** Relation entre le développement des glandes latérales et la densité.

Chaque point correspond à la valeur saisonnière moyenne de la fraction adulte. Les données récoltées au cours de cette étude, et par Morel dans le Jura et les Préalpes ont été regroupées.

D : Densité en ind./ha

## MODELE GLOBAL DE LA VARIABILITE DES GLANDES LATERALES

L'analyse qualitative présentée ci-dessus a permis de mettre en évidence 4 facteurs susceptibles d'influencer les dimensions des glandes latérales. Il s'agit du poids, qui dans une certaine mesure reflète l'âge, du sexe, de la saison et du logarithme de la densité. Ces paramètres ne sont malheureusement pas indépendants les uns des autres. En effet, le poids moyen a tendance à augmenter avec la densité, alors que l'effet saisonnier semble modulé par la densité ou la phase du cycle. C'est pourquoi une analyse globale intégrant ces quatre facteurs simultanément a été effectuée. Toutes les données disponibles ont été rassemblées, soit au total 1479 observations.

En premier lieu, une régression multiple a permis de prendre en compte les variables continues, soit la densité et le poids, à condition que leur effet sur  $\sqrt{S}$  soit significatif à 5 %. Puis, les effets de la saison et du sexe ont été intégrés lors d'une analyse de variance.

Il en résulte un modèle croisé d'analyse de variance avec covariables, dont l'énoncé est le suivant :

$$\sqrt{S} = \alpha \cdot \text{Poids} + \beta \cdot \log D + \gamma_i + \delta_j + v_{i,j} + u$$

avec :

$\alpha$  : coefficient de régression multiple  
correspondant à l'effet du poids

$\beta$  : coefficient de régression multiple  
correspondant à l'effet de la densité

Poids: poids (1ère covariable)

logD : logarithme base 10 de la densité  
(2ème covariable)

$u$  : constante

$\gamma_i$  : effet du sexe,  $i = 1$ : mâles  
2: femelles

$\delta_j$  : effet de la saison  $j = 1$ : printemps  
2: été  
3: automne

$v_{i,j}$  : effet croisé du sexe et de la saison  
avec  $i = 1, 2$   
 $j = 1, 2, 3$

Les résultats globaux de l'analyse et les valeurs estimées pour ces paramètres sont présentés dans les Tableaux 13 et 14. On constate que la première étape explique à elle seule 46 % de la variabilité des données et que le modèle dans son ensemble atteint la proportion de 53.3 % de variance expliquée. Le poids vient en première position au cours de la régression et contribue pour 43.4 %. Il s'agit donc du facteur primordial. La densité n'intervient qu'en deuxième lieu et, si elle n'ajoute que 2.7 % au total précédent, son effet est statistiquement assuré à 5 %, sinon cette variable aurait été rejetée lors de la régression.

TABLEAU 13 Valeurs des paramètres du modèle d'analyse de la variation des glandes latérales.

|                   |                    |                   |                   |
|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| $\alpha = 0.0544$ | $\delta_1 = -0.24$ | $v_{1,1} = 0.36$  | $v_{2,1} = -0.31$ |
| $\beta = 0.3772$  | $\delta_2 = 0.41$  | $v_{1,2} = 0.14$  | $v_{2,2} = -0.14$ |
| $\mu = 0.92$      | $\delta_3 = -0.13$ | $v_{1,3} = -0.17$ | $v_{2,3} = 0.15$  |
| $\gamma_1 = 0.41$ | $\gamma_2 = -0.38$ |                   |                   |

TABLEAU 14 Variabilité des glandes latérales. Résultats globaux du modèle croisé d'analyse de variance avec covariables.

| Analyse                          | Facteur                                    | % de la somme des carrés des écarts expliqués |
|----------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Régression multiple              | Poids                                      | 43.3                                          |
|                                  | Poids + log. de la densité                 | 46.0                                          |
| Régression + Analyse de variance | Poids + log. de la densité + Sexe + Saison | 53.3                                          |

## ALBINISME PARTIEL

### INTRODUCTION

L'apparition de cas d'albinisme partiel dans la plupart des populations des formes aquatiques et fouisseuses du Campagnol terrestre, constitue une des particularités de l'espèce, phénomène décrit par Corbet (1964) et dont Stoddart (1970b) a présenté une étude comparative réalisée sur du matériel de collection provenant de 47 localités d'Europe et d'Asie. Ce dernier auteur s'est particulièrement intéressé à rechercher les cas d'albinisme affectant l'extrémité de la queue, répandus dans les populations britanniques, mais rapporte également l'existence de taches ou de touffes de poils blancs sur le museau ou la nuque. Il souligne en outre que les cas d'albinisme partiel sont plus fréquents en Grande-Bretagne que sur le continent.

Cependant, à part une étude montrant un taux d'albinisme partiel de 5.9 % en automne 1980 à la Vallée de Joux (VD) (Saucy 1981, Saucy & Meylan 1987), il n'existe aucune information concernant la fréquence de ce caractère dans les populations sauvages de la forme fouisseuse.

### RESULTATS

Lors de leur marquage, les animaux ont été examinés et la présence et la position d'éventuelles manifestations d'albinisme ont été enregistrées dans toutes les localités où des piégeages ont été effectués.

Il s'agit dans la plupart des cas de touffes de poils sur la nuque ou/et d'une étroite bande blanche affectant la lèvre inférieure, dont la surface peut atteindre 1 à 2 cm<sup>2</sup>. Les cas affectant l'extrémité de la queue sont les moins fréquents. A Rougemont (VD), un animal au pelage parsemé de touffes blanches a été capturé et maintenu en captivité. Au cours du temps sa robe est devenue de plus en plus claire, des poils sans mélanine apparaissant sur l'ensemble du corps. Beaucoup plus rares sont les cas d'albinisme total. Quelques-uns ont été rencontrés dans les Préalpes fribourgeoises lors de la dernière pullulation ayant affecté cette région, soit en 1980-82 (Fasel comm. pers.). Un individu à la fourrure totalement blanche, mais aux yeux noirs a été gardé en captivité au SZV durant plusieurs mois (Meylan comm. pers.), alors qu'un véritable albinos aux yeux rouges figure dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Fribourg.

A l'exception de la station de la Comballaz, où aucun cas d'albinisme partiel n'a été enregistré, ce caractère a été rencontré en proportions diverses dans toutes les populations. Ainsi aux Ciermes-Picat, 14.3 % (6 sur 42) des individus étaient affectés, 4.8 % à Solepra (1 sur 21), 3.7 % à Rougemont (2 sur 54) et 5.6 % à Flendruz (2 sur 36),

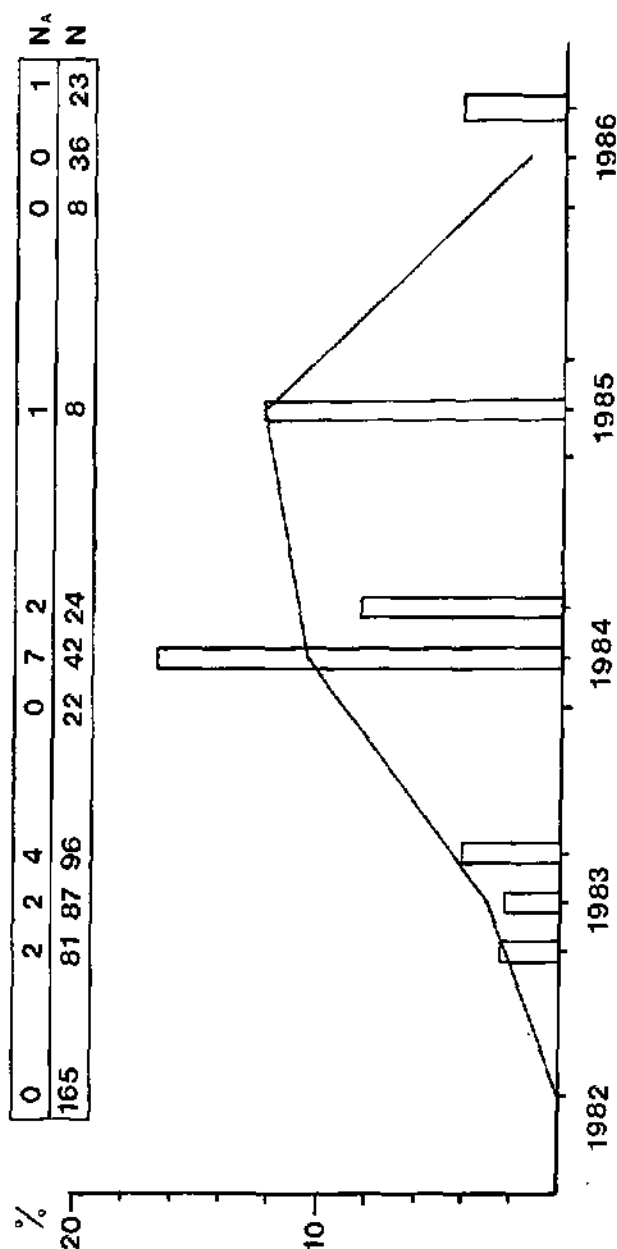


Figure 41

Evolution du taux d'albinisme partiel sur la prairie des Cluds entre 1982 et 1986.

Barres verticales : Valeurs saisonnières

Courbe : Moyenne annuelle

Le nombre d'observations est indiqué

N : Effectif de la population

Na : Nombre d'individus présentant une marque d'albinisme.

alors qu'aux Cluds entre le début et la fin de l'étude le taux moyen s'est élevé à 3.3 % (16 sur 483). En regroupant toutes les données accumulées depuis 1980, 31 cas ont été recensés sur un total de 794 individus différents dans 7 localités, soit un taux d'apparition moyen de 4 % environ.

L'évolution au cours du temps de la fréquence de ce caractère aux Cluds est présentée sur la Figure 41. Sur ce diagramme, les histogrammes correspondent aux fréquences saisonnières et la courbe à la moyenne annuelle. On constate une augmentation marquée en 1984, année du déclin. La plupart des individus affectés cette année-là ont été piégés en dehors des limites du transect, soit dans les derniers îlots où subsistaient encore des campagnols. Bien que le nombre de cas observés soit faible, la fréquence du caractère est significativement plus élevée en 1984 qu'en 1983 ( $p < 0.01$ , test binomial).

L'albinisme et les variations de couleur du pelage figurent parmi les caractères les plus étudiés d'un point de vue génétique et dont le mode de transmission est le mieux connu chez les mammifères. Dans ce groupe zoologique, des cas ont été observés dans la plupart des familles et des genres et les généticiens ont décrit plusieurs allèles codant pour l'albinisme total ou partiel au locus *c* chez *Mus musculus*, *Peromyscus*, *Mesocricetus auratus*, etc. (Searle 1968, 1981). Stoddart (1970b) assimile les manifestations qu'il a observées à un albinisme tacheté, fréquent chez les rongeurs et, selon Searle (1981), situé au locus *W*. Cet auteur décrit d'autres mutations susceptibles de produire un albinisme partiel. La plupart d'entre elles ont des effets pléiotropiques et sont létales à l'état homozygote. C'est en particulier le cas pour l'allèle *W*, qui entraîne des troubles de l'hématopoïèse chez les hétérozygotes.

Aucune étude de laboratoire n'ayant été entreprise sur ce sujet chez *Arvicola terrestris*, il n'est pas possible d'interpréter les résultats des Cluds en fonction d'un modèle théorique plus précis. Il est cependant vraisemblable que l'albinisme partiel se transmette d'une génération à la suivante selon des mécanismes de génétique classique et que nous disposions d'un marqueur intéressant et facile à détecter ou à quantifier dans les populations sauvages.

La répartition des animaux sur le terrain plaide également en faveur d'une transmission génétique du caractère, car les sujets porteurs ne sont pas distribués au hasard. Au Brasseus, ces campagnols vivaient dans des domaines proches ou voisins (Saucy 1981). Au cours de cette étude, dans deux cas, des traces d'albinisme ont été rencontrées à la fois chez des adultes et chez leur progéniture, soit un mâle adulte et un juvénile aux Cluds, ainsi que chez une femelle adulte et 2 de ses 3 rejetons aux Ciernes-Picat. Enfin, aucune déviation du sex ratio n'a été constatée en ce qui concerne l'apparition du caractère.

6

CYCLES

EN

SUISSE ROMANDE

TABLEAU 15 Liste des localités où les cycles d'A. L. scherman ont été reconstitués.

| LOCALITE             | ALTITUDE | REGION            | DATES     | N              | S    |
|----------------------|----------|-------------------|-----------|----------------|------|
| A L'Abbaye (VD)      | 1010m    | V. de Joux (Jura) | 1966-1979 | 1              | -    |
| B Le Pont (VD)       | 1010     | V. de Joux (Jura) | 1940-1979 | 6              | 0.54 |
| C Les Bioux (VD)     | 1020     | V. de Joux (Jura) | 1947-1978 | 4              | 0.75 |
| D Le Chenit (VD)     | 1020     | V. de Joux (Jura) | 1959-1984 | 3 <sup>1</sup> | 0.45 |
| E Ste-Croix (VD)     | 1090     | Jura              | 1938-1984 | 6              | 0.99 |
| F La Brévine (NE)    | 1040     | Jura              | 1953-1982 | 5 <sup>2</sup> | 0.46 |
| G Château d'Oex (VD) | 1050     | Préalpes          | 1951-1984 | 4              | 0.65 |
| H Rougemont (VD)     | 1100     | Préalpes          | 1944-1984 | 5              | 0.46 |
| I Rossinières (VD)   | 970      | Préalpes          | 1970-1984 | 1              | -    |
| J Bulle (FR)         | 770      | Préalpes          | 1941-1960 | 1              | 0.60 |
| K Gruyères (FR)      | 780      | Préalpes          | 1935-1952 | 1              | -    |

N : Nombre de cycles entièrement reconstitués

1 : Saucy et Meylan 1987

S : Indice de cyclicité de Lewontin

2 : Debrot 1981

### DESCRIPTION DES DONNEES

Pour tenter de limiter les dégâts occasionnés par la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, les autorités communales de diverses localités suisses encouragent le piégeage des micromammifères par le versement d'une prime de capture. Il est alors possible, en analysant leurs registres, de retracer l'évolution des populations d'A. t. scherman, les individus de cette espèce constituant la plus grande partie des animaux capturés (Debrot 1981).

Les données concernant les variations d'abondance du Campagnol terrestre en Suisse romande, amassées lors d'une enquête effectuée par A. Meylen et S. Debrot en 1979 ont été réunies, complétées jusqu'en 1984 et analysées dans ce travail. Il me paraissait en effet intéressant de mettre en relation les fluctuations observées aux Cluds avec celles enregistrées à plus grande échelle au niveau du pays durant plusieurs cycles.

Le Tableau 15 présente la liste des 11 localités où des données utilisables ont été récoltées, ainsi que la période durant laquelle les effectifs d'A. t. scherman ont pu être reconstitués. Le nombre de cycles est également indiqué.

Pour que les résultats soient fiables, il est particulièrement important et impératif que les séries soient complètes durant des intervalles aussi longs que possible. En effet, une interruption dans les données disponibles a rendu plus d'une série ininterprétable. Leur longueur a alors dû être raccourcie. C'est le cas de Ste-Croix, où il a fallu renoncer aux informations de 1930 à 1938, en raison de la disparition des registres de 1931, 1936 et 1937 dans un incendie des archives, ainsi que de Rossinière, où les données de 1960 à 1969 ont été abandonnées et enfin de Gruyères et de L'Abbaye où 5 années ont dû être délaissées. De plus, on relèvera qu'il est nécessaire de disposer de séries ininterrompues durant 20 ans au moins pour être en mesure de reconstituer deux cycles, comme le prouvant les données de L'Abbaye, Rossinière et Gruyères, où les données récoltées durant 14, 15 et 18 ans ne permettent pas de reconstruire plus d'un cycle complet.

En revanche, en l'absence de captures durant une ou plusieurs années consécutives dans deux communes de la Vallée de Joux (Les Bioux et Le Pont), les données n'ont pas été considérées comme manquantes, car des valeurs nulles reflètent vraisemblablement des effectifs très bas dans ces deux localités. S'il n'est pas possible dans de tels cas d'appliquer aux données les méthodes d'analyse des séries temporelles, les cycles ont cependant pu être reconstitués de manière précise.

Les données du dernier cycle n'ont pu être réunies pour La Brévine et trois communes de la vallée de Joux, mais la durée du cycle a cependant été estimée à La Brévine où la dernière pullulation a été très marquée, soit en 1982 (Delley et Joseph 1985).

La Figure 42 présente la distribution des 11 stations étudiées qui se répartissent géographiquement en 2 groupes. L'un est formé par 6 communes de la chaîne du Jura (A - F), dont 4 (A - D) sont situées à la Vallée de Joux et le second par 5 localités des Préalpes, situées sur le cours de la Sarine, 3 (G - I) se trouvant au Pays d'En Haut et 2 (J & K) en Gruyères, région pour laquelle les données sont les plus fragmentaires. Les stations fribourgeoises sont situées à 780 m d'altitude environ, alors que les autres se trouvent entre 1000 et 1100 m. Cependant toutes possèdent des alpages qui s'élèvent jusqu'à 1600 m sur la chaîne du Jura et à plus de 2000 m dans les Préalpes. Ainsi, on peut donc considérer que les données proviennent des prairies et pâturages de l'étage montagnard.

Quatre de ces 11 localités présentent une série ininterrompue sur plus de 25 ans, permettant la reconstitution de 4 cycles consécutifs complets au moins dans chacune d'entre elles. Il s'agit de Ste-Croix, Rougemont, Château d'Oex et la Brévine où l'évolution des populations a été reconstruite sans interruption durant respectivement 47, 41, 34, et 26 années.

## ANALYSE DES DONNEES

### a) Définition du cycle

Les cycles d'abondance pluriannuels des populations de micromammifères ont déjà été décrits en détail au début de ce travail. Ils présentent quatre phases typiques, soit une période de croissance, un pic ou maximum, un déclin et une phase de faibles effectifs (Krebs & Myers 1974).

La durée du cycle chez A. t. scherman a été définie comme l'intervalle temporel séparant deux maxima ou deux débuts de déclin. Afin d'établir les longueurs moyenne, modale et extrêmes des cycles du Campagnol terrestre, toutes les séries disponibles ont été réunies et la durée de tous les cycles complets a été mesurée.

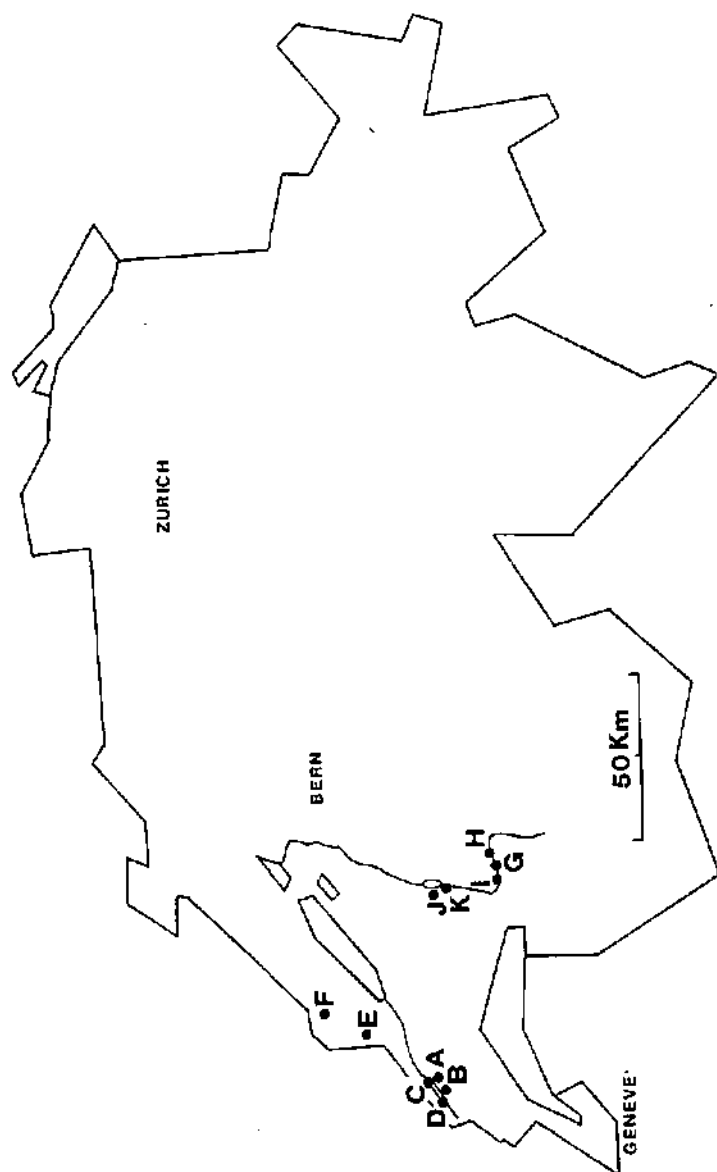


Figure 42

Distribution géographique des localités où des cycles d'*A. t. schermani* ont été reconstitués.

Les lettres se réfèrent au tableau 15.

## b) Méthodes d'analyse des séries temporelles

Les deux approches communément utilisées dans l'étude des séries temporelles relèvent d'une part, du "domaine de l'évolution dans le temps", ou "time domain analysis" et d'autre part, de la fréquence, ou "frequency domain analysis" (Box & Jenkins 1976, Gottman 1981). La première méthode est basée sur l'autocorrélation et les moyennes mobiles et tente de créer des modèles prédictifs, permettant d'anticiper l'évolution de la série au cours du temps. Cette technique est d'une précision d'autant meilleure que les données sont nombreuses. La seconde méthode, soit l'analyse spectrale de la fréquence, essaie de décrire et de caractériser les séries temporelles en assimilant les variations observées dans les données à un processus sinusoïdal, faisant appel à une superposition de courbes périodiques de fréquences définies. Du point de vue mathématique, elle est basée sur les transformations de Fourier.

Ces deux méthodes sont extrêmement puissantes, impliquent une grande capacité de calcul et nécessitent l'utilisation d'un ordinateur et de programmes sophistiqués. Il est cependant illusoire de chercher à appliquer les techniques les plus modernes de l'analyse des séries temporelles sur une base de données, récoltées, dans le meilleur des cas, sur une cinquantaine d'années seulement. La création d'un modèle de prédiction des pullulations serait en particulier voué à l'échec, car l'intervalle de confiance serait sans doute supérieur à la durée du cycle lui-même. C'est pourquoi je me suis contenté de méthodes simples et parfois empiriques relevant des deux domaines d'analyse pour décrire les données.

### Autocorrélations

Les autocorrélations des 4 séries les plus longues ont été examinées à l'aide de la procédure Box-Jenkins du programme SPSS (Hull & Nie 1981) dans un but exploratoire afin d'établir si les séries étudiées sont stationnaires, condition requise pour appliquer d'autres méthodes d'analyse (Gottman 1981). Une série est considérée comme stationnaire si sa moyenne ne présente pas de tendance marquée à l'augmentation ou à la diminution, ou en d'autres termes, si ce paramètre oscille autour d'une valeur constante.

L'étude d'autocorrélation d'une série cherche à déterminer si les valeurs de la variable sont corrélées avec celles des termes précédents. La méthode consiste à comparer la série avec elle-même en la décalant systématiquement d'un pas, soit d'une année dans notre cas.

Le corrélogramme représente de manière graphique l'évolution du coefficient de corrélation,  $r$ , en fonction du nombre de pas de décalage. La signification de  $r$  est comparée à l'intervalle de confiance de Bartlett à  $p = 0.05$ . Dans le cas d'une série stationnaire, l'autocorrélogramme se caractérise par une décroissance rapide et de faibles oscillations, voisines de 0 et comprises à l'intérieur de l'intervalle de confiance (Gottman 1981).

### Cyclicité

J'ai testé l'indice de cyclicité proposé par Lewontin (1966) et appliqué aux populations de micromammifères d'Europe du Nord par Stenseth (1977), Stenseth & Framstad (1980) et plus récemment par Hansson & Henttonen (1985) et Henttonen & al. (1985). Cet indice est défini comme la racine carrée de l'écart-type du logarithme en base 10 des densités observées au cours du cycle :

$$S = \sqrt{\frac{\sum (\log N_i - \overline{\log N_i})^2}{n-1}}$$

$N_i$  = densité ou indice de densité  
 $n$  = nombre d'années

Henttonen & al. (1985) ont établi empiriquement sur la base de leurs propres données, soumises à une analyse spectrale de la fréquence, que les populations cycliques présentent un indice supérieur à 0.50, alors que pour celles qui évoluent sans tendance périodique marquée, la valeur de  $S$  est nettement inférieure à cette limite.

### Périodogramme

Egalement dans le domaine de l'analyse de fréquence, j'ai cherché à déterminer la période des séries les plus longues. Si l'on assimile une série temporelle à une onde sinusoïdale, on a l'équation:

$$x(t) = A \cdot \sin(\omega t + \theta)$$

avec:

$A$  = amplitude

$\omega = 2 \cdot f$  = fréquence angulaire

$\theta$  = phase

$f$  = fréquence

La période,  $T$ , est donnée par :  $T = 1/f = 2/\omega$ .

Cette équation de base permet de calculer le périodogramme selon la méthode de Schuster (Gottman 1981) en recourant à un ordinateur. J'ai cependant utilisé la méthode empirique mise au point par Whittaker & Robinson (1924, in Gottman 1981) qui convient mieux lorsque les séries sont relativement brèves. Cette technique consiste à construire des tables de Buys-Ballot pour tester différentes périodes possibles, soit dans notre cas, 4, 5, 6, 7, 8, 9, et 10 ans. Par exemple, pour tester la période 5, les données sont distribuées les unes à la suite des autres dans 5 colonnes dont on évalue ensuite la moyenne,  $M$ , de chacune d'entre elles. On calcule alors un coefficient,  $\beta$ , défini comme le rapport de la variance des moyennes des 5 colonnes avec la variance de la série :

$$\beta = \frac{\sigma^2 M}{\sigma^2 \mu}$$

Avec  $\mu$  : moyenne de la série.

Si la série présente une périodicité de 5 ans, les valeurs les plus fortes seront toutes réunies dans la même colonne de la table de Buys-Ballot et la moyenne de cette colonne sera élevée, alors que les données les plus basses seront rassemblées dans une autre de faible moyenne. Dans ce cas, la variance des moyennes sera élevée, de même que le coefficient,  $\beta$ , dont la valeur présentera un maximum pour la période 5. La représentation graphique du paramètre  $\beta$  en fonction de la période constitue le périodogramme. Seules les 4 séries les plus longues ont été soumises à cette analyse, car à partir de la période 7, cette technique requiert 28 points au minimum pour calculer les moyennes des colonnes avec un minimum de 4 observations chacune. Aux alentours du maximum, les valeurs intermédiaires ont également été examinées, soit par exemple les périodes 6.5 et 7.5 autour d'un pic situé à 7. La méthode utilisée est celle proposée par Gottman (1981).

#### Taux de croissance des populations

Les cycles observés présentent de manière caractéristique une période de croissance rapide et un brusque déclin. Les taux annuels de croissance et de décroissance ont été calculés en assumant que les populations se conforment au modèle exponentiel.

$$r = \ln \frac{N_t}{N_{t-1}}$$

En raison du faible nombre de points disponibles, soit en moyenne trois par phase de croissance ou de déclin, la justesse de cette hypothèse n'a pas été testée statistiquement, mais empiriquement, par comparaison graphique entre les courbes observées et celles prédites par la théorie (Simpson et al. 1960). Afin de tempérer les valeurs extrêmes, un taux de croissance moyen a été calculé pour chaque phase.

### c) Etude de la synchronicité

L'existence ou l'absence de synchronicité entre les populations est d'un intérêt théorique considérable pour expliquer les causes régissant les cycles chez les rongeurs. En effet, la mise en évidence d'un tel phénomène impliquerait l'existence d'un synchronisateur des phases de croissance et de déclin, indépendant des mécanismes de régulation.

La simple comparaison des séries entre elles a montré qu'une synchronicité absolue était absente. Cependant un certain nombre de concordances apparaissent, indiquant que les populations n'évoluaient pas de manière totalement indépendante les unes par rapport aux autres.

L'existence d'une relation entre les séries a été mise en évidence par la méthode de la cross-corrélation appliquée aux 6 séries les plus longues. Cette technique, identique à l'autocorrélation, consiste à comparer deux séries en les décalant progressivement l'une par rapport à l'autre. Les résultats d'une telle analyse sont figurés sous la forme d'un cross-corrélogramme. Chacun des coefficients calculés est comparé à l'intervalle de confiance au seuil de 5 %, les valeurs de décalage statistiquement significatives étant signalées par une étoile. Un décalage de deux ans, par exemple, signifie que les deux séries présentent des variations cycliques en parallèle, dont la cause est probablement de nature intrinsèque.

## R E S U L T A T S

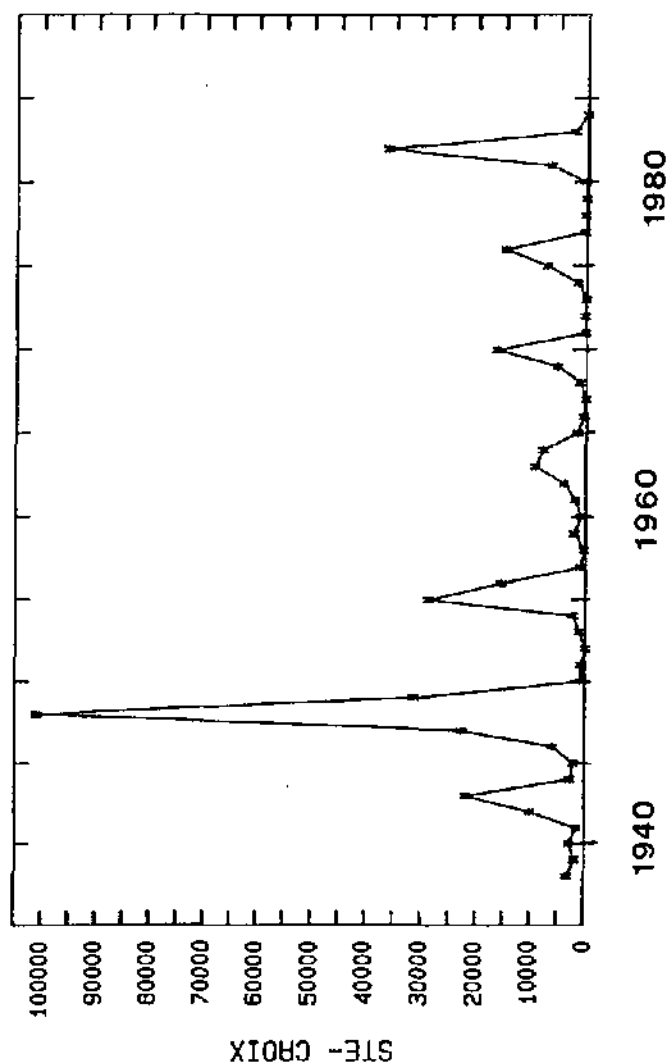
La présentation des résultats des cycles du Campagnol terrestre en Suisse romande se divise en deux parties. La première est consacrée à l'analyse détaillée de la série la plus longue, soit Ste-Croix, et la seconde consiste en une synthèse des données disponibles et une comparaison des stations entre elles.

### a) STE-CROIX

La Figure 43 présente l'évolution de la population de Ste-Croix entre 1938 et 1984. On détecte une périodicité manifeste des pullulations d'A. t. scherman, dont les maxima montrent des variations d'amplitude considérable. Il convient cependant de relativiser ces différences, car il suffit de multiplier par 2.8 l'effectif de 1982 pour obtenir le maximum de 1948, alors que pour passer de la population de 1973 à celle de 1976, correspondant à l'un des pics les moins marqués, le facteur multiplicatif est de 15'000 environ. C'est pourquoi la représentation logarithmique paraît préférable et sera adoptée par la suite, car elle rend mieux compte des variations d'effectif en période de croissance et atténue les maxima.

On ne manquera pas de noter que dans cette localité, jouxtant la commune de Bulle où se trouve le terrain des Cluds, le déclin a commencé en 1983, soit une année plus tôt que sur le site d'étude par CMR. Ce décalage entre les deux localités dont l'évolution des populations a été reconstituée par des moyens différents, ne constitue vraisemblablement pas un artefact lié aux méthodes utilisées, mais indique au contraire que des variations locales de densité existent et que des stations proches peuvent présenter des cycles non synchronisés. Morel (1981) avait d'ailleurs observé un phénomène analogue en 1970, lorsque la densité avait chuté à Bulle et que subsistaient des populations importantes dans la commune voisine de la Tour de Trême.

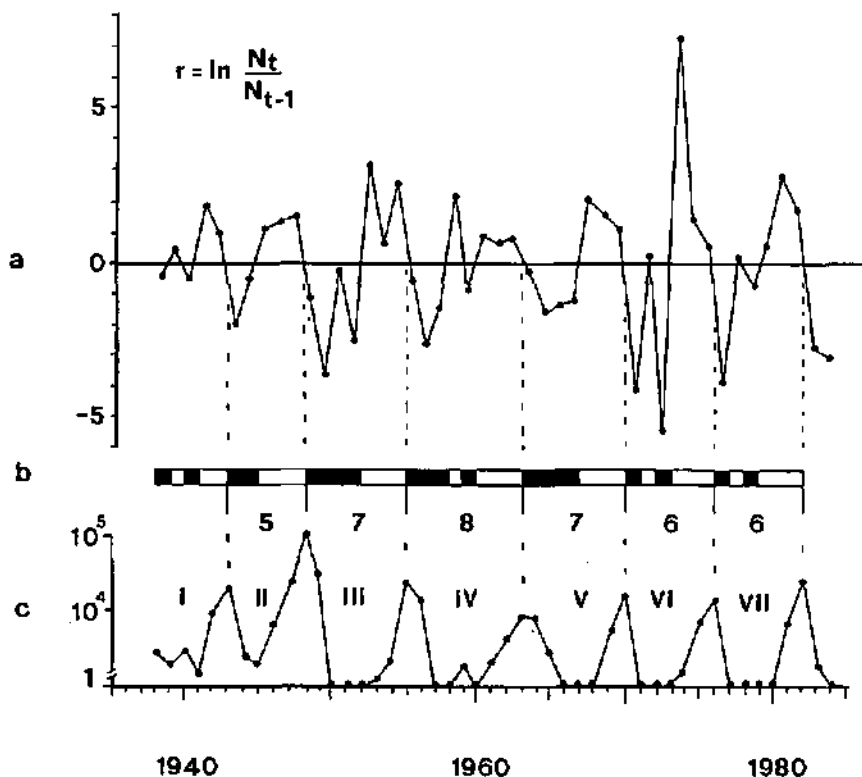
La Figure 44c présente l'évolution de la population de Campagnols terrestres de Ste-Croix en coordonnées logarithmiques. On constate que les extrêmes sont atténués et que le caractère périodique de la série est encore plus marqué. La courbe supérieure (Fig. 44a) montre les variations annuelles du taux de croissance. Elles sont schématisées sur le diagramme intermédiaire (Fig. 44b), soit en noir lorsque la population décroît et que le taux est négatif, soit en blanc lorsque la population augmente et que le taux est positif. Dans cette localité, 6 cycles



**Figure 43**

Variations d'abondance d'*A. t. scherman* à Ste-Croix (VD) de 1938 à 1984

Les valeurs en ordonnées indiquent le nombre de captures annuelles effectuées par les piègeurs locaux sur le territoire de la commune.



**Figure 44** Analyse démographique des cycles d'A. t. scherman à Ste-Croix.

- a) Evolution du taux annuel de croissance ( $r$ )
- b) Diagramme illustrant la durée des cycles  
En noir : Années de croissance négative  
En blanc : Années de croissance positive
- c) Evolution de la population en coordonnées logarithmiques. Les cycles sont numérotés en chiffres romains.

complets, d'une durée variant entre 5 et 8 ans, ont été reconstruits. Ils sont typiquement constitués d'une succession d'années à croissance négative, durant lesquelles s'intercale parfois une valeur positive, suivie d'une période de croissance positive. La première phase dont la durée est la plus variable, soit entre 2 et 5 ans, correspond au déclin et à la période de faibles effectifs et la seconde, comprise entre 2 et 3 ans, à la phase de croissance et au pic. Il semble donc que les périodes de déclin et de faibles effectifs aient une influence prépondérante sur la durée du cycle et sur ses variations.

Sur les 7 périodes d'augmentation des effectifs enregistrées dans cette station, le taux de croissance moyen a varié entre 0.61 et 2.40 et fut en moyenne de  $1.51 \pm 0.27$ . Le taux de décroissance fut en moyenne de  $-1.76 \pm 0.37$ , pour des extrêmes compris entre -1.05 et -3.31. Les valeurs les plus fortes, enregistrées lors de l'avant-dernier cycle, soit de 1970 à 1976, ont peu de signification et constituent plutôt un artefact dû à la sensibilité du taux de croissance lorsque les données sont proches de 0, valeur à laquelle le logarithme est asymptotique.

Les valeurs moyennes du taux de croissance sont consignées dans le Tableau 16 pour les 6 déclin et les 7 périodes de croissance observés à Ste-Croix.

TABLEAU 16

Taux de croissance annuel moyen ( $r$ ) des populations d'A. t. scherman à Ste-Croix.

| Cycle | Déclin | Croissance |
|-------|--------|------------|
| I     | -      | 0.61       |
| II    | -1.18  | 1.30       |
| III   | -1.98  | 2.14       |
| IV    | -1.61  | 0.74       |
| V     | -1.05  | 1.58       |
| VI    | -3.31  | 2.40       |
| VII   | -1.45  | 1.77       |

N.B. La numérotation des cycles se réfère à la Fig. 45

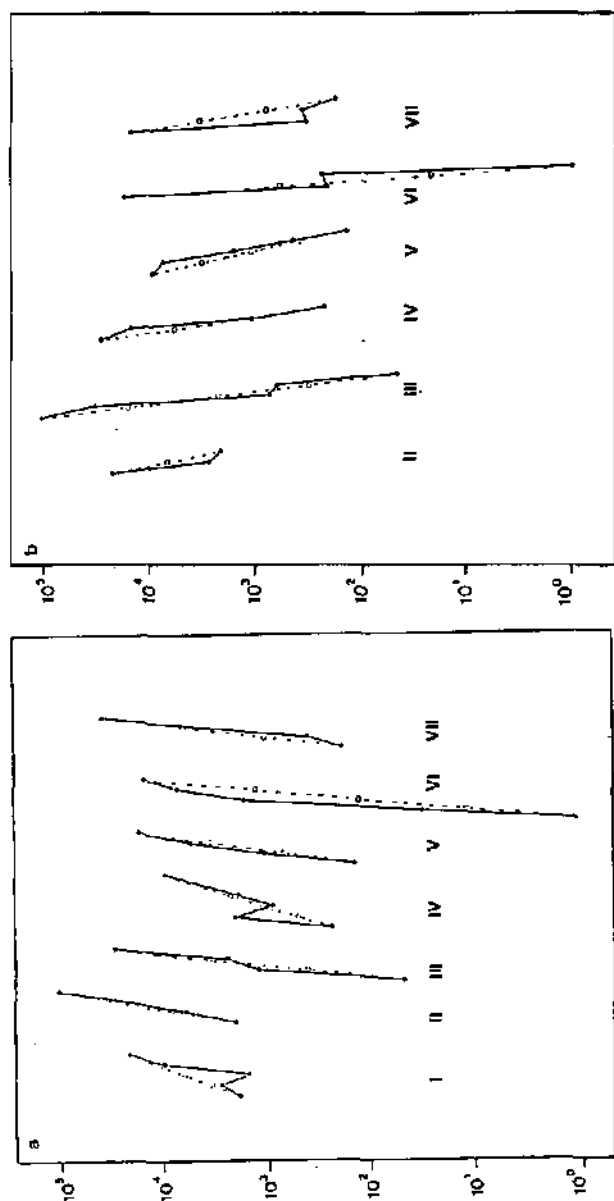


Figure 45 Cycles d'A. t. scherman à Ste-Croix. Reconstitution des effectifs fondée sur le modèle exponentiel. Cycles numérotés en chiffres romains comme sur la Fig. 44.  
 a) Phases de croissance  
 b) Phases de déclin  
 En trait continu : valeurs observées. En trait discontinu : valeurs prédites par le modèle exponentiel

Sur la base de ces taux de croissance moyens, les effectifs des populations ont été reconstitués en appliquant le modèle logistique et en prenant comme point de départ la valeur la plus faible de chaque cycle pour les périodes de croissance et la plus élevée pour les déclin.

La Figure 45 présente la comparaison graphique entre les valeurs observées et les populations théoriques. On constate que, dans tous les cas, les deux courbes sont proches l'une de l'autre et que l'équation exponentielle conduit très exactement la population théorique à la valeur observée durant le laps de temps prescrit par le modèle. Ce dernier convient donc parfaitement pour décrire aussi bien les périodes de croissance que de déclin. La moyenne des taux de croissance d'une phase constitue une bonne estimation du taux réel. Quant aux écarts entre les valeurs observées et prédites, ils sont parfois importants et reflètent aussi bien les variations du taux au cours d'une phase, que les biais d'échantillonnage. Je soupçonne en effet que les populations sont sous-estimées durant les périodes de faibles effectifs, en raison d'un manque d'attention et d'intérêt des piègeurs au début des phases de croissance.

La fonction d'autocorrélation de la série de Ste-Croix est représentée sur la Figure 46 pour les 25 premiers cas de décalage. On constate que l'autocorrélogramme décroît rapidement et que ses fluctuations sont comprises à l'intérieur de l'intervalle de confiance, indiquant que la série est stationnaire et que les méthodes d'analyse spectrale peuvent lui être appliquées.

L'analyse de fréquence à laquelle la série a été soumise montre une périodicité manifeste. En effet, l'indice de cyclicité de Lewontin ( $S$ ) vaut 0.99 pour cette station (Tab. 15) et le périodogramme montre un maximum autour des périodes 6.5 à 7 ans (Fig. 47a). La signification statistique de ce pic a été testée par le Prof. F. Strelt de l'Institut de Mathématiques de l'Université de Genève selon la méthode décrite par Anderson (1971, chap. IV), basée sur les transformations de Fourier. Cette technique n'a été appliquée que pour la période de 7 ans de la série de Ste-Croix qui se révèle hautement significative ( $F_{2, 39} = 5.22$ ,  $p(0.01)$ ) indiquant que les cycles observés dans cette station obéissent à une loi périodique.

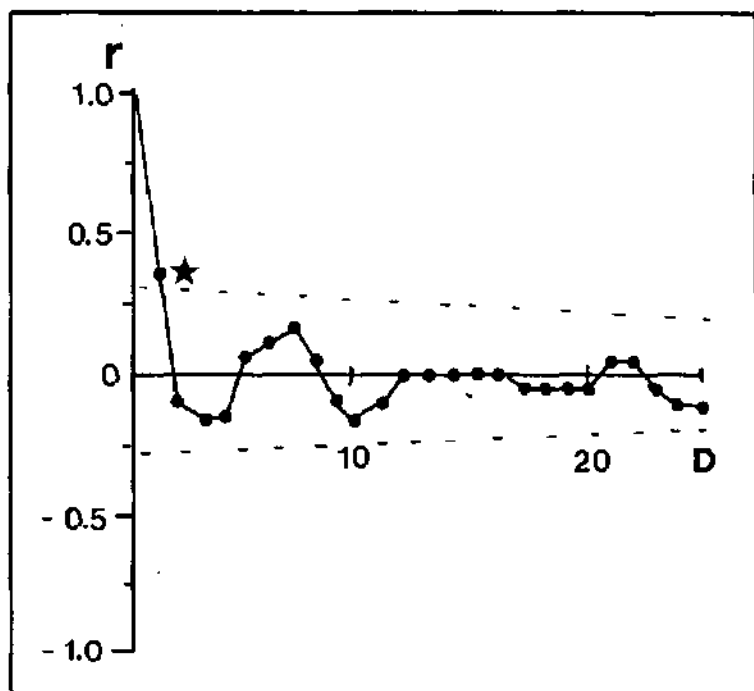


Figure 46

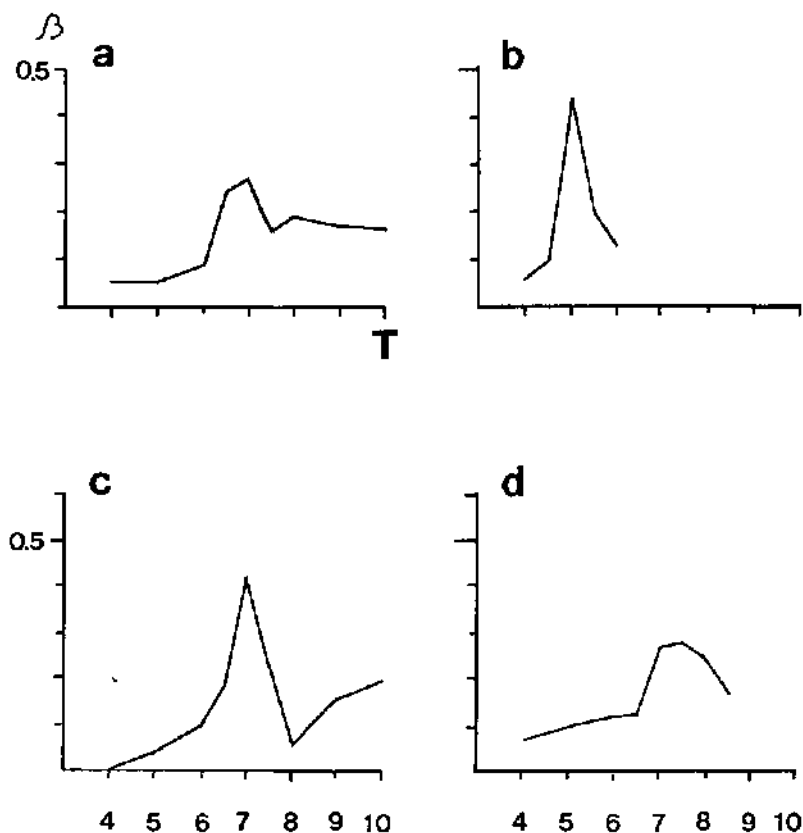
Autocorrélogramme de la série de Ste-Croix.

r: coefficient de corrélation

D: décalage en années ("lag")

Etoile: corrélation significative à  $p < 0.05$

En trait discontinu : intervalle de confiance à 95 %



**Figure 47**

Périodogramme des quatre séries les plus longues

a) Série de Ste-Croix

b) Série de la Brévine

c) Série de Rougemont

d) Série de Château d'Oex

T : Période en années

β : Coefficient de Whittaker et Robinson

b) ANALYSE DES 11 SERIESLongueur du cycle

Au total, les 11 localités étudiées ont permis la reconstitution de 37 cycles complets, cumulant 224 années. Le cycle moyen est de  $6.05 \pm 0.18$  ans, le nombre modal est 6 et les extrêmes compris entre 4 et 8 ans, comme le montre l'histogramme de la Figure 48.

Dans 8 des 11 populations, les taux annuels moyens de croissance et de décroissance ont également pu être calculés. Ils sont résumés et présentés dans le Tableau 17 sous forme de moyennes, l'une pour les phases de croissance positive et la seconde pour les périodes de décroissance.

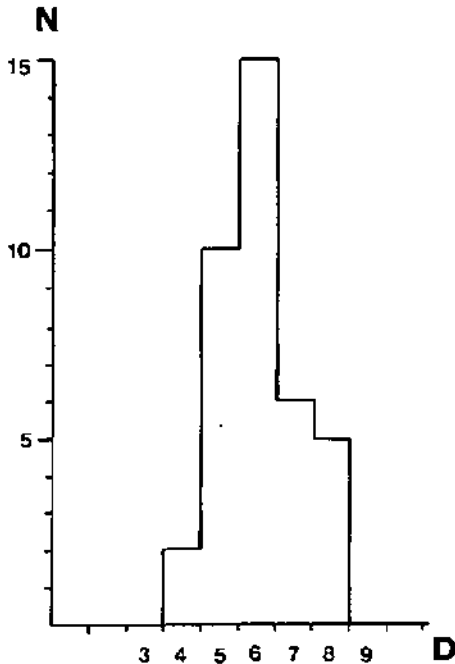


Figure 48

Durée du cycle pluriannuel d'A. t. scherman d'après les données de onze localités où les cycles ont été reconstitués.

D : Durée du cycle en années  
N : Fréquences observées

Tableau 17      Taux de croissance annuelle des populations  
d'A. t. scherman dans huit localités où des  
cycles complets ont été reconstitués.

| STATIONS    | PHASES DE CROISSANCE |      |      |   | DECLINS             |       |       |   |
|-------------|----------------------|------|------|---|---------------------|-------|-------|---|
|             | r moyen $\pm$ E.S.   | Min. | Max. | N | -r moyen $\pm$ E.S. | Min.  | Max.  | N |
| STE-CROIX   | 1.51 $\pm$ 0.25      | 0.61 | 2.40 | 6 | -1.76 $\pm$ 0.34    | -1.05 | -3.31 | 7 |
| LE CHENIT   | 0.76 $\pm$ 0.26      | 0.24 | 1.38 | 4 | -0.82 $\pm$ 0.20    | -0.44 | -1.37 | 4 |
| LES BILOUX  | 2.09 $\pm$ 0.12      | 1.97 | 2.20 | 2 | -0.95 $\pm$ 0.61    | -0.34 | -1.55 | 2 |
| LA BREVIÈRE | 0.60 $\pm$ 0.25      | 0.09 | 1.25 | 4 | -0.78 $\pm$ 0.18    | -0.37 | -1.30 | 5 |
| ROUCEMONT   | 0.60 $\pm$ 0.12      | 0.24 | 1.02 | 6 | -0.73 $\pm$ 0.16    | -0.28 | -1.21 | 6 |
| CH. D'OEK   | 0.85 $\pm$ 0.17      | 0.35 | 1.13 | 4 | -0.94 $\pm$ 0.47    | -0.58 | -1.55 | 4 |
| ROSSINIÈRES | 0.71 $\pm$ 0.02      | 0.64 | 0.73 | 2 | -0.87 $\pm$ 0.13    | -0.74 | -1.00 | 2 |
| BULLE       | 0.56 $\pm$ 0.09      | 0.38 | 0.68 | 3 | -1.19 $\pm$ 0.22    | -0.78 | -1.53 | 3 |

r : Taux de croissance moyen de chaque phase  
Min, Max : Extrêmes  
N : Nombre de phases examinées.

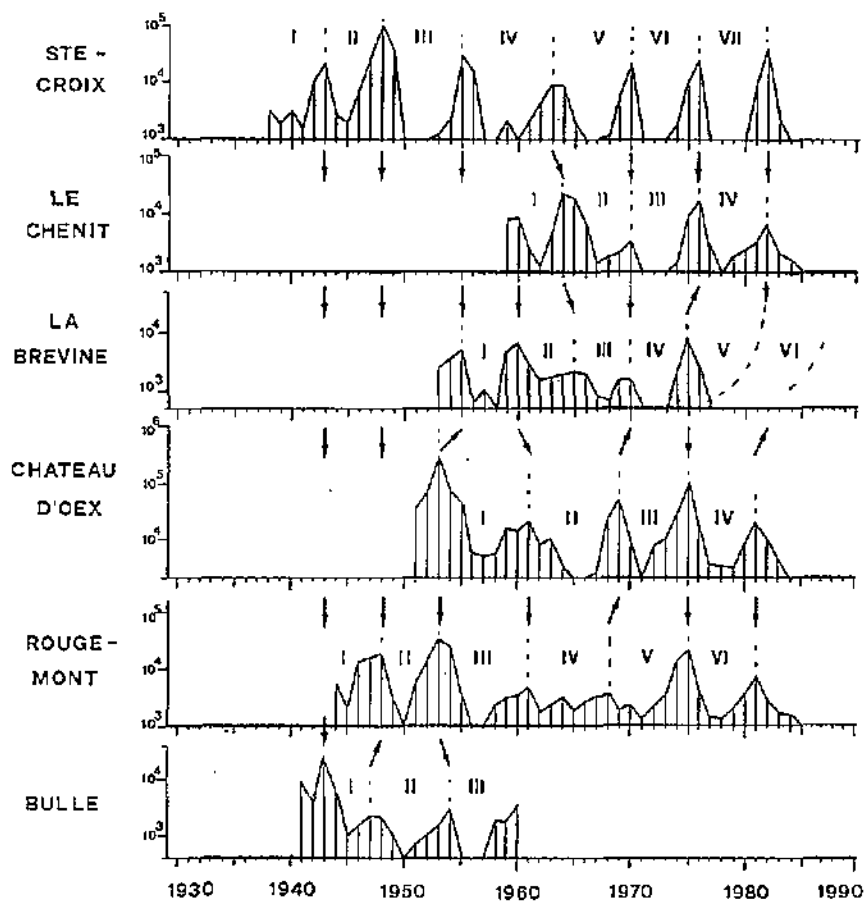
On constate que ces valeurs sont dans l'ensemble inférieures à celle de la série de Ste-Croix et qu'elles sont comprises entre 0.1 et 2.4 pour les périodes de croissance et entre -0.3 et -3.3 pour les phases de déclin.

Les fonctions d'autocorrélation des 5 stations autres que Ste-Croix pour lesquelles des données complètes sont disponibles sur au moins 20 ans, soit Château-d'Oex, Rougemont, Bulle, Le Chenit et La Brévine offrent le même aspect que la Figure 46. Elles ne seront par conséquent pas représentées graphiquement. Elles présentent une décroissance rapide et des fluctuations comprises dans l'intervalle de confiance de Bartlett dès le deuxième pas de décalage. On peut donc considérer que ces séries sont stationnaires et peuvent être soumises à l'analyse spectrale.

Les valeurs de l'indice de cyclicité de Lewontin sont regroupées dans le Tableau 15. Ce paramètre n'a pas été évalué pour les séries présentant des données manquantes, ni pour les stations dans lesquelles des valeurs nulles ont été enregistrées, car, dans ce cas, le logarithme est asymptotique. Pour tenter de surmonter cet inconvénient purement mathématique et dans le but d'intégrer néanmoins de telles séries à l'analyse, la valeur 1 a été assignée aux années sans capture. Le logarithme se révèle cependant également très sensible et dans tous les cas l'indice s'est montré supérieur à 1, mettant en évidence les limites d'application de cette méthode.

On constate que dans les 8 stations finalement retenues, l'indice varie entre 0.45 et 0.99 et que sa valeur est voisine ou supérieure au seuil de 0.50 fixé comme critère de cyclicité par Henttonen et al. (1985), indiquant ainsi une périodicité marquée dans toutes les populations.

Le périodogramme a été calculé pour les 4 séries présentant au moins 4 cycles consécutifs complets (Fig. 47). En raison de la brièveté des séries, les périodes supérieures à 6 pour La Brévine et à 8 pour Château d'Oex n'ont pas été examinées. On constate que le périodogramme atteint sa valeur maximale pour le cycle de longueur 7-7.5 dans 3 des 4 stations étudiées, alors qu'à La Brévine la période 5 prédomine, comme l'avait signalé Debrot (1981). Les valeurs élevées du périodogramme au-delà du pic, proviennent essentiellement de la diminution de la taille de l'échantillon sur lequel les moyennes sont calculées. Les séries étudiées se trouvent en effet proches des limites d'application de la technique. Il n'est cependant pas exclu que des longueurs d'onde supérieures soient également en cause, mais les séries étudiées ne sont pas suffisamment longues pour les mettre en évidence.



**Figure 49**

Variations d'abondance d'A. t. scherman dans les six localités où les populations ont pu être suivies pendant vingt années consécutives au moins.

Densité en coordonnées logarithmiques.

En chiffres romains : Numérotation des cycles

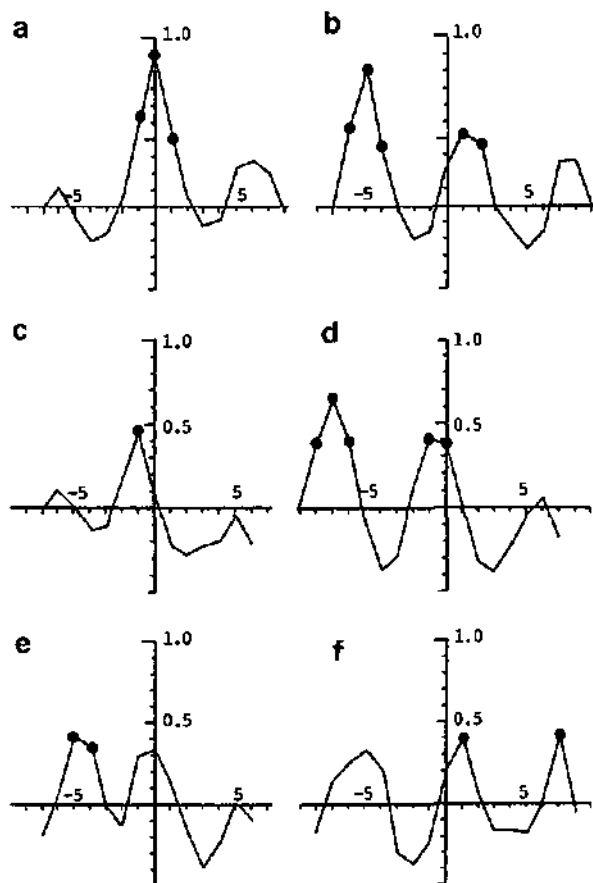
Flèches verticales : Synchronicité entre les stations

Flèches obliques : Décalages d'un ou deux ans.

### Synchronicité

L'étude de la synchronicité des cycles d'A. t. scherman d'une station à l'autre a, dans un premier temps, été entreprise par simple comparaison graphique de l'évolution des populations provenant des différentes localités. La Figure 49 présente en coordonnées logarithmiques l'évolution des effectifs dans les 6 stations pour lesquelles les cycles ont pu être reconstruits durant 20 ans au moins. Sur ce diagramme, les cycles sont numérotés en chiffres romains et des flèches verticales ou obliques signalent des maxima respectivement synchrones ou décalés d'un ou deux ans. On remarque d'emblée que la synchronicité n'est pas totalement absente, mais qu'elle est loin d'être complète et parfaite et qu'il y a de grandes variations d'amplitude, aussi bien entre les diverses séries, qu'à l'intérieur même de chacune d'entre elles.

Dans un second temps, afin de dégager des tendances générales, les similitudes et différences entre ces 6 populations ont été analysées par la technique des cross-corrélations. La Figure 50 présente 6 cross-corrélogrammes, parmi les plus caractéristiques. On notera que dans chaque cas, il apparaît au moins une corrélation significative entre les deux séries, indiquant que les populations évoluent avec régularité les unes par rapport aux autres, probablement en raison de leur propre périodicité. Ainsi, la série de Rougemont, dont les cycles se sont pas aisés à établir entre 1955 et 1975, présente-t-elle une synchronicité presque parfaite avec celle de Château d'Oex, commune limitrophe, le coefficient de corrélation étant de 0.89 ( $p < 0.001$ ) pour le décalage 0 (Fig. 50a). Cette excellente correspondance permet d'affirmer que les populations évoluent de manière synchrone dans la vallée préalpine du Pays d'Enhaut, avec cependant des variations d'amplitude localement très marquées. Les cross-corrélogrammes entre les stations jurassiennes et la commune de Rougemont ou celle de Château d'Oex montrent un retard systématique d'une année des populations du Jura sur celles du Pays d'Enhaut (Fig. 50b, c & d). Les comparaisons des séries de Ste-Croix et de La Brévine avec celle de Rougemont présentent en outre un maximum du coefficient de corrélation, respectivement pour les décalages -5 et -7, suggérant que les populations du Pays d'Enhaut précèdent celles du Jura d'une période complète, plutôt que d'une année seulement. Ce phénomène s'observe également entre les stations jurassiennes (Fig. 50e & f).



**Figure 50**

Etude de la synchronicité. Six exemples de cross-corrélogrammes typiques illustrant les diverses situations observées.

- a) Château d'Oex / Rougemont
- b) Ste-Croix / Rougemont
- c) Chenit / Rougemont
- d) La Brévine / Rougemont
- e) Le Chenit / La Brévine
- f) Ste-Croix / La Brévine

En ordonnée : Valeur du coefficient de corrélation

En abscisse : Décalage en années

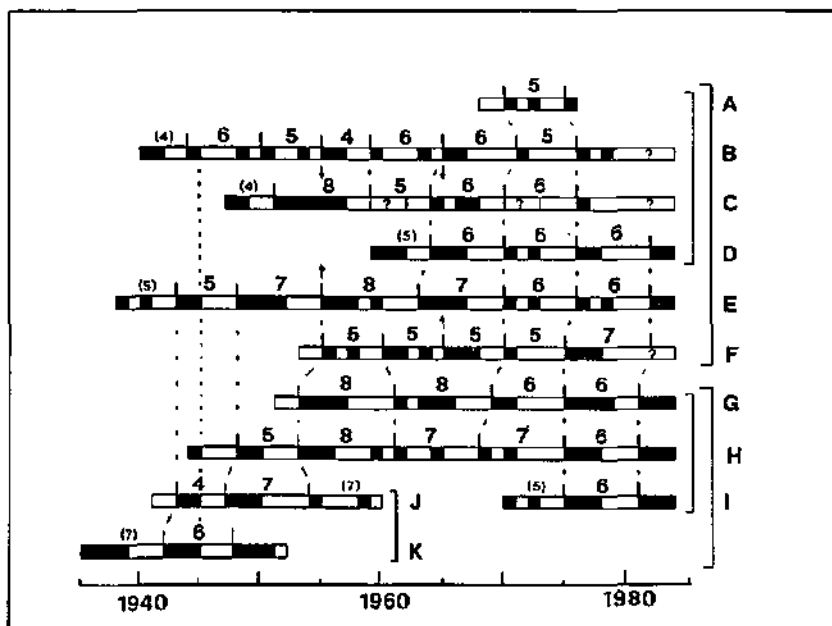
Cercles : Corrélations significatives à  $p < 0.05$

Le Tableau 18 présente une vue d'ensemble de l'analyse de cross-corrélation entre les 6 séries. Les chiffres indiquent les décalages pour lesquels le coefficient de corrélation présente un maximum positif et significatif au seuil de 5%, alors que ceux entre parenthèses se rapportent au maximum non-significatif le plus proche du décalage 0.

Globalement, on observe une absence de synchronicité entre les stations non limitrophes et un décalage d'une année, voire d'une période, entre les Préalpes et le Jura, ainsi que des différences de la même importance entre les populations jurassiennes. La série de Bulle donne des résultats analogues, bien que moins nets en raison de sa brièveté. Cette station se démarque aussi bien des localités du Jura, que de celles du Pays d'Enhaut, par un décalage d'une année, ou d'une période.

TABLEAU 18 Décalages en années entre les populations d'A. B. Scherman de 6 populations de Suisse romande.

|               | La Brévine | Ste-Croix | Château d'Oex | Rougemont | Bulle   |
|---------------|------------|-----------|---------------|-----------|---------|
| Le Chenit     | 5 (0)      | 6 (0)     | 1             | 1         | (4)     |
| La Brévine    |            | 1 / 7     | 1 / 7         | 1         | 1       |
| Ste-Croix     |            |           | 2 / 5         | 1 / 5     | 5 (0)   |
| Château d'Oex |            |           |               | 0         | (6)(-1) |
| Rougemont     |            |           |               |           | 7 (1)   |



**Figure 51** Etude de la synchronicité. Diagramme synthétique des cycles d'A. L. Scherman de onze localités du Jura et des Préalpes.

Les chiffres indiquent la durée des cycles complets. Les cycles incomplets sont entre parenthèse.

Les flèches et les lignes discontinues signalent les cas de synchronicité entre stations éloignées.

A-K : Se réfèrent à la liste des stations du tableau 15

A-D : Vallée de Joux

A-F : Jura

G-K : Préalpes

G-I : Pays d'Enhaut

La Figure 51 montre une comparaison synthétique des 11 séries disponibles dans lesquelles des cycles complets ont pu être reconstitués. Sur ce diagramme, les séries sont représentées linéairement comme sur la figure 44. Les rectangles blancs et noirs correspondent respectivement aux années de croissance positive et négative, les traits verticaux indiquent les années de pic et les chiffres la durée du cycle. La longueur des cycles incomplets est indiquée entre parenthèses et les cas de synchronicité sont signalés par des flèches et des traits discontinus. Les différentes séries ont été regroupées en fonction de leur proximité géographique.

Cette analyse confirme que les populations de localités très proches évoluent de manière synchrone, tout en présentant des différences plus ou moins importantes et que les stations des Préalpes atteignent leurs maxima une année avant celles du Jura. En effet, la synchronicité est forte entre les communes de la Vallée de Joux (A - D), ainsi qu'entre ces dernières et celles de Ste-Croix (E), en particulier lors des pullulations de 1969, 1975 et 1982, de même qu'entre les populations des Préalpes (G-I) en 1974 et 1981. La Brévine constitue un cas intermédiaire et se caractérise par un cycle plus court, généralement synchronisé sur celui des stations jurassiennes et parfois sur les fluctuations du Pays d'Enhaut. En 1945, cas exceptionnel, les 5 stations du Jura et des Préalpes pour lesquelles les données ont été retrouvées montrent un début de phase de croissance synchrone.

### Crédibilité des données

La question se pose de déterminer dans quelle mesure les données récoltées auprès des administrations communales représentent fidèlement l'évolution des populations d'A. t. scherman. En effet, de multiples biais peuvent venir entacher l'interprétation des résultats et il convient d'en tenir compte. Quatre d'entre eux seront discutés ici.

Les statistiques ne précisent que très rarement si les données se rapportent à des captures de Taupes ou de Campagnols. Cependant, Debrot (1981) a montré qu'à La Brévine le nombre de Taupes variait peu au cours du temps et que l'effet découlant du cumul des données des deux espèces se limitait à gonfler légèrement l'effectif total.

La prime offerte aux piégeurs a souvent varié, soit en fonction de l'espèce, les captures de Taupes, animaux plus rares et plus difficiles à prendre, étant mieux rétribuées,

soit en fonction de la phase du cycle, le prix unitaire diminuant généralement en période de pullulation pour augmenter à la suite du déclin. De telles variations peuvent avoir échappé à l'enquêteur, le cycle étant alors reconstitué de manière inexacte. Certaines communes ont omis de préciser ou n'ont pas retrouvé le prix unitaire durant certaines périodes. Les données sont alors peu précises. C'est en particulier le cas de la série des Bioux. Bien que, dans ce cas, il soit cependant possible de retracer l'évolution globale des populations, de telles séries ne peuvent être étudiées par les méthodes de l'analyse temporelle.

L'intensité du piégeage à la pince a sans aucun doute varié au cours du temps en fonction de la diminution de la population rurale, les agriculteurs ne disposant de nos jours que de très peu de temps à consacrer à ce moyen de lutte. En plus des "taupliers", qui ont disparu, l'ensemble de la population participait autrefois à la destruction des campagnols, du moins en période de pullulation. Ainsi, la raréfaction des piégeurs se répercute probablement sur l'amplitude des cycles et dès 1955, époque correspondant à une profonde mutation du monde agricole, les nombres absolus de captures sont demeurés régulièrement moins élevés que durant la période qui a suivi la seconde guerre mondiale au cours de laquelle les records de piégeage ont été enregistrés, soit 101'033 campagnols capturés à Ste-Croix en 1948 et 276'000 à Château d'Oex en 1953. De même, la diminution de l'effort de piégeage se reflète sur les données en période de faible densité comme aux Bioux, où il n'y a pas eu de captures durant deux périodes de déclin dans cette localité au territoire peu étendu.

En dépit des variations survenues dans l'intensité du piégeage des campagnols au cours du temps, les cycles apparaissent distinctement et les résultats de la dernière pullulation, soit entre 1980 et 1982, sont très nets. Ils montrent que l'année du maximum n'est passée inaperçue dans aucune des communes étudiées, conférant ainsi une bonne crédibilité aux données recueillies. De plus, les analyses d'autocorrélation indiquent que les séries sont stationnaires et que les phénomènes enregistrés sont peu affectés par des biais d'échantillonnage.

Ajoutons que nous ne disposons d'aucune information permettant d'évaluer l'impact de la lutte par piégeage, ni des autres méthodes de destruction sur la dynamique des populations étudiées. L'élimination massive des campagnols entraîne une modification locale des taux de croissance et de reproduction. De plus, la disponibilité de terriers inoccupés peut favoriser l'installation et la reproduction d'immigrants dans les zones piégées. On considère cependant que l'effet du piégeage est minime et n'a pas de conséquence majeure sur les phénomènes étudiés.

# 7

ANALYSE DES CAMPAGNOLS TERRESTRES

PRESENTS DANS LE REGIME ALIMENTAIRE

DU HIBOU MOYEN-DUC, Asio otus.

## INTRODUCTION

Au cours d'une étude du régime alimentaire d'une population de Hiboux moyen-duc, Asio otus, à Ottenbach (ZH), Reichardt & Egelbach (comm. pers.) ont récolté régulièrement les pelotes de réjection au dortoir et à proximité des nids de ces rapaces nocturnes entre mars 1981 et septembre 1982. Les populations du Campagnol terrestre présentaient de fortes densités durant cette période (Popow, comm. pers.).

En analysant leur matériel, ils ont trouvé une forte proportion d'ossements d'A. t. scherman, essentiellement des crânes et des mandibules inférieures, de taille et de condition de conservation diverses. Dans la plupart des cas, les crânes étaient fracturés et cassés au niveau de l'os frontal ou à la suture entre celui-ci et l'os pariétal, seule la partie antérieure, dont le diastème, demeurant intacte.

Espérant trouver dans ce matériel des indications indirectes sur le mode de dispersion de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, j'ai examiné chacun de ces crânes dans le but de déterminer s'il existait un rythme saisonnier d'apparition des rongeurs à la surface du sol et si certaines classes d'âge étaient prélevées de manière préférentielle suivant la saison.

Morel (1981) a étudié la croissance d'A. t. scherman en laboratoire et a cherché à mettre au point une technique de détermination de l'âge de ce rongeur fondée sur différents caractères morphologiques. S'étant inspiré de la technique d'étude de la croissance du poids du cristallin de l'oeil mise au point par Lord (1959) et appliquée avec succès chez de nombreux mammifères (Friend 1967, Morris 1972, Pucek et Lowe 1975) et chez plusieurs campagnols européens (Martinet 1966, Le Louarn et al. 1970, Le Louarn 1971). Morel (1981) a montré que ce caractère constituait un excellent estimateur de l'âge dans toutes les souches de Campagnols terrestres de la forme fouisseuse qu'il a étudiées. A part le poids du cristallin de l'oeil (Pcr) qui croît proportionnellement au logarithme de l'âge, les autres mesures effectuées, soit le poids (P), la longueur tête et corps (LTC), la longueur de la queue (LQ) et des pattes postérieures (LPP), la longueur condylo-basale (LCB), celle du diastème supérieur (Diast.) et la distance interorbitaire (Iorb), ne lui ont pas permis de mettre en évidence une relation avec l'âge des animaux, car ces variables atteignent un plateau vers 3 mois environ.

L'importance des séries étudiées, soit 175 campagnols capturés vivants sur le terrain et gardés en captivité, 308 individus nés au laboratoire et 790 animaux piégés à la pince en différentes localités m'ont incité à reprendre l'analyse de ces données que Morel a aimablement mises à ma disposition. L'objectif était de tenter de prédire le poids au lieu de l'âge des animaux. Une telle approche avait déjà été menée avec succès entre autres par Ryszkowski & al. (1973), Goszczynski (1977) et plus récemment par Pagels & Blem (1984) et Moyer & al. (1985) pour des campagnols du genre Microtus.

Les données de Morel ont été soumises à une analyse de corrélation afin de déterminer dans quelle mesure certains caractères évoluaient de manière semblable et pouvaient être utilisés dans un but prédictif. La matrice de corrélation des données des animaux élevés en captivité (Tab. 19) montre que le poids, la longueur condylobasale et le diastème supérieur sont fortement liés à la taille (LTC), le coefficient étant respectivement de 0.91, 0.82 et 0.87. De même, la LCB et le diastème présentent une liaison étroite avec le poids ( $r = 0.74$  et  $0.76$ ). Ces deux caractères crâniens ont donc été retenus pour établir des équations de prédiction du poids.

## 1) ESTIMATION DU POIDS

### METHODE D'ANALYSE

La technique proposée ici est fondée sur la régression linéaire. Il est essentiel de pouvoir estimer la marge d'erreur commise lorsque l'on détermine un paramètre de cette manière (Simpson et al. 1960, Dapson 1980, Sokal et Rohlf 1981). Les calculs ont été effectués en suivant la procédure proposée par Dapson (1980), qui insiste pour que soient précisés dans tous les cas, d'une part, la méthode utilisée et d'autre part, la valeur des paramètres. Lors de l'estimation des intervalles de confiance d'une droite de régression établie dans un but de prédiction, il convient de distinguer trois cas.

1° Les limites dans lesquelles se situe la droite de régression correspondent à l'intervalle de confiance de la prédiction moyenne. Pour la droite d'équation:

$$Y = b_{YX} \cdot X + a$$

Tableau 19 Matrice de corrélation entre les divers caractères mesurés par J. Morel. (Population née au laboratoire, N = 308).

[illegible]

elles sont données par la formule :

$$Y \pm t_{\alpha} \cdot S_{yx} \cdot \sqrt{\frac{1}{n} + \frac{(X_i - \bar{X})^2}{SS_x}}$$

avec :

$b_{yx}$  = pente de la droite de régression

$a$  = ordonnée à l'origine

$t$  = valeur du  $t$  de Student au seuil  $\alpha$

$$S_{yx} = \sqrt{\frac{n-1}{n-2} \cdot (S_y^2 - b_{yx}^2 \cdot S_x^2)}$$

$S_x^2$  : variance des  $X$

$S_y^2$  : variance des  $Y$

$n$  : taille de l'échantillon

$Y$  : variable dépendante ou prédite

$X_i$  : valeur de la variable indépendante

$\bar{X}$  : moyenne des  $X_i$

$SS_x$  : somme des carrés des écarts des  $X$  à la moyenne (Simpson et al. 1960, Dapson 1980, Sokal & Rohlf 1981).

L'intervalle de confiance est biconcave, car il se définit par rapport à la moyenne des  $X$ . Sa valeur est minimale pour  $(X_i - \bar{X}) = 0$  et augmente à mesure que cette différence devient grande. Les limites définies de la sorte sont symétriques de part et d'autre de la droite de régression et correspondent à l'intervalle dans lequel se situe toute prédiction moyenne.

2° L'estimation d'une valeur individuelle présente un intervalle beaucoup plus étendu donné par la formule :

$$Y \pm t_{\alpha} \cdot S_{yx} \cdot \sqrt{1 + \frac{1}{n} + \frac{(X_i - \bar{X})^2}{SS_x}}$$

(Simpson et al. 1960, Dapson 1980, Sokal & Rohlf 1981).

3° La dernière situation est une généralisation de la précédente et permet de définir l'intervalle de confiance d'une estimation basée sur un échantillon de  $m$  individus présentant la même valeur pour la variable dépendante, car dans ce cas, la sécurité de prédiction s'améliore. Les limites sont alors données par :

$$Y \pm t_{\alpha} \cdot S_{yx} \cdot \sqrt{\frac{1}{m} + \frac{1}{n} + \frac{(X_1 - \bar{X})^2}{SS_x}}$$

avec  $m$  : nombre d'individus présentant la même mesure (Dapson 1980, Sokal & Rohlf 1981). L'intervalle est alors compris entre celui de la moyenne et celui donné pour la prédiction individuelle, qui constitue un cas particulier ( $m = 1$ ).

Le choix de la droite de régression est également d'une importance capitale, car il existe deux équations pour une série donnée, celle provenant de la régression d' $Y$  en  $X$  et la seconde d' $X$  en  $Y$ . Les deux courbes ne sont identiques qu'à la condition que les points soient exactement alignés, ce qui ne se produit presque jamais dans la réalité (Simpson et al. 1960, Dapson 1980, Sokal et Rohlf 1981). Ces auteurs insistent pour que la régression soit réalisée en utilisant le caractère mesuré comme variable indépendante, la valeur prédite constituant alors la variable dépendante. Cependant, ils conseillent d'utiliser l'équation inverse dans deux cas, soit premièrement, lorsque la variance de la variable dépendante est la moins étendue des deux et secondement, lorsque le caractère mesuré n'a pas été échantillonné au hasard. Cette procédure s'impose dans les études d'estimation de l'âge, les animaux étant généralement sacrifiés à des temps déterminées arbitrairement. Dans de tels cas, il convient de se servir de l'équation de régression inverse, soit :

$$X = b_{xy} \cdot Y + a$$

L'intervalle de confiance d'une telle droite de régression est notablement plus étendu et plus compliqué à calculer. Il est donné par la formule :

$$X = \bar{X} + \frac{b_{xy} \cdot (X_1 - \bar{X})}{K} \pm \frac{t_{\alpha}}{K} \cdot \sqrt{S_{yx}^2 \cdot \frac{(Y_1 - \bar{Y})^2}{SS_x} + K \cdot \left( \frac{1}{m} + \frac{1}{n} \right)}$$

avec  $X$  : valeur prédite

$$K = b_{xy}^2 - t_{\alpha}^2 S_b^2$$

et  $S_b$  : erreur standard de  $b_{xy}$

(Dapson 1980, Sokal & Rohlf 1983).

Les limites de l'intervalle sont également biconcaves de part et d'autre de la droite de régression, mais dans ce cas, elles sont asymétriques.

## R E S U L T A T S

Les corrélations entre les diverses mensurations corporelles sont moins bonnes pour les données des campagnols capturés dans la nature que celles présentées au Tableau 19. En effet, à partir de 90 g la croissance des différents caractères n'est plus linéaire, mais se ralentit pour atteindre un plateau. Ce phénomène n'apparaît pas en captivité, car en laboratoire les campagnols croissent plus lentement et demeurent de petite taille (Morel 1981).

C'est pourquoi les équations de prédiction ont été calculées à partir des données de terrain, en se fondant sur l'intervalle durant lequel la croissance est linéaire, soit entre 10 et 90 g. L'échantillon ainsi sélectionné provient de diverses stations et comprend 491 des 790 données récoltées par Morel. Le coefficient de corrélation est de 0.85 entre le poids et le diastème et de 0.90 avec la LCB. Les équations de régression ont été établies en considérant le poids comme variable dépendante et, dans ce cas, les intervalles de confiance ont été calculés à l'aide de la formule donnée pour une droite de régression directe. Les équations sont les suivantes :

$$\text{Poids} = 6.68 \cdot \text{LCB} - 151.03$$

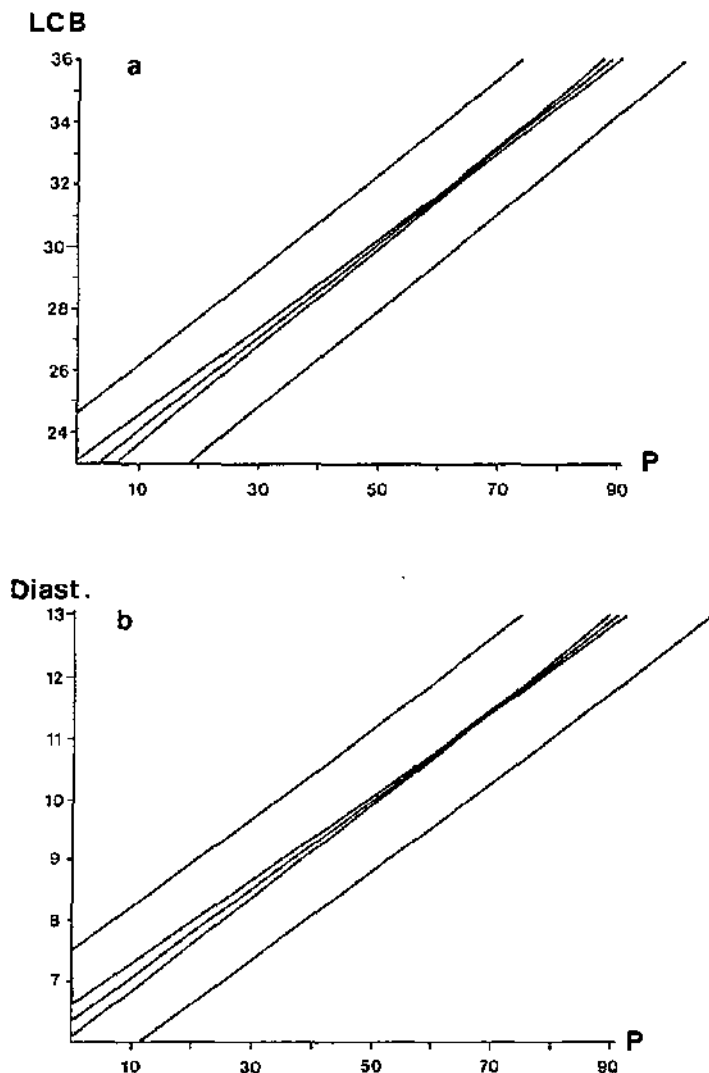
$$\text{avec } n = 491, \text{ Erreur standard de } b_{yx} = 0.146$$

$$\text{Poids} = 13.86 \cdot \text{Diast.} - 88.52$$

$$\text{avec } n = 491, \text{ Erreur standard de } b_{yx} = 0.381$$

Ces deux droites et leurs limites à 95 % sont dessinées sur la Figure 52.

Pour diverses mesures, comprises dans la plage d'application, soit entre 0 et 90 g, la valeur des prédictions, leurs intervalles de confiance à 95 %, ainsi que les bornes inférieures et supérieures sont présentés au Tableau 20; pour chacune des deux équations, ces valeurs sont données pour un échantillon moyen, composé de 491 individus, et pour une prédiction individuelle. La Figure 53 montre l'évolution de l'étendue de l'intervalle de confiance en fonction de la taille de l'échantillon pour plusieurs valeurs de la variable indépendante. On constate que l'intervalle pour une prédiction individuelle est respectivement de 27 et 32 g pour la LCB et le diastème. Il décroît ensuite exponentiellement pour atteindre la valeur moyenne à l'asymptote. Ses dimensions se réduisent déjà de plus de 50 % pour un échantillon de 5 animaux et sont voisines de 10 g pour 10 individus.



**Figure 52** Droites de régression entre les mesures du crâne et le poids de 0 à 90 grammes.

a) LCB : Longueur condylobasale en mm

b) Diast. : Diastème en mm

P = Poids en g

Bande étroite: Limites de confiance des régressions à 95%

Bande large : intervalle de confiance à 95% pour une prédiction individuelle.

Tableau 20 a) Estimation du poids d'A. t. scherman en  
fonction de la longueur du diastème supérieur

Intervalles pour un échantillon de:

491 individus

1 individu

| Diast. | Poids  | Intervalle | Lim inf. | Lim sup. | Intervalle | Lim inf. | Lim sup. |
|--------|--------|------------|----------|----------|------------|----------|----------|
| mm     | Prédit | 95 %       | 95 %     | 95 %     | 95 %       | 95 %     | 95 %     |
| 9      | 9      | 9          | 9        | 9        | 9          | 9        | 9        |
| 7.0    | 8.5    | 6.47       | 5.2      | 11.7     | 31.99      | -7.5     | 24.5     |
| 7.5    | 15.4   | 5.75       | 12.5     | 18.3     | 31.85      | -0.5     | 31.3     |
| 7.6    | 16.8   | 5.60       | 14.0     | 19.6     | 31.83      | 0.9      | 32.7     |
| 7.7    | 18.2   | 5.46       | 15.4     | 20.9     | 31.80      | 2.3      | 34.1     |
| 7.8    | 19.6   | 5.31       | 16.9     | 22.2     | 31.78      | 3.7      | 35.4     |
| 7.9    | 20.9   | 5.17       | 18.4     | 23.5     | 31.75      | 5.1      | 36.8     |
| 8.0    | 22.3   | 5.03       | 19.8     | 24.8     | 31.73      | 6.5      | 38.2     |
| 8.1    | 23.7   | 4.88       | 21.3     | 26.2     | 31.71      | 7.9      | 39.6     |
| 8.2    | 25.1   | 4.74       | 22.7     | 27.5     | 31.69      | 9.3      | 40.9     |
| 8.3    | 26.5   | 4.60       | 24.2     | 28.8     | 31.66      | 10.7     | 42.3     |
| 8.4    | 27.9   | 4.46       | 25.6     | 30.1     | 31.64      | 12.1     | 43.7     |
| 8.5    | 29.3   | 4.31       | 27.1     | 31.4     | 31.62      | 13.4     | 45.1     |
| 8.6    | 30.6   | 4.17       | 28.6     | 32.7     | 31.61      | 14.8     | 46.4     |
| 8.7    | 32.0   | 4.03       | 30.0     | 34.0     | 31.59      | 16.2     | 47.8     |
| 8.8    | 33.4   | 3.89       | 31.5     | 35.4     | 31.57      | 17.6     | 49.2     |
| 8.9    | 34.8   | 3.76       | 32.9     | 36.7     | 31.55      | 19.0     | 50.6     |
| 9.0    | 36.2   | 3.62       | 34.4     | 38.0     | 31.54      | 20.4     | 52.0     |
| 9.1    | 37.6   | 3.48       | 35.8     | 39.3     | 31.52      | 21.8     | 53.3     |
| 9.2    | 39.0   | 3.35       | 37.3     | 40.6     | 31.51      | 23.2     | 54.7     |
| 9.3    | 40.3   | 3.21       | 38.7     | 42.0     | 31.49      | 24.6     | 56.1     |
| 9.4    | 41.7   | 3.08       | 40.2     | 43.3     | 31.48      | 26.0     | 57.5     |
| 9.5    | 43.1   | 2.95       | 41.6     | 44.6     | 31.47      | 27.4     | 58.9     |
| 9.6    | 44.5   | 2.82       | 43.1     | 45.9     | 31.46      | 28.8     | 60.2     |
| 9.7    | 45.9   | 2.69       | 44.5     | 47.2     | 31.44      | 30.2     | 61.6     |
| 9.8    | 47.3   | 2.56       | 46.0     | 48.6     | 31.43      | 31.6     | 63.0     |
| 9.9    | 48.7   | 2.44       | 47.4     | 49.9     | 31.42      | 32.9     | 64.4     |
| 10.0   | 50.0   | 2.32       | 48.9     | 51.2     | 31.41      | 34.3     | 65.8     |
| 10.1   | 51.4   | 2.20       | 50.3     | 52.5     | 31.41      | 35.7     | 67.1     |
| 10.2   | 52.8   | 2.09       | 51.8     | 53.9     | 31.40      | 37.1     | 68.5     |
| 10.3   | 54.2   | 1.98       | 53.2     | 55.2     | 31.39      | 38.5     | 69.9     |
| 10.4   | 55.6   | 1.88       | 54.6     | 56.5     | 31.39      | 39.9     | 71.3     |
| 10.5   | 57.0   | 1.79       | 56.1     | 57.9     | 31.38      | 41.3     | 72.7     |
| 10.6   | 58.4   | 1.70       | 57.5     | 59.2     | 31.37      | 42.7     | 74.0     |
| 10.7   | 59.7   | 1.62       | 58.9     | 60.6     | 31.37      | 44.1     | 75.4     |
| 10.8   | 61.1   | 1.55       | 60.4     | 61.9     | 31.37      | 45.4     | 76.8     |
| 10.9   | 62.5   | 1.50       | 61.8     | 63.3     | 31.36      | 46.8     | 78.2     |
| 11.0   | 63.9   | 1.46       | 63.2     | 64.6     | 31.36      | 48.2     | 79.6     |
| 11.1   | 65.3   | 1.43       | 64.6     | 66.0     | 31.36      | 49.6     | 81.0     |
| 11.2   | 66.7   | 1.41       | 66.0     | 67.4     | 31.36      | 51.0     | 82.4     |
| 11.3   | 68.1   | 1.42       | 67.4     | 68.8     | 31.36      | 52.4     | 83.7     |
| 11.4   | 69.4   | 1.44       | 68.7     | 70.2     | 31.36      | 53.8     | 85.1     |
| 11.5   | 70.8   | 1.47       | 70.1     | 71.6     | 31.36      | 55.2     | 86.5     |
| 11.6   | 72.2   | 1.52       | 71.5     | 73.0     | 31.37      | 56.5     | 87.9     |
| 11.7   | 73.6   | 1.58       | 72.8     | 74.4     | 31.37      | 57.9     | 89.3     |
| 11.8   | 75.0   | 1.65       | 74.2     | 75.8     | 31.37      | 59.3     | 90.7     |
| 11.9   | 76.4   | 1.73       | 75.5     | 77.2     | 31.38      | 60.7     | 92.1     |
| 12.0   | 77.8   | 1.82       | 76.9     | 78.7     | 31.38      | 62.1     | 93.5     |
| 12.1   | 79.1   | 1.92       | 78.2     | 80.1     | 31.39      | 63.5     | 94.8     |
| 12.2   | 80.5   | 2.02       | 79.5     | 81.5     | 31.39      | 64.8     | 96.2     |
| 12.3   | 81.9   | 2.13       | 80.9     | 83.0     | 31.40      | 66.2     | 97.6     |
| 12.4   | 83.3   | 2.24       | 82.2     | 84.4     | 31.41      | 67.6     | 99.0     |
| 12.5   | 84.7   | 2.36       | 83.5     | 85.9     | 31.42      | 69.0     | 100.4    |
| 12.6   | 86.1   | 2.48       | 84.8     | 87.3     | 31.43      | 70.4     | 101.8    |
| 12.7   | 87.5   | 2.61       | 86.2     | 88.8     | 31.44      | 71.7     | 103.2    |
| 12.8   | 88.8   | 2.73       | 87.5     | 90.2     | 31.45      | 73.1     | 104.6    |
| 12.9   | 90.2   | 2.86       | 88.8     | 91.7     | 31.46      | 74.5     | 106.0    |
| 13.0   | 91.6   | 2.99       | 90.1     | 93.1     | 31.47      | 75.9     | 107.4    |

Tableau 20 b) Estimation du poids d'A. t. scherman en fonction de la LCB.

Intervalles pour un échantillon de:

| LCB  | 491 individus |      |                   |      | 1 individu |      |                   |       |
|------|---------------|------|-------------------|------|------------|------|-------------------|-------|
|      | Poids         |      | Lim inf. Lim sup. |      | Intervalle |      | Lim inf. Lim sup. |       |
|      | Predit.       | 95 % | 95 %              | 95 % | 95 %       | 95 % | 95 %              | 95 %  |
| mm   | g             | g    | g                 | g    | g          | g    | g                 | g     |
| 24.0 | 9.4           | 5.07 | 6.8               | 11.9 | 26.56      | -4.0 | 22.7              | 22.7  |
| 24.5 | 12.7          | 4.79 | 10.3              | 15.1 | 26.61      | -0.6 | 26.0              | 26.0  |
| 25.0 | 16.1          | 4.51 | 13.8              | 18.3 | 26.56      | 2.8  | 29.3              | 29.3  |
| 25.5 | 19.4          | 4.24 | 17.3              | 21.5 | 26.52      | 6.1  | 32.7              | 32.7  |
| 26.0 | 22.7          | 3.97 | 20.8              | 24.7 | 26.48      | 9.5  | 36.0              | 36.0  |
| 26.5 | 26.1          | 3.70 | 24.2              | 27.9 | 26.44      | 12.9 | 39.3              | 39.3  |
| 27.0 | 29.4          | 3.43 | 27.7              | 31.1 | 26.40      | 16.2 | 42.6              | 42.6  |
| 27.5 | 32.8          | 3.16 | 31.2              | 34.3 | 26.37      | 19.6 | 46.0              | 46.0  |
| 28.0 | 36.1          | 2.90 | 34.7              | 37.6 | 26.34      | 22.9 | 49.3              | 49.3  |
| 28.5 | 39.5          | 2.64 | 38.1              | 40.8 | 26.31      | 26.3 | 52.6              | 52.6  |
| 29.0 | 42.8          | 2.39 | 41.6              | 44.0 | 26.29      | 29.7 | 55.9              | 55.9  |
| 29.5 | 46.1          | 2.15 | 45.1              | 47.2 | 26.26      | 33.0 | 59.3              | 59.3  |
| 30.0 | 49.5          | 1.91 | 48.5              | 50.4 | 26.25      | 36.4 | 62.6              | 62.6  |
| 30.5 | 52.8          | 1.70 | 52.0              | 53.7 | 26.23      | 39.7 | 65.9              | 65.9  |
| 31.0 | 56.2          | 1.51 | 55.4              | 56.9 | 26.22      | 43.1 | 69.3              | 69.3  |
| 31.5 | 59.5          | 1.35 | 58.8              | 60.2 | 26.21      | 46.4 | 72.6              | 72.6  |
| 32.0 | 62.8          | 1.24 | 62.2              | 63.5 | 26.21      | 49.7 | 75.9              | 75.9  |
| 32.5 | 66.2          | 1.18 | 65.6              | 66.8 | 26.20      | 53.1 | 79.3              | 79.3  |
| 33.0 | 69.5          | 1.20 | 68.9              | 70.1 | 26.20      | 56.4 | 82.6              | 82.6  |
| 33.5 | 72.9          | 1.28 | 72.2              | 73.5 | 26.21      | 59.8 | 86.0              | 86.0  |
| 34.0 | 76.2          | 1.41 | 75.5              | 76.9 | 26.22      | 63.1 | 89.3              | 89.3  |
| 34.5 | 79.6          | 1.59 | 78.8              | 80.3 | 26.23      | 66.4 | 92.7              | 92.7  |
| 35.0 | 82.9          | 1.79 | 82.0              | 83.8 | 26.24      | 69.8 | 96.0              | 96.0  |
| 35.5 | 86.2          | 2.01 | 85.2              | 87.2 | 26.25      | 73.1 | 99.4              | 99.4  |
| 36.0 | 89.6          | 2.25 | 88.5              | 90.7 | 26.27      | 76.4 | 102.7             | 102.7 |
| 36.5 | 92.9          | 2.50 | 91.7              | 94.2 | 26.30      | 79.8 | 106.1             | 106.1 |
| 37.0 | 96.3          | 2.75 | 94.9              | 97.6 | 26.32      | 83.1 | 109.4             | 109.4 |

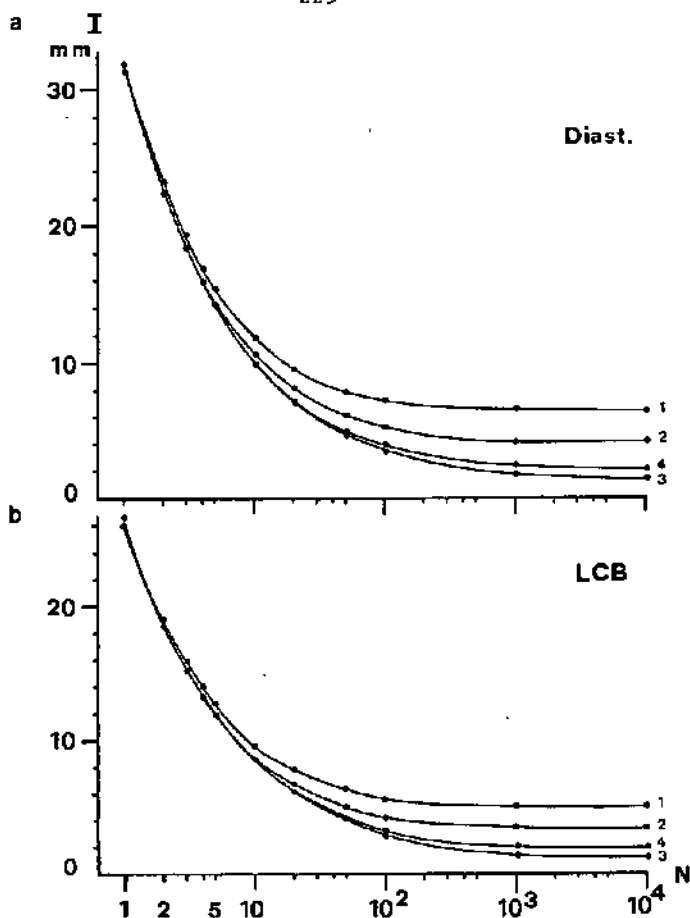


Figure 53

Prédiction du poids. Diminution de l'intervalle de confiance en fonction de la taille de l'échantillon, pour quatre valeurs de la LCB et du Diastème

a) Diastème: 1 = 7.0 mm  
 2 = 8.5 mm  
 3 = 10.5 mm  
 4 = 12.5 mm

b) LCB: 1 = 24 mm  
 2 = 26 mm  
 3 = 30 mm  
 4 = 36 mm

I : Etendue de l'intervalle en mm  
 N : Taille de l'échantillon

## 2) APPLICATION DE LA TECHNIQUE D'ESTIMATION DU POIDS AU REGIME ALIMENTAIRE DU HIBOU MOYEN-DUC

### MATERIEL & METHODE

Lors de l'examen du matériel récolté à Ottenbach par Reichardt et Egelbach, j'ai mesuré au dixième de mm la longueur du diastème supérieur gauche, ainsi que la LCB lorsque le crâne était intact. Le poids des campagnols a été estimé à l'aide de l'une ou des deux équations de régression présentées ci-dessus.

### R E S U L T A T S

La Figure 54 montre l'évolution au cours du temps de la proportion des deux proies principales du Moyen-duc, soit A. t. scherman et M. arvalis, qui à eux seuls forment plus du 80 % des proies consommées. Les pelotes de réjection de mars 1981 ayant été récoltées lors de la découverte du dortoir, elles correspondent vraisemblablement à la consommation hivernale de la population.

On remarque que l'abondance du Campagnol terrestre dans les pelotes de réjection diminue notablement durant l'hiver, cette espèce ne constituant plus alors que 14 à 18 % des captures. La proportion augmente nettement dès le mois de mai et se maintient durant l'été, entre 35 et 41 % en 1981 et entre 44 et 51 % environ en 1982. On observe également que les courbes des deux espèces sont inversement corrélées. Ainsi, à une augmentation de la prédation sur Arvicola correspond une diminution de la pression sur Microtus, et la disparition du Campagnol terrestre du régime alimentaire en hiver est compensée par une consommation massive de Campagnols des champs.

Au total, 765 crânes de Campagnols terrestres ont été examinés, dont 718 ont pu être retenus pour la mesure du diastème et 92 seulement pour la LCB. Leur poids a été estimé à l'aide des droites de régression et la Figure 55 présente la distribution de ces 718 individus répartis en classes de poids de 5 g. Chacune d'entre elles correspond à un intervalle de mesure de 3 ou 4 dixièmes de mm. L'intervalle de confiance de chacune de ces mesures est inférieur à la taille de la classe, dès que l'échantillon atteint 50 individus environ (Fig. 53). On peut donc

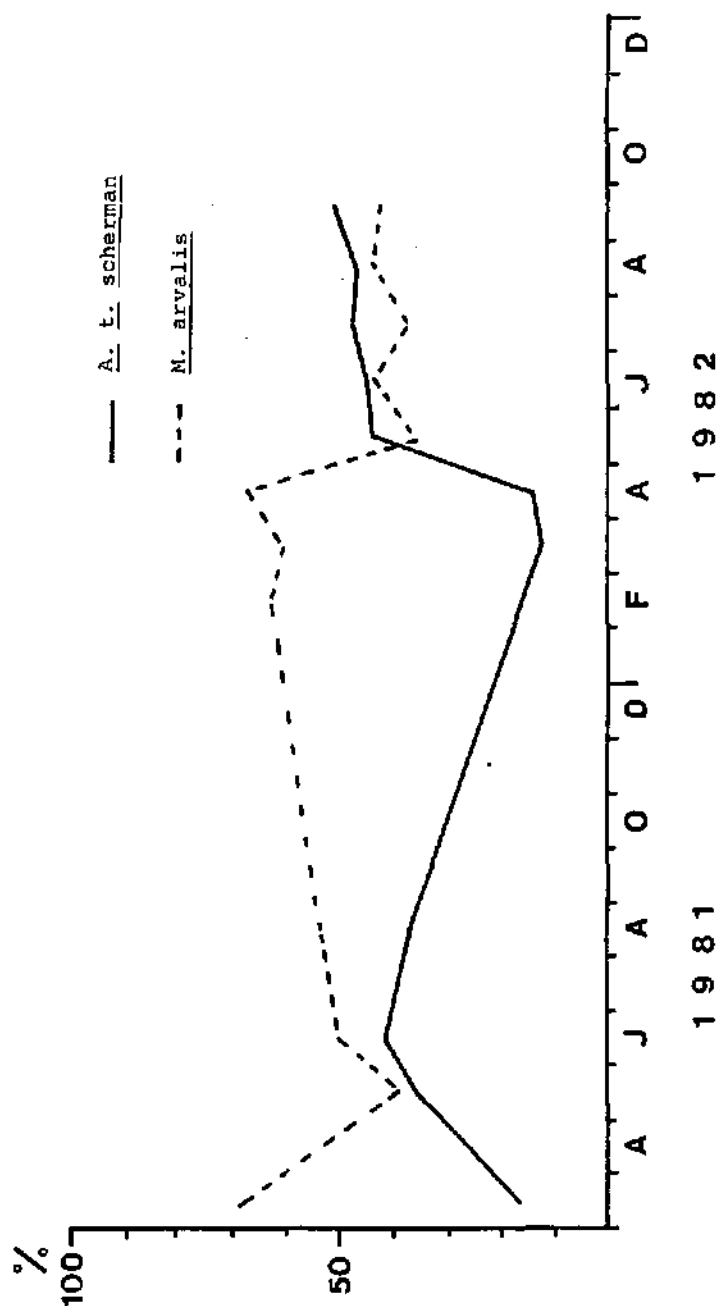
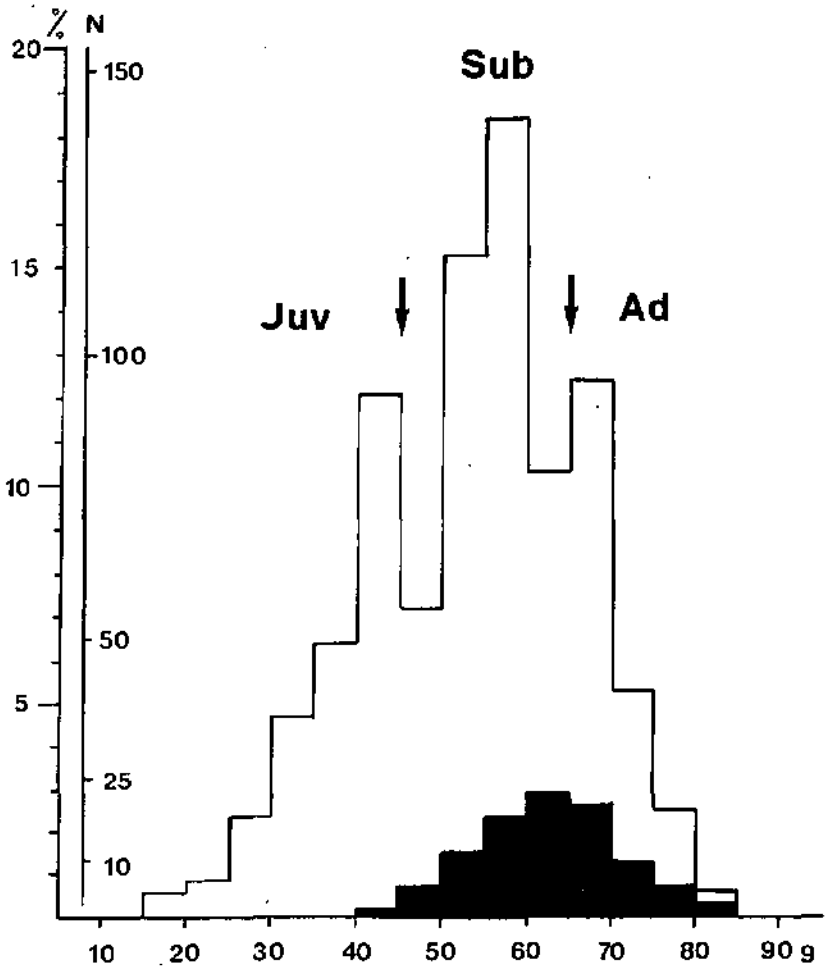


Figure 54 Evolution de la proportion des deux proies principales dans le régime alimentaire d'Asio otus. Ottenbach 1981-1982, données non publiées de Reichardt et Erelbach.



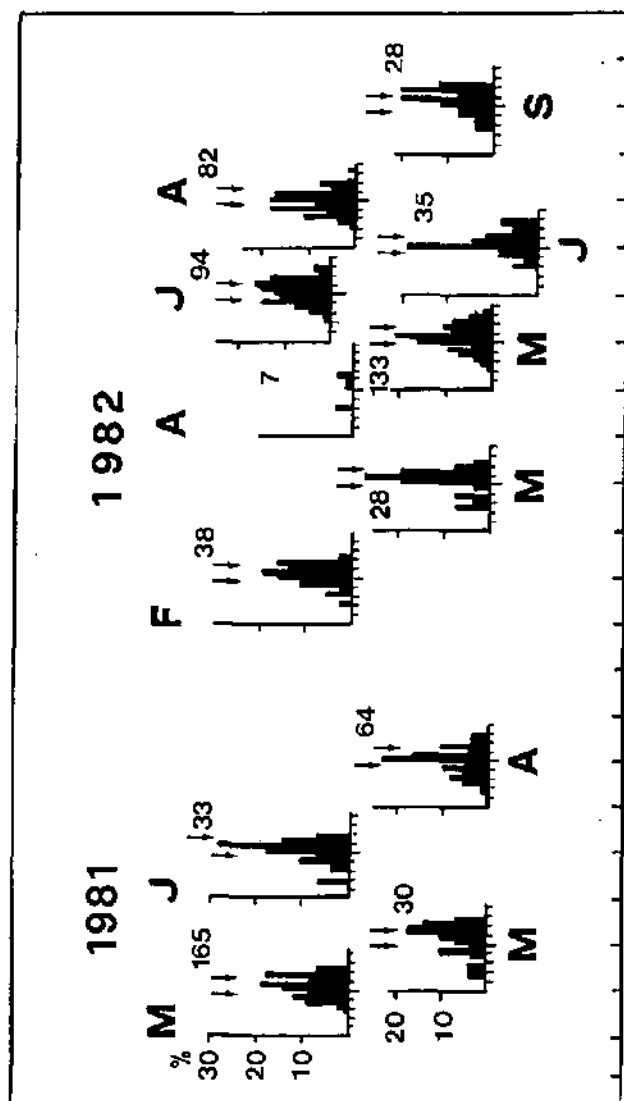
**Figure 55**

Distribution en classes de 5 grammes des Campagnols terrestres présents dans le régime alimentaire du Hibou Moyen Duc. Ottenbach 1981-1982.

En blanc : Poids estimé d'après le diastème,  
N = 718

En noir : Poids estimé d'après la LCB  
N = 92

Flèches : limites entre les classes d'âge



**Figure 56** Evolution dans le temps de la distribution des Campagnols terrestres victimes d'*Asio otus*

admettre, vu le grand nombre de crânes analysés, que cet histogramme présente une excellente sécurité de prédiction et qu'entre 35 et 75 g l'erreur moyenne est inférieure à 10 g.

On observe que la prédation du Moyen-duc sur la forme fouisseuse du Campagnol terrestre s'exerce essentiellement sur les fractions juvénile (moins de 45 g) et subadulte (de 45 à 65 g), qui représentent 79.2 % des individus mesurés. On constate en outre que la distribution ne suit pas une loi normale, car elle est évasée vers la gauche et plurimodale. En effet, elle présente deux modes distincts pour les classes 40-45 et 50-60 et peut-être un troisième entre 65 et 70 g, les individus de ces trois intervalles de poids étant plus fortement soumis à la prédation que les autres.

L'évolution de la distribution des poids au cours du temps révèle que tous les échantillons, qu'ils soient de l'hiver, du printemps ou de l'été, présentent la même répartition (Fig. 56). Le mode principal, correspondant aux subadultes, émerge dans tous les cas, celui des juvéniles est presque aussi fréquent, alors que le troisième apparaît moins régulièrement. On notera que les échantillons d'hiver et du début du printemps contiennent tous une importante proportion de juvéniles et d'individus de moins de 60 g, indiquant une reproduction hivernale, aussi bien en 1980-81, qu'en 1981-82.

Les 92 crânes entiers pour lesquels la longueur condylo-basale a pu être mesurée présentent une distribution unimodale de type normale, décalée par rapport à la population totale. En effet, les poids estimés à partir de la régression sur la LCB, sont compris entre 40 et 85 g et les moyennes des deux distributions sont significativement différentes, soit  $53.7 \text{ g} \pm 0.92$  pour la population totale estimée à partir du diastème et  $62.8 \text{ g} \pm 1.70$  pour la seconde ( $t = 5.76$ ,  $ddl = 808$ ,  $p < 0.001$ ). Cette différence ne provient pas d'une éventuelle divergence entre les deux méthodes, puisque dans cet échantillon de 92 crânes la moyenne estimée d'après le diastème est de  $63.0 \pm 1.58$  et de  $63.2 \pm 1.60$  d'après la LCB ( $t = 0.218$ ,  $ddl = 172$ ,  $p > 0.05$ ) pour les 87 individus sur lesquels les deux caractères ont été mesurés.

On constate également que la proportion de crânes intacts augmente avec le poids. Cette caractéristique reflète les modifications des os du crâne, qui durcissent et se soudent avec l'âge. Ainsi, pour les poids inférieurs à 50 g, 6.7 % (33/495) seulement des crânes ne sont pas brisés, alors que ce rapport augmente significativement et passe à 26.5 % (59/223) au-delà de cette limite (test exact sur les fréquences,  $p < 0.001$ ).

# 8

DISPERSION, DEPLACEMENTS ET

UTILISATION DE L'ESPACE CHEZ

A. t. scherman

## ANALYSE SPATIALE

### PIEGEAGES PAR CMR

#### Cartographie

Au terme de chaque campagne de piégeage par CMR et après avoir relevé la position des trappes sur un plan, la distribution spatiale des animaux a été reportée sur une carte.

D'après Airoidi (1976b, 1978), les Campagnols terrestres sont en moyenne capturés et recapturés 4.2 fois, chacun d'entre eux visitant en moyenne 1.9 pièges différents durant les deux jours de la session qui compte 18 contrôles. Lors de l'analyse, différents individus pris dans le même piège sont considérés comme des occupants d'un même domaine vital. Il est ainsi possible, par recouplements, de déterminer la composition et la distribution de groupes sociaux distincts les uns des autres et de dresser la carte des domaines vitaux (Airoidi 1976b, 1978).

Dans la plupart des cas, j'ai renoncé à la représentation utilisée antérieurement (Airoidi 1976b, 1978, Saucy et Meylan 1987) dont la méthode consiste à tracer les limites séparant deux domaines voisins à mi-distance entre les trappes ayant capturé des campagnols de groupes différents, car, dans de nombreux cas, cette technique s'est révélée peu précise et ambiguë. Elle s'applique aisément lorsque l'ensemble du terrain est occupé par les campagnols et que ceux-ci sont capturés à plusieurs reprises en différents postes de piégeage. En période de faible densité, il arrive que de nombreuses trappes ne soient pas visitées, ou qu'elles ne le soient que durant la nuit, du fait que les animaux sont régulièrement capturés au centre de leur terrier pendant la journée. De plus la présence de Taupes complique souvent l'interprétation des signes d'activité observés au niveau des pièges. Enfin, si les effectifs sont faibles, les chances que plusieurs individus se prennent dans le même piège sont plus faibles qu'en période de forte densité.

C'est pourquoi j'ai préféré représenter sur les cartes de la distribution spatiale, en plus de la position des animaux, l'emplacement de tous les pièges, en indiquant s'ils ont été visités ou non et de relier entre elles par un polygone convexe les trappes où se sont laissés capturer

un ou plusieurs individus appartenant au même groupe social.

### Centre d'activité et déplacements

Lors de chaque session de piégeage, le centre d'activité ou barycentre, défini comme la moyenne arithmétique des coordonnées des différents points de capture (Hayne 1949) a été calculé pour tous les individus. Les distances séparant les barycentres des animaux capturés et recapturés au cours de campagnes de piégeage successives ont également été calculées et permettent d'estimer l'ampleur des déplacements effectués par les campagnols entre deux sessions. En raison des dimensions extrêmement réduites du domaine vital chez A. t. scherman, ces distances sont faibles et généralement inférieures à 10 m pour des animaux résidents fixés dans un terrier (Saucy et Meylan 1987). Je considère qu'un animal a effectué un déplacement lorsque le domaine qu'il occupe est distinct de celui dans lequel il a été capturé lors de la session précédente et que la distance de son déplacement est supérieure à la distance maximale entre recaptures (DMR) de l'une et l'autre sessions.

Comme les valeurs de la DMR peuvent varier en fonction de la densité (Saucy & Meylan 1987) ou de l'état reproductif des animaux (Jannett 1977, Salvioni 1986), ce critère n'est pas absolu. C'est pourquoi les déplacements des campagnols ont été répartis en classes de taille équivalente au domaine vital moyen. Cette unité de domaine (UDM) a été définie comme la moyenne des DMR individuelles et sa grandeur a été calculée pour chaque session de piégeage. Pour éviter d'abaisser les estimations par des valeurs nulles, seuls les individus ayant visité plus d'un piège ont été pris en considération. Il s'agit d'une option maximaliste, qui écarte le risque d'une sous-évaluation de la longueur du domaine, due aux animaux qui se font toujours prendre au même endroit.

J'ai utilisé pour effectuer l'ensemble des calculs plusieurs programmes BASIC, écrits à mon intention par R. Maurer (Université de Genève). Je les ai ensuite modifiés et adaptés au système VAX de l'Université de Neuchâtel. En plus des calculs, l'un de ces programmes offre une option graphique de dessin des déplacements des animaux sur le transect et le quadrat.

### Taux de dispersion (Td<sub>x</sub>)

Le taux de dispersion (Td<sub>x</sub>) entre deux sessions de piégeage a été défini comme le rapport entre le nombre d'animaux ayant effectué un déplacement et le total des sujets recapturés. Comme il est impossible, sur la base des distances enregistrées, d'établir une distinction nette entre de véritables mouvements de dispersion et des déplacements résultants d'une dérive progressive du domaine vital, j'ai considéré l'évolution du taux de dispersion en fonction des distances parcourues. Ainsi, le taux de dispersion est donné par la formule :

$$Td_x = \sum_{x=1}^n \frac{Nx}{Nr}$$

avec :

Nx : nombre d'animaux recapturés à une distance supérieure à x UDM

Nr : nombre de sujets recapturés durant l'intervalle

n : nombre d'UDM pour lequel le taux est estimé

### RADIOTELEMETRIE

Lors des études antérieures sur l'utilisation de l'espace chez la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, seul le domaine occupé par les différents groupes sociaux avait été considéré. Ceci s'explique en raison du faible nombre de pièges différents visités en moyenne par chaque animal (Airoidi 1976b, 1978, Saucy et Meylan 1987). Le domaine vital individuel avait été un peu délaissé et n'avait été abordé que par des méthodes métriques appliquées aux données de CMR, telles que distance entre recaptures successives, DRS (Pascal 1984) ou par l'étude de la DMR (Saucy et Meylan 1987).

Grâce à l'utilisation de la radiotélémetrie, il est désormais possible de réunir des séries de données importantes et de décrire l'espace utilisé par chaque sujet considéré indépendamment de ses congénères, ainsi que d'analyser les relations que différents animaux entretiennent entre eux.

Dans une revue, complétée par Benhamou (1986), Jamon (1982) relate l'évolution du concept de domaine vital et des méthodes mises en oeuvre pour en définir les limites et caractéristiques, depuis les origines jusqu'à l'apparition des méthodes probabilistes.

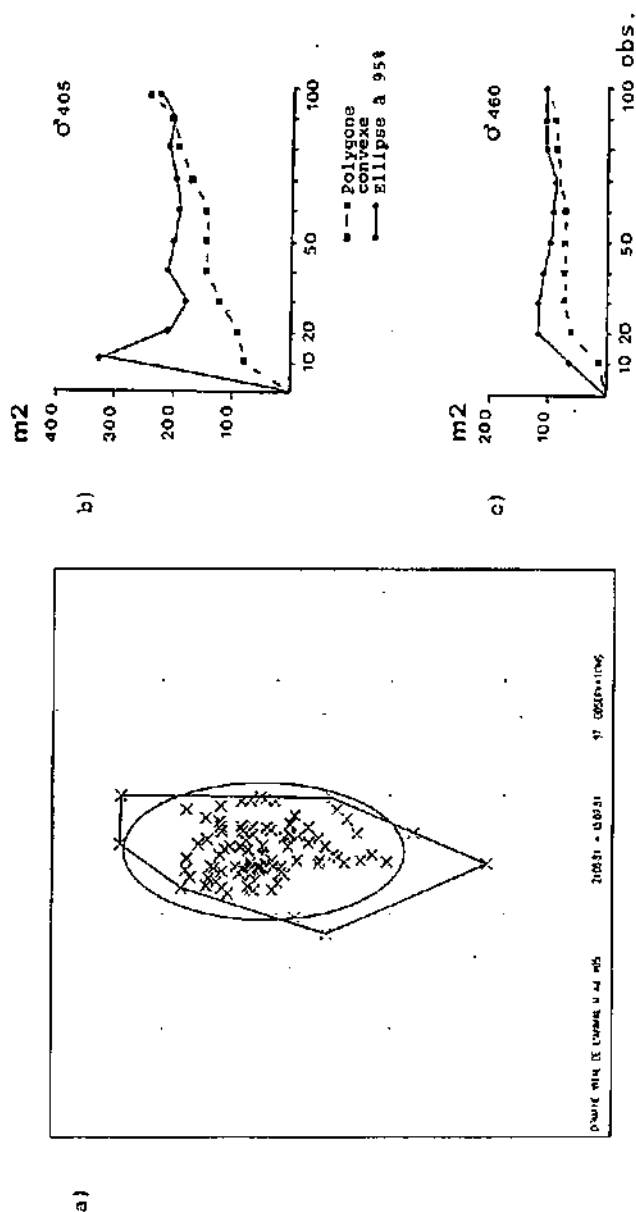
C'est à Burt (1943) que l'on doit la première définition fonctionnelle du domaine, que cet auteur définit

comme l'espace parcouru par un animal au cours de ses activités habituelles de recherche de nourriture, de reproduction et de soins aux jeunes. Cette définition demeure cependant encore imprécise et elle a souvent été critiquée (Yerges 1953, Cooper 1978), car elle ne tient pas compte de la dimension temporelle. En effet, la forme et la taille du domaine peuvent varier au cours du temps. Stickel & Warbach (1960) proposent une définition généralement admise aujourd'hui et considèrent le domaine vital instantané correspondant à la surface utilisée régulièrement au jour le jour et un domaine à long terme qui englobe les zones exploitées durant de plus longues périodes, par exemple une saison ou une année.

La représentation graphique et l'estimation de la surface du domaine vital sont deux problèmes distincts que de nombreux auteurs ont tenté de résoudre à l'aide d'un seul modèle. De manière générale, les modèles empiriques, tels que la méthode du polygone convexe ou du polygone concave, permettent de délimiter un domaine fidèle aux données de terrain, alors que les méthodes probabilistes fournissent une estimation de la surface statistiquement fiable (Jennrich & Turner 1969, Van Winckle et al. 1975, Jamon 1982). Les premiers modèles de ce type, issus du concept de centre d'activité (Hayne 1949), tels que la disque de Calhoun et Casby (1958) ou l'ellipse de Jennrich et Turner (1969) sont relativement simples, mais présentent des contraintes sur la normalité des données et la forme du domaine qui est supposée circulaire dans le premier cas et elliptique dans le second.

Des modèles probabilistes plus récents ont vu le jour d'une part, sur la base de la notion de "core area" (Kaufmann 1962), c'est-à-dire de zones où se concentre l'essentiel de l'activité d'un animal, en lieu et place du centre d'activité de Hayne (1949), et d'autre part, grâce à l'utilisation généralisée de l'ordinateur qui se charge de calculs fastidieux. Ces modèles se sont affranchis des contraintes concernant la forme du domaine et la normalité des données. Ils offrent une description de l'utilisation de l'espace basée sur les observations de terrain, tout en définissant différentes zones de probabilité de rencontre de l'animal (Anderson 1982, Dixon & Chapman 1980, Don et Rennols 1983, Dunn & Gipeon 1977, Kenward 1987). Ils présentent en revanche le désavantage d'être relativement lourds à utiliser, nécessitent l'achat, l'adaptation et la mise en oeuvre de programmes parfois complexes.

Après examen des différents modèles à disposition, j'ai choisi, pour analyser les données de radio-tracking et décrire le domaine de la forme fougèreuse du Campagnol terrestre, de représenter les contours des domaines par la méthode du polygone convexe. Elle consiste à joindre les points les plus extérieurs en évitant de former des angles concaves. Les surfaces ont été estimées par la technique de l'ellipse, au seuil de probabilité de 95 % (Jennrich & Turner 1969), ainsi que par celle du polygone convexe. En



raison de la surface extrêmement réduite du domaine chez A. t. scherman, et de la précision des localisations effectuées, il eut été illusoire et inutile de chercher à appliquer l'une ou l'autre des méthodes récentes citées plus haut.

Le choix du polygone pour la représentation est justifié par le mode de vie souterrain d'A. t. scherman, dont les déplacements à l'intérieur du domaine sont limités aux frontières du réseau de galeries. Les observations sur le terrain ont montré, dans le cas de terriers isolés, que les localisations les plus extrêmes correspondaient aux limites des zones de taupinières. Airolidi (1985) a observé que le nid d'A. t. scherman se trouve généralement dans une position centrale, ce qui autorise l'utilisation d'un modèle tel que celui de l'ellipse pour estimer la surface. Du reste, rappelons qu'Airolidi (1976a) avait utilisé un modèle elliptique pour évaluer l'aire du terrier.

#### Programmes d'analyse

J'ai utilisé deux programmes pour ces analyses. Le premier, mis à ma disposition par J.-D. Bourquin (Université de Lausanne), permet, après avoir sélectionné les points les plus externes, de calculer la surface du polygone convexe selon la formule donnée par Jennrich & Turner (1969). J'ai adapté ce programme, écrit en FORTRAN pour un ordinateur Norsk, et créé une version graphique qui utilise le logiciel GKS de Tektronics implémenté sur le système VAX/VMS. Cette sortie graphique dessine les points, le barycentre, ainsi que le polygone convexe et une grille de référence orthogonale dont la maille est de 10 m.

Le second programme, que j'ai écrit personnellement, calcule les ellipses à trois niveaux de probabilité, soit 63, 95 et 99 %, selon le modèle de Jennrich et Turner (1969). Il donne la longueur des deux axes des ellipses, l'angle de ces dernières par rapport aux axes de coordonnées, ainsi que la surface de chacune d'entre elles. Une version graphique de ce programme BASIC existe également. Ce mode de représentation ne sera retenu ici qu'à titre d'illustration, car il me paraît moins satisfaisant que celui du polygone. La Figure 57a donne un exemple des deux méthodes d'analyse. On constate que l'ellipse ne recouvre pas de manière satisfaisante l'ensemble des localisations.

Les Figures 57b et 57c illustrent et justifient le choix du modèle probabiliste pour estimer la surface des domaines vitaux, de préférence à une technique empirique. En appliquant le modèle du polygone, on remarque que l'aire augmente constamment en fonction du nombre d'observations, alors que la surface estimée avec la seconde méthode se stabilise à partir d'une vingtaine d'observations.

TABLEAU 21 Variations saisonnières de la DMR.  
Les Cluds, 1982-1986.

| PERIODE        | DMR | E-T  | MAX  | N   |
|----------------|-----|------|------|-----|
| Automne 1982   | 6.0 | 2.86 | 13.4 | 70  |
| Printemps 1983 | 7.0 | 2.91 | 13.9 | 21  |
| Ete 1983       | 6.7 | 3.93 | 15.7 | 36  |
| Automne 1983   | 5.6 | 2.55 | 11.6 | 49  |
| Printemps 1984 | 9.7 | 5.52 | 20.5 | 24  |
| Eté 1984-1985  | 5.1 | 2.47 | 12.0 | 35  |
| 1986           | 9.6 | 8.30 | 32.2 | 27  |
| 1982-1986      | 6.7 | 4.35 | 32.2 | 336 |

DMR : Moyenne de la DMR (distance maximale entre recaptures)  
 E-T : Ecart-type de la DMR  
 MAX : Valeur maximale de la DMR dans l'échantillon  
 N : Taille de l'échantillon

## R E S U L T A T S

---

### ANALYSE DES DEPLACEMENTS OBSERVES AUX CLUDS PAR CMR, PIEGEAGE A LA PINCE ET RADIOPISTAGE

Les mouvements des Campagnols terrestres aux Cluds ont été analysés et sont présentés en fonction de l'âge, du sexe, de la saison, ainsi que des différentes phases du cycle pluriannuel. Les déplacements des animaux ont été estimés par la distance séparant les barycentres de deux sessions de piégeage successives. Sur les diagrammes, ils ont été exprimés en unités de domaine vital (UDM). Pour chaque période, la valeur de ce paramètre a été calculée sur la base de la DMR moyenne (distance maximale entre recaptures).

Toutes les données de CMR ont été retenues pour caractériser les dimensions du domaine vital moyen. La valeur moyenne de la DMR, calculée sur l'ensemble des données est  $6.7 \pm 0.47$ . L'étude par saison a montré que ce paramètre est demeuré relativement constant de 1982 à fin 1983. Sur le transect, sa moyenne a varié entre 5.1 et 7.0 m durant cette période, avec des extrêmes compris entre 11.6 et 15.7 m, soit approximativement le double de la valeur moyenne (Tab. 21). En revanche, pour le printemps 1984 et l'année 1986, les estimations sont respectivement de 9.7 et 9.6 m, avec des extrêmes de 20.5 et 32.2 m. Durant la période intermédiaire, soit de l'été 1984 à fin 1985, la DMR fut de 5.1 en moyenne et de 12.0 m au maximum.

Des tests statistiques de comparaison de moyenne ont montré que les valeurs de la DMR sont significativement différentes entre l'automne 1983 et le printemps 1984 ( $t$  de Student = 4.37, ndl = 71,  $p < 0.001$ ), entre le printemps 1984 et la période qui va de l'été 1984 à la fin 1985 ( $t$  = 4.35, ndl = 57,  $p < 0.001$ ), ainsi qu'entre cette dernière et l'année 1986 ( $t$  = 3.04, ndl = 60,  $p < 0.01$ ). En revanche, les valeurs de la DMR comprises entre 5.1 et 7.0 ne diffèrent pas entre elles au seuil de 5 %; de plus, aucune différence n'a été détectée entre les sexes, ou les classes d'âge, quelle que soit la période considérée.

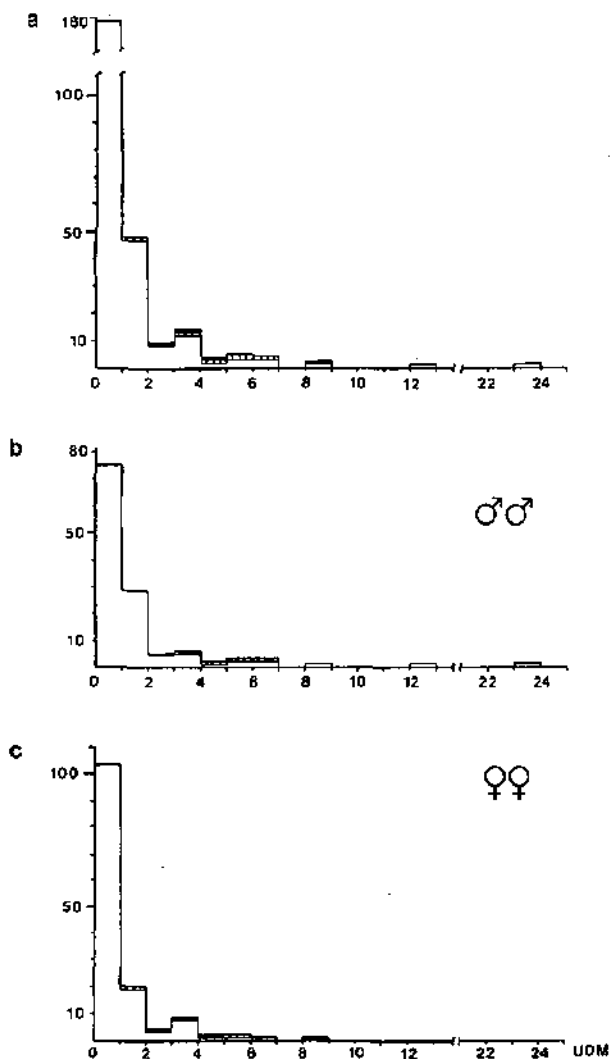
Ces résultats justifient donc une répartition des déplacements des campagnols en classes de 10 m pour le printemps 1984 et l'année 1986 et de 7 m pour les autres périodes.

L'augmentation de la DMR au printemps 1984 correspond à une annexion, par les survivants de l'hiver, des domaines laissés vacants par les individus morts en masse lors du déclin. Ce phénomène avait déjà été mis en évidence dans un travail précédent (Saucy 1981, Saucy & Meylan 1987). En revanche, en 1986, soit en phase de croissance, les animaux vivaient dans des terriers de Taupes qu'ils avaient colonisés et dont les réseaux peuvent mesurer jusqu'à dix fois la longueur de ceux du Campagnol terrestre (Fritschy & Meylan 1981).

La distribution des déplacements observés durant toute la période d'étude et pour l'ensemble de la population est présentée sur la Figure 58a. Les diagrammes suivants montrent la répartition de ces mouvements, soit par sexe (Fig. 58b, c), soit par classes d'âge (Fig. 59a, b, c). J'ai retenu, pour effectuer la classification des jeunes individus, l'âge enregistré lors de la première de deux captures consécutives. Les données des campagnols repris à la pince et de ceux étudiés par radiopistage ont également été intégrées à l'analyse. Des signatures particulières permettent de les distinguer sur les figures.

Au total 168 des 483 Campagnols terrestres marqués dans cette localité entre 1982 et 1986 ont été recapturés au moins une fois et ont contribué au calcul des 265 distances présentées sur les Figures 58 et 59, certains d'entre eux ayant été repris jusqu'à 7 fois au cours de sessions ultérieures. On constate d'emblée que la majorité des animaux ont été recapturés à l'intérieur de leurs domaines vitaux antérieurs, soit à une distance inférieure à la longueur d'un domaine moyen (67 % des cas). 18 % de reprises ont été opérées dans un domaine adjacent, soit à moins de deux unités de domaine. Les 15 % restants se répartissent de manière décroissante en fonction de la distance, avec un léger maximum pour la classe 4, correspondant à des déplacements compris entre 21 et 28 m ou 30 et 40 m, suivant la valeur de la DMR considérée. On remarque également qu'au-delà de 10 unités du domaine moyen, les déplacements deviennent extrêmement rares, les plus grandes distances enregistrées étant de 93 et 233 m. Les déplacements observés par recapture à la pince dans la zone de destruction et lors d'expériences de radiopistage se répartissent régulièrement entre les différentes classes, confirmant ainsi que les données de CMR ne sont pas biaisées par la taille et la forme de la parcelle d'étude.

La répartition des mouvements en fonction du sexe (Fig. 58b, c) montre que les mâles ont effectué une plus grande proportion de mouvements à grande distance, les deux distributions étant statistiquement différentes l'une de l'autre (test non paramétrique de Mann Whitney sur les distances parcourues,  $U = 7839.5$ ,  $p < 0.05$ ). Une différence



**Figure 58**

Dispersion d'*A. t. scherman* aux Cluds entre 1982 et 1986. Répartition des déplacements exprimés en unités de domaine vital (UDM).

En blanc : Données de CMR

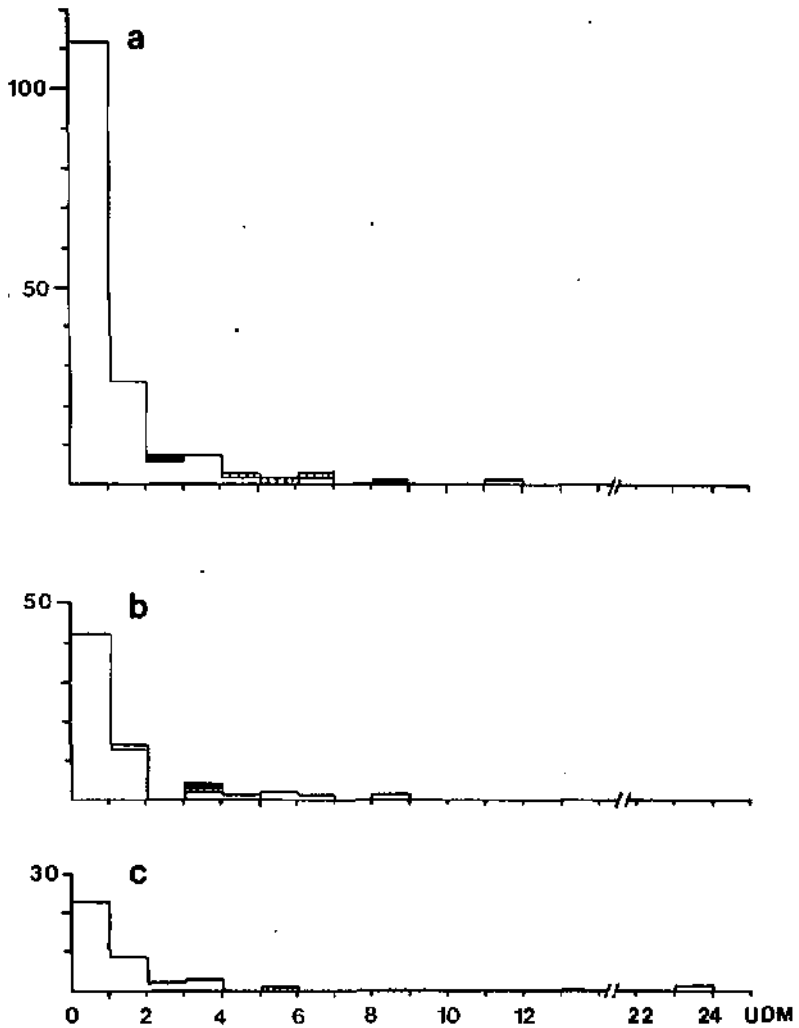
En noir : Données de piégeage à la pince

Hachuré : Données de radiotélémétrie

a) Total des observations, N = 265

b) Mâles, N = 125

c) Femelles, N = 140



**Figure 59**

Dispersion d'*A. t. scherman* aux Cluds entre 1982 et 1986. Distribution des déplacements par classes d'âge.

Même données que sur la Figure 58.

a) Adultes: N = 162

b) Subadultes: N = 64

c) Juvéniles: N = 39

entre les sexes apparaît également si l'on compare le nombre de recaptures opérées à une distance inférieure ou supérieure à une unité de domaine vital, les mâles ayant été significativement plus souvent repris à l'extérieur de leur domaine antérieur que les femelles ( $\chi^2 = 4.92$ ,  $ndf = 1$ ,  $p < 0.05$ ).

En revanche, la distribution des 265 mouvements en fonction de l'âge (Fig. 59a, b, c) montre une répartition identique à celle de l'ensemble de la population. Le nombre de déplacements effectués par les individus des trois classes d'âge diminue de la même manière en fonction de la distance et les distributions ne diffèrent pas l'une de l'autre du point de vue statistique (test de Mann Whitney sur les distances et test du  $\chi^2$  sur les fréquences, classes 3-4 et 5-24 regroupées,  $p > 0.05$  pour toutes les comparaisons). De même, les proportions entre individus recapturés à l'intérieur ou à l'extérieur de leurs anciens domaines vitaux ne sont pas différentes d'un groupe à l'autre (test du  $\chi^2$ ,  $p > 0.05$  dans les trois cas).

Cependant, on constate sur la Figure 59 que les nombre absolus de recaptures varient entre les classes d'âge, les juvéniles étant les moins représentés et les subadultes occupant une position intermédiaire entre les premiers et les adultes. J'ai cherché à déterminer si ce phénomène n'était qu'un artefact dû à la croissance, car les juvéniles et les subadultes passent dans la classe d'âge supérieure à mesure qu'ils grandissent, ou si ces animaux ont disparu plus fréquemment que les adultes après leur première capture.

Les résultats confirment la seconde hypothèse et, comme l'indique le Tableau 22, seuls 23 % des juvéniles ont été repris au moins une fois, contre 44 % des subadultes et 38 % des adultes. Ainsi plus des 3/4 des juvéniles ont disparu après avoir été marqués, proportion significativement plus élevée que dans les deux autres classes d'âge, qui ne diffèrent pas entre elles, comme le montrent les tests de comparaisons de proportions (adultes - juvéniles,  $p < 0.01$ , subadultes - juvéniles,  $p < 0.001$ , adultes - subadultes,  $p = 0.84$ ). De même, aucune différence concernant la probabilité d'être recapturé n'apparaît entre les sexes ( $p = 0.37$ , Tab. 22). Le tableau 22 contient également le détail du nombre de recaptures en fonction du sexe et de l'âge, ainsi qu'un indice exprimant le nombre de recaptures par individu repris au moins une fois. Ce rapport passe de 1.09 pour les juvéniles, à 1.24 pour les subadultes et à 1.87 chez les adultes, les proportions étant significativement différentes entre adultes et subadultes ( $p < 0.001$ ), ainsi qu'entre adultes et juvéniles ( $p < 0.01$ ). Il n'y a en revanche pas de différence au seuil de 5 % entre subadultes et juvéniles, de même qu'entre mâles et femelles.

TABLEAU 22 Probabilité de recapture en fonction de l'âge de l'animal lors de sa première capture.

| CLASSE     | N   | Nr | N-Nr | Nr/N  | R   | R/Nr |
|------------|-----|----|------|-------|-----|------|
| ADULTES    | 224 | 84 | 140  | 0.375 | 157 | 1.87 |
| SUBADULTES | 113 | 50 | 63   | 0.442 | 62  | 1.24 |
| JUVENILES  | 147 | 34 | 113  | 0.231 | 37  | 1.09 |
| MALES      | 247 | 67 | 180  | 0.271 | 120 | 1.79 |
| FEMELLES   | 235 | 73 | 163  | 0.309 | 140 | 1.92 |

N : Nombre total d'individus marqués dans la classe

Nr : Nombre d'individus recapturés au moins une fois

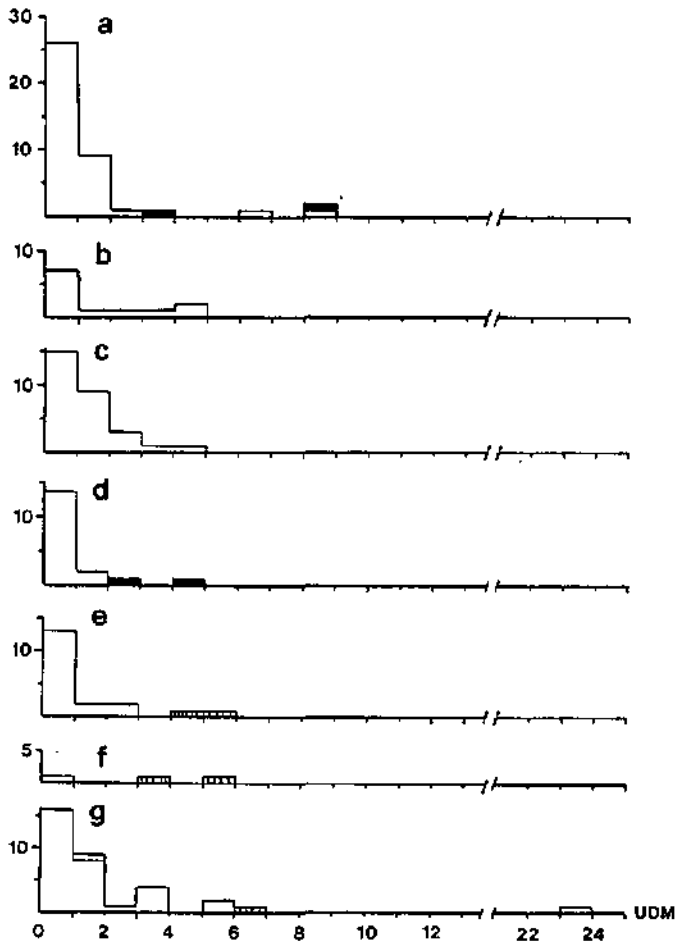
N-Nr : Nombre d'individus non recapturés

Nr/N : Proportion d'individus recapturés une fois au moins

R : Nombre de recaptures dans la classe

R/Nr : Nombre moyen de recaptures par individu recapturé

Ainsi, les juvéniles se caractérisent par un plus faible taux de recapture que les représentants des autres classes d'âge, impliquant soit une plus forte mortalité, soit une plus grande tendance à l'émigration à grande distance. Les deux hypothèses sont plausibles et il est impossible de trancher, car il y a des arguments en faveur de l'une comme de l'autre. En effet, aucun des juvéniles marqués dans la parcelle étudiée par CMR n'ayant été recapturé à la pince dans la zone de destruction, il est vraisemblable que les jeunes animaux qui ont disparu entre 1982 et 1984 sont morts. Cependant, le plus grand déplacement enregistré, soit de 233 m, a été réalisé par un juvénile en 1986, en phase de croissance de la population et l'on ne peut exclure que de tels mouvements aient échappé à l'investigation durant les périodes précédentes. En effet, les deux points les plus éloignés de la bande de piégeage sont distants l'un de l'autre de 213 m et les piégeages à la pince ont été réalisés dans la zone située entre les cotes 250 et 300. Les déplacements à grande distance demeurent plus difficiles à mettre en évidence en période de forte densité, car une telle opération nécessiterait le piégeage de tous les animaux dans un rayon de 300 m au moins autour de la parcelle de marquage, ce qui représente un travail gigantesque. En revanche, en période de faible densité, les terriers sont faciles à détecter par une prospection visuelle, la recapture des animaux qui se sont déplacés n'impliquant pas un effort de piégeage démesuré.



**Figure 60** Evolution saisonnière des mouvements de dispersion d'A. t. scherman aux Cluds entre 1982 et 1986. Mêmes données que celles des Figures 58 et 59.

- a) De l'automne 1982 au printemps 1983, N = 40; UDM = 7m
  - b) Du printemps à l'été 1983, N = 12; UDM = 7m
  - c) De l'été à l'automne 1983, N = 29; UDM = 7m
  - d) De l'automne 1983 au printemps 1984, N = 18; UDM = 10m
  - e) De l'été à l'automne 1984, N = 19; UDM = 7m
  - f) Du printemps à l'automne 1985, N = 8; UDM = 7m
  - g) De l'automne 1985 à l'automne 1986, N = 34; UDM = 10m
- UDM : Unité de domaine vital

# EVOLUTION DU TAUX DE DISPERSION EN FONCTION DE LA PHASE DU CYCLE FLURIANNUEL

L'évolution du nombre de déplacements en fonction du temps et de la phase du cycle pluriannuel est présentée sur la Figure 60. Les trois histogrammes supérieurs correspondent à la période de forte densité, soit de l'automne 1982 à l'automne 1983, les deux suivants au déclin, entre la fin 1983 et l'automne 1984, alors que l'avant dernier et le dernier se rapportent respectivement à la phase de faibles effectifs et au début de la période de croissance. Les effectifs ne correspondent pas exactement à ceux des figures précédentes, basés sur l'ensemble des données, car certains individus peuvent fort bien avoir quitté la parcelle d'étude entre deux campagnes de piégeage et l'avoir recolonisée par la suite ou avoir échappé à la capture lors de l'une ou l'autre session.

On observe une tendance à la diminution du nombre de déplacements à grande distance entre l'automne 1982 et le déclin, puis une augmentation des mouvements de dispersion dès l'amorce de la phase de croissance en 1986. Ce phénomène apparaît plus distinctement si l'on fait abstraction des données de piégeage à la pince et de radiopistage; en effet, elles interfèrent avec celles obtenues par CMR, car les 2 techniques citées en premier lieu n'ont pas été appliquées systématiquement, ni de manière régulière sur des surfaces identiques tout au long de la période d'étude.

En raison des faibles nombres dans chacune des classes, les distributions n'ont pas été comparées directement entre elles, mais regroupées en fonction de la phase du cycle à laquelle elles se rapportent, la période 1985 ayant été rattachée à la suivante. Pour effectuer les tests, toutes les données disponibles ont été utilisées, y compris celles du radiopistage et des piégeages à la pince, et les classes 1-2 et 3-25 ont été regroupées, donnant naissance au Tableau 23.

Un test d'homogénéité réalisé sur l'ensemble du Tableau 23, montre que les proportions observées ne sont pas différentes d'une distribution au hasard, bien que la valeur du  $\chi^2$  soit proche du seuil de signification à 5 % ( $\chi^2 = 9.19$ , ndl = 4,  $p=0.05$ ). Les comparaisons entre les différentes phases ne mettent pas en évidence de différence entre la période de forte densité et le déclin ( $\chi^2 = 4.87$ , ndl = 2,  $p>0.05$ ), ni entre la première et la phase de croissance ( $\chi^2 = 3.80$ , ndl = 2,  $p>0.05$ ). La plus forte contribution à la valeur du test d'homogénéité provient de la comparaison entre le déclin et la période de croissance, car ces deux distributions sont significativement différentes ( $\chi^2 = 6.57$ , ndl = 2,  $p<0.05$ ).

TABLEAU 23

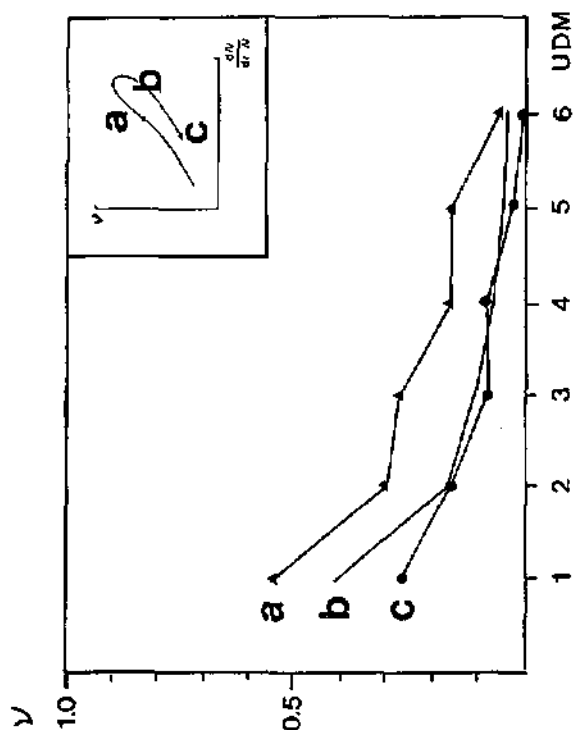
Répartition des mouvements d'A. t. scherman en fonction des distances parcourues.

| N             | 0  | 1-2 | 3-25 |
|---------------|----|-----|------|
| FORTE DENSITE | 48 | 24  | 9    |
| DECLIN        | 27 | 7   | 3    |
| CROISSANCE    | 17 | 10  | 10   |

N : Nombre de domaines vitaux moyens traversés en UDM

Ces résultats vont dans le sens du modèle proposé par Stenseth (1985) qui prédit un taux de dispersion maximal durant la phase de croissance, plus modéré en période de forte densité et significativement plus faible durant le déclin. Afin de confirmer cette hypothèse, le taux de dispersion, exprimé comme la proportion des déplacements supérieurs à 1, 2, 3, 4, ou 5 unités du domaine vital moyen, a été calculé pour chacune des périodes présentées sur la Figure 60. Ces résultats sont réunis dans le Tableau 24, dont il ressort de fortes variations d'une saison à l'autre. Les valeurs les plus faibles ont été enregistrées durant l'hiver et les plus fortes en été. Ces variations du taux de dispersion peuvent être comparées à celles du taux d'immigration observées sur le quadrat de 1982 à 1984 (Fig. 15d). Les mêmes tendances se manifestent avec en particulier un maximum en été. Ainsi, les deux méthodes concordent et fournissent une bonne estimation de l'intensité des déplacements dans les populations de Campagnols terrestres.

Les périodes ont ensuite été regroupées comme précédemment en phases de forte densité, de déclin et de croissance; l'évolution du taux de dispersion, calculé pour chacune d'entre elles, est représentée sur la Figure 61 en fonction des distances parcourues. On constate que le taux de dispersion durant la phase de croissance se démarque nettement de celui des deux autres périodes et que les valeurs sont minimales au cours du déclin, comme prédit par le modèle de Stenseth (1984). Ainsi, en période de croissance, plus de la moitié des animaux ont été repris à l'extérieur de leurs anciens domaines, près d'un tiers à une distance supérieure à deux unités de domaine et plus du quart à 3 unités. Pour les périodes de pic et de déclin, ces proportions sont respectivement comprises entre 41 et 26 % pour une unité de domaine vital, proches de 17 % et de 10 % pour deux et trois UDM.



**Figure 61**

Evolution du taux de dispersion ( $v$ ) d'A. t. Scherman en fonction de la phase du cycle pluriannuel aux Cluds.

En ordonnée: taux de dispersion ( $v$ ). En abscisse: distances parcourues en UDM

a) Phase de croissance (1985-1986)

b) Période de forte densité (automne 1982 à automne 1983)

c) Déclin (automne 1983 à automne 1984)

Encart: Les trois courbes sont présentées et situées dans la perspective du modèle de la dispersion de Stenseth (1984) (cf. introduction, Fig. 2b)

**Tableau 24** Evolution du taux de dispersion d'A. t. scherman en fonction de la phase du cycle pluriannuel.

| PERIODE                       | N   | Nr Nr/N  | N <sub>1</sub> Td <sub>1</sub> | N <sub>2</sub> Td <sub>2</sub> | N <sub>3</sub> Td <sub>3</sub> | N <sub>4</sub> Td <sub>4</sub> | N <sub>5</sub> Td <sub>5</sub> |
|-------------------------------|-----|----------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| <b>FORTE DENSITE</b>          |     |          |                                |                                |                                |                                |                                |
| A82-P81                       | 165 | 40 0.24  | 14 0.35                        | 5 0.13                         | 4 0.10                         | 3 0.08                         | 3 0.08                         |
| P83-E83                       | 55  | 12 0.22  | 5 0.42                         | 4 0.33                         | 3 0.25                         | 2 0.17                         | 0 -                            |
| E83-A83                       | 80  | 29 0.36  | 14 0.48                        | 5 0.17                         | 2 0.07                         | 1 0.03                         | 0 -                            |
| <b>DECLIN</b>                 |     |          |                                |                                |                                |                                |                                |
| A83-P84                       | 85  | 18 0.21  | 4 0.22                         | 2 0.11                         | 1 0.06                         | 1 0.06                         | 0 -                            |
| E84-A84                       | 57  | 19 0.33  | 6 0.32                         | 4 0.21                         | 2 0.11                         | 2 0.11                         | 1 0.05                         |
| <b>FAIBLES EFFECTIFS</b>      |     |          |                                |                                |                                |                                |                                |
| A84-A85                       | 39  | 3 0.08   | 2 0.67                         | 2 0.67                         | 2 0.67                         | 1 0.33                         | 1 0.33                         |
| <b>CROISSANCE</b>             |     |          |                                |                                |                                |                                |                                |
| A85-A86                       | 52  | 34 0.65  | 18 0.53                        | 9 0.27                         | 8 0.24                         | 4 0.12                         | 4 0.12                         |
| <b>ENSEMBLE DE L'ETUDE(*)</b> |     |          |                                |                                |                                |                                |                                |
| 1982-86                       | 483 | 168 0.35 | 87 0.33                        | 40 0.15                        | 22 0.08                        | 14 0.05                        | 9 0.03                         |

N: nombre d'animaux susceptibles d'être repris

Nr: nombre d'animaux recapturés

Nr/N: taux de recapture

N<sub>1</sub>-N<sub>5</sub>: nombre de sujets ayant effectué un déplacement supérieur à 1, 2, ..., 5 domaines vitaux moyens

Td<sub>1</sub>-Td<sub>5</sub>: taux de dispersion exprimé en fonction de la distance parcourue (en UDM)

(\*) : Pour l'ensemble de l'étude, les calculs ont été réalisés sur le nombre total de recaptures, soit 265, opérées sur les 163 campagnols recapturés au moins 1 fois

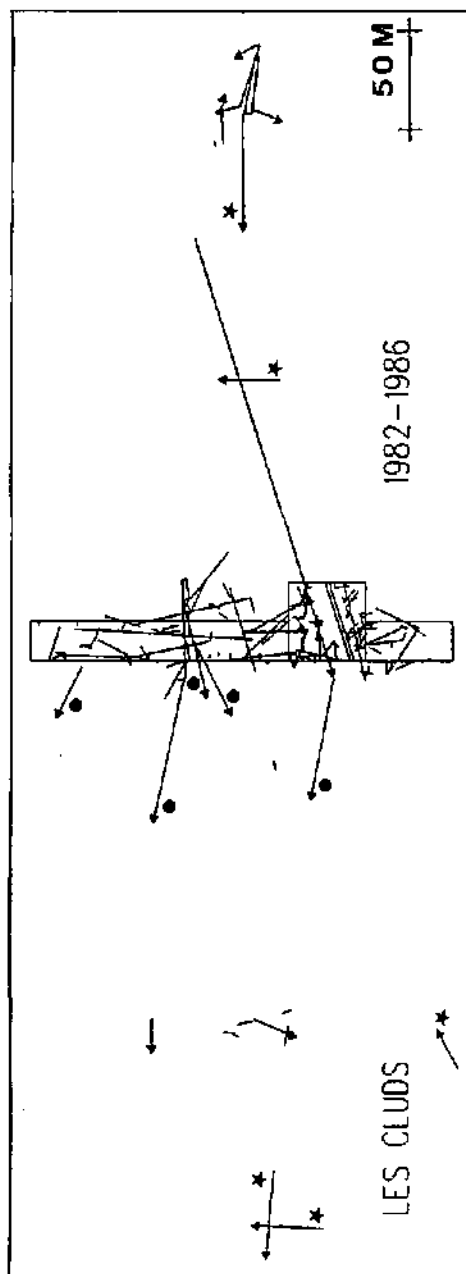


Figure 62

Déplacements du Campagnol terrestre aux Cluds entre 1982 et 1986.

Données de piégeage par CMR. Sont également mentionnés les déplacements mis en évidence par piégeage à la pince (cercles) et par télémétrie (étoiles).

## PRESENTATION GRAPHIQUE DES DEPLACEMENTS

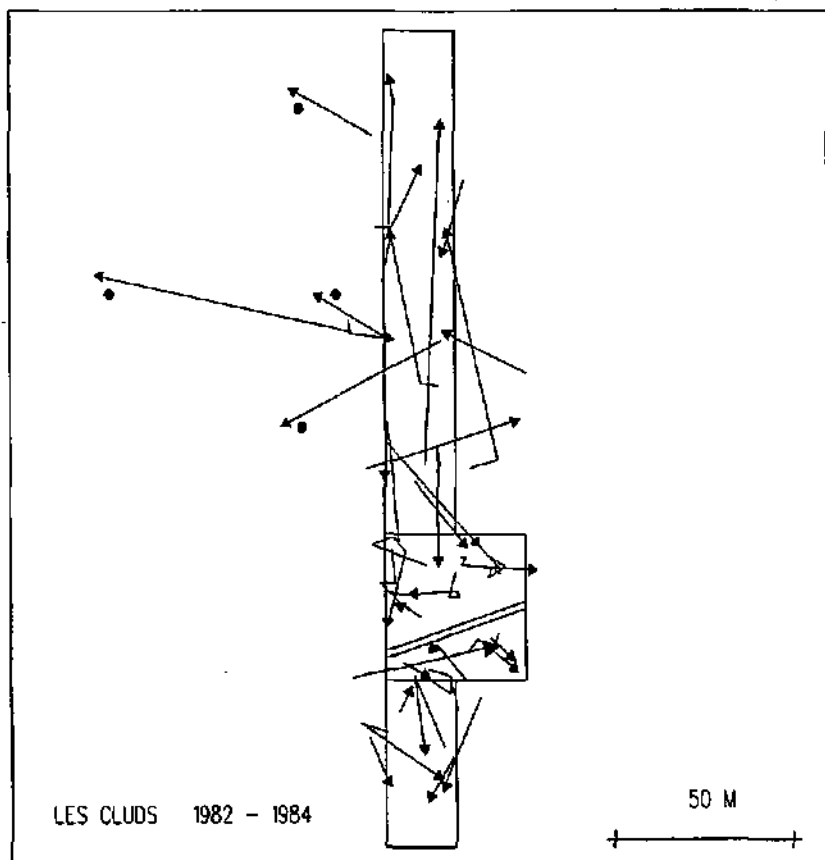
---

La Figure 62 présente la carte de tous les mouvements enregistrés sur la prairie des Cluds entre les cotes 0 et 650 m de 1982 à 1986. Les flèches indiquent le sens des mouvements les plus importants et des signatures particulières signalent les déplacements détectés par piégeage à la pince et lors d'expériences de radiopistage. On observe que, de manière générale, la longueur des déplacements se situe entre 30 et 60 m et que les mouvements de grande envergure constituent l'exception, comme celui de 233 m réalisé par un juvénile, marqué à l'extérieur de la bande de piégeage en été 1986. Ce même animal a d'ailleurs été repris à la pince par le SZV au printemps 1987, à 60 m de son précédent lieu de capture. Ce dernier mouvement a été ajouté sur la carte et porte à 286 m la distance totale parcourue en ligne droite par ce campagnol.

Les déplacements sont analysés plus en détail sur les cartes suivantes. La Figure 63 montre l'ensemble des mouvements supérieurs à une unité de domaine vital observés sur la parcelle de piégeage entre 1982 et le printemps 1984, soit durant la période de forte densité et le déclin. On constate que les déplacements des campagnols sur la bande sont nombreux et qu'il y a un flux important d'animaux qui passent du transect au quadrat ou qui entrent et sortent de la zone d'étude. Rappelons qu'en 1982, le piégeage a été réalisé sur une bande de 50 m de large, située entre les cotes 315 et 365, ce qui explique pourquoi certains animaux marqués à cette époque ont été retrouvés comme immigrants sur le transect.

On notera également qu'aucun campagnol n'a traversé le chemin empierré, qui semble constituer un obstacle important à la dispersion. Cette barrière n'est pas infranchissable, cependant, il est probable que les animaux hésitent à la traverser et que leurs mouvements soient canalisés le long de la route. Un déplacement de ce type, parallèle au chemin, est visible sur la Figure 63.

La Figure 64a montre les mouvements des Campagnols terrestres marqués entre les cotes 0 et 200 durant la fin du déclin, soit de l'été à l'automne 1984 et pendant la phase de faible densité, en 1985. A cette époque, les animaux étaient si peu nombreux que des mesures de destruction n'ont plus été appliquées dans la zone de lutte. J'ai ainsi pu étudier le devenir des derniers campagnols subsistant sur la prairie. La plupart des animaux ont été marqués en été 1984 et suivis jusqu'au printemps suivant, à l'exception des individus 460 et 464 qui ont été capturés en 1985.



**Figure 63**

Déplacements d'*A. t. scherman* sur le transect entre l'automne 1982 et l'extinction de la population en 1984. Données de piégeage par CMR.

Cercles : Individus repris à la pince.

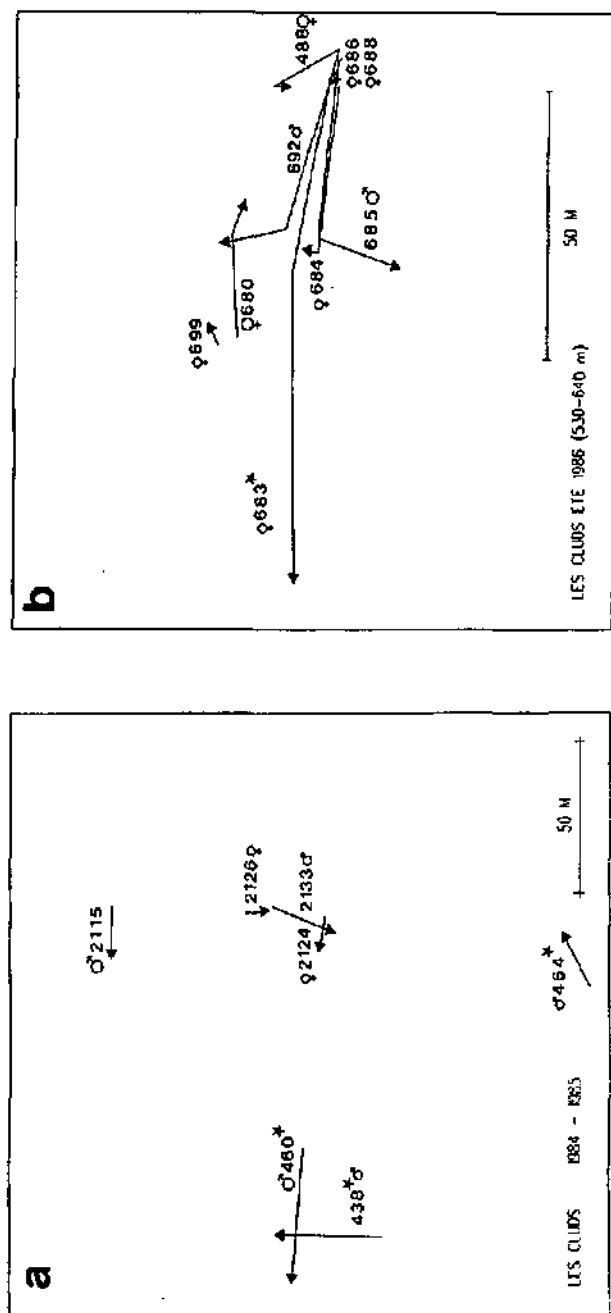


Figure 64

Déplacements d'A. t. scherman à l'extérieur du transect

a) De 1984 à 1985, entre les cotes 0 et 200 (cf Fig. 7)

b) En été 1986, entre les cotes 530 et 640

Données de piégeage par CMR. Etolles : déplacements mis en évidence par radiotélémétrie.

Comme sur la figure précédente, seuls les campagnols qui ont effectué un déplacement supérieur à une unité de domaine vital sont représentés et les mouvements observés par radiopistage sont signalés par une étoile. L'individu 2133 a également été suivi par cette technique, après qu'il eût effectué sa dispersion de juvénile, mise en évidence par CMR.

La Figure 64b se rapporte au début de la phase de croissance et montre les déplacements observés dans une population dont les individus ont été marqués du 23 au 26 juillet 1986, recapturés 3 semaines plus tard et suivis, dès lors par radiotélémétrie, du 17 août au 4 septembre. La plupart de ces campagnols se sont déplacés entre les deux sessions de piégeage par CMR, à l'exception des subadultes 686 et 688 qui occupaient encore le domaine de leurs parents. Ces derniers, soit les individus 488 et 685, ont pris chacun une direction différente et se sont installés respectivement à 14 et 32 m de leur ancien centre d'activité.

Il est intéressant de constater que 4 de ces campagnols (683, 684, 685 et 692) ont effectué un déplacement orienté - distance, direction et sens identiques - entre les deux sessions de piégeage. De tels mouvements constituent l'exception, car en général les déplacements des animaux ne sont pas simultanés et ne permettent pas de mettre en évidence une direction privilégiée ou un effet de groupe. Il est nécessaire d'analyser les voies de dispersion pour formuler une interprétation correcte de ce phénomène.

#### STRATEGIES DE DISPERSION :

##### DEPLACEMENTS EN SURFACE OU SOUTERRAINS ?

Les Campagnols terrestres de la forme fouisseuse se caractérisent par des moeurs souterraines et un comportement lucifuge, qui les rend difficiles à observer et à capturer à la surface du sol. Ces animaux viennent cependant fréquemment se nourrir aux abords de trous communiquant avec leurs réseaux de galeries (Saucy 1987) et il arrive néanmoins d'en rencontrer parfois en surface, de nuit le plus souvent.

Pour effectuer leurs mouvements de dispersion, ils peuvent, soit emprunter la voie terrestre et se déplacer en surface, soit utiliser les terriers existants et progresser ainsi de proche en proche à travers des réseaux occupés par d'autres animaux. Ce dernier mode de dispersion, outre qu'il procure abri et protection, permet aux campagnols qui

l'utilisent de détecter les places vacantes lorsqu'ils traversent un terrier dont l'un ou plusieurs des occupants ont disparu. A mon avis, la plupart des déplacements à courte distance, comme l'installation dans un domaine adjacent, peuvent être expliqués de la sorte. Un tel mécanisme implique cependant que les terriers communiquent entre eux. En période de forte densité, les réseaux de galeries sont extrêmement ramifiés, proches les uns des autres et les campagnols actifs aux limites de leur domaine doivent probablement déboucher fréquemment dans les terriers voisins au cours de leur activité de fouissage. Il leur est de cette façon aisé de passer de l'un à l'autre, tout comme il doit être difficile aux individus territoriaux d'empêcher ces intrusions. La forte proportion d'immigrants observés sur le quadrat en 1983 et la rapide disparition de la majorité d'entre eux renforce l'hypothèse d'un flux important d'animaux traversant les terriers par voie souterraine.

Le déplacement du mâle subadulte 438 (Fig. 64a) illustre un mouvement de ce type. Ce campagnol a quitté son lieu de capture pour s'établir à 38 m de son terrier natal dans un réseau existant. Il a probablement utilisé la voie souterraine, car les localisations de départ et d'arrivée se trouvaient aux extrémités d'une étroite bande de terrain qui était la seule zone couverte de taupinières dans les alentours.

En revanche, le creusage d'un nouveau réseau dans une zone inoccupée, ne serait-ce qu'à quelques mètres des terriers les plus proches, implique un déplacement en surface. La colonisation de parcelles où aucune galerie n'avait pu être détectée auparavant a été observée à plusieurs reprises. C'est en particulier ce qu'a fait l'individu 2133 (Fig. 64a), qui a été recapturé après un mouvement de dispersion, ayant creusé un nouveau terrier en périphérie d'une zone occupée.

Le mâle juvénile qui a effectué le déplacement de 233 m a sans doute également utilisé la voie terrestre, car à cette époque il n'y avait aucun terrier sur le parcours séparant les points où il a été capturé, puis recapturé. A la suite de sa dispersion, cet animal a établi un nouveau terrier, qu'il a du reste quitté durant l'hiver pour s'installer dans le réseau d'une femelle. Dans ce cas, il a également dû se déplacer en surface, et ce second mouvement illustre une autre des caractéristiques des déplacements chez le Campagnol terrestre, qui peuvent parfois se décomposer en une succession de courts trajets. De tels mouvements ont été observés sur le transect et certains déplacements à grande distance comme celui de 93 m, réalisé par un mâle subadulte sont sans doute de ce type. En effet, cet animal, marqué en automne 1982, n'a plus été repris avant l'automne suivant et a probablement quitté, puis

recolonisé la zone d'étude au cours d'une série de mouvements de peu d'ampleur.

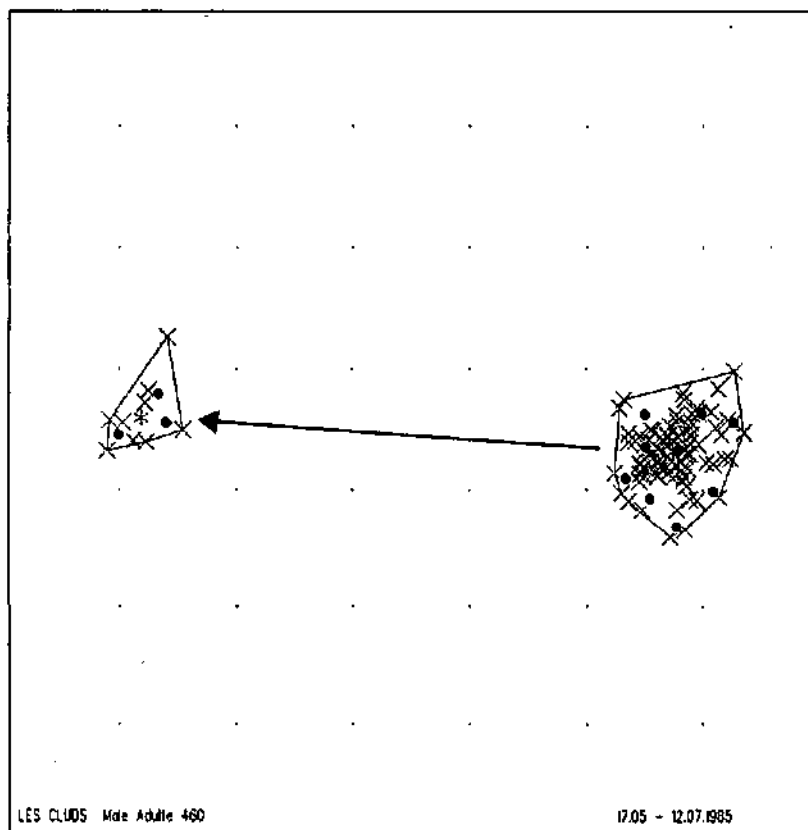
Il existe une stratégie alternative à l'excavation de son propre terrier, qui conjugue les avantages du déplacement souterrain, à couvert et à l'abri des prédateurs et ne requiert aucune dépense énergétique en fouissement. Il s'agit de la colonisation des terriers de Taupes, très fréquente chez les campagnols du genre Pitymys (Salvioni 1986, Salvioni & Meylan 1985). La forme fouisseuse du Campagnol terrestre utilise souvent les galeries de cet insectivore qui sont jusqu'à dix fois plus longues que celles d'A. t. scherman (Fritschy & Meylan 1981). Elles constituent ainsi d'excellentes voies de dispersion.

Le déplacement simultané et orienté de 4 individus en 1986, constitue un très bel exemple de colonisation et d'utilisation d'un réseau de Taupes. A l'occasion du premier piégeage par CMR sur la parcelle, la zone que ces animaux ont utilisée était vierge de toute galerie et ces 4 rongeurs vivaient en compagnie de 3 de leurs congénères à proximité du point de recapture des subadultes 686 et 688 (Fig. 64b). L'extension d'un terrier de T. europaea dans lequel la femelle 680 avait été capturée a ouvert une voie de dispersion à ces animaux qui se sont ensuite répartis dans l'ensemble du réseau. L'un d'entre eux cependant, soit la femelle 683, a néanmoins effectué un déplacement de surface pour s'installer dans une zone inoccupée, où elle a creusé son propre terrier.

Ces quelques exemples montrent à quel point il est important de disposer de moyens adéquats permettant de suivre en continu un groupe d'individus, si l'on veut fournir une description fidèle de leurs mouvements. L'utilisation de la radiotélémetrie m'a permis de cerner les deux modes de dispersion, en surface et souterrain.

Sur les Figures 65 et 66 qui illustrent, l'une la colonisation d'une zone inoccupée par le mâle adulte 460 et la seconde, l'utilisation d'un terrier de Talpa par un subadulte, les déplacements de ces campagnols porteurs de radio-émetteurs ont été dessinés, de même que les domaines vitaux qu'ils occupaient avant et après leur dispersion. Les postes de piégeage disposés aux alentours, de même que les lieux de capture des autres micromammifères présents à proximité du subadulte 464, soit 3 Taupes et 1 Campagnol souterrain, Pitymys subterraneus, ont également été indiqués.

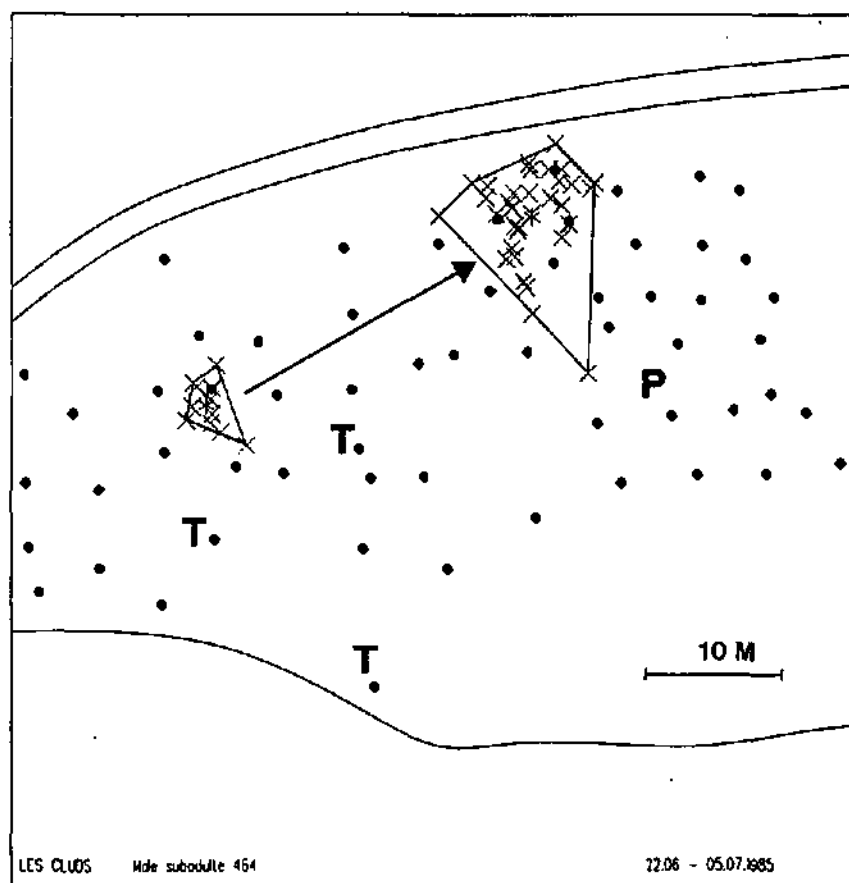
Après avoir colonisé la parcelle et établi un premier terrier, l'individu 460 (Fig. 65) y a vécu seul durant 7 semaines, soit du 17.05 au 5.07.1985, puis l'a désertée pour s'établir dans une zone vierge de galeries, après



**Figure 65** Localisation d'un Campagnol terrestre suivi par radiotélémétrie. Les Cluds, 1985.

Croix : Localisations de radiopistage  
 Cercles : Position des postes de piégeage par CMR  
 En trait continu : Domaine vital avant et après un déplacement

La maille de la grille est de 10 m



**Figure 66**

Localisation, dans un terrier de Taupes, d'un Campagnol terrestre suivi par radio-télémétrie, aux Cluds (1985).

Même légende que pour la Figure 65.

T : Capture de Talpa europaea

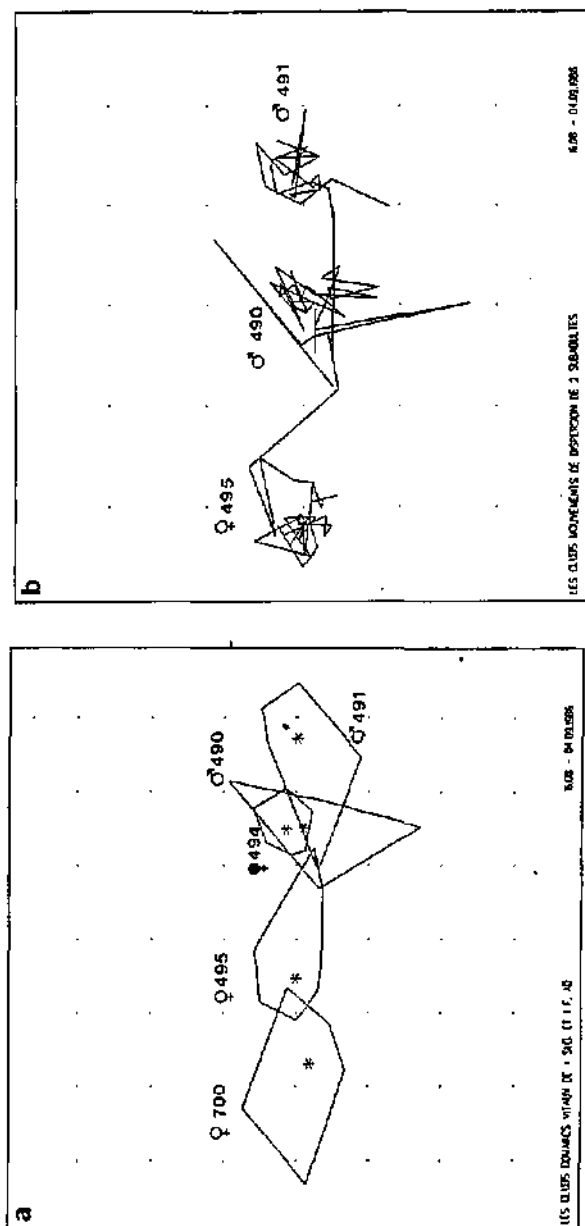
P : Capture de Pitymys subterraneus.

avoir traversé une zone inoccupée.

En revanche, le subadulte 464 (Fig. 66), capturé à la même époque, soit le 21 juin 1985, a été pris dans un terrier creusé par la Taupe, dans lequel il est demeuré et s'est déplacé. Il a tout d'abord occupé la zone où il avait été capturé, soit jusqu'au 23, puis l'a abandonnée pour s'installer dans une autre partie du réseau. Il est probable que dans ce terrier, le nombre de Taupes était élevé. Ces insectivores sont difficiles à piéger; après en avoir retiré trois de la parcelle d'étude, il subsistait encore une intense activité au niveau des trappes. Celles-ci étaient encore bourrées à un rythme caractéristique et selon des modalités typiques de l'espèce, ou alors évitées par des galeries de contournement. Il est vraisemblable que, dans ce cas, le campagnol a transféré son centre d'activité par voie souterraine en empruntant les galeries disponibles.

L'exemple suivant illustre un cas de dispersion provoquée expérimentalement chez des subadultes. La Figure 67a montre les domaines vitaux de 5 individus qui ont été suivis par radiotélémétrie aux Cluds en 1986. Ces animaux, à l'exception de la femelle 700 qui a colonisé la parcelle dans l'intervalle, avaient été marqués à l'extérieur du transect trois semaines avant le début de l'expérience. Les trois subadultes étaient alors des juvéniles, issus de la femelle 494. Lors du piégeage des 14 et 15 août, réalisé dans le but de capturer les campagnols pour les équiper d'émetteurs, le mâle adulte a succombé à la narcose à l'éther, accident qui se produit malheureusement de temps en temps. Les autres individus, qui avaient tous été pris au centre du terrier, soit dans la zone où les domaines se chevauchent, ont néanmoins été relâchés et leurs mouvements suivis durant trois semaines. La carte des domaines vitaux montre que les trois subadultes 490, 491 et 495 se sont isolés. L'individu 490 a occupé la place laissée vacante par le mâle adulte, son domaine englobant celui de sa mère (494).

Sur la Figure 67b, les localisations successives de ces trois jeunes campagnols ont été reliées entre elles par un trait continu. Ce diagramme montre que la dispersion a été immédiate, puisque le mâle 491 s'est déplacé durant la nuit qui a suivi son lâcher et que la femelle 495 a déserté son ancien domaine au cours du jour suivant. Ces deux animaux ont emprunté des voies de dispersion différentes. La jeune femelle s'est déplacée dans un réseau de Taupe, en périphérie duquel vivaient ces rongeurs et qui s'étendait au-delà du domaine fréquenté par le sujet 700. Quant au mâle, il s'est vraisemblablement déplacé en surface sur une courte distance avant de creuser son propre terrier dans le voisinage, aucune galerie n'ayant été décelée entre les réseaux.



**Figure 67** Cartes des domaines vitaux et mouvements d'un groupe de Campagnols terrestres suivis par radiotélémétrie aux Cluds, en bordure du transect.

a) Domaines de 4 subadultes et d'une femelle adulte

b) Localisations successives de 3 subadultes reliées par un trait continu

Etoiles: barycentres des localisations

Les flèches indiquent le sens des mouvements de dispersion de 2 individus après leur lâcher. Signatures pleines: adultes, évidées: subadultes.

La maille de la grille est de 10 m

### MOUVEMENTS DES RESIDENTS

Si les déplacements à grande et moyenne distance sont les plus spectaculaires dans une étude de la dispersion, il convient cependant de ne pas négliger les mouvements des résidents, car ces individus constituent la base de la structure sociale de toute population, et la forme fousseuse ne fait pas exception à cette règle. L'étude du comportement des animaux sédentaires est également essentielle à la compréhension des mécanismes qui régissent le dynamique des populations, dont la dispersion est l'un des facteurs clé (Krebs & Myers 1974).

Un résident a été défini précédemment comme un animal qui demeure dans la population entre deux sessions de piégeage consécutives, indépendamment de sa localisation dans l'espace. Ainsi, un individu qui s'est déplacé sans franchir les limites de la parcelle d'étude, aura-t-il été qualifié de résident. Cependant, l'on s'attend à ce que, dans la majeure partie des cas, les campagnols sédentaires soient repris dans le même terrier et, selon le critère adopté pour définir un déplacement, à une distance inférieure à la taille d'un domaine vital moyen.

Il apparaît que les animaux étudiés ne peuvent être qualifiés de résidents de manière définitive, car leur comportement peut fort bien se modifier au cours de leur existence. De longues périodes de sédentarité sont parfois entrecoupées de déplacements ou alternent avec une phase d'erratisme en fonction des modifications du milieu.

C'est ce propos qu'illustre la Figure 68, qui présente les mouvements réalisés sur le quadrat par les individus de la cohorte de mai 1983, entre la date de leur première capture et celle de leur disparition de la parcelle. Au printemps 1983, tous étaient adultes et, à l'exception des mâles 181, 183 et 184, qui sont des immigrants arrivés durant l'hiver, ils avaient été marqués en 1982. On remarque qu'une partie d'entre eux alternent périodes de résidence et déplacements. C'est en particulier le cas des 3 mâles précités et des femelles 12 et 908. D'autres sujets paraissent résolument sédentaires une fois installés, comme les mâles 1, 16, 45 et les femelles 11, 14, 19 et 26. On ne peut cependant exclure que ces animaux aient quitté le site, mais leur disparition coïncide avec le renouvellement de la population et cette interprétation paraît plausible.

Ce diagramme offre également un aperçu de l'organisation sociale d'A. t. scherman. La monogamie constitue le système social prédominant chez cette espèce, bien que les mâles montrent une tendance marquée à la polygynie. Prenons comme exemple le mâle 45, qui vivait au voisinage de 4 femelles, dont les centres d'activité

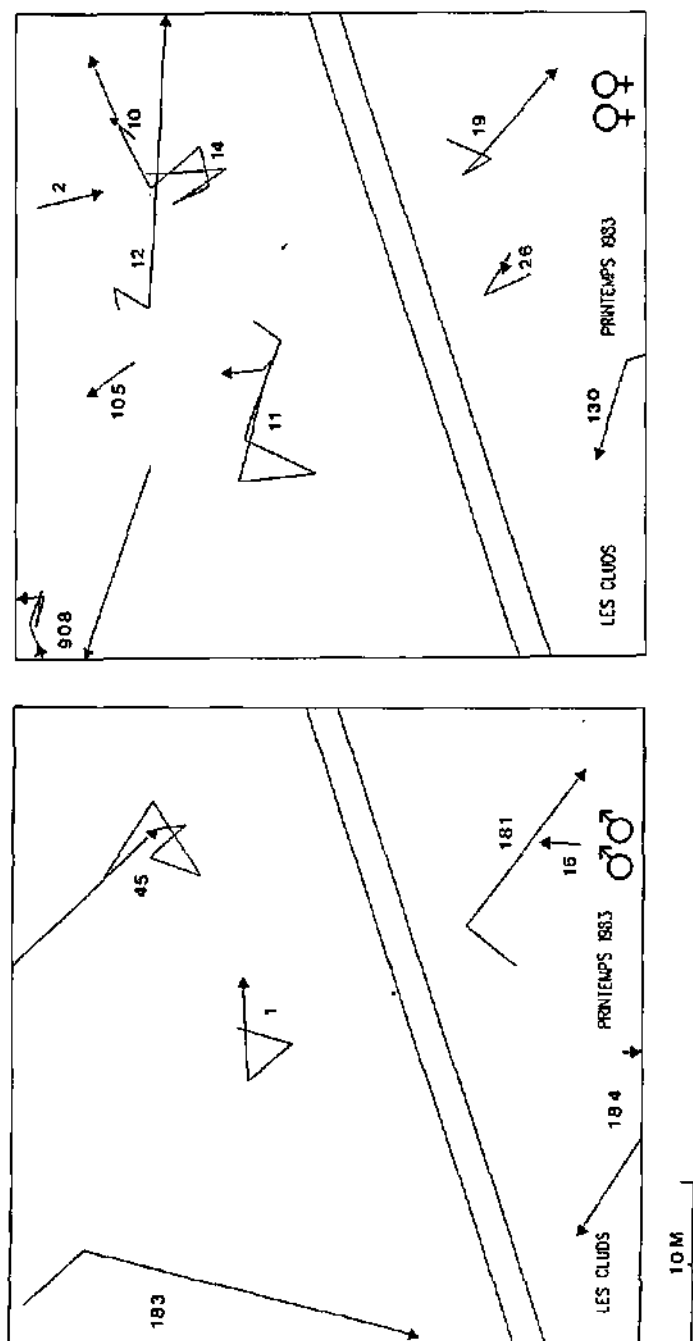


Figure 68 Mouvements des résidents de la cohorte de mai 1983 sur le quadrat.

respectifs étaient distincts et les domaines vitaux disjoints. La femelle 14 n'a occupé la zone de la femelle 10 qu'après la disparition de cette dernière et si la femelle 12 a peut-être transité par le réseau de l'animal 14, elle n'y a du moins jamais été capturée, ce qui m'incite à conclure qu'elle s'est probablement déplacée en surface pour établir son nouveau terrier en périphérie du quadrat, dans une région auparavant inoccupée. Le mâle 181 a également présenté un comportement polygyne, partageant son domaine avec les femelles 19 et 26. A la suite de la disparition du mâle 16, il a étendu les limites de son territoire et a investi le réseau de ce dernier. Il y a été suivi, ou précédé, par la femelle 19, qui s'y est établie pour mettre bas une portée. Des déplacements similaires, approximativement de la taille d'un domaine moyen, ont été assez fréquemment observés de la part des femelles (11, 14, 19, 130); ils s'apparentent peut-être aux mouvements décelés chez certains *Microtus* américains, dont les femelles délaissent un site après y avoir allaité une portée (Lidicker 1975, Jannett 1977). Elles abandonneraient ainsi un endroit favorable à leur progéniture, leur offrant un nid et un réseau de galeries. Cependant, comme aucun des juvéniles marqués au printemps n'a été repris, il n'est pas possible de se prononcer sur cette hypothèse. J'incline à penser que ces mouvements correspondant plutôt à une rotation dans l'exploitation du milieu, une zone dont la nourriture a été partiellement épuisée étant désertée au profit d'une autre, momentanément plus riche.

Comme on l'a vu dans le chapitre relatif à la dynamique de population, les campagnols du printemps 1983 ont progressivement disparu au cours de l'été. Sur la Figure 68, le nombre de localisations, variable d'un sujet à l'autre, reflète leur survie différentielle.

Durant la saison de reproduction de 1983, les individus qui avaient hiverné ont été progressivement remplacés par des animaux de l'année, immigrés pour la majorité d'entre eux. La Figure 69 présente les mouvements de ces campagnols, entre la date de leur arrivée dans la population et leur disparition. Quelques-uns sont cependant nés sur place, comme l'animal 256, issu de la femelle 908, ou les individus 260, 255 et 262, dont les sujets 14 et 45 sont les parents et enfin l'individu 264, né de la femelle 11. Dès la fin juillet 1983, la plupart des nouveaux résidents et en particulier tous ceux qui allaient survivre à l'hiver 1983-84, s'étaient installés sur le quadrat. En été 1983, le mâle 45, ainsi que les femelles 11 et 14 étaient encore présents, mais n'ont pas été mentionnés sur le diagramme afin de ne pas le surcharger.

Les bases de la nouvelle structure démographique se sont rapidement mises en place. En comparant les Figures 68 et 69, on remarque que le jeune mâle 228 a supplanté

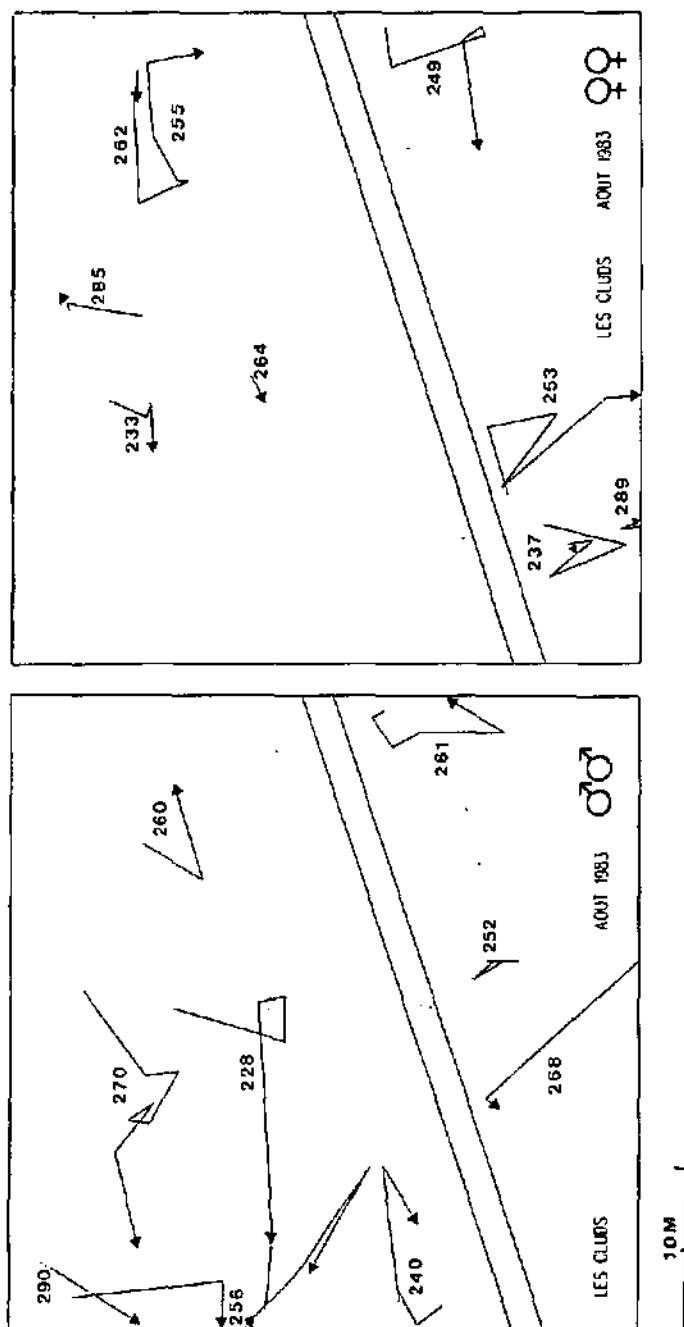


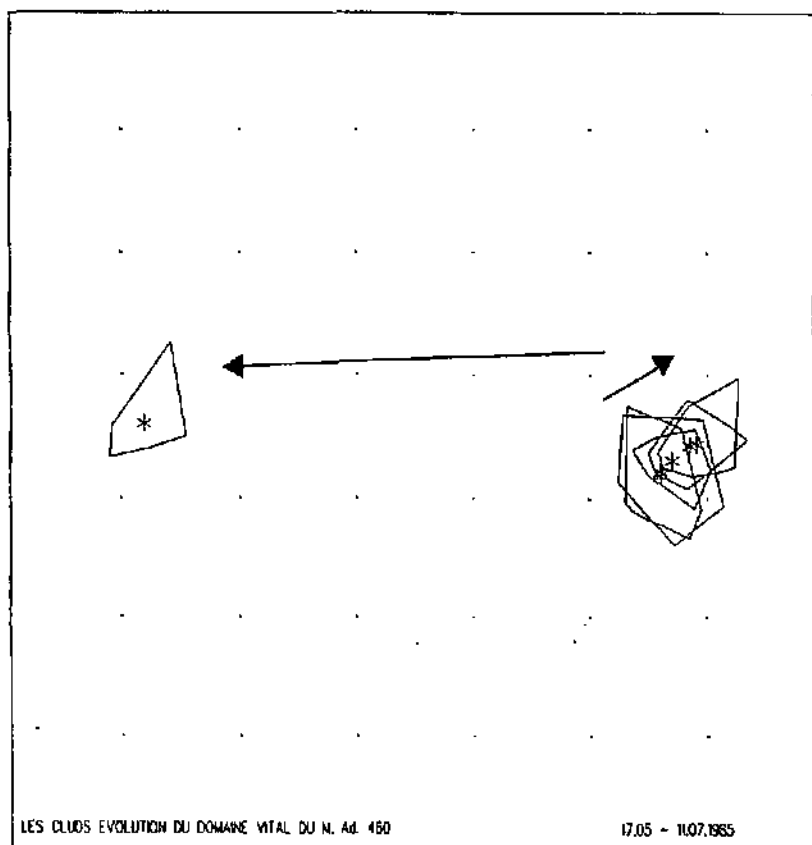
Figure 69 Mouvements des résidents de la cohorte d'août 1983 sur le quadrat.

l'individu 1 et que le sujet 228 a occupé un espace vacant auparavant, qu'il a partagé avec deux femelles. Les individus 261 et 249 sont apparus lors de la même session et semblent avoir colonisé simultanément le quadrat. Ils ont établi un nouveau réseau dans une zone qui n'avait pas encore été exploitée. Certains campagnols, des mâles, sont en revanche demeurés isolés, comme ceux de la région occupée par les individus 240 et 265 et précédemment 183. Aucune femelle n'a jamais été détectée dans cette zone, qui était pourtant apparemment favorable. A part la femelle 237, qui était gestante à l'âge de deux mois déjà, aucune de ces jeunes résidentes ne s'est reproduite en 1983. Pour des raisons peu claires, le couple 249/261 est même demeuré stérile jusqu'à sa disparition en juin 1984. Lors de la plupart des sessions de piégeage, la femelle présentait un bouchon vaginal, attestant de récentes copulations, mais à aucun moment elle n'a été observée en état de gestation ou allaitante; de plus, ses mamelles n'ont pas atteint le développement caractéristique de conditions de reproduction. Peut-être s'agit-il d'un signe précurseur du déclin ?

Les mouvements et déplacements de ces animaux appellent peu de commentaires supplémentaires, si ce n'est que l'on observe à plusieurs reprises une dérive progressive du centre d'activité de certains individus. Ainsi, par une succession de courts mouvements, réalisés de proche en proche, les mâles 228, 256 et 270 ont effectué des déplacements dont la longueur totale est supérieure à la taille d'un domaine moyen. Ceci confirme l'hypothèse émise, plus haut qui postule que la plupart des mouvements observés dans un rayon d'un à deux domaines ont été effectués par colonisation de réseaux adjacents. Ces déplacements reflètent plus une dérive du domaine vital que de véritables mouvements de dispersion. Ils peuvent correspondre à des extensions du terrier, réalisées en vue d'accéder à de nouvelles ressources nutritives.

L'excavation de nouvelles galeries et l'extension des terriers existants peuvent aussi être à l'origine de certains cas de dérive du centre d'activité. Les déplacements des mâles 240 et 256 constituent un exemple de ce phénomène, car leur progression régulière en des zones auparavant inoccupées a pu être suivie au cours de plusieurs sessions successives.

Un cas similaire est présenté sur la Figure 70 qui illustre l'évolution du domaine vital du mâle adulte 460 suivi par radiotéléométrie durant 8 semaines et dont les mouvements ont déjà été commentés plus haut. Les 112 localisations de ce campagnol ont été analysées par tranches successives de 20 points, ce qui a permis de mettre en évidence la dérive progressive du centre d'activité dans le sens indiqué par la flèche. Cette



**Figure 70**

Dynamique spatiale du domaine vital d'un Campagnol terrestre suivi par radiotélémétrie durant huit semaines aux Cluds.

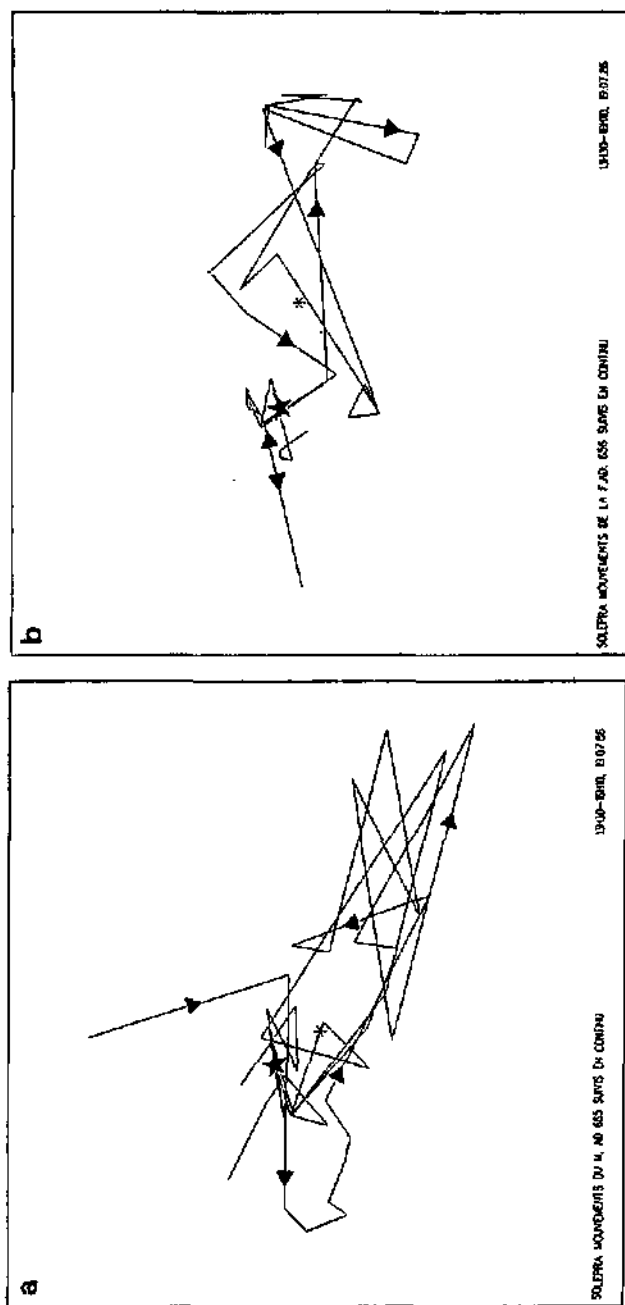
Les flèches indiquent le sens des mouvements.  
La maille de la grille est de 10 m.

évolution est conforme à l'apparition des rejets de terre en surface, qui indiquaient que l'animal agrandissait son terrier dans la même direction.

### Mouvements suivis en continu

Au cours d'expériences réalisées à Solepra, commune du Sepey (VD) et aux Cluds en 1986, une vingtaine de porteurs d'émetteurs ont été suivis en continu et simultanément par deux personnes. Cette opération a été conduite dans le but de contrôler si les localisations effectuées à 2 ou 3 reprises chaque jour étaient suffisantes pour circonscrire le domaine vital et pour s'assurer que certains mouvements rapides et à grande distance n'échappaient pas à un observateur isolé. En aucun cas, les campagnols suivis durant une phase d'activité complète n'ont laissé entrevoir un tel phénomène.

L'analyse des mouvements réalisés dans le terrier, s'est révélée décevante, en raison de la petitesse des domaines vitaux dont la surface excède rarement 100 à 200 m<sup>2</sup>. A Solepra, cependant, un mâle et une femelle occupaient un espace beaucoup plus grand que celui de leurs congénères et leurs mouvements à l'intérieur du terrier se sont révélés intéressants. Les déplacements observés au cours d'une phase d'activité complète qui a duré 2 h 40 sont présentés sur la Figure 71. Chaque animal a été localisé en moyenne toutes les 4 minutes. La région du nid, indiquée par une étoile, a été déterminée d'après la position des animaux lors de leurs périodes de repos. Ce diagramme montre que le réseau présentait deux pôles d'attraction principaux, l'un dans les environs du nid, le second près de l'autre extrémité du terrier et que les campagnols effectuaient de rapides et fréquents "allers-retours" entre les deux. Des flèches indiquent le sens des mouvements.



**Figure 71** Mouvements d'un mâle adulte (a) et d'une femelle adulte (b) occupant le même terrier. Solepra, été 1986. Ces deux individus ont été suivis au cours d'une phase d'activité complète. Les localisations successives sont reliées par un trait continu, le sens des déplacements est indiqué par des flèches et le nid commun par une étoile. L'échelle est donnée par le cadre qui correspond à un quadrat de 20 x 20 m.

## INFLUENCE DU COUVERT VEGETAL SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE ET LES MOUVEMENTS DES CAMPAGNOLS.

---

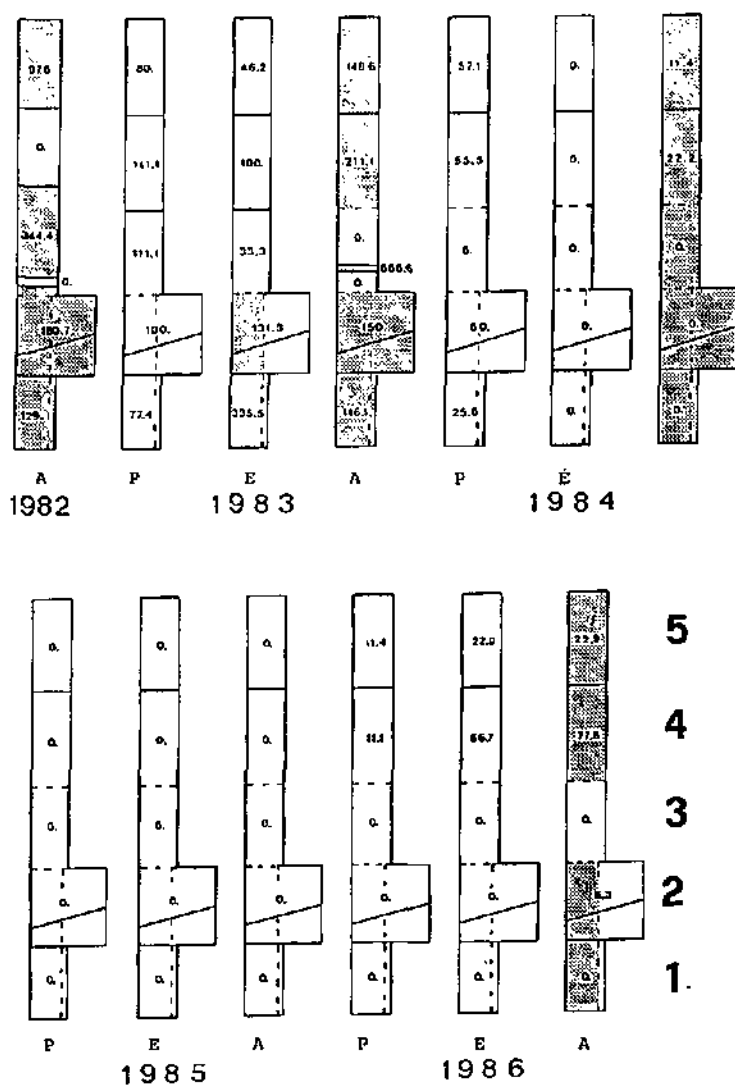
L'étude descriptive des mouvements des Campagnols terrestres présentée dans les pages précédentes ne nous informe aucunement sur les aspects et la nature des motivations qui incitent les animaux à se déplacer. Seule une approche expérimentale permettrait de déterminer si ce sont des facteurs innés ou environnementaux qui régissent le phénomène, de les isoler et d'apprécier l'importance et le rôle joué par chacun d'entre eux.

Heureusement, des conditions de type expérimental ont été réunies au cours de ce travail autour d'un facteur du milieu aux variations subites et brusques. Il s'agit du couvert végétal et du mode d'exploitation des prairies adopté par les agriculteurs. Quoiqu'inattendu et surprenant dans le cas d'un rongeur aux moeurs souterraines, ce facteur se révèle suffisant pour expliquer la plupart des différences de densité locale et nombre de déplacements d'A. t. scherman.

On se souvient, que l'évolution de la population de Campagnols terrestres aux Cluds, en plus des variations liées au cycle pluriannuel, a été caractérisée par des fluctuations locales de la densité, très marquées sur la bande de piégeage (Fig. 10). Ce diagramme, sur lequel les zones ont été déterminées arbitrairement, montre qu'entre l'automne 1982 et la fin 1983, la population a augmenté sur la parcelle 4 et diminué sur la zone 3 qui lui est adjacente. Ces variations de densité ont été mises en relation avec le mode d'exploitation de la prairie, en particulier avec le couvert végétal et la nourriture disponible en automne. A cette saison, les agriculteurs ne fauchent et ne fanent qu'une partie du regain, gardant en réserve le reste pour la pâture d'automne. A l'altitude de 1200 m, l'herbe ne repousse plus après la seconde coupe; il en résulte une mosaïque de zones fauchées et de parcelles offrant une végétation haute de 15 à 20 cm.

Dès l'automne 1982, il est apparu que ce paramètre déterminait directement la distribution des Campagnols terrestres sur le terrain. Les animaux recherchaient la présence du couvert végétal et avaient déserté les zones fauchées qui recelaient pourtant des réseaux de galeries. Toutes les observations réalisées par la suite ont confirmé le phénomène.

La Figure 72 présente l'évolution de la densité sur le transect, d'une saison à l'autre, de 1982 à 1986, en



**Figure 72** Influence du couvert végétal sur la distribution d'*A. t. scherman* aux Cluds de 1982 à 1986  
 En blanc : couvert absent  
 En grisé : Foin ou regain non-fauché  
 Les chiffres indiquent la densité locale  
 A : Automne, P : Printemps, E : Eté  
 1-5: Subdivisions du transect de piégeage

fonction de l'exploitation de la végétation. Les zones qui avaient été fauchées avant le piégeage sont indiquées en blanc, alors que celles réservées au bétail apparaissent en gris. Les sessions de printemps et d'été ont toujours été réalisées en l'absence de couvert, puisque les premières se sont déroulées avant que l'herbe ne repousse et les secondes, après la récolte du foin.

L'examen de la Figure 72 montre que la présence d'un couvert explique dans tous les cas la distribution des campagnols en automne. La comparaison entre 1982 et 1983, soit en période de forte densité est particulièrement révélatrice, car la prairie a été exploitée différemment d'une année à l'autre et le plan de fauche adopté correspond par hasard à un protocole expérimental presque parfait.

En effet, durant cette période, le niveau moyen de la population est demeuré stable (Fig. 9), comme dans les parcelles qui ont subi un traitement identique. Ces zones, correspondant au quadrat et aux parcelles 1 et 5, peuvent donc être retenues comme témoin. Sur le reste de la prairie le plan de coupe a été inversé et la zone 4 fauchée en 1982, ne l'a pas été en 1983. Un traitement réciproque a été appliqué sur la parcelle 3. Une zone équivalente à l'étroite bande fauchée en 1982 a même été conservée en herbe l'automne suivant. La seule différence avec un plan expérimental rigoureusement parfait, réside dans le fait que les limites de fauche ne sont pas exactement identiques d'une année à l'autre, de même que les surfaces considérées. Sur la Figure 72, les chiffres indiquent la densité calculée sur chacune des parcelles en respectant le plan de fauche ou le découpage habituel s'ils se superposent.

Les résultats sont manifestes et peuvent se résumer par une stabilité des populations sur la zone témoin et une inversion des densités sur les parcelles dont le mode d'exploitation a été modifié. L'effet est si net qu'il est également décelable sur l'étroite bande de la parcelle 3. En 1984 et 1985 la bande de piégeage a été traitée de manière homogène, la densité y étant quasi nulle. En automne 1986, la colonisation du sol par les campagnols reflétait également le plan de fauche et le phénomène s'est encore répété en 1987 (Meylan, comm. pers.).

L'analyse de la distribution des animaux au cours des autres saisons est également fort instructive. On constate en effet que pendant l'hiver 1982-83, les campagnols se sont répartis régulièrement dans l'espace, les densités étant homogènes sur l'ensemble du transect au printemps. La zone désertée en automne 1982 avait été recolonisée et les différences de densité observées entre les parcelles s'étaient résorbées. En été 1983, un déséquilibre dans la

Figure 73

Distribution d'*A. t. scherzeri* sur le transect. Données de CMR. Les Ciuds, automne 1982

Cercles noirs : Position des pièges visités  
Triangles évidés : Position des pièges non-visités

En blanc : Zone fauchée

En grisé : Zone non-fauchée

La position des Campagnols terrestres est indiquée par des signes distinctifs pleins et de grande dimension pour les adultes, pleins et de petite dimension pour les subadultes, évidés pour les juvéniles.

Les domaines vitaux des différents groupes sociaux sont indiqués par des polygones convexes reliant les pièges.

T : Zone occupée par le Tsupe

La position de 2 bosquets est représentée par 2 taches circulaires.

Trait discontinu: Limite entre les exploitants B et D.

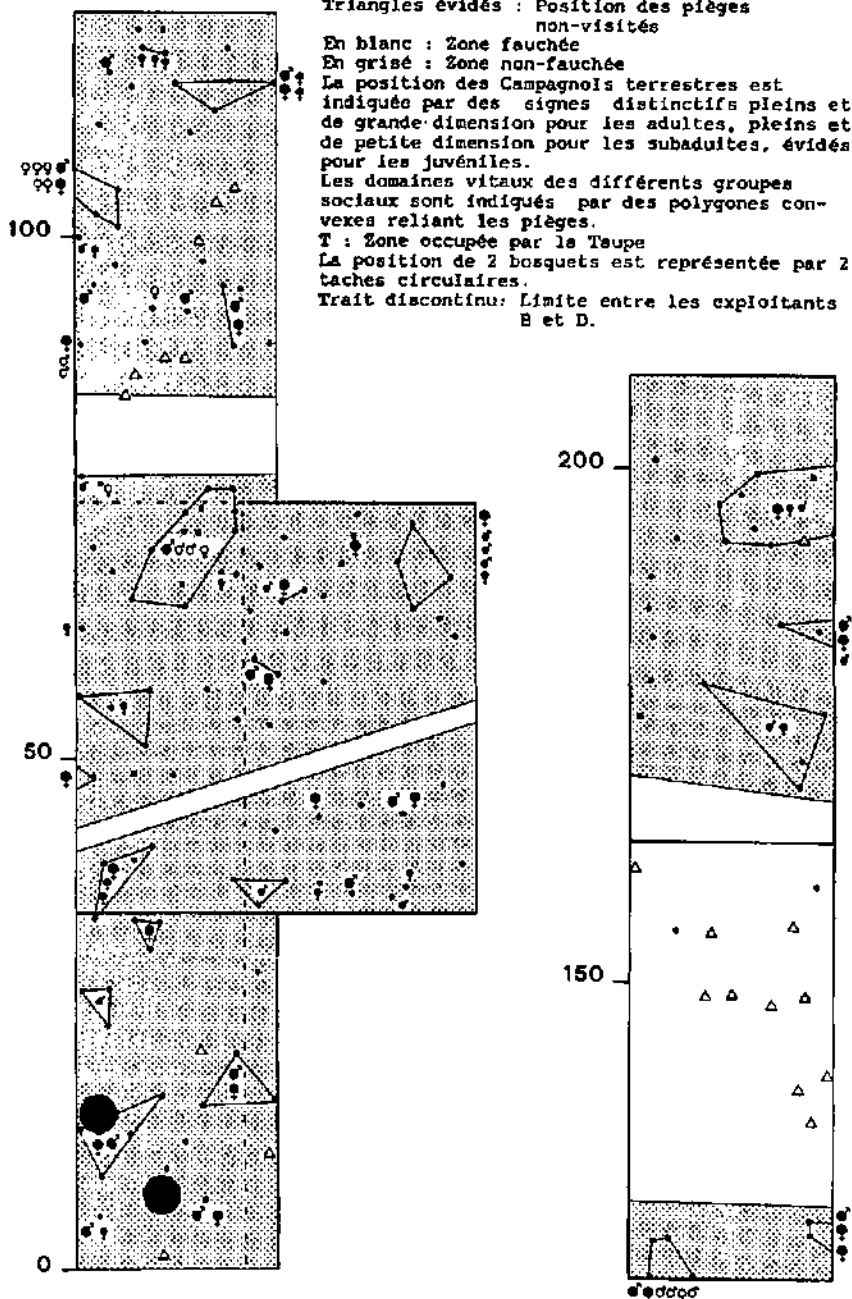
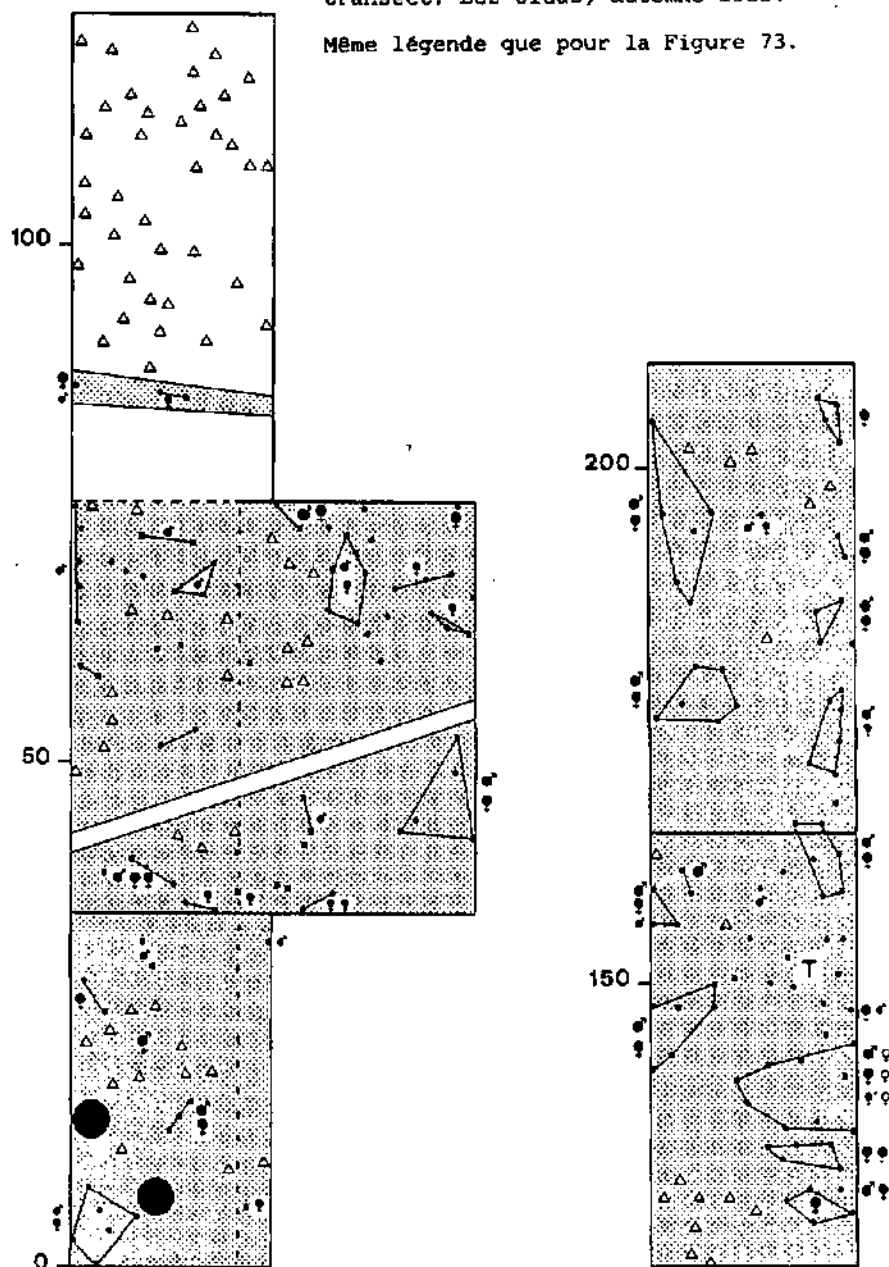


Figure 74

Distribution d'A. t. scherman sur le transect. Les Cluds, automne 1983.

Même légende que pour la Figure 73.

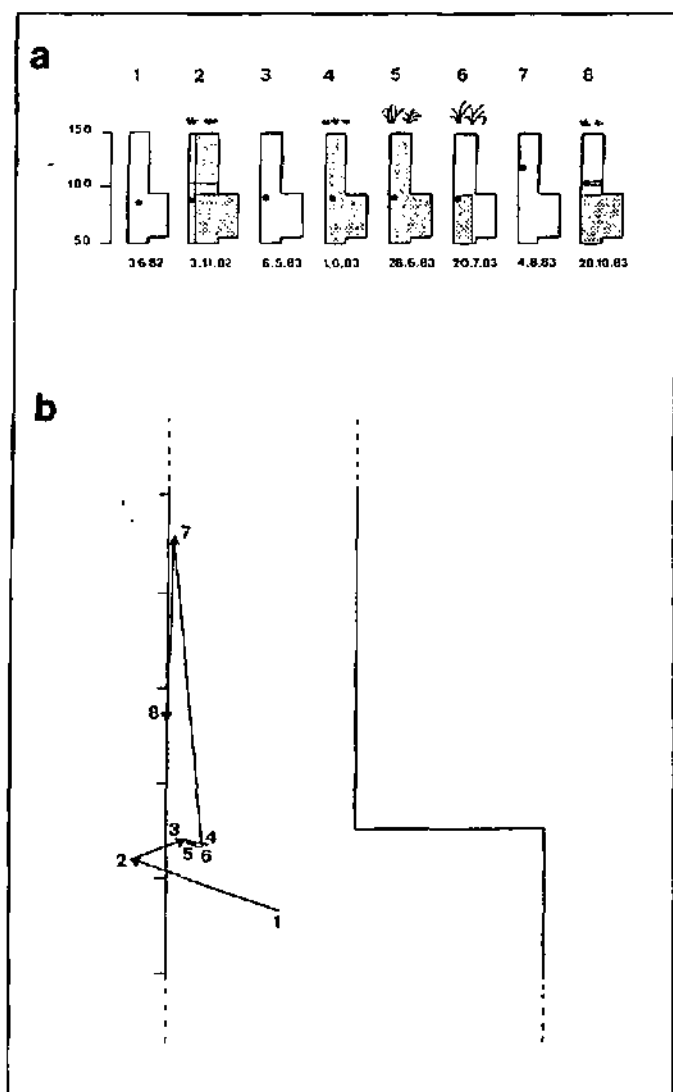


répartition est à nouveau apparu sur le transect; il peut également s'expliquer par le mode d'exploitation, bien que la situation soit plus complexe. Trois agriculteurs se partagent cette partie de la prairie (zones A, B et D). Or, en été 1983, l'agriculteur exploitant le secteur B, a fauché au début juillet la parcelle 3, plus de la moitié du quadrat et une bande étroite de la zone 1. Le deuxième, propriétaire de la zone A, a récolté son foin sur les parcelles 4 et 5 vers la mi-juillet, alors que le troisième n'a accompli cette opération qu'à la fin du mois sur le reste des zones 1 et 2. Lors du piégeage du quadrat du 21 juillet, cette surface qui n'était que partiellement fauchée (Fig. 72) abritait un nombre très élevé d'immigrants ou d'erratiques, dont deux individus qui avaient été relâchés au printemps dans la parcelle adjacente numéro 3. Les mouvements de la femelle 11 (Fig. 68b), dont le domaine se trouvait à cheval entre les deux propriétés, correspondent à un transfert du centre de son activité dans la partie non fauchée du quadrat, puis à un retour dans la zone précédente à nouveau enherbée.

Les Figures 73 et 74 présentent la distribution des campagnols sur la bande de piégeage pour les automnes de 1982 et 1983 en fonction du plan de fauche. Tous les postes de piégeage disposés sur le transect sont indiqués. Les cercles pleins correspondent aux pièges, au niveau desquels une activité des campagnols a été constatée, soit que des animaux y aient été capturés, soit que les trappes aient été bourrées au moins une fois; les triangles évidés désignent les postes sans activité. Les figures 73 et 74 montrent qu'en 1982, comme en 1983 les zones inoccupées recelaient des réseaux de galeries désertés.

Les localisations successives de la femelle 908 illustrent les déplacements que peut effectuer un campagnol à la recherche du couvert végétal (Fig. 75). Cet animal, dont les mouvements ont déjà été partiellement commentés (Fig. 68b), a toujours été capturé dans une zone au couvert abondant, hormis au printemps et en août 1983 lorsqu'il n'en subsistait nulle part. Après avoir été marquée en juin 1982, cette femelle a quitté le quadrat durant l'été, l'a recolonisé au cours de l'hiver suivant et s'y est maintenue tant que les conditions y sont demeurées favorables en 1983. Rappelons qu'en automne 1982 la bande de piégeage s'étendait sur 50 m de large. Ainsi, la position de la femelle 908 a pu être déterminée, à cette époque, en dehors du transect (localisation n° 2, Fig. 75). La coupe du foin à la fin juillet et celle du regain en septembre l'ont incitée à effectuer un déplacement, puis un second à la recherche de sites plus hospitaliers. Cette dernière phase peut être qualifiée de période d'erratisme.

Les raisons pour lesquelles A. t. scherman, recherche activement le couvert végétal ne sont demeurées longtemps



**Figure 75**

Déplacements de la femelle 908 entre juin 1982 et fin octobre 1983 aux Cluds.

a) Localisations du centre d'activité lors de 8 sessions de piégeage successives.

b) Déplacements entre deux sessions

En grisé : Zone non-fauchée

La hauteur de la végétation est indiquée schématiquement.

obscuras, plusieurs hypothèses paraissent plausibles.

1) L'hypothèse de la nourriture est évidente et constitue la première d'entre elles. Cependant, les travaux antérieurs réalisés sur cet animal le décrivent comme un rongeur se nourrissant essentiellement de racines (Airoidi 1976a, Meylan 1981) et difficile à capturer en surface. De plus, la plupart des études réalisées jusqu'alors ont montré une grande fidélité de ce campagnol à son terrier, quelles que soient les conditions (Airoidi 1978, Saucy 1981, Saucy & Meylan 1987), impliquant une relative indépendance face aux modifications de l'environnement.

2) Les modifications du microclimat du terrier découlant de la récolte du fourrage me paraissent être une deuxième explication possible à ces déplacements de caractère migratoire. En effet, la végétation joue un rôle tampon et bien que le microclimat du réseau de galeries d'A. t. scherman n'ait pas été étudié en détail, il me semble que la fauche du foin et du regain l'affectent grandement. J'ai constaté que le terrain s'assèche et se gorge plus facilement d'eau lorsqu'il est nu; il doit alors transmettre plus rapidement les variations de la température ambiante. Ainsi, durant les canicules de juillet et août, la température y demeure fraîche, voisine de 10 °C, lorsqu'un couvert subsiste. Si, de plus, une période de sécheresse survient peu après la récolte, la terre devient difficile à creuser. Il est également possible d'envisager des répercussions sur la qualité des racines, considérées comme nourriture principale d'A. t. scherman. Ces modifications des conditions du milieu paraissent de nature à affecter le métabolisme de l'eau qui est élevé chez cette espèce (Grenot & al. 1982, 1984).

3) L'abri et la protection procurés par le couvert contre les prédateurs.

4) Les dérangements causés par le passage des machines agricoles lors des divers travaux de fauche et de récolte du fourrage.

Ces hypothèses n'ont pas été testées spécifiquement. Il est possible que plusieurs facteurs soient en cause et que leurs effets s'additionnent. Les trois premiers points évoqués ci-dessus sont intimement liés et les observations réalisées au cours de cette étude ne permettent pas de déterminer précisément le rôle joué par chacun d'entre eux. Si leurs effets se conjuguent, ces différents facteurs sont alors susceptibles de renforcer la motivation des animaux à se déplacer. En effet, en plus de son rôle nutritif, la végétation offre une protection aux animaux, réduisant ainsi les risques de prédation. Dans ces conditions, la sélection naturelle doit donc sanctionner positivement de tels mouvements de dispersion.

Aucune information n'a été recueillie au sujet d'éventuelles modifications microclimatiques découlant du fauchage de la végétation. En revanche, des indices concernant les trois autres points ont pu être récoltés et sont exposés ci-dessous.

La radio-téléométrie a permis de montrer que la nourriture est probablement la cause primordiale des mouvements effectués par A. t. scherman en fonction du couvert végétal. En effet, les Campagnols terrestres consomment fréquemment et régulièrement les parties vertes des plantes qu'ils viennent récolter en surface (Saucy 1987). Lors d'une expérience de radio-pistage, à Solepra, en juillet 1986, un campagnol porteur d'un émetteur a été surpris fortuitement à plusieurs reprises à la surface du sol. Son comportement a ensuite été étudié au cours d'une série d'affûts réalisés durant ses périodes d'activité. Une description détaillée de ces observations a déjà été publiée (Saucy 1987). Elle est simplement résumée ici.

Dans un premier temps, le campagnol prélève par leurs racines les plantes auxquelles il peut accéder de l'intérieur de ses galeries. Le plafond de ses dernières finit par s'écrouler créant un trou que l'animal agrandit et par lequel il prélève systématiquement la végétation alentour.

Avant de sortir, il observe attentivement les environs et lorsqu'il est rassuré, il sort rapidement, coupe une plante à sa base et se retire. Un animal peut ainsi récolter en quelques minutes toutes les pousses les plus proches au cours d'une série d'excursions répétées. Il limite généralement son rayon d'action à la longueur de son corps, maintenant sa queue à l'intérieur du trou lors de ses sorties.

De la même manière, il creuse ensuite un autre orifice et utilise le précédent pour évacuer la terre; une taupinière s'élèvera plus tard sur le premier emplacement. Cette manière de procéder présente un aspect extrêmement intéressant du point de vue de la gestion des ressources, car les campagnols évitent dans une certaine mesure le gaspillage, en rejetant la terre en des endroits dépourvus de nourriture.

Ces observations ont été confirmées par la suite dans toutes les populations et dans des conditions de sécheresse et de couvert varié. Elles confèrent une signification aux nombreux trous que l'on peut observer du printemps à l'automne aux abords des terriers. Elles permettent également de comprendre comment les prédateurs chassant à l'affût ou en vol, comme le chat domestique et les rapaces, peuvent s'emparer de ce rongeur en grand nombre. De plus, les affûts ont montré que ce sont essentiellement les

jeunes campagnols, juvéniles et subadultes, qui apparaissent en surface et que ce sont les adultes qui rebouchent les trous. Ces observations sont en accord avec la distribution des différentes classes d'âge dans le régime du Ribou moyen-duc (cf. chapitre précédent).

La radio-téléométrie a également montré que les Campagnols terrestres peuvent être troublés par le passage des machines agricoles. En effet, j'ai régulièrement observé que des animaux inactifs s'agitaient à l'approche d'un tracteur, ce phénomène se produisant alors que le véhicule se trouvait encore à plusieurs centaines de mètres. De plus, l'un des sujets suivi par radiopistage a quitté son terrier et a effectué un déplacement en surface au moment de la fauche du foin.

# 9

PARTAGE DE L'ESPACE

ET

ORGANISATION SOCIALE

TABLEAU 25

Liste des localités où se sont déroulées les expériences de suivi radio-télémétrique simultané.

| STATION<br>D'ETUDE                     | ALTI-<br>TUDÉ | PIEGEAGE PAR<br>CMR |             | RADIO-<br>PISTAGE | N <sup>1</sup> | D   | N <sup>2</sup> | (M,F)  |
|----------------------------------------|---------------|---------------------|-------------|-------------------|----------------|-----|----------------|--------|
| LES CIERNES-<br>PICAJ<br>(FLENDRUZ VD) | 1200          | 12-14.08            | 21-23.08.85 | 14-21.08.1985     | 37             | 185 | 11             | (4,7)  |
|                                        | 1350          | 25-27.09            | 24.10.1985  | 28.09-23.10.85    | 56             | 311 | 20             | (9,11) |
| LA COMBALEAZ (VD)                      | 1330          | 9-11.07             | 21.07.1986  | 12-20.07.1986     | 23             | 171 | 16             | (8,8)  |
| SOLEPRA<br>(LE SEPEY VD)               | 1000          | 28-30.07            | 07-08.08.86 | 31.07-06.08.86    | 48             | 300 | 14             | (7,7)  |
| ROUEMONT (VD)                          | 1200          | 14-16.08            | 04-05.09.86 | 17.08-04.09.86    | 16             | 201 | 16             | (4,12) |
| LES CLUDS<br>(BULLET VD)               |               |                     |             |                   |                |     |                |        |

N<sup>1</sup> : Nombre d'individus capturés avant l'expérience

D : Densité à la même date

N<sup>2</sup> : Nombre d'individus suivis par radio-télémétrie

M : Mâles

F : Femelles

1 : Densité calculée d'après les données du transect en été 1984

## INTRODUCTION

L'organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre est encore mal comprise; nos connaissances sont exclusivement basées sur les résultats obtenus par piégeage exhaustif et surtout par CMR. Les relations que les occupants d'un réseau entretiennent entre eux n'ont pu être abordées jusqu'à présent, faute de moyens d'étude appropriés.

Selon Airoldi (1976a, 1976b, 1978), les animaux vivent en groupes familiaux constitués d'un couple d'adultes et de leur progéniture d'une ou deux générations. Des regroupements plus complexes sont cependant fréquents, spécialement lorsque la densité est élevée et que les animaux ne vivent plus en terriers isolés. Des observations faites par CMR m'ont suggéré quelques hypothèses sur les relations individuelles et j'ai tenté de les vérifier par radio-télémetrie au cours de 5 expériences de suivi simultané de plusieurs sujets.

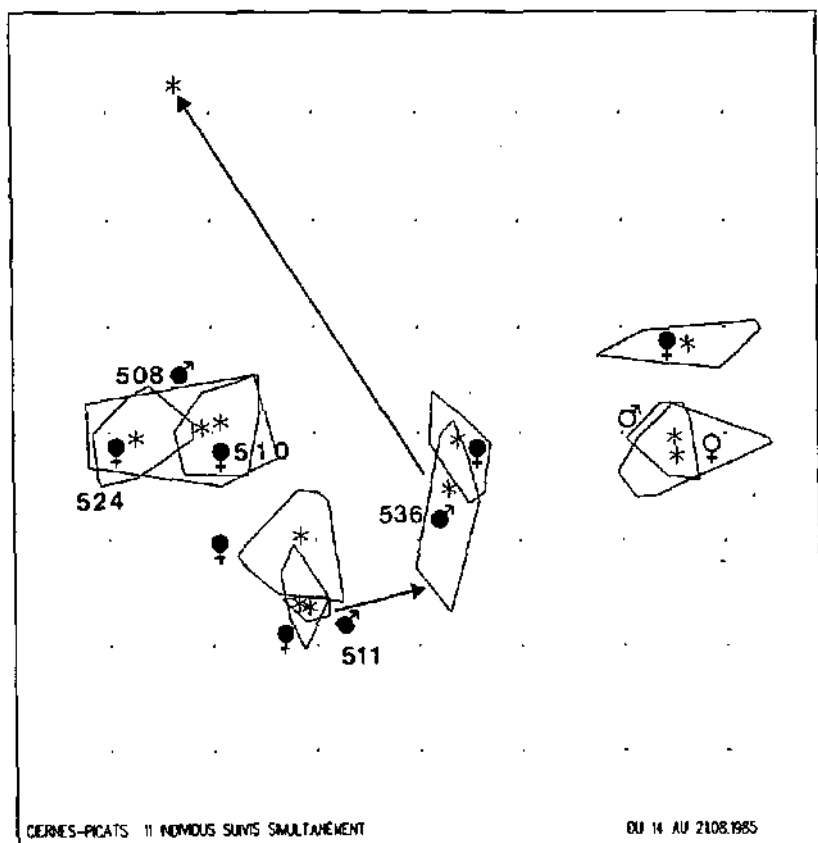
## METHODE ET STATIONS D'ETUDE

Une session de piégeage par CMR a toujours précédé chacune de ces tentatives, afin de connaître la densité, d'établir une carte des domaines des différents groupes et pour choisir les associations les plus intéressantes à suivre. En règle générale tous les occupants de plusieurs terriers adjacents ont été équipés d'émetteurs, à l'exception des juvéniles de moins de 25 g. La liste des localités où ces expériences ont été réalisées, les dates des piégeages et du radiopistage, ainsi que les conditions de densité rencontrées sont présentées au Tableau 25.

## RESULTATS

Comme on peut le voir sur le Tableau 25, la plupart des sessions de radiopistage ont été réalisées dans les Préalpes vaudoises, soit dans la région des Mosses et au Pays-d'Enhaut. Ces différentes expériences sont analysées et commentées successivement. Elles sont illustrées par les Figures 76 à 83. Sur chacune de ces cartes, l'échelle est donnée par un quadrillage dont la maille est de 10 m. Les domaines vitaux sont dessinés selon la méthode du polygone convexe et une étoile au centre de chacun d'eux indique la position du barycentre.

Toutes les sessions de radio-pistage décrites ici se sont déroulées après la récolte du fourrage durant des périodes de très beau temps. Les étés et automnes de 1985



**Figure 76** Distribution spatiale de onze individus suivis simultanément par radiotélémétrie.  
 Les Ciernes-Picat, août 1985.  
 Adultes: signes pleins, subadultes: signes évidés  
 Etoiles: barycentres des localisations  
 Les flèches indiquent des déplacements  
 La maille de la grille est de 10 m

et 1986 se sont en effet révélées extrêmement secs. Elles ont donc été réalisées en l'absence de couvert végétal, hormis aux Cluds où la hauteur du regain atteignait 20 à 30 cm.

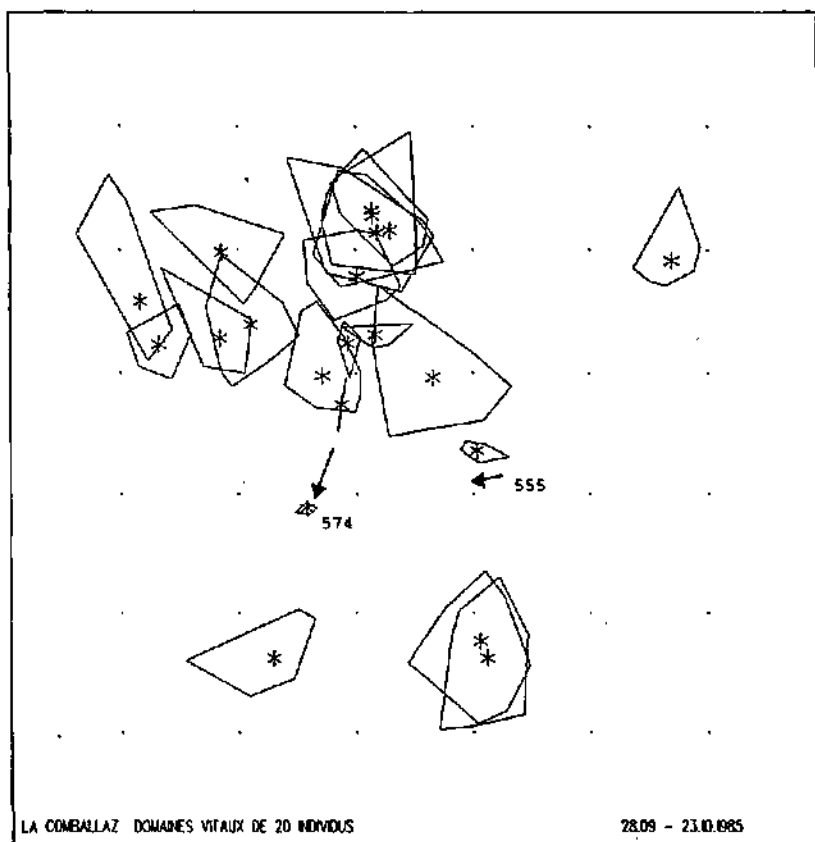
### 1 ) Les Ciernes-Picat : été 1985

Les résultats obtenus en août 1985 dans cette vallée latérale du Pays-d'en-Haut montrent une situation assez simple (Fig. 76). Les animaux sont répartis en couples ou en associations de 3 individus, à l'exception d'une femelle isolée. Les triades sont constituées d'un mâle et de deux femelles et cette expérience a permis de confirmer la tendance à la polygynie manifestée par les mâles, phénomène qui ne ressortait que de manière diffuse de l'analyse des piégeages par CMR.

Les individus 508, 510 et 524 illustrent bien cette situation. Le territoire du mâle recouvre entièrement celui de deux femelles adultes en état de reproduction dont les domaines respectifs sont disjoints. L'une d'entre elles (524) était gestante et la seconde allaitante. Le mâle partageait le nid de cette dernière et de ses jeunes où il passait toutes ses phases de repos. En période d'activité, il parcourait l'ensemble de la surface et faisait de fréquents allers et retours, mouvements qui n'ont jamais été observés chez ses compagnes.

Ceci confirme deux hypothèses tirées des piégeages par CMR. D'une part, les mâles sont territoriaux et volontiers polygames. D'autre part, les femelles en état de reproduction se révèlent également territoriales les unes vis-à-vis des autres. Le mâle patrouille l'ensemble du territoire, alors que les secondes ne défendent probablement que la zone proche de leur nid. Les animaux de sexe mâle seraient donc responsables des territoires de groupe décrits par Airolidi (1976b, 1978) comme des domaines familiaux.

On ne peut malheureusement pas tirer de conclusion de la seconde triade rencontrée aux Ciernes-Picat, car l'émetteur du mâle 511 est tombé en panne peu après le début de l'expérience. Cet individu a été recapturé à la fin de la session dans le terrier occupé précédemment par le sujet 536, ce dernier ayant effectué un déplacement de 43 m au cours de la dernière nuit. Les mouvements simultanés de ces deux animaux suggèrent que, malgré le cloisonnement apparent qui existe entre les terriers, les campagnols passent facilement de l'un à l'autre réseau et colonisent rapidement un domaine vacant. Ceci suppose qu'ils sont bien renseignés sur les événements qui se produisent dans le voisinage. Dans le cas présenté ici, il est également possible que l'individu 511 ait chassé l'ancien occupant.



**Figure 77** Distribution spatiale de 20 individus suivis par radiotélémétrie. La Comballaz, automne 1985

## 2) La Comballaz : automne 1985

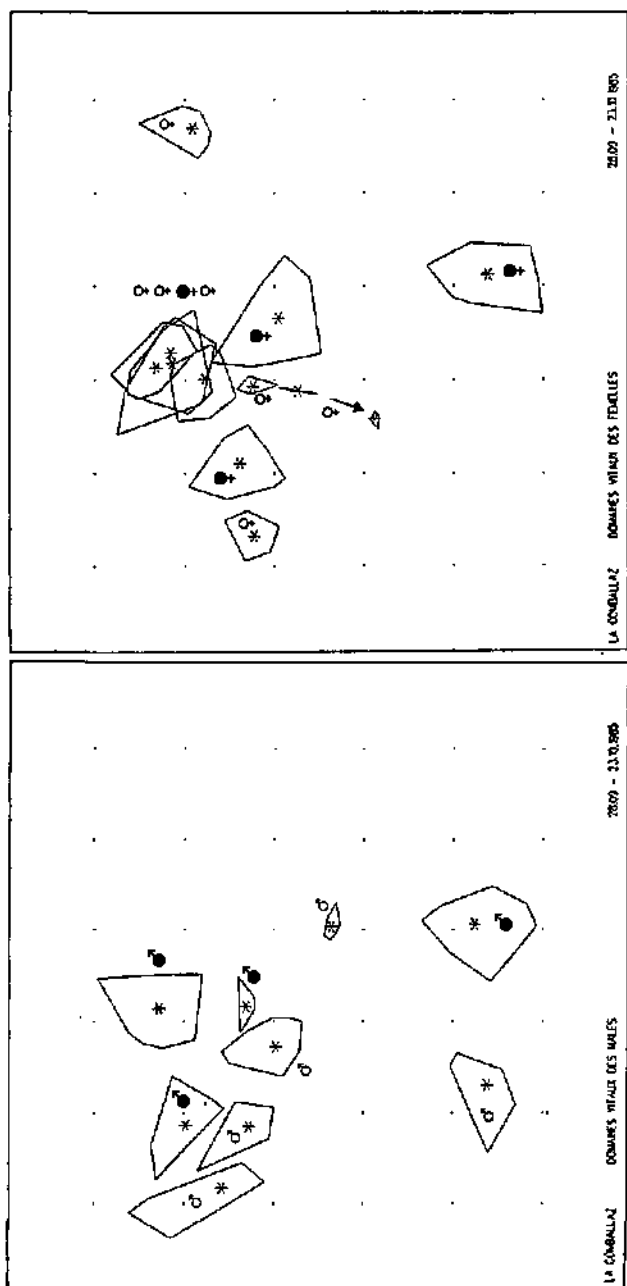
Dans cette localité du versant sud du col des Mosses, l'occupation du sol par les campagnols était quasi continue et la densité supérieure à 300 ind/ha. L'expérience de suivi simultané a duré près d'un mois. Elle a débuté par le marquage de 14 sujets. Comme la population était soumise à une forte pression de prédation, les émetteurs des individus pris par les chats ont été récupérés et posés sur d'autres animaux situés en périphérie du groupe central. De la sorte, le nombre des porteurs de colliers est demeuré constant, impliquant un total de 20 individus suivis.

Leurs domaines respectifs sont présentés sur la Figure 77. Pour un couple, et quelques individus isolés, la situation est simple et sans équivoque. Pour les autres, le partage de l'espace semble complexe, en raison de chevauchements entre les domaines de sujets appartenant à des associations différentes.

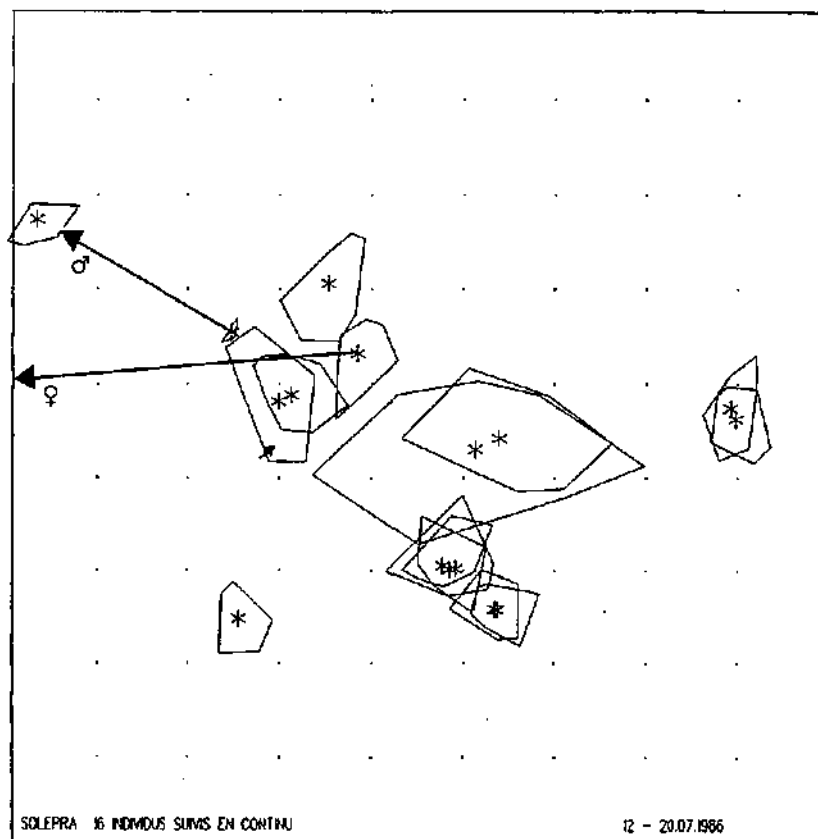
Ce diagramme illustre également les limites de précision de la méthode de détection. Elles avaient été testées au cours d'essais préliminaires et ont été confirmées à cette occasion. Au cours de l'expérience, la femelle 574 a été victime d'un chat entre les 2ème et 3ème relevés. L'émetteur, abandonné sur le sol par le prédateur à quelques mètres, a été localisé à six reprises dans un cercle d'un rayon d'un mètre avant d'être récupéré. Une flèche indique le transport du collier (Fig. 77). Le cas du mâle juvénile 555 est analogue. L'émetteur n'ayant pas été suffisamment serré autour du cou de l'animal, celui-ci a réussi à s'en débarrasser après le premier contrôle. La flèche indique le mouvement effectué entre cette date et la perte du collier qui a ensuite été localisé sur un espace minime. On relève encore deux domaines de très petite dimension qui se rapportent également à des sujets dévorés au début de l'expérience.

L'organisation spatiale dans cette population est expliquée sur la Figure 78 où les domaines vitaux sont présentés séparément par sexe. On constate que l'hypothèse de territorialité mâle et femelle explique la distribution spatiale dans cette population d'automne. Les mâles se révèlent totalement exclusifs, alors qu'il existe une faible proportion de chevauchement chez les femelles. On distingue un groupe composé de 5 individus partageant le même espace, soit un mâle et 4 femelles. Trois d'entre elles étaient des subadultes ou de jeunes adultes sexuellement inactives.

Cette carte confirme également que des communications existent entre domaines adjacents et qu'en phase de haute densité, il ne subsiste plus de barrière physique au passage des campagnols d'un terrier à l'autre.

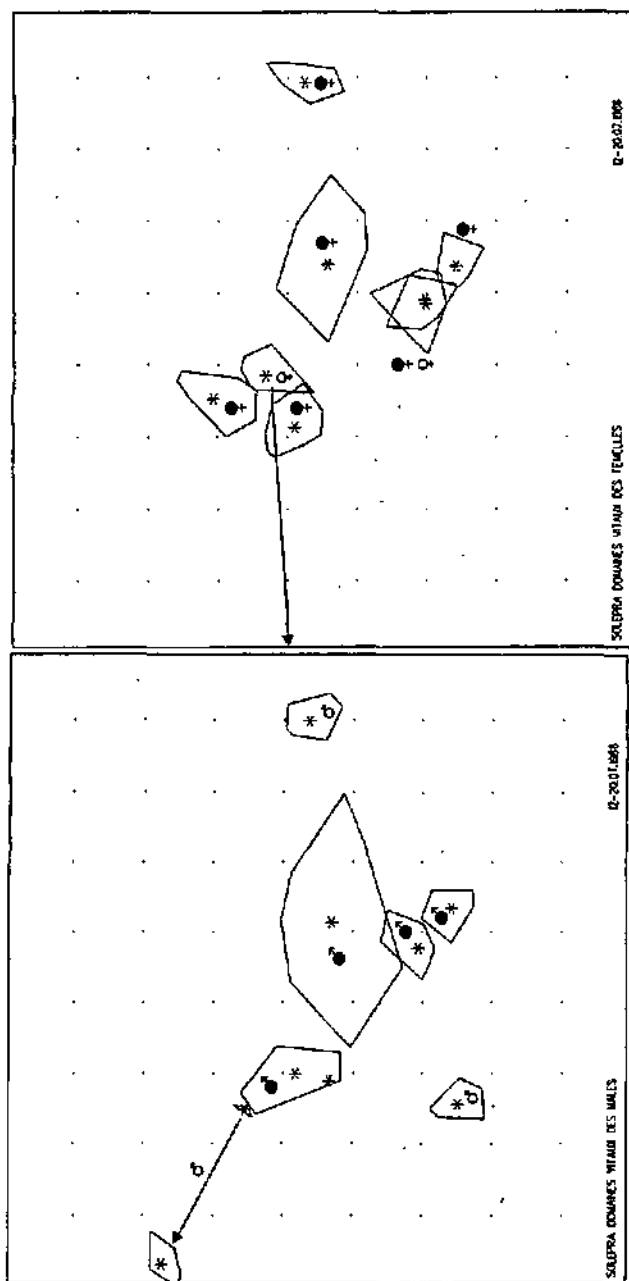


**Figure 78** Domaines vitaux des vingt individus suivis à la Comballaz présentés par sexe.  
Signes pleins: adultes, signes évidés subadultes



**Figure 79**

Distribution spatiale de seize individus suivis simultanément par radiotélémétrie à Solepra en juillet 1986.



**Figure 80** Domaines vitaux des seize individus de *Soleptra* présentés par sexes. Signes pleins adultes, signes évidés subadultes

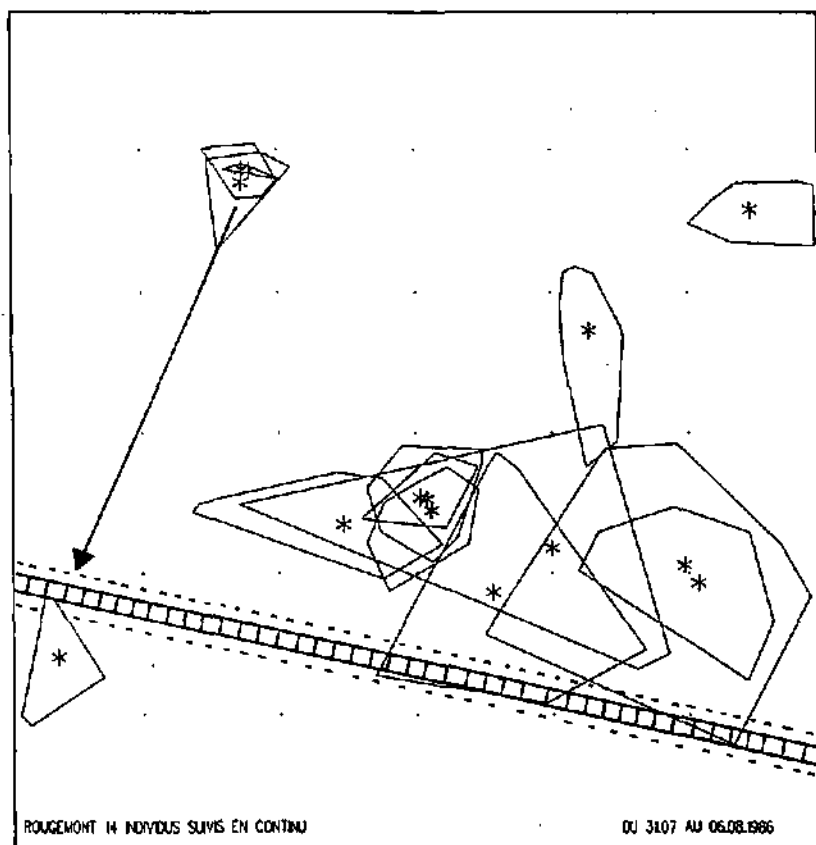
### 3) Solepra : été 1986

La densité dans cette station proche de la précédente était inférieure à 200 ind./ha. Les résultats qui y ont été obtenus confirment ceux des autres localités. On observe le même type d'associations entre les individus. On relève, toutefois, un terrier aux dimensions inhabituelles occupé par un couple d'adultes (Fig. 79). Les mouvements de ces animaux ont déjà été présentés plus haut (Fig. 71).

On notera également les déplacements de 2 subadultes qui ont été retrouvés dans des murs de pierre sèche, au voisinage d'un chalet d'alpage tout proche. Les flèches indiquent le sens de leurs mouvements. La femelle a été retrouvée morte, coincée dans une anfractuosit  entre deux blocs de calcaire. Elle a probablement  t   touff e par son collier qui l'aura emp ch e de se retirer. Le m le, en revanche, a fort bien surv cu et se d pla ait entre les pierres d'un escalier et dans le mur de sout nement du chemin conduisant   l'habitation. Il venait r guli rement se nourrir en surface, comme en t moignaient de discr tes coul es trac es dans la v g tation alentour et conduisant   un trou d'acc s. Au terme de l'exp rience, cet individu a  t  recaptur  en moins de 15 minutes dans un pi ge dispos    m me le sol, sur l'un de ces sentiers. Ajoutons, pour l'anecdote, qu'un chat, au demeurant tr s bon chasseur de campagnols, avait pour habitude de faire sa sieste au sommet de ce mur ou en face de celui-ci.

Une fl che plus petite signale l'unique localisation d'un jeune campagnol qui a  t  victime d'un oiseau de proie nocturne au cours de la premi re nuit. L' metteur a  t  retrouv    150 m   vol d'oiseau, dans une for t dominant le site d' tude, mais s par e de celui-ci par un ruisseau et un profond ravin.

Les domaines vitaux sont pr sent s s par ment par sexe sur la Figure 80 qui montre  galement une territorialit  des m les et des femelles. Dans un cas, on observe un domaine occup  par deux femelles dont une seule d'entre elles  tait sexuellement active.



**Figure 81** Distribution spatiale de quatorze individus suivis simultanément par radiopistage. Rouge-mont, été 1986

La voie de chemin de fer en bordure de laquelle vivaient ces animaux est indiquée.

#### 4) Rougemont : été 1986

L'expérience réalisée dans cette commune située au Pays-d'Enhaut a permis d'observer une situation inédite et nettement plus complexe que les précédentes. La densité était, comme à la Comballaz, supérieure à 300 ind./ha sur cette parcelle, sise entre la ligne de chemin de fer et la Sarine.

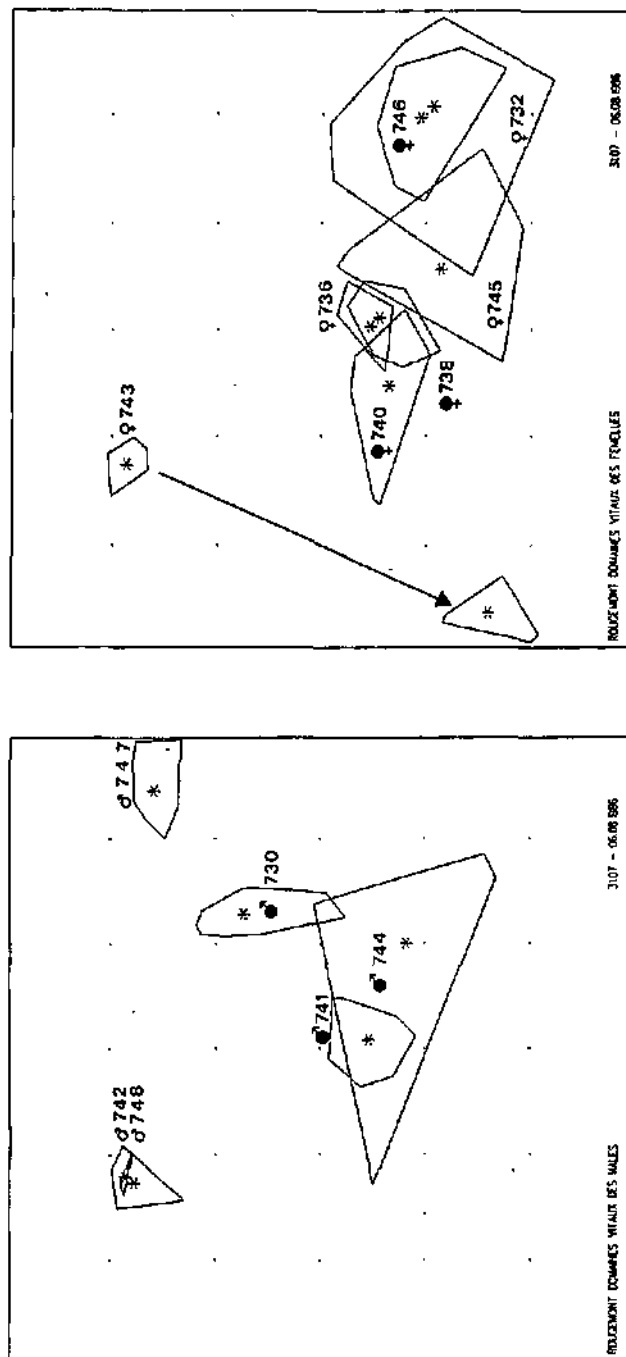
Comme on peut le voir sur les Figures 81 et 82, les domaines vitaux de certains individus sont de grande dimension et la structure sociale apparaît désorganisée ou, à première vue, différente du modèle classique. La session de radiopistage s'est déroulée immédiatement après la seconde récolte de fourrage, durant une période très chaude et très sèche. Cela explique peut-être pourquoi certains campagnols avaient installé leurs nids dans le talus meuble et non fauché de la voie ferrée et faisaient de fréquentes incursions dans la prairie. Deux d'entre eux ont même été localisés sous le ballast supportant les rails. Précisons que les quatre sujets situés en marge du groupe principal étaient de jeunes animaux pesant entre 38 et 61 g; les autres campagnols étaient, soit des mâles adultes, soit des femelles adultes ou subadultes.

Dans la zone où les domaines se chevauchent, la proximité des centres d'activité permet cependant de distinguer plusieurs groupes et de décrire la structure sociale dans cette population. On note une association étroite entre un mâle (741) et deux femelles (736, 738), une autre entre deux femelles (732, 746) et peut-être une troisième, plus lâche, entre un mâle (744) et une femelle (745). Deux individus de sexe différent (740, 730) apparaissent isolés en périphérie.

Le mâle 744, dont le domaine est particulièrement étendu, semble avoir accès à toutes les femelles. Si son domaine englobe celui du sujet 741, c'est en raison d'une excursion effectuée auprès de la femelle 740. En fait, il s'agit d'un artefact de la méthode de représentation, l'individu 744 n'ayant jamais été localisé dans le territoire du mâle 741. Ainsi, en faisant abstraction de cette unique localisation, le domaine du premier se réduit considérablement et tout chevauchement avec le territoire du second disparaît.

Les femelles 732 et 736 étant également des subadultes, l'organisation sociale observée dans cette population est conforme au modèle proposé plus haut, fondé sur la territorialité des sujets adultes et la tendance à la polygamie des mâles.

Comme on l'a vu aux Cluds en 1983, le plein été est la période d'intégration des jeunes et du remplacement des animaux de l'an précédent. Les nouveaux venus doivent probablement beaucoup se déplacer avant de trouver ou de



**Figure 82**  
 Domaines vitaux des quatorze individus de  
 Rougemont présentés par sexes.  
 Signes pleins: adultes, signes évidés: subadultes

conquérir leur position dans la nouvelle société. La capture de plusieurs immigrants lors du pléage final confirme cette hypothèse. Les dimensions inhabituelles du domaine de plusieurs sujets s'expliquent peut-être également de cette manière. L'incursion du mâle 744 dans le domaine de la femelle 740, de même que les nombreux recoupements entre domaines d'individus rattachés à des groupes distincts, montrent que les terriers communiquent entre eux et qu'en période de haute densité, le maintien de la structure sociale dépend en grande partie de la défense du territoire.

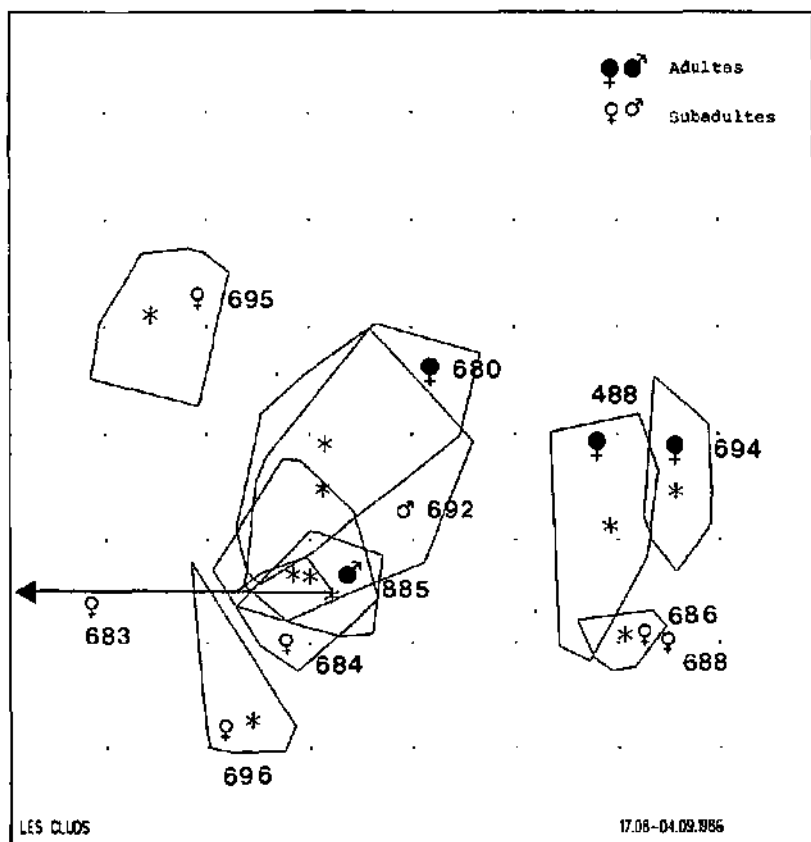
On remarquera enfin qu'une femelle juvénile de 38 g a traversé la voie au cours d'un mouvement de dispersion, sans doute effectué en surface, pour creuser son nouveau terrier dans une zone au couvert abondant.

### 5) Les Cluds : été 1986

La cinquième expérience a été réalisée en fin d'été 1986 aux Cluds, au début de la phase de croissance. Au total 16 individus ont été marqués et suivis par télémetrie dans deux foyers où les campagnols étaient abondants. Leurs mouvements ont déjà été présentés plus haut, de même que les surfaces exploitées par les 5 représentants de l'un de ces deux groupes (Fig. 64b et 67). Les domaines vitaux des 11 individus restants sont reportés à la Figure 83. Ils ont été capturés aux environs de la cote 600.

La densité sur la bande de piégeage était alors de 20 ind/ha, mais on constate qu'elle pouvait être localement beaucoup plus élevée. A cette époque, les campagnols formaient des dômes isolés les uns des autres et vivaient en petites colonies de reproduction à partir desquelles l'ensemble de la prairie a progressivement été recolonisée. Tous les individus présents ont été équipés d'émetteurs et l'on constate qu'il n'y avait que deux mâles pour 9 femelles dans le groupe illustré ici. Leurs domaines vitaux étaient de grande dimension, car ils se déplaçaient alors dans des réseaux de Taupes.

La structure sociale dans cette localité est également conforme au modèle proposé. On remarque, en effet, que les trois femelles adultes avaient des domaines distincts et que les mâles vivaient dans la zone la plus densément peuplée en femelles. Pour les mâles, il est cependant difficile de se prononcer de manière définitive, car la surface visitée par le sujet adulte est peut-être sous-estimée, l'émetteur qu'il portait ayant présenté des défaillances; cet animal n'a donc pas pu être localisé aussi souvent que les autres. Cependant, il est possible que les deux mâles, dont les domaines sont chevauchants, se soient progressivement isolés au cours de l'expérience. En



**Figure 83**

Distribution spatiale de onze individus suivis simultanément par radiotélémétrie. Les Cluds, été 1986.

effet, au terme de celle-ci, les deux campagnols ont été repris dans des zones différentes, comme le montre la carte de leurs déplacements (Fig. 64b).

Deux jeunes femelles ont été victimes d'une Buse variable. L'une d'entre elles a été prise après avoir effectué un déplacement de 53 m et commencé à creuser un nouveau terrier. Cet individu a été capturé et dévoré aux abords de son trou de ravitaillement, dans une touffe de trèfle. L'émetteur gisait à quelques 40 cm de là.

## 6) SURFACE DES DOMAINES VITAUX

Les expériences de radio-télémetrie ont montré de grandes variations individuelles des surfaces des domaines vitaux. En effet, certains individus demeuraient cantonnés dans un espace très réduit, alors que leurs voisins exploitaient une zone beaucoup plus vaste.

L'aire de ces domaines a été estimée par les méthodes de l'ellipse à 95 % de probabilité et par le polygone convexe (Jennrich & Turner 1969). Les essais préliminaires sur le terrain en 1984 ayant montré que la valeur estimée de la surface se stabilisait à partir de 20 points pour la première méthode, mais continuait d'augmenter indéfiniment avec la seconde (Fig. 57b, c), j'ai décidé d'adopter la technique probabiliste. Un minimum de 20 localisations a été jugé nécessaire et suffisant pour évaluer la surface du domaine vital de chaque individu et, au cours des expériences de suivi simultané réalisées en 1985 et 1986, la session a été interrompue après que 20 points aient été réunis pour chaque sujet.

De plus, les Figures 57b et c montrent que l'estimation de la surface par cette méthode est indépendante de la dimension temporelle pour des animaux résidents, installés dans un domaine stable. Une analyse détaillée des données le confirme. Ainsi, pour le sujet 405 (Fig. 57b), la surface du domaine estimée par l'ellipse au seuil de 95 %, est de 225 m<sup>2</sup> sur la base des 97 localisations effectuées entre le 21 juin et le 13 juillet 1984. Si l'on ne prend en compte que les 20 premières, obtenues le 21 juin, la surface s'élève à 204 m<sup>2</sup>, alors qu'elle équivaut à 239 m<sup>2</sup> pour les 20 points du lendemain; on obtient des valeurs analogues en tirant 20 points au hasard, quelque soit l'intervalle temporel séparant le premier du 20ème point.

Afin de standardiser les estimations de la surface, seules les 20 premières observations ont été retenues lors des calculs et les données des sujets n'atteignant pas cette valeur critique ont été laissées de côté. Leur nombre s'élève à 22. Ces individus ont soit disparu au cours de la session de radiopistage, soit perdu leur collier, soit été victimes de prédateurs.

TABLEAU 26 Surface moyenne des domaines vitaux dans les diverses populations étudiées.

| STATION                     | SEXE  | ELLIPSE 95 % |            | POLYGONE CONVEXE |            | D        |
|-----------------------------|-------|--------------|------------|------------------|------------|----------|
|                             |       | Surface      | Ecart-type | Surface          | Ecart-type |          |
| Les Clude<br>1984-85        | M     | 119.9        | 73.9       | 56.0             | 34.4       | 9 14     |
|                             | F     | 99.6         | 112.2      | 46.6             | 52.5       | 3 1-29   |
| Les Clude<br>1986           | M     | 170.6        | 107.4      | 72.6             | 44.4       | 4 14     |
|                             | F     | 239.4        | 150.3      | 104.9            | 65.3       | 10 14-19 |
| Clarnes-<br>Picot<br>E-1985 | M     | 122.5        | 60.8       | 53.9             | 31.6       | 3 5      |
|                             | F     | 115.5        | 45.5       | 46.1             | 18.3       | 7 2-7    |
| Comballiez<br>A-1985        | M     | 91.0         | 33.7       | 42.7             | 16.2       | 4 10     |
|                             | F     | 84.3         | 44.3       | 36.5             | 16.0       | 9 8-13   |
| Solepra<br>E-1986           | M     | 191.9        | 206.2      | 91.0             | 104.0      | 7 7      |
|                             | F     | 133.0        | 94.8       | 55.1             | 37.6       | 7 6-8    |
| Roussac<br>E-1986           | M     | 213.8        | 217.5      | 97.3             | 109.1      | 4 6      |
|                             | F     | 271.1        | 219.2      | 115.2            | 92.4       | 6 6-7    |
| MOYENNE                     | M     | 151.3        | 135.9      | 69.5             | 65.6       | 31       |
|                             | F     | 163.9        | 137.2      | 70.6             | 58.5       | 41       |
| TOTAL                       | M + F | 158.5        | 135.8      | 70.1             | 61.2       | 72 1-29  |

M : Males  
 F : Femelles  
 E-: Eté  
 A-: Automne  
 Surfaces et  
 écarts-type en m<sup>2</sup>

Ainsi, sur 94 campagnols équipés d'émetteurs, 72 ont été retenus pour l'estimation de la surface du domaine vital. Elle s'élève en moyenne à  $158.5 \pm 32.0$  m<sup>2</sup> par la méthode de l'ellipse et à  $70.1 \pm 14.4$  m<sup>2</sup> avec celle du polygone convexe. Les valeurs extrêmes sont respectivement comprises entre 20.0 et 610.7 m<sup>2</sup> et entre 9.5 et 309.6. Les surfaces données par le polygone sont toujours inférieures à celles estimées à l'aide de l'ellipse et varient suivant les cas entre 35 et 63 % de la valeur de cette dernière.

Les valeurs de la surface sont présentées par sexe et pour chaque station au Tableau 26. On constate qu'il y a d'importantes différences entre 1984-85 et l'année suivante. Les domaines sont de manière générale plus grands dans les populations étudiées en 1986. Dans tous les cas l'écart-type est très élevé et reflète l'hétérogénéité des surfaces des domaines vitaux.

La période durant laquelle les 20 localisations retenues ont été récoltées est également consignée au Tableau 26. Sa durée moyenne est de 10 jours, mais elle a varié, de cas en cas, entre 5 et 14 jours, pour des extrêmes compris entre 1 et 29 jours. Comme les analyses préliminaires l'avaient montré, on constate qu'il n'y a aucune relation entre la durée de l'expérience et les variations de la surface estimée.

Au cours d'une étude antérieure, réalisée à la Vallée de Joux (Saucy & Meylan 1987), l'aire du domaine moyen avait été évaluée, sur la base de données de CMR, à 107.5 m<sup>2</sup> en automne 1980 et à 259.1 m<sup>2</sup> au printemps 1981. Il est intéressant de constater que les surfaces estimées par la méthode de Jennrich & Turner se situent dans l'intervalle compris entre les valeurs extrêmes obtenues lors de ce précédent travail. Ces résultats sont à la fois surprenants et réjouissants, car, compte tenu des erreurs découlant de la technique de localisation, l'on pouvait craindre de fortes surestimations de la surface.

Les divers échantillons ont été comparés entre eux à l'aide d'un test non-paramétrique de Mann-Whitney, car les estimations de la surface ne suivent pas une distribution normale. Des différences significatives ont été mises en évidence entre la population des Cluds étudiée en 1986 et celle de la Comballaz ( $p < 0.01$ ), entre celle des Cluds en 1986 et les Ciermes-Picat ( $p < 0.05$ ) et enfin entre celles de la Comballaz et de Rougemont ( $p < 0.05$ ). Les deux techniques, soit l'ellipse et le polygone, donnent des résultats concordants.

En revanche, aucune différence n'a été détectée entre les sexes, ni sur l'ensemble des données, ni à l'intérieur des populations ( $p > 0.05$  dans tous les cas).

# 10

S Y N T H E S E

E T

D I S C U S S I O N

Divers aspects de la biologie et de l'écologie de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (Shaw), ayant été abordés au cours de ce travail, le but de ce chapitre est plus de présenter une synthèse et une vue intégrée des résultats et de les discuter dans la perspective des théories présentées en introduction, que de commenter chaque point. Du reste, une discussion de détail a déjà été fournie lors de l'exposé des résultats, du moins lorsque cela se justifiait.

L'introduction théorique ayant montré que la question de la régulation des populations de rongeurs est encore un sujet controversé, rappelons que j'ai tenté d'adopter au début de cette étude une approche dénuée de parti pris, afin d'être réceptif à tout phénomène susceptible d'expliquer telle ou telle variation de densité. C'est ainsi que l'importance du couvert végétal a pu être mise en évidence et que des renseignements sur la prédation ont été réunis alors que ce sujet ne figurait pas dans les objectifs du travail.

Rappelons également que ceux-ci étaient au nombre de trois. Il s'agissait d'une part d'étudier la démographie et la dynamique des populations d'A. t. scherman au cours d'un cycle pluriannuel, d'autre part de décrire le mode de dispersion de ce petit rongeur et enfin de préciser quelles sont la structure et l'organisation sociales en vigueur chez cette espèce. La discussion sera donc axée sur ces trois thèmes.

## 1) CYCLES ET DYNAMIQUE DE POPULATION

Les trois sessions de piégeage réalisées annuellement de l'automne 1982 à la fin 1986 ont permis de suivre partiellement un cycle pluriannuel, soit depuis la période de forte densité, jusqu'au début de la phase de croissance, en passant par le déclin et une époque de faibles effectifs.

Aux Cluds durant la phase de pic, la densité a oscillé entre 100 et 200 ind/ha (Fig. 9), ce qui est nettement inférieur aux valeurs rapportées antérieurement par Morel & Meylan (1970), Morel (1981), Airoidi (1978), ou encore Pascal & Boujard (1987). Ces auteurs décrivent des populations culminant aux environs de 800, voire de 1400 ind/ha. Il convient de noter qu'ils ont tous travaillé par piégeage exhaustif, à l'exception d'Airoidi (1978) et que

les densités ont été estimées sur des surfaces comprises entre 500 et 900 m<sup>2</sup> seulement, soit de 5 à 10 fois plus petites que dans la présente étude. Alroldi (1978) quant à lui a échantillonné par CMR une parcelle semi-isoïée de 700 m<sup>2</sup>, sur laquelle il n'est pas exclu qu'un phénomène tel que le "fence effect" se soit produit.

La question de la surface et de la méthode d'estimation des effectifs est d'importance, car l'analyse présentée au début de ce travail (Tab. 3) montre que la densité diminue fortement avec l'acroissement des dimensions de l'aire échantillonnée. En effet, dans le cas de la population du Brassus en automne 1980, la valeur de ce paramètre avait été estimée à 206 ind/ha sur les 4900 m<sup>2</sup> de la zone d'étude (Saucy & Meylan 1987). Lorsque l'on recense les animaux capturés sur la même parcelle, mais dans des quadrats de 2500, 1600 et 900 m<sup>2</sup>, la densité augmente respectivement en moyenne de 34, 53 et 72 %; la valeur maximale observée sur un carré de 30 m de côté atteignant 544 ind/ha. Ceci démontre qu'il convient de comparer avec prudence les chiffres présentés dans des travaux au cours desquels des méthodes différentes ont été utilisées. Il ne fait aucun doute que les piégeages exhaustifs, surestiment la densité, par comparaison aux études par CMR, de même que les échantillonnages linéaires par rapport aux surfaces carrées. Un autre écueil quette le praticien qui applique ces techniques. Il s'agit d'un biais relevant de la psychologie du trappeur. Celui-ci choisit presque inconsciemment des zones très densément occupées, donc peu représentatives de la densité moyenne, dans le but d'accroître le nombre de captures. Cette manière de procéder peut se justifier si l'on désire augmenter la taille de l'échantillon à analyser. Je sais par expérience combien il est pénible de piéger mois après mois sans capturer le moindre animal et, pour avoir pratiqué le piégeage linéaire, qu'il est difficile, sinon impossible, d'échapper à ce travers lorsque l'on doit poser une ligne de trappes.

Le but de cette démonstration n'est pas de remettre en question des techniques d'estimation de la densité qui ont fait leurs preuves et se révèlent utiles dans la pratique, mais de relativiser des valeurs absolues obtenues à l'aide de ces techniques. Dans une étude comparative, il est toutefois éminemment souhaitable d'utiliser la méthode de piégeage par CMR et de l'appliquer régulièrement sur des surfaces rectangulaires ou carrées déterminées au préalable et de s'y tenir quelle que soit l'évolution de la population aux alentours.

Il me paraît que la population étudiée aux Cluds, bien qu'elle n'ait pas présenté une pullulation telle que celle décrite par Morel (1931), constitue cependant un exemple très représentatif d'un cycle pluriannuel d'A. t. scherman,

car tous les éléments caractéristiques d'un tel phénomène ont été observés. Il aurait été souhaitable de poursuivre l'étude durant une, deux, voire trois années supplémentaires, afin de boucler le cycle qui se déroule sur 6 à 8 ans environ dans cette région, comme l'indique l'analyse des données récoltées à Ste-Croix. Cette commune est adjacente à celle de Bullet et l'ensemble des résultats présentés dans le chapitre sur les fluctuations des populations du Campagnol terrestre confirme à l'évidence que les cycles sont une réalité dans cette localité et non un artefact d'étude à court terme comme le suggèrent Getz & al. (1987) pour M. ochrogaster et M. pennsylvanicus.

J'ai cependant eu l'occasion de suivre l'évolution d'une population en phase de croissance entre la fin 1986 et l'automne 1987 dans le cadre du projet du Prof. C. Mermoud sur les relations entre A. t. scherman et ses prédateurs. L'analyse de ces résultats est en cours, mais tous les phénomènes présentés plus haut, tels que l'importance de la dispersion sur la dynamique de population ou l'influence du couvert végétal sur la distribution des congères ont été amplement confirmés.

Les paramètres démographiques de la population de Campagnols terrestres aux Cluds appellent peu de commentaires supplémentaires. En effet, la dynamique de population est relativement simple. Les campagnols ont une espérance de vie de quelques mois et la plus grande partie de l'effectif est progressivement renouvelé chaque année durant la saison de reproduction. Il y a cependant quelques individus qui subsistent au-delà d'un an et peuvent hiverner à 2 ou 3 reprises. Ils assurent sans doute la survie de l'espèce, en particulier lorsque les densités sont très faibles durant plusieurs années consécutives.

L'utilisation de la radiotélémétrie a apporté une contribution décisive à la compréhension du destin réservé aux animaux qui disparaissent entre deux sessions de piégeage par CMR. Leur proportion est en moyenne de 50 % environ et peut même s'élever jusqu'à 70 % (Fig. 21), sans qu'aucune explication satisfaisante ne puisse être avancée à leur sujet. Grâce au radio-pistage, il est désormais possible de les retrouver et de faire la distinction entre mortalité, prédation et dispersion. Au cours de cette étude, 40.5 % des 94 campagnols munis d'émetteurs n'auraient pas été repris s'ils avaient été suivis par CMR (Tab. 10). Chacune des trois causes évoquées ci-dessus contribue pour un tiers environ au total des individus qui n'auraient pas été recapturés. En définitive, seules 5.3 % des disparitions demeurent inexplicables, ce qui représente une amélioration considérable par rapport aux études par CMR. Cette technique constitue donc un outil très utile pour l'étude de la dynamique de population. Bien qu'il s'agisse d'une méthode lourde et exigeante, son application

à grande échelle devrait permettre de résoudre dans l'avenir maintes questions posées par la régulation des populations de rongeurs.

## DECLENCHEMENT ET CAUSES DU DECLIN

Les causes du déclin survenu en 1984 demeurent mystérieuses et incomprises, comme dans toutes les études où un tel phénomène a pu être constaté.

### Prédation

En dépit de leur insuccès, les tentatives de piégeage sous la neige ont permis de mettre en évidence le rôle prépondérant joué par l'Hermine en cours de déclin. La radio-télémetrie s'est également révélée très utile pour appréhender les événements qui se sont déroulés en 1985. Les résultats permettent d'affirmer que le maintien d'un effectif faible durant cette année-là est dû à la pression de ce prédateur. Debrot (1981) a montré que les populations d'Hermine atteignent leur densité maximale une année ou deux après les campagnols. Il est toutefois douteux que le déclenchement du déclin soit causé par ce Mustélidé dont le rôle se limite plutôt à accentuer le phénomène.

L'impact réel des prédateurs sur la dynamique des populations du Campagnol terrestre est encore méconnu. Cependant, il doit être très important sur une population en déclin, comme les observations réalisées au cours de cette étude le confirment. Cet effet se répercute sans doute également sur la longueur du cycle d'A. t. scherman.

Le présent travail apporte pour la première fois des informations sur la pression que peut exercer une communauté de prédateurs sur une population sauvage vivant en conditions naturelles. Ces observations ont plutôt une valeur indicatrice; car les nombres sont faibles. Ils permettent cependant de dresser une liste des prédateurs les plus fréquents et d'établir une hiérarchie parmi ceux-ci. Ainsi, le Chat domestique se détache nettement et il est sans doute le principal ennemi d'A. t. scherman tout au long du cycle. Cette affirmation est confirmée par les observations réalisées dans l'étude actuellement en cours dans les montagnes du Jura bernois (Mermod, Lachat & Lienhardt, comm. pers.). Le Chat peut être considéré comme un prédateur dont les populations sont relativement indépendantes des fluctuations du Campagnol terrestre, car ses habitudes anthropophiles lui permettent de trouver une nourriture alternative en période de faible densité de la

proie. Malgré cela, il paraît totalement incapable d'entraver la croissance des populations d'A. t. scherman.

Le Renard (*Vulpes vulpes*) manque à la liste présentée au Tableau 11. Sa présence a cependant été détectée par des traces et fèces relevées dans toutes les localités où des piégeages et des expériences de radiopistage ont été menés. Ce carnivore a été vu en train de chasser sur les parcelles d'étude à Solepra et aux Cluds. Dans cette dernière station, j'ai observé en 1984 et 1985 des jeunes à proximité d'un terrier situé dans la forêt limtrophe, au nord de la zone d'échantillonnage. Les cas de disparition d'émetteurs sont peut-être à attribuer à ce Canidé qui est capable de transporter sa proie sur de longues distances ou de briser le collier entre ses mâchoires.

Les rapaces diurnes et nocturnes figurent également sur la liste du Tableau 11. L'analyse des données récoltées à Ottenbach, dans l'Oberland zurichois et le travail d'Anker et al. (1983) ont montré que le Campagnol terrestre constitue une part appréciable du régime des hiboux et chouettes en période de pullulation. Grâce aux données de Morel, il m'a été possible d'établir des équations de prédiction du poids basées sur des mesures crâniométriques simples et d'estimer la taille des campagnols retrouvés dans le régime du Moyen-duc par Reichardt et Egelbach.

Pour des raisons de linéarité, les droites de régression ne sont pas utilisables au-delà de 90 g, ce qui pourrait induire un biais dans la distribution, ainsi qu'une sous-estimation du poids moyen, les valeurs les plus fortes étant toutes réunies dans la classe la plus élevée. Cependant dans le cas de l'application de la méthode au régime alimentaire d'A. otus, ce phénomène est négligeable, puisque les deux classes supérieures sont vides (Fig. 55).

Plusieurs particularités émergent de cette étude et il convient, pour les interpréter, de préciser dans quel contexte elle a été réalisée, en particulier par rapport à l'évolution des populations de rongeurs. On sait par la littérature que M. arvalis constitue la proie privilégiée du Moyen-Duc en Europe centrale et qu'A. terrestris vient en seconde position (Glutz & Bauer 1980). La première espèce représente entre 50 et 80 % des items consommés, alors que le Campagnol terrestre occupe une part plus modeste, généralement inférieure à 10 %, mais pouvant atteindre près de 50 % (Glutz & Bauer 1980). Dans leur ouvrage de synthèse, ces auteurs citent des études réalisées en Allemagne du Nord, indiquant que les animaux capturés par les rapaces sont à rattacher à la forme aquatique, de taille plus grande.

Les populations du Campagnol terrestre ont été étudiées par le Service phytosanitaire du canton de Zurich et les

données ont été analysées par le SZV à Changins. Les densités ont culminé en 1982, décliné en 1983 et les populations se sont éteintes l'année suivante. On ne dispose malheureusement pas de renseignements sur l'abondance du Campagnol des champs à l'époque de la récolte des pelotes de réjection. Il n'est donc pas possible de tirer de conclusions sur l'interaction entre les populations des deux espèces, ni sur la signification de leur représentation relative dans le régime alimentaire de ces rapaces nocturnes. Cependant, la forte diminution de la prédation sur le Campagnol terrestre durant l'hiver est sans doute révélatrice d'une différence de comportement entre les deux proies, plutôt que de variations d'effectif ou d'une sélection du prédateur. M. arvalis est une espèce qui se déplace et se nourrit en surface toute l'année, alors qu'A. t. scherman a un mode de vie souterrain et il est rare de l'observer sur le sol. En été cependant, ces rongeurs et les jeunes en particulier, bien que discrets, viennent régulièrement se nourrir en surface aux abords de trous communiquant avec le terrier profond (Saucy 1987). Ils sont alors exposés à un risque de prédation élevé. Pendant l'hiver en revanche, en l'absence de végétation épigée, il est vraisemblable qu'ils se contentent plus exclusivement de racines et des réserves accumulées en automne. Ainsi, à cette saison, les Campagnols terrestres consommés par A. otus correspondent-ils à la fraction des individus en déplacement, alors qu'en été les animaux capturés au cours de leurs activités habituelles de prise de nourriture s'ajoutent à la catégorie des sujets en dispersion. La brusque augmentation de la proportion de Campagnols terrestres dans la diète du rapace au printemps suggère une adaptation rapide du prédateur à une proie énergétiquement plus profitable et une optimisation de la prise de nourriture (Krebs & Davies 1978). Il paraît difficile d'imaginer que le Moyen-Duc soit capable de choisir entre les deux espèces. En revanche, bien que toutes deux occupent souvent les mêmes milieux, une intensification de la chasse sur les terrains où Arvicola prédomine est tout à fait envisageable et plausible.

La Figure 55 montre que trois classes de poids sont particulièrement exposées aux prédateurs. Cette distribution n'est pas aisée à interpréter, car elle peut correspondre à des phases de dispersion survenant à âge (poids) fixe, ou simplement révéler la succession des générations, ou encore refléter une combinaison des deux phénomènes qui, de surcroît, sont probablement liés. De fait, la répartition des animaux en différentes classes de poids reflète assez fidèlement la composition d'une population en phase de haute densité, constituée pour l'essentiel d'individus âgés de moins de trois mois (Morel 1981, Airolidi 1978 et présent travail).

La faible proportion de Campagnols terrestres de poids

supérieur à 80 g, et l'absence totale d'individus au-delà de 85 g est intrigante et suggère une sélection de la part du prédateur, phénomène qui a été observé pour la même espèce dans une étude américaine (Janes & Barss 1985). Par une méthode analogue, ces auteurs ont analysé le régime alimentaire de trois espèces de rapaces nocturnes de taille différente et ont comparé l'impact de la prédation sur un rongeur fouisseur, Thomomys talpoides, espèce comparable à A. t. scherman à divers égards. Ils ont mis en évidence une sélection de la taille des proies chez Asio otus, qui ne capture aucun animal dont le poids estimé soit supérieur à 133 g. Sa proie moyenne pèse 41.0 g, alors que celle de Bubo virginianus, espèce beaucoup plus lourde, est de 67.9 g. Ce dernier opère un échantillonnage au hasard dans les populations de Thomomys.

Des études comme celle de Janes & Barss (1985) et celle présentée ici doivent être interprétées avec circonspection, car il est connu que les rapaces nocturnes n'avalent pas toujours la tête des très grosses proies (Glutz & Bauer 1980, Morel comm. pers.). Celles-ci échappent à l'investigateur et leur nombre est impossible à estimer. Cependant, la proportion de crânes entiers dans le matériel étudié et l'augmentation de leur fréquence avec la taille, suggère que ce biais n'est peut-être pas très important dans notre cas. Quoi qu'il en soit, le poids moyen des Campagnols terrestres ingurgités par A. otus à Ottenbach est d'environ 13 g supérieur à celui enregistré dans l'étude nord-américaine et rien ne permet d'affirmer qu'il y ait une sélection de la taille des proies dans la présente étude. La composition des populations de Campagnols terrestres durant la période de récolte des pelotes de réjection n'étant pas connue, aucune comparaison statistique avec une distribution théorique n'a été tentée.

La connaissance du poids moyen des proies consommées par un prédateur est importante dans le but d'estimer correctement la contribution de chaque espèce au budget énergétique et la présente étude permet d'affiner ce point. En effet, dans le cas du Campagnol terrestre la valeur de 70 g donnée par Glutz & Bauer (1980) et couramment utilisée convient pour les formes aquatiques, mais est nettement sur-estimée pour A. t. scherman. Des résultats similaires ont été obtenus lors d'une étude réalisée entre février 1982 et février 1983 dans le canton du Jura par Anker et al. (1983). Ils ont trouvé une proportion de Campagnols terrestres voisine ou supérieure à 50 % chez les trois nocturnes qu'ils ont étudiés, soit la Chouette effraie (Tyto alba), la Chouette hulotte (Strix aluco) et le Moyen-Duc. Ces auteurs ont effectué la mesure du diastème sur un échantillon de 50 crânes provenant d'un nichoir d'Effraie. La distribution de leurs mesures est identique à celle observée à Ottenbach et présente deux modes principaux, soit pour les classes 40-45 et 60-65 g. Ceci

confirme donc que la prédation par les rapaces nocturnes s'exerce essentiellement sur les juvéniles et les subadultes et qu'elle reflète probablement la composition de la population.

### Nourriture

Dans l'étude réalisée aux Cluds, il paraît exclu que le déclin ait été provoqué par un manque de nourriture, les populations d'A. t. scherman n'ayant certainement pas atteint, ni dépassé les limites de la capacité de soutien du milieu, comme ce fut probablement le cas à Bulle en 1970 (Morel, comm. pers.).

### Parasitisme et épizooties

Au terme de cette étude, aucun n'indice ne permet d'opter en faveur de l'une ou l'autre des théories formulées dans la littérature sur les cycles. Cependant, une hypothèse émise au début du siècle (Elton 1931) et progressivement tombée dans l'oubli mérite d'être évoquée et réexaminée ici. Il s'agit du rôle joué par les épizooties, les maladies infectieuses et le parasitisme dans les cycles des petits rongeurs. Bien que les mécanismes d'action caractérisant le parasitisme et les infections microbiennes soient fort différents, ces deux facteurs sont traités ensemble, car leurs effets sur la régulation des population sont analogues. Dans le premier cas, l'impact dépend de la charge parasitaire, alors que dans le second cas, l'effet est modulé en fonction de l'état de sensibilité ou d'affaiblissement de l'hôte.

Divers éléments laissent supposer que cette thèse pourrait expliquer un déclenchement du déclin. D'une part, au printemps 1984 aux Cluds, comme au Brassus en 1981, j'ai trouvé, lors de la pose des pièges, de multiples cadavres de Campagnols terrestres en état de décomposition avancée. Ces dépouilles ont pu être identifiées avec certitude grâce aux poils de jarre retrouvés; ils ont été analysés selon la méthode de Debrot & al. (1982). Ceci indique donc que la baisse de la densité est due à une mortalité in situ.

D'autre part, au terme de l'expérience de radiopistage réalisée à Solepra en 1986, plusieurs individus présentaient des membres enflés et des signes d'infection manifeste provenant sans aucun doute de l'amputation des phalanges pratiquée lors du marquage. D'ordinaire cette opération est sans conséquence pour les rongeurs

(Montgomery 1985, Pavone & Boonstra 1985). Or, il se trouve que j'avais omis de désinfecter mon matériel après un piégeage réalisé quelques jours auparavant dans une autre localité. La densité était alors très élevée dans cette station. Plusieurs campagnols présentaient des traces de morsures et un état général malsain, caractérisé par des zones sans poils, couvertes de plaies mal cicatrisées et parfois purulentes. Par conséquent, je soupçonne avoir, par maladresse, transmis aux animaux de *Solepra* quelque agent pathogène provenant d'une population à la veille du déclin et provoqué une infection chez ces campagnols. Ces sujets n'ont malheureusement pas été examinés à cet égard par la suite.

Bien qu'aucune relation de cause à effet n'ait été démontrée, ce cas constitue sans doute une indication intéressante conduisant à une réactualisation d'une hypothèse par trop négligée. On peut en effet imaginer que des maladies ou des parasites se transmettent rapidement dans une population, soit par morsure, soit par cannibalisme, car les campagnols ne manquent pas, lorsque l'occasion se présente, de manger leurs congénères qui viennent de mourir.

Il existe très peu de données sur l'effet des parasites ou autres agents infectieux sur la dynamique des populations de micromammifères, la plupart des travaux effectués dans ce sens se limitant à fournir la liste des espèces recensées. Cet aspect a été abordé très récemment par Scott & Lewis (1987) et par Keymer & Dobson (1987) dans la perspective des cycles pluriannuels et ces auteurs suggèrent que le parasitisme pourrait intervenir et influencer de manière déterminante les fluctuations de populations de petits rongeurs. Scott (1987, sous presse, in Scott & Lewis 1987) rapporte une expérience extrêmement intéressante réalisée sur une population de souris de laboratoire. Elle a montré qu'en moins de six semaines le nématode *Heligmosomoides polygyrus* est capable de réduire de plus de 90 % l'effectif de la population de rongeurs et de le maintenir à long terme à un niveau très bas. Un traitement anti-parasitaire est nécessaire pour que la population de souris puisse ensuite se reconstituer.

De telles perspectives ouvrent de riches voies de recherches pour de futures études sur la régulation des populations.

#### Albinisme partiel

L'évolution du taux d'albinisme partiel dans la population des Cluds révèle que d'importants changements

dans les fréquences alléliques du ou des gènes impliqués se sont produits au cours du déclin. Ce phénomène constitue une observation en faveur de l'hypothèse du polymorphisme génétique de Chitty. Les limites de cet argument ont déjà été discutées en détail dans l'introduction théorique, mais il est intéressant de constater qu'A. t. scherman présente également de telles variations.

Les seules données récoltées ne permettent pas d'établir s'il existe une relation causale entre le déclin de la population et l'augmentation de la fréquence de l'albinisme partiel. Cependant cette hypothèse ne saurait être exclue. Les résultats suggéreraient ainsi, soit un meilleur succès reproductif, soit une augmentation différentielle du taux de survie des porteurs du gène en été 1984. Ces individus seraient ainsi mieux adaptés aux changements affectant les conditions du milieu lors de cette phase du cycle.

Au cours du déclin de 1984, la population a subi une pression de prédation très importante de la part des Hermines, qui sont responsables de l'extinction de la population en 1985. Une des hypothèses susceptibles d'expliquer l'avantage sélectif observé chez les porteurs d'albinisme, serait de postuler qu'à ce caractère purement morphologique est associé un comportement anti-prédateur. Parmi les arguments à l'appui de cette thèse figure une observation réalisée en automne 1980 à la Vallée de Joux (Saucy 1981, Saucy et Meylan 1987). Lors de ce piégeage, le passage d'une Hermine dans les galeries d'un groupe de campagnols porteurs d'albinisme, a provoqué chez ces derniers une modification de comportement à l'égard des pièges. En effet, ces animaux régulièrement capturés avant le passage du prédateur ont ensuite bourré systématiquement leurs galeries sur plusieurs dizaines de cm et aucun d'entre eux n'a plus été capturé, alors qu'au printemps suivant ils avaient à nouveau adopté un comportement habituel. Des observations d'interactions en laboratoire entre Campagnols terrestres et Hermines montrent que des stratégies anti-prédatrices existent chez ce rongeur et qu'il ne manque pas de ressources face à son prédateur le plus spécialisé. Cette question mériterait d'être approfondie en étudiant à la fois la génétique d'A. t. scherman, son comportement et celui du prédateur.

### Périodicité des pullulations

Les cycles d'abondance de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre sont inhabituellement longs (6 ans en moyenne) et d'une durée supérieure à celles observées chez les rongeurs présentant des variations pluriannuelles de

leurs effectifs. En effet, dans la plupart des autres espèces la période est de 3 ou 4 ans, pour des extrêmes compris entre 2 et 5 ans. C'est en particulier le cas des campagnols du genre Microtus, aussi bien européens, soit M. arvalis (Frank 1957; Spitz et Bourlière 1975) et M. agrestis (Hansson 1971, Myllymäki 1977), que nord-américains, tels que M. townsendii, M. ochrogaster, M. pennsylvanicus, M. californicus, ou circumpolaires comme M. oeconomus (Taitt & Krebs 1985), de même que ceux du genre Clethrionomys, soit C. glareolus, C. rufocanus, C. rutilus (Henttonen & al. 1985) ou encore les lemmings, tels que Lemmus lemmus (Elton 1942), L. trimucronatus et Dicrostonyx groenlandicus (Krebs & Myers 1974). La raison pour laquelle A. t. scherman fait exception à la règle n'est pas connue, mais plusieurs hypothèses peuvent être émises.

La première d'entre elles est naturellement la prédation. Cette théorie a été expliquée en détail et la plupart des auteurs, hormis les Scandinaves (Erlinge & al. 1983, 1984), s'accordent à penser que carnivores et rapaces n'ont qu'un rôle secondaire dans la dynamique des populations de rongeurs, limité aux périodes de déclin et de faible densité. L'impact de la prédation se manifeste par un effet sur l'amplitude et la durée du cycle uniquement (Pearson 1966, 1971).

Il est possible que la durée exceptionnelle du cycle d'A. t. scherman découle de la spécialisation de son prédateur la plus spécifique, l'Hermine, dont le régime alimentaire et la dynamique des populations dépendent étroitement des fluctuations de la forme fourrueuse du Campagnol terrestre dans le Jura et les Préalpes (Debrot 1981, 1982, 1983, Mermod & Marchesi 1983, Delattre 1983a, b). Il s'agit en effet du seul cas connu et bien documenté d'interdépendance entre un rongeur cyclique et son prédateur. Debrot (1981, 1982, 1983) a montré qu'à la Brévine les maxima des populations de l'Hermine suivent ceux du Campagnol terrestre avec un ou deux ans de retard et les expériences de radio-pistage de campagnols aux Cluds ont mis en évidence le rôle prépondérant de ce prédateur en fin de déclin et durant la phase de faible densité.

En effet, l'extinction de la population de Campagnols terrestres en 1984 et son maintien à une densité proche de 0 ind/ha jusqu'en 1986 dans cette localité a été attribuée à M. erminea. Il est probable que l'amorce de la phase de croissance soit différée tant que les Hermes sont abondantes, le prédateur occasionnant ainsi un rallongement du cycle naturel d'A. t. scherman.

La mise en évidence d'une périodicité indiscutable dans les populations d'A. t. scherman de Suisse romande, de même que l'absence de synchronicité entre des stations proches et soumises à des conditions météorologiques analogues et

qui ne présentent elles-mêmes aucune périodicité, plaide en faveur de cycles découlant de mécanismes intrinsèques à la dynamique des populations et indépendants du climat.

Les fluctuations d'abondance des séries du Jura présentent globalement une année de retard sur celles des Préalpes. Les décalages et les cas de pullulation synchrone tendent à montrer que le climat pourrait néanmoins avoir une influence sur les cycles et jouer un rôle de synchronisateur, sans pour autant être impliqué dans le déterminisme du phénomène.

L'absence de synchronicité a aussi été détectée à l'intérieur des localités elles-mêmes. Les communes étudiées, telles que Ste-Croix, Le Chenit, Rougemont et Château d'Oex sont parmi les plus étendues de Suisse romande et il est fréquent d'observer localement, dans tel vallon ou sur tel versant isolé, des populations de Campagnols terrestres importantes, alors que les rongeurs sont rares sur le reste du territoire. Ce phénomène a été observé lors de la dernière pullulation : le maximum a été atteint en 1982 à Ste-Croix et l'année suivante aux Cluds, station qui est située dans la commune voisine. Ceci explique également pourquoi les cycles ne sont pas toujours faciles à établir, comme à Rougemont entre 1955 et 1970 par exemple (Fig. 49). L'hétérogénéité de la distribution des campagnols sur la parcelle des Cluds en 1984, alors que les animaux survivaient dans de petits îlots de reproduction, constitue une illustration à l'échelle locale du même phénomène. Dans ce cas l'influence des conditions climatiques est vraisemblablement nulle.

#### PULLULATIONS ET PRATIQUE AGRICOLE

Les enquêtes réalisées dans le monde agricole et les milieux intéressés aux problèmes occasionnés par la forme fousseuse du Campagnol terrestre montrent que l'aspect périodique des pullulations de ce rongeur est passé longtemps inaperçu (Delabays 1967). De plus, les anciens mis à part, rares sont les agriculteurs capables de se remémorer les fluctuations de manière précise durant une période supérieure à un cycle. C'est pourquoi l'impression que la dernière pullulation fut exceptionnelle est si répandue. Les faits présentés dans ce travail, contredisent cette croyance manifestement infondée.

En revanche, bien que le phénomène se répète de longue date, il est vrai que les dégâts aux cultures sont quantitativement plus importants qu'autrefois et sont devenus plus difficiles à supporter pour l'agriculteur moderne. Il ne faut cependant pas en chercher les causes

dans une modification du comportement ou de la dynamique de population du Campagnol terrestre, mais plutôt dans le bouleversement du système d'exploitation des prairies qui a entraîné une augmentation spectaculaire de la productivité dès les années 1950. En effet, si la souplesse de l'organisation sociale et du système de reproduction d'A. t. scherman lui permettent d'atteindre des densités, certes très élevées, ces mêmes facteurs, de même que la quantité de nourriture disponible, limitent également le nombre des animaux aux alentours d'un seuil, variable suivant la richesse du milieu. Ainsi, à proportion de dégâts équivalente, dans une prairie produisant entre 3 et 5 fois plus, les dégâts sont alors multipliés par la même coefficient, de même que la quantité absolue de fourrage perdu.

La mutation des années 50 s'est également accompagnée d'une restructuration totale de l'économie agricole. La raréfaction du personnel ayant été compensée par une mécanisation intense, l'agriculteur de montagne vit à la limite de l'équilibre financier, car il investit toutes ses ressources dans l'amélioration de la productivité et la modernisation de son entreprise. Comme il a, par voie de conséquence, également augmenté son cheptel, il lui reste alors une marge de manœuvre très étroite, excluant en particulier la possibilité de faire des réserves de fourrage en prévision des pullulations de rongeurs, comme c'était le cas dans les exploitations traditionnelles, aussi bien dans le Jura, que dans d'autres régions (Myllymäki 1979).

L'influence du couvert végétal et du mode d'exploitation des prairies révèle l'attitude opportuniste du Campagnol terrestre vis-à-vis des ressources disponibles. L'impact sur le taux de survie et le succès reproductif des animaux découlant de leur installation dans des zones non fauchées en automne n'est pas connu. Il serait donc intéressant de tester dans quelle mesure une modification des pratiques agricoles peut affecter la dynamique de population de ce rongeur. Il n'est peut-être pas illusoire d'espérer juguler les explosions démographiques de cette façon.

Les observations faites dans le Jura bernois en automne 1987 ont montré que, dans un paysage en mosaïque, constitué d'une alternance de prairies de fauche et de pâturages, les populations d'A. t. scherman se développent exclusivement dans les prairies les plus riches. Les campagnols profitent à la fois d'une nourriture abondante et d'un couvert les gardant à l'abri des prédateurs. Ce n'est qu'une fois le milieu prairial saturé, soit au-delà de 200 ind/ha, qu'ils colonisent les pâturages. Des recensements de taupinières ont montré une absence quasi totale de terriers d'A. t. scherman sur les surfaces réservées durant tout l'été au bétail, jouxtant des zones densément colonisées par les rongeurs.

## 2) DISPERSION

Afin d'éviter les principaux écueils affectant les études sur la dispersion des micromammifères, cette question a été abordée sous trois angles différents.

J'ai tenté en premier lieu d'estimer l'immigration sur la parcelle échantillonnée mensuellement aux Cluds par CMR en considérant comme immigrant tout individu nouveau pesant 45 g au moins. Cette méthode, adoptée entre autres par Dueser & al. (1981, 1984), ne permet pas de classer de manière absolue tous les sujets dans la bonne catégorie. Elle a été discutée et critiquée par Tamarin (1984). Les risques d'erreur encourus en l'utilisant ont été exposés au début de ce travail et sont faibles.

J'ai toutefois tenté d'évaluer également la dispersion en m'intéressant à l'émigration et en suivant par CMR les déplacements des campagnols sur la parcelle d'étude principale. Enfin, lors d'expériences de radio-télémetrie réalisées dans diverses stations, j'ai vérifié que les mouvements à grande distance n'échappent pas à l'investigation et que les animaux qui disparaissent entre deux sessions de piégeage ne soient pas simplement sortis du champ couvert par les piégeages. Les trois méthodes ont fourni des résultats concordants. Le radiopistage de campagnols juvéniles a montré que deux individus de moins de 40 g se sont déplacés sur plusieurs dizaines de mètres, apportant ainsi une justification expérimentale à la classification adoptée pour les immigrants.

Les résultats ont montré que l'immigration est un phénomène important qui affecte profondément la structure des populations d'A. t. scherman, particulièrement durant la période de reproduction. A cette époque, les animaux en déplacement peuvent constituer plus du tiers de l'effectif. Nombre d'entre eux ne sont que des individus de passage qui ne parviennent pas à se fixer sur la parcelle.

Des proportions d'immigrants similaires, voire même supérieures, ont été observées par divers auteurs (Abramsky & Tracy 1979, Dueser & al. 1981, Meserve & Klatt 1979) lors d'études sur la démographie de campagnols nord-américains. Le présent travail ne constitue donc pas un cas isolé. L'importance quantitative de ces mouvements de dispersion représente indubitablement un fait nouveau dans la connaissance de la dynamique de population d'A. t. scherman. Le rôle de l'émigration avait été pressenti par Airolidi (1978), qui n'avait pu le mettre en évidence, car la parcelle sur laquelle il a travaillé était semi-isolée. L'un des aspects négatifs de la technique de CMR est de focaliser l'attention du chercheur sur les résidents et d'induire une sous-estimation du rôle des animaux qui ne sont pas recapturés. Ceux-ci représentent, rappelons-le, en moyenne la moitié de l'effectif à chaque session de

piégeage. Les résidents constituent sans doute la base de l'organisation sociale et ils ont conduit Airolidi (1978) à décrire des populations à la structure sociale stable, basée sur des individus fidèles à leurs domaines vitaux respectifs. Il convient donc d'apprécier également le rôle des migrants pour décrire de manière complète la démographie des populations d'A. t. scherman. Il apparaît que la possession d'un terrier et d'un domaine est importante pour assurer le succès reproductif chez ces animaux, cependant il n'est pas exclu que l'adoption d'une stratégie alternative non-territoriale ne soit également adaptée sur le plan évolutif.

Les piégeages par CMR et la radiotélémétrie ont montré que la plupart des mouvements de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre sont effectués sur de courtes distances, quelques dizaines de mètres tout au plus, et que cette espèce présente un mode de dispersion de type philopatrique, comme la plupart des mammifères (Greenwood 1980, 1984). Une différence entre mâles et femelles, légère mais significative, a été mise en évidence, les premiers ayant tendance à se déplacer plus souvent et sur de plus longues distances que les secondes. Cette différence permet d'augmenter les possibilités d'"outbreeding" à l'intérieur des populations.

Durant la période de reproduction, le taux d'immigration est corrélé à l'apparition des juvéniles à la session précédente, ce qui indique que la dispersion est de type post-juvénile à cette époque. Toutefois, l'analyse des mouvements en fonction du couvert végétal a montré que la présence de nourriture déterminait et motivait également les rongeurs à se déplacer, quel que soit leur sexe ou leur âge. Ce genre de mouvements se rattachent à la dispersion saisonnière décrite par Lidicker (1985).

Il convient donc d'être prudent dans la classification des dispersants dans des catégories fixes et définitives, car les animaux peuvent fort bien passer de l'une à l'autre à différentes périodes de leur vie en fonction de leurs motivations et des modifications des conditions de l'environnement.

En plus des mouvements post-juvéniles et saisonniers, une dispersion de colonisation a également été observée à plusieurs occasions, en particulier lors de la reconstitution de la population à la suite du déclin. De tels mouvements ont pu être suivis en détail en 1985, au cours de piégeages par CMR et d'expériences de radiotélémétrie. La compétition avec la Taupes prend ici une signification toute particulière. Les recensements effectués par le SZV ont montré que ces Insectivores proviennent des forêts avoisinantes à partir desquelles ils colonisent la prairie en y établissant de vastes réseaux. Les données de radiopistage ont confirmé les observations de Fritschy & Meylan (1980) et attestent que les galeries creusées par les taupes sont utilisées comme voie de

dispersion par A. t. scherman.

L'interaction entre les populations de ces deux micromammifères fouisseurs est peut-être similaire à celle qui lie les effectifs du Campagnol des champs à ceux du Campagnol terrestre. On a vu que le premier profite des périodes de faible densité du second pour accroître ses populations. Fritschy & Meylan (1980) rapportent que la Taupe est affectée dans son comportement et dans son rythme d'activité en présence d'A. t. scherman. Il n'existe malheureusement pas de données comparatives sur la dynamique de population des deux espèces pour pouvoir se prononcer sur ce point.

Une étude expérimentale visant à décrire le mode de dispersion d'A. t. scherman dans la perspective des cycles pluriannuels a été menée par Pascal & Boujard (1987). Ce travail a été brièvement exposé dans la partie introductive. Ces auteurs ont utilisé la technique du "dispersal sink" et ont conçu leur expérience dans le cadre théorique de l'hypothèse de Lidicker (1975). Malheureusement, ils ont donné à mon avis une interprétation erronée de leurs résultats.

Pascal & Boujard ont procédé durant les mois d'août de 1980 et 1981 au piégeage exhaustif de campagnols sur deux bandes de 100 m de long et 5 m de large durant 3 jours. Ils ont ensuite capturé les campagnols recolonisant la parcelle au cours des jours suivants, soit durant respectivement 5 et 7 jours pour la première et la seconde expérience. Ils considèrent que les individus capturés durant la première partie du piégeage sont des résidents et ils qualifient les autres d'erratiques.

Ces auteurs sont conscients des reproches formulés à la technique qu'ils ont appliquée, puisqu'ils citent les 4 points évoqués par Lidicker (1985) et présentés au début de ce travail. Cependant, dans leur cas, le risque de se tromper en considérant comme dispersants des sujets colonisant la parcelle à partir de la périphérie, est nettement plus élevé que dans les expériences classiques, car la surface échantillonnée est linéaire et non carrée.

Dans leur présentation des résultats, Pascal & Boujard (1987) donnent une interprétation du modèle de la dispersion de Lidicker qui n'est pas compatible avec la théorie formulée par ce dernier (Lidicker 1975, 1985). Ils écrivent, en effet: «L'année 1980, s'est située en pleine phase de forte densité du cycle de pullulation et l'expérimentation de 1981, à la veille d'une phase de déclin brutal (...). La première expérience se situe donc dans la phase de "présaturation" et la seconde en phase de "saturation" selon la terminologie de Lidicker (...).»

L'analyse de la courbe de densité confirme la description donnée pour les phases du cycle, mais montre que la période de présaturation se termine à la fin 1979.

Les expérimentations se rapportent donc toutes deux à la période de saturation, la densité étant supérieure à 600 ind./ha dans les deux cas! Les conditions dans lesquelles ces auteurs ont travaillé sont comparables aux années 1982 et 1983 de la présente étude aux Cluds.

Cette correction dans l'interprétation des résultats de Pascal & Boujard n'enlève rien à l'intérêt de leurs observations, en particulier dans la perspective d'un diagnostic précoce du déclin. Cependant, l'approche qu'ils ont utilisée, très en vogue en Amérique du Nord, me paraît trop réductionniste pour permettre une compréhension des mécanismes de régulation des populations.

On a vu que la fraction des dispersants est constituée, chez A. t. scherman d'individus diversement motivés. Il est donc méthodologiquement inacceptable de les traiter comme une population homogène, comme cela se pratique dans la plupart des travaux sur la dispersion.

Les notions de dispersion de pré-saturation et de saturation proposées par Lidicker (1975) et celles de dispersion adaptative ou non de Stenseth (1984) sont utiles sur le plan théorique, mais il est illusoire de chercher à classer tel ou tel animal dans l'une ou l'autre catégorie en fonction de son poids ou de son état reproductif. En effet, rien a priori ou a posteriori ne permet de trancher une telle question. Par conséquent, la comparaison des caractéristiques des fractions résidente et migrante d'une population ne trouve pas de justification biologique dans la mesure où l'on ne connaît jamais l'âge des sujets. La seule chose que l'on sache de manière certaine, en revanche, c'est que le poids et la croissance peuvent varier grandement en fonction de la saison ou de la phase du cycle (Krebs & Myers 1974, Taitt & Krebs 1985).

Il n'est donc pas surprenant de constater à la lecture de l'abondante littérature sur le sujet, que les résultats les plus contradictoires aient été obtenus par cette méthode, confirmant, puis infirmant tour à tour chacune des théories sur la régulation des populations (revues in Lidicker 1985, Stenseth 1984, Taitt & Krebs 1985, Gaines 1985).

J'ai montré dans l'introduction théorique à ce travail dans quelle mesure la théorie de Lidicker (1975) pouvait être avantageusement complétée et remplacée par celle de Stenseth (1984). Rappelons que cette dernière préconise d'étudier l'évolution du taux de dispersion en fonction du taux de croissance. L'analyse des données de la population suivie aux Cluds a permis d'apporter une confirmation à ce modèle. Comme indiqué sur la Figure 61, le taux de dispersion est plus élevé en phase de croissance qu'à toute autre époque et minimal durant le déclin. En encart, sur ce diagramme, la position de chaque courbe a été située dans la perspective des prédictions formulées par Stenseth (Fig. 2b). On constate une bonne concordance avec le modèle.

### 3) ORGANISATION SOCIALE ET SPATIALE

Les piégeages réalisés par CMR depuis 1980 m'ont permis d'échafauder plusieurs hypothèses sur le système de reproduction et l'organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre. Elles ont été testées à l'aide de la radiotélémétrie au cours de marquages et de suivis simultanés.

Les résultats obtenus antérieurement par Morel (1981) et Airoidi (1976a, 1976b, 1978) ont établi que ces animaux vivent en petites associations autour d'un couple de reproducteurs. Cette situation est la plus fréquente et constitue le cas le plus simple. On la trouve en particulier lorsque les animaux vivent en terriers isolés, creusés par leurs soins.

Le présent travail a montré que les mouvements de dispersion sont nombreux dans les populations. S'il n'est pas douteux que les très jeunes individus soient dans la plupart des cas issus des adultes avec lesquels ils cohabitent, il n'en va pas de même pour les subadultes. Ces derniers forment la plus grande partie des migrants en période de reproduction et il est probable qu'aucun lien de parenté ne les lie aux sujets avec lesquels ils partagent leur terrier. C'est pourquoi, j'abandonnerai le terme de groupes familiaux utilisé par Airoidi (1978) et Meylan (1981) au profit d'associations interindividuelles pour désigner ces petites unités sociales.

Cette terminologie permet également de qualifier des groupes plus complexes constitués de quelques mâles et plusieurs femelles, rassemblements qui se rencontrent essentiellement quand la densité est forte. Ces associations ont été tout particulièrement étudiées lors des sessions de radiopistage, car elles sont les plus intéressantes et les moins connues.

Chacune de ces expériences a montré une situation originale et une organisation spatiale des rongeurs inattendue. Ces variations reflètent la grande plasticité comportementale d'A. t. scherman et ses facultés d'adaptation à des conditions de densité changeantes.

Le modèle fondamental de l'organisation sociale et spatiale de cette espèce est illustré par la distribution des campagnols sur la parcelle des Ciernes-Picat et de Solepra (Fig. 76, 79 & 80). On y distingue de petites associations constituées d'un mâle adulte et d'une ou deux femelles. L'isolement entre ces unités est assuré prioritairement par un système territorial des animaux de sexe mâle, bien qu'une défense de l'espace existe également chez les femelles adultes qui se montrent souvent

exclusives les unes par rapport aux autres. La représentation par sexe de la distribution des campagnols de La Comballaz en est un bon exemple (Fig. 77 & 78).

Les situations les plus complexes comme celles de Rougemont (Fig. 81 & 82) ou des Cluds en été 1986 (Fig. 83) indiquent que l'isolement présumé des terriers d'A. t. scherman décrit par Alroldi (1976a) n'est pas une règle absolue. Lorsque les campagnols vivent dans des réseaux de Taupes ou lorsque la densité est forte, ils passent facilement d'un réseau à un autre.

Dans ces conditions, la défense de l'espace vital est sans doute assurée de manière olfactive par divers marquages. Les observations enregistrées au sujet de l'organe latéral concordent avec le modèle d'organisation sociale présenté ci-dessus. Les glandes atteignent en effet leur plus grand développement chez les individus mâles, durant la saison de reproduction et d'une manière plus marquée encore en période de forte densité, soit lorsque la compétition intra-spécifique est la plus forte.

Ces variations de la surface de la glande latérale sont également compatibles avec le modèle de régulation des populations de Christian. En effet, les sécrétions sont sous le contrôle du système hormonal qui est précisément invoqué dans l'hypothèse endocrine. Ainsi, l'augmentation de la taille de ces organes durant les périodes de forte densité pourrait-elle être le signe d'une hyper-activation des surrénales et d'une augmentation du stress social.

La distribution d'A. t. scherman sur le transect des Cluds en automne 1982 et 1983 a été expliquée par la disponibilité en couvert végétal. Les mouvements observés et la recolonisation durant l'hiver des parcelles désertées mettent en évidence des modifications saisonnières des besoins des rongeurs. Ces déplacements s'accompagnent d'une succession de restructurations de l'organisation sociale. En automne, soit en fin de saison de reproduction, la nourriture devient le facteur limitant pour les individus des deux sexes. Les parcelles non-fauchées, constituant probablement les zones d'hivernage les plus favorables, sont alors colonisées. La distribution des campagnols sur le terrain à cette saison est donc irrégulière et reflète la disponibilité des ressources. Il est probable que la défense du territoire s'atténue et que les animaux soient plus tolérants les uns vis-à-vis des autres. La diminution des dimensions des glandes latérales indique d'ailleurs une baisse du niveau d'agressivité.

Au printemps, les besoins des animaux sont différents. Il leur importe d'avoir un endroit où se reproduire et un ou des partenaire(s) avec qui le faire. L'agressivité augmente à l'intérieur de la population et les animaux ont

tendance à se répartir uniformément sur le terrain pour éviter les contacts agonistiques. La nourriture ne constitue plus alors le facteur limitant, car, durant la période de croissance de la végétation, il est prévisible qu'elle sera abondante et distribuée de manière homogène.

La distribution des campagnols observée en été a parfois été difficile à interpréter. A cette époque de l'année les jeunes entrent dans la population et ceux de l'an précédent disparaissent. Il est possible que les situations plus complexes qui ont été observées à cette saison reflètent le fait que la structure de la nouvelle société ne soit pas encore tout à fait en place et que les relations entre les individus soient mal définies.

Il est difficile de faire entrer A. t. scherman dans le modèle d'organisation sociale proposé par Ostfeld (1984, cf. Tab. 1)). Cet animal est typiquement un "forb-eater" pour lequel l'hypothèse prédit une territorialité des femelles et un comportement sexuel polygyne des mâles, ces derniers étant supposés partager de vastes domaines vitaux chevauchants. L'étude des relations inter-individuelles a effectivement mis en évidence une tendance à la polygamie chez les campagnols mâles et une territorialité des femelles adultes. Cependant, contrairement aux prédictions de l'hypothèse d'Ostfeld, la polygynie va de pair avec la défense du territoire chez les mâles d'A. t. scherman. De plus, les dimensions de ce domaine sont de taille équivalente et ne montrent pas de différence entre les sexes.

Le comportement sexuel de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre semble prioritairement basé sur la monogamie et se rapproche plus de celui de M. ochrogaster que de tout autre Arvicolidé. On se souvient que c'est précisément pour cette espèce nord-américaine que la théorie proposée par Ostfeld ne parvient pas à fournir d'explication satisfaisante.

Il serait intéressant de confirmer si la monogamie constitue effectivement une caractéristique d'A. t. scherman par une série d'expériences de laboratoire du type de celles réalisées chez M. ochrogaster par Carter, Getz et leurs collègues (Carter & Getz 1985, Carter & al. 1980, 1986, Getz & al. 1981). Ces auteurs se sont attachés à vérifier que divers critères étaient réunis pour étayer leur hypothèse. Ils ont en particulier mis en évidence la participation des mâles aux soins parentaux, la persistance de liens stables entre les partenaires du couple et décrit un mécanisme de prohibition de l'inceste chez ce campagnol.

# 11

## CONCLUSIONS

## CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES D'AVENIR

Les résultats obtenus au cours de ce travail, quoi que fragmentaires à divers égards, ont permis de compléter nos connaissances sur l'écologie et la dynamique des populations de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (Shaw). L'importance de la dispersion sur la démographie de ce petit rongeur a été soulignée.

De nombreux points demeurent obscurs et aucune démonstration probante n'a pu être fournie pour expliquer les causes du cycle pluriannuel ou le déclenchement soudain du déclin dans la population étudiée par CMR. Quelques évidences en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses formulées par les théoriciens de la régulation des populations ont toutefois été recueillies. Aucune n'est malheureusement assurée de manière indiscutable et des investigations supplémentaires seront encore nécessaires pour trancher ces questions.

Quelques directions de recherches ultérieures ont été évoquées dans la discussion. Les variations du taux d'albinisme partiel, par exemple, indiquent que la composition génétique de la population se modifie au cours du cycle pluriannuel. L'impact de telles fluctuations sur l'évolution du génome de ce micromammifère et les conséquences sur la spéciation dans ce taxon sont d'un intérêt certain.

Il reste également beaucoup à découvrir dans le domaine du comportement social et sexuel. De même, les phénomènes qui se produisent en phase de croissance des populations restent à décrire et n'ont été qu'effleurés dans ce travail. Enfin, l'étude de l'influence des parasites et des épizooties sur la dynamique des populations, abordée dans la perspective des cycles pluriannuels, ouvre un champ considérable pour de futures recherches.

La synthèse théorique présentée en introduction à ce mémoire a montré que la question des fluctuations d'abondance des populations de micromammifères est encore un sujet de grandes controverses, pour lequel aucune théorie globale convaincante n'a été formulée. Pour l'instant, la régulation des populations n'est expliquée de manière satisfaisante que pour une seule espèce de campagnols, soit Microtus townsendii. Il s'agit malheureusement d'un taxon à part dont les pullulations sont de type explosif, mais ne présentent pas de caractère périodique.

En dépit d'un nombre considérable d'études consacrées à ce problème et de l'accumulation d'une quantité de données, peu de certitudes ont été acquises dans ce domaine. Le récent engouement de l'école scandinave pour les théories

extrinsèques, qui toutes, rappelons-le, avaient déjà été formulées au début du siècle, illustre bien le désarroi des chercheurs face à la question de la régulation des populations.

Il manque actuellement un cadre théorique et expérimental résolument nouveau pour espérer faire de sensibles progrès dans la compréhension des mécanismes en cause.

A défaut de fournir cette théorie providentielle, j'aimerais esquisser ici les grandes lignes d'un protocole expérimental susceptible d'apporter des réponses originales. Il n'a, à ma connaissance, pas encore été appliqué aux populations de rongeurs présentant des fluctuations cycliques.

Cette approche s'inspire de celle utilisée en microbiologie pour faire croître diverses espèces de microorganismes et conserver dans leurs populations une structure démographique stable. Il s'agit de maintenir dans des conditions de laboratoire parfaitement contrôlées des souches de rongeurs à différents niveaux de densité constante et de comparer l'évolution des paramètres démographiques et morphologiques entre les populations. Il serait alors possible d'intervenir expérimentalement sur de tels élevages en modifiant tour à tour les taux de mortalité, d'émigration ou d'immigration et de confronter les résultats obtenus lors de telles manipulations à une hypothèse théorique. Les connaissances accumulées jusqu'à ce jour auprès de diverses espèces sont suffisantes pour permettre de dégager les principales caractéristiques de la dynamique de population et d'attribuer des valeurs plausibles aux paramètres étudiés. Des modèles peuvent également être construits en parallèle et autorisent des simulations sur ordinateur.

Peut-être serait-il alors possible de comprendre dans quelles circonstances, à quelles conditions et pour quelles raisons une population commence à décliner? Il devrait être également possible d'établir s'il existe une densité critique pour une telle chute de population et si une population maintenue à faible densité ne s'épuise pas et peut manifester une croissance infinie. On pourrait encore déterminer si la périodicité des fluctuations d'abondance présente quelque base génétique, si elle est de nature intrinsèque ou extrinsèque ou si elle découle d'une interaction entre divers facteurs.

Je suis conscient des obstacles matériels qui s'opposent à la réalisation d'un tel projet, car les campagnols sont difficiles à élever en captivité. J'estime néanmoins qu'il doit être possible de trouver un taxon qui puisse constituer un bon modèle, qui possède toutes les caractéristiques d'une espèce cyclique et qui puisse être maintenu en conditions expérimentales.

## R E S U M E

---

La forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (SHAW) présente un mode de vie presque exclusivement souterrain. Cet animal, dont le poids adulte varie entre 65 et 150 g, cause d'importants dommages dans les prairies de l'étage montagnard lors de ses pullulations.

La démographie et la dispersion d'une population présentant des fluctuations d'abondance à caractère cyclique ont été étudiées par capture-marquage-recapture (CMR) depuis l'automne 1982 jusqu'à la fin 1986 dans une station du Jura suisse située à 1200 m d'altitude. 483 campagnols ont été suivis dans cette localité où la densité de population était élevée en 1982 et 1983 (environ 150 ind./ha), a décliné en 1984, pour s'éteindre et demeurer basse en 1985 (0 ind./ha), avant d'amorcer une nouvelle phase de croissance en 1986.

Les paramètres de la dynamique de population ont été estimés à partir des tables de survie. L'espérance de vie varie chez ce rongeur en fonction de la phase du cycle et a été évaluée à 6 mois en période de forte densité et à 1 mois durant le déclin. L'évolution des variables démographiques et morphologiques a montré que les causes des cycles et des pullulations demeurent encore peu claires. Comme chez d'autres espèces, la taille et le poids sont élevés en période de forte densité et diminuent à la suite du déclin, les très gros animaux étant totalement absents par la suite.

L'analyse des glandes latérales dans plusieurs populations a montré que la taille de cet organe est corrélée au poids de l'animal, qu'elle augmente durant la période de reproduction et en phase de haute densité. Un dimorphisme sexuel très marqué a été démontré, les dimensions étant plus grandes chez les mâles. Une relation entre la densité et l'évolution des glandes latérales suggère une liaison avec la phase du cycle indiquant que le taux d'androgènes et l'agressivité augmentent en période de forte densité. Ceci constitue un argument dans le sens de l'hypothèse endocrine de Christian.

L'apparition de diverses traces d'albinisme partiel a permis de mettre en évidence des variations de la composition génétique de la population au cours du cycle pluriannuel, plaçant en faveur de l'hypothèse du polymorphisme de Chitty. En effet, ces caractères sont présents dans toutes les localités et affectent 4 % des individus environ. Cependant, durant le déclin, cette proportion a atteint sa valeur maximale et s'est élevée à 16.7 %.

Le phénomène des cycles a également été abordé à l'échelle du pays afin de tenter de préciser les relations entre populations éloignées. Diverses communes de Suisse romande offrent une prime aux piègeurs qui capturent des micromammifères sur leur territoire. En analysant les données récoltées auprès de 11 localités du Jura et des Préalpes, les fluctuations d'abondance d'A. t. scherman ont été retracées et 37 cycles complets ont pu être reconstruits entre 1938 et 1984. Par les méthodes de l'analyse des séries temporelles, il a été possible de mettre en évidence une périodicité. Le cycle dure en moyenne 6 ans, pour des extrêmes compris entre 4 et 8 ans. La comparaison des stations entre elles montre une absence de synchronicité des variations de densités des populations et des décalages entre les séries compris entre 0 et 7 ans. Ces résultats indiquent que les fluctuations des populations sont de nature intrinsèque, mais que le climat pourrait jouer un rôle de synchronisateur sans pour autant être impliqué dans le déterminisme du phénomène.

Dans le but de confirmer les résultats sur la dispersion obtenus par CMR et pour décrire l'organisation spatiale de ces animaux, une centaine de campagnols ont été suivis par radio-télémétrie dans diverses localités. Les données recueillies par les deux méthodes concordent et confirment qu'A. t. scherman occupe de petits domaines vitaux dont la surface est comprise entre 100 et 200 m<sup>2</sup> en moyenne. Aucune différence significative n'a été observée entre les sexes. L'organisation sociale est basée sur la monogamie et dans la majeure partie des cas les domaines d'un couple d'adultes se recouvrent. Toutefois, les mâles présentent une tendance à la polygynie et englobent parfois dans leur espace vital le domaine de deux ou de plusieurs femelles. De telles situations ont permis de mettre en évidence une territorialité aussi bien chez les femelles que chez les mâles, chacun défendant l'espace qu'il occupe vis-à-vis des représentants de son propre sexe.

Les mouvements de dispersion sont fréquents. Ils sont effectués en majorité sur de courtes distances, comprises entre 30 et 60 m et affectent grandement la dynamique de population. En moyenne, 30 % environ des individus quittent une fois au moins leur domaine pour s'établir ailleurs, les mâles se déplaçant plus souvent et plus loin que les femelles. En été, durant la saison de reproduction, la dispersion est de type post-juvénile. Ainsi, en juillet 1983, les jeunes immigrants constituaient jusqu'à 1/3 de l'effectif. En automne, des mouvements de masse entre les zones fauchées et les surfaces où subsiste encore de la végétation ont été observés et ont permis de mettre en évidence le rôle du couvert sur la distribution d'A. t. scherman. La recolonisation durant l'hiver des zones

désertées suggère que les besoins des animaux changent au cours du temps. Leur survie et leur succès reproductif dépendent de la qualité des zones d'hivernage en automne et de la possession d'un territoire au printemps. Il s'agit dans ce cas d'une dispersion saisonnière qui affecte toutes les classes d'âge. Enfin, l'analyse de l'évolution du taux de dispersion en fonction de la phase du cycle pluriannuel a permis de démontrer la justesse des modèles théoriques de Lidicker et de Stenseth, la dispersion étant plus élevée en phase de croissance qu'à toute autre période et minimale durant le déclin.

Les expériences de radio-pistage ont permis d'apprécier l'intensité de la prédation à diverses périodes du cycle. L'Hermine, Mustela erminea, joue un rôle important en cours de déclin et influence la durée du cycle, car elle est probablement responsable de l'extinction de la population et du maintien d'une période de faible densité. Les rapaces et les chats capturent un grand nombre de campagnols lorsque ceux-ci viennent se nourrir en surface. Une analyse du régime alimentaire du Hibou Moyen-duc, Asio otus, effectuée en estimant le poids des campagnols à partir d'une équation de prédiction basée sur des mensurations crâniennes, a montré que les 776 sujets analysés étaient pour l'essentiel de jeunes animaux âgés de 1 à 3 mois et pesant moins de 65 g.

## ZUSAMMENFASSUNG

---

Populationsdynamik, Ausbreitung und Sozialorganisation der Schermaus, Arvicola terrestris scherman (SHAW) (Mammalia, Rodentia).

---

Die Schermaus besitzt eine fast ausschliesslich unterirdische Lebensweise. Dieser Nager, dessen Adult-Gewicht zwischen 65 und 150 g beträgt, verursacht in Jahren, in welchen er sich stark vermehrt, bedeutende Schäden auf Wiesen der montanen Stufe.

Die Demographie und die Ausbreitung einer sich zyklisch verhaltenden Population wurden von Herbst 1982 bis Herbst 1986 in einem Gebiet im Schweizer Jura (auf 1200 m ü.M.) mittels der Fang- und Wiederfangmethode untersucht. In diesem Gebiet, in welchem die Population in den Jahren 1982 und 1983 gross war (ca. 150 Ind./ha), im 1984 abnahm und schliesslich praktisch ganz verschwand (0 Ind./ha), im 1985 klein blieb und anschliessend im 1986 wieder anstieg, wurden derart 483 Schermäuse beobachtet.

Die Parameter der Populationsdynamik wurden anhand von Lebensstafeln geschätzt. Die Lebenserwartung variiert bei diesem Nager zwischen sechs Monaten in Perioden hoher Dichte und einem Monat in der Zeit des Populationsrückgangs. Die Ursachen der zyklischen Vermehrung bleiben trotz Untersuchung der demographischen und morphologischen Faktoren noch unklar. Wie bei anderen Arten auch, ist in Perioden hoher Dichte die Körpergrösse und das Gewicht bedeutender als in Perioden geringer Dichte.

Eine Untersuchung der Flankendrüsen in verschiedenen Populationen hat gezeigt, dass die Grösse dieses Organs positiv mit dem Gewicht der Schermäuse korreliert ist. Bezüglich der Drüse wurde ein ausgeprägter Sexualdimorphismus festgestellt, indem bei den Männchen dieses Organ viel grösser war, als bei den Weibchen. Die Grössenzunahme des Organs bei zunehmender Populationsdichte lässt eine Abhängigkeit der Organgrösse von der Zyklusphase vermuten. Dies stützt die Christian'sche Hypothese vom endokrinen Stress, nach der die Aggressivität und der Testosteron-Titer im Blut mit wachsender Populationsgrösse zunehmen.

Das Auftreten eines partiellen Albinismus im Verlaufe des Zyklus wies auf eine sich verändernde genetische Zusammensetzung der Population hin. Normalerweise wiesen ca. 4 % der Tiere leicht albinotische Merkmale auf, während des Populationsrückgangs jedoch, stieg dieser Prozentsatz

auf 16.7 % an. Dies ist ganz im Sinne von Chitty's genetischer Polymorphismus-Hypothese.

Das Phänomen des zyklischen Auftretens hoher Populationsdichten wurde ebenfalls in einem grösseren geographischen Rahmen untersucht, um allenfalls Zusammenhänge zwischen weit auseinanderliegenden Populationen aufzuzeigen. In verschiedenen Gemeinden der Westschweiz werden Prämien für jeden gefangenen Kleinsäuger ausbezahlt. Es standen Belege aus 11 Gemeinden im Jura und im Voralpengebiet zur Verfügung, woraus insgesamt 37 Schermaus-Zyklen zwischen 1938 und 1984 rekonstruiert werden konnten. Mittels Analyse der zeitlichen Abfolgen konnte eine Periodizität nachgewiesen werden. Der Zyklus dauert im Mittel 6 Jahre mit Extremen von 4 und 8 Jahren. Der Vergleich zwischen den verschiedenen Ortschaften zeigt jedoch, dass keine durchgehende Synchronisation aller Zyklen existiert. Die beobachtete Phasenverschiebung liegt zwischen 0 und 7 Jahren. Das Klima ist wohl kaum der allein bestimmende Faktor der Populationsschwankungen; es dürfte allenfalls für die teilweise Synchronisation der Zyklen verantwortlich sein. Die Populationsschwankungen müssen also zusätzlich durch intrinsische Faktoren verursacht werden.

Im weiteren wurden an verschiedenen Orten mittels Radiotelemetrie 94 Schermäuse beobachtet. Ziel war einerseits die Beschreibung der räumlichen Organisation dieser Tiere, und andererseits die Überprüfung der Ergebnisse bezüglich der Ausbreitung, welche mittels der Fang- und Wiederfangmethode gewonnen wurden. Die telemetrischen Daten bestätigten, dass sowohl die Männchen, als auch die Weibchen von *A. t. scherman* kleinflächige Aktionsräume besitzen, deren Fläche 100 bis 200 m<sup>2</sup> beträgt. Die Sozialorganisation ist charakterisiert durch eine Monogamie und die Aktionsräume eines Paares sind deckungsgleich. Es kann jedoch vorkommen, dass die Männchen polygam leben, wobei in ihrem Aktionsraum diejenigen von zwei oder mehreren Weibchen enthalten sind. Anhand solcher Situationen konnte eine Territorialität sowohl bei den Männchen, als auch bei den Weibchen nachgewiesen werden. Jedes Tier verteidigt nämlich seinen Aktionsraum gegenüber einem gleichgeschlechtlichen Artgenossen.

Dislokationen werden häufig beobachtet. Sie finden meistens über kurze Distanzen von 30-60 m statt und beeinflussen in grossem Masse die Populationsdynamik. Die Männchen dislozieren häufiger als die Weibchen. Im Schnitt verlassen 30 % der Tiere mindestens einmal während ihres Lebens ihren angestammten Aktionsraum, um sich anderswo niederzulassen. Im Sommer während der Fortpflanzungsperiode dominiert die juvenile Ausbreitung. So machten im Juli 1983 die eingewanderten Jungtiere annähernd ein Drittel der gesamten Population aus. Die Bedeckung des

Bodens durch die Vegetation spielt eine grosse Rolle bei der Ausbreitung von A. t. scherman. So wurden im Herbst sehr viele Tiere beobachtet, die von gemähten zu nicht gemähten Gebieten dislozierten. Im Winter wurden dann die verlassenen Gebiete wieder kolonisiert, was aufzeigt, dass sich die Ansprüche der Tiere im Laufe der Zeit ändern. Das Leben und der Reproduktionserfolg der Schermäuse hängt stark davon ab, ob sie im Frühling ein Territorium errichten können und ob sie im Herbst eine passende Überwinterungsmöglichkeit mit genügendem Futterangebot finden. An diesen saisonalen Dislokationen nehmen alle Altersklassen teil. Gemäss der Theorie von Lidicker und Stenseth ist die Ausbreitung am grössten in der Wachstumsphase einer Population und am kleinsten in der Phase des Rückgangs. Mit der vorliegenden Arbeit wurde diese These bestätigt, da sich der Grad der Ausbreitung als abhängig von der Phase des mehrjährigen Zyklus erwies.

Der Einfluss des Räubertums auf die Population in den verschiedenen Zyklusphasen konnte auf Grund der telemetrischen Beobachtungen abgeschätzt werden. Das Hermelin, Mustela erminea, ist wahrscheinlich für das Verschwinden der Population und für die darauf folgende Periode mit geringer Populationsdichte verantwortlich und es beeinflusst somit in entscheidendem Masse die Zyklusdauer. Schermäuse, welche an der Oberfläche nach Nahrung suchen, fallen häufig Katzen und Greifvögeln zum Opfer. Die Untersuchung von 776 aus Gewöllen der Waldohreule Asio otus stammenden Schermaus-Schädeln hat ergeben, dass es sich dabei vorwiegend um Schädel von Jungtieren im Alter von 1-3 Monaten handelte, welche aufgrund der blometrischen Masse weniger als 65 g wogen.

## S U M M A R Y

---

Population dynamics, dispersal and social organization in the fossorial form of the Water vole, Arvicola terrestris scherman (SHAW) (Mammalia, Rodentia).

---

The fossorial form of the Water vole is an almost exclusively subterranean rodent which lives in small burrows. This animal of which weight varies from 65 to 150 g is an agricultural pest, and causes great damage in meadows in years of outbreak.

Demography and dispersal of a cyclic population were studied from autumn 1982 to autumn 1986 in the Jura mountains in Switzerland (alt. 1200 m.). Population dynamics and movements of 483 voles were followed using a capture-mark-recapture method (CMR) in a locality where population peaked in 1982-1983 (about 150 ind/ha), declined during 1984, remained low in 1985 (0 ind/ha) and began to increase again in 1986.

From life tables, various parameters of population dynamics were estimated. Life expectancy varies with the phase of the pluriannual cycle. It decreased from 6 to 1 month between peak and decline. Changes in demographic and morphological variables showed that the causes of cycles and outbreaks remain unclear. As in other species, vole size and mean weight decreased significantly with density, big animals disappearing during periods of low numbers.

Evolution of the flank organ was studied and a sexual dimorphism was observed, the lateral organ being significantly larger in males than in females. The dimensions and amount of secretion of the gland increase during the breeding season. The surface of the flank organ is correlated with the weight of the animals. It increases with density too, suggesting a relationship between the size of the gland and the phase of the cycle. This is an indication of higher levels of androgens in the blood during the peak, which supports the Christian's endocrine-stress hypothesis of regulation of numbers. Additionally, variations in the genetic composition of various populations were observed by recording the occurrence of small partial albinisms which are present in every population, and affect on the average about 4 % of the individuals. This proportion was found to vary over the pluriannual cycle, supporting the Chitty hypothesis. It was highest during the year of decline when it reached 16.7 %.

Pluriannual cycles were also studied on a larger scale

in order to understand relationships between dispersed Water vole populations. To attempt to prevent outbreaks, some local authorities in Switzerland pay a premium for every small mammal killed by trappers. Analysing data collected in 11 localities in the Jura mountains and Alps, 37 cycles were completed from 1938 to 1984. Using time series analysis, a periodicity was shown. Cycles last for 6 years on the average, and the period between two maxima ranges from 4 to 8 years. Comparisons between localities show that the observed fluctuations are out of phase, and a correlation analysis showed lags ranging from 0 to 7 years. The absence of synchronicity invalidates the climatic hypothesis, and suggests that cycles are driven by intrinsic factors. However some facts show that climate could synchronize fluctuations without being implied in a deterministic way.

In order to confirm results gained about dispersal by CMR, and to study social organization in this species, a hundred voles were followed by radiotelemetry at various stations. Data collected using these two methods are similar and confirm that *A. t. scherman* occupies small home-ranges of 100 to about 200 m<sup>2</sup>. No differences within sex or age groups were found in space utilization. Usually, monogamy is the rule and home-ranges of males and females are similar in shape and size. However, males are sometimes polygynous. Then their ranges overlap that of one to several females. Analysis of such complex associations between individuals revealed that territoriality exists in each sex, since males and females defend a territory against adults of their own sex.

Dispersal movements are frequent, but over short distances ranging for the most part from 30 to 60 m. These movements greatly affect the dynamics and structure of the population. On average, 30 % of the individuals leave their burrow at least once in their life to settle elsewhere, males moving more often and farther than females. In summer, natal and juvenile dispersal prevails. So in July 1983 young immigrant voles constituted about 1/3 of the individuals censused. In autumn, mass migratory movements were registered from mown to unmown areas where voles could find more abundant food and cover. In the spring, abandoned zones were re-colonized independent of presence of vegetation. This suggests a shift in the needs of the species and a change in social organization varying with time of year: in spring at the onset of the reproductive season, fitness depends on having a territory but survivorship rests on food at the beginning of winter. These seasonal dispersal movements are achieved independently of sex or age. The analysis of dispersal with respect to phases of the pluriannual cycle showed a good correspondance between facts and the theoretical models of Lidicker and Stenseth, dispersal being highest during the

increase phase and lowest in the declining population.

Using radiotracking, information was collected concerning the impact of predation upon wild populations during different phases of the cycle. Mustelids, especially Mustela erminea, played a major role in the course of decline, causing the extinction of the population and maintained it at a low level. Cats and predatory birds were found to prey upon voles when these fossorial rodents come near the surface in order to feed. An analysis of the diet of a population of long-eared owls (Asio otus) was performed and the weight composition of a sample of 776 predated voles was evaluated using a prediction equation of weight against cranial measurements. Most of the voles captured by this predator were young animals (1-3 month) weighing less than 65 g.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMSKY Z. & TRACY R. (1979) Population biology of a "non-cycling" population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles. *Ecology* 60:349-361.
- ABRAMSKY Z. & VAN DYNE G. (1980) Field studies and a simulation model of small mammals inhabiting a patchy environment. *Oikos* 35:90-92.
- AIROLDI J.-P. (1976a) Le terrier de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierk.* 41:23-42.
- AIROLDI J.-P. (1976b) Expériences de capture et recapture chez le Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Terre Vie* 30:31-51.
- AIROLDI J.-P. (1978) Etude par capture et recapture d'une population de Campagnols terrestres, Arvicola terrestris scherman Shaw. *Terre Vie* 32:3-45.
- AIROLDI J.-P. (1979) Etude du rythme d'activité du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Mammalia* 43:25-52.
- AIROLDI J.-P. (1981) Nouvelles considérations sur le terrier du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Défense des Végétaux* 208:155-161.
- AIROLDI J.-P. (1985) Nest placement in the burrows of the fossorial form of the water vole (Arvicola terrestris scherman): an approach using the graph theory. *Acta Zool. Fenn.* 173:51-52.
- AIROLDI J.-P. & HOFFMANN R. S. (1984) Age variation in voles (Microtus californicus, M. ochrogaster) and its significance for systematic studies. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas. Lawrence, Kansas 111:1-45.
- AIROLDI J.-P. & MEYLAN A. (1974) Bibliographie du genre Arvicola Lacépède. Travaux publiés en Europe (à l'exclusion de la Russie) de 1900 à 1972. Public. OEPP., Sér. B.
- AIROLDI J.-P., ALTROCCHI R. & MEYLAN A. (1976) Le comportement fouisseur du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Rev.*

- Suisse Zool. 83:282-286.
- AMLANER C.J. Jr (1980) The design of antennas for use in radiotelemetry. In: A handbook on biotelemetry and radiotracking (Amlaner C.J. Jr & MacDonald D., eds.). Pergamon Press Ltd.
- AMLANER C.J. Jr & MACDONALD D. (1980) A handbook on biotelemetry and radiotracking. Pergamon Press Ltd.
- ANDERSON D.J. (1982) The home-range: a new non-parametric estimation technique. Ecology 63:103-112.
- ANDERSON J.L. (1975) Phenotypic correlates among relatives, and variability in reproductive performance in populations of the vole Microtus townsendii. Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. British Columbia, Vancouver.
- ANDERSON T.W. (1971) The statistical analysis of time series. J. Wiley, New-York.
- ANDERSSON M. & ERLINGE S. (1977) Influence of predation on rodent populations. Oikos 29:591-597.
- ANDREWARTHA H.G. & BIRCH L.C. (1954) The distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- ANDREWARTHA H.G. & BIRCH L.C. (1984) The ecological web. More on the distribution and abundance of animals. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- ANDREWS R.V. (1968) Daily and seasonal variation in adrenal metabolism of the brown lemming. Physiol. Zool. 41:86-94.
- ANDREWS R.V. (1970) Effects of climate and social pressure on the adrenal response of lemmings, voles and mice. Acta endocrinologica 65:639-644.
- ANDREWS R.V. & STROHBEHN R. (1971) Endocrine adjustments in a wild lemming population during the 1969 summer season. Comp. Biochem. Physiol. 38A:183-201.
- ANDRZEJEWSKI R. & WIERBOWSKA T. (1961) An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals. Acta Theriol. 5:153-172.
- ANKER P., STUCKI P. & LACHAT B. (1983) Régime alimentaire de la Chouette effraie (Tyto alba), du Hibou moyen-duc (Asio otus) et de la Chouette hulotte (Strix aluco) par l'analyse de pelotes de réjection. Bulletin de la Société de protection des oiseaux de Delémont 9:6-20.

- BATZLI G.O. (1985) Nutrition. 779-811. In: Biology of new world Microtus (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 779-811.
- BATZLI G.O. & PITEKKA F.A. (1983) Nutritional ecology of microtine rodents: food habits of lemmings near Barrow, Alaska. J. Mammal. 64:648-655.
- BEACHAM T.D. (1979) Dispersal tendency and duration of life of littermates during population fluctuations of the vole Microtus townsendii. Oecologia (Berl.) 42:11-21.
- BEACHAM T.D. (1980) Dispersal during population fluctuations of the vole, Microtus townsendii. J. Anim. Ecol. 49:867-877.
- BEACHAM T.D. (1981) Some demographic aspects of dispersers in fluctuating populations of the vole Microtus townsendii. Oikos 36:273-280.
- BEGON M. & MORTIMER M. (1986) Population ecology. A unified study of Animal and Plants. Blackwell Scientific Publ. Oxford.
- BEKOFF M. (1981) Vole population cycles: kin-selection or familiarity? Oecologia 48:131..
- BENGTTSSON B.O. (1978) Avoiding inbreeding: at what cost. J. Theor. Biol. 73:439-444.
- BENHAMOU S. (1986) Déplacements des mammifères dans leur domaine vital. Essai de modélisation. Thèse de 3ème cycle, Uni. Aix-Marseille.
- BIRNEY E.C., GRANT W.E. & BAIRD D.D. (1976) Importance of vegetative cover to cycles of Microtus populations. Ecology 57:1043-1051.
- BODENHEIMER F.S. (1928) Welche Factoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur? Biol. Zentralbl. 48:714-739.
- BOONSTRA R. (1977a) Effect of conspecifics on survival during population declines in Microtus townsendii. J. Anim. Ecol. 46:835-851.
- BOONSTRA R. (1977b) A fencing experiment on a high-density population of Microtus townsendii. Canadian J. Zool. 55:1166-1175.
- BOONSTRA R. & BOAG P.T. (1987) A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles Microtus pennsylvanicus. Evolution 41:929-947.

- BOONSTRA R. & KREBS C.J. (1977) A fencing experiment on a high-density population of Microtus townsendii. Can. J. Zool. 55: 1166-1175.
- BOURLIERE F. & SPITZ F. (1975) Les critères d'âge chez les mammifères. In: Problèmes d'écologie: La démographie des populations de vertébrés (Lamotte M. & Bourlière F., eds). Chap II, 53-75, Masson, Paris.
- BOURQUIN J.-D. & MEYLAN A. (1982) Les peuplements de micromammifères, le long des autoroutes: Inventaire faunistique et exemples d'occupation par Microtus arvalis (Pallas). Rev. Suisse Zool. 89:977-991.
- BOX G.E.F. & JENKINS G.M. (1976) Time series analysis, forecasting and control. Holden-Day.
- BRADLEY A.J., Mc DONALD E.R. & LEE K. (1980) Stress and mortality in a small marsupial (Antechinus stuartii, McLeay) Gen. Comp. Endocrinol. 40:188-200.
- BROOKS R.J. & BANKS E.M. (1971) Radio-tracking study of lemming home range. Commun. Behav. Biol. 6:1-5.
- BRUCE H.M. (1959) An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. Nature 184:105.
- BULMER M.G. (1974) A statistical analysis of the ten-year cycle in Canada. J. Anim. Ecol. 43:701-718.
- BULMER M.G. (1975) Phase relations in the ten-year cycle. J. Anim. Ecol. 44:609-621.
- BURT W.H. (1943) Territoriality and home range concept as applied to mammals. J. Mammal. 24:346-352.
- CALHOUN J.B. & CASBY J.B. (1958) Calculation of home range and density of small mammals. U.S. Public Health Monograph No 55:1-24.
- CARLETON J.P. (1985) Macroanatomy. In: Biology of New World Microtus (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 116-175.
- CARTER C.S. & GETZ L.L. (1985) Social and hormonal determinants of reproductive patterns in the prairie vole. In: Neurobiology (Gilles R. & Balthazart J., eds). Springer Verlag, Berlin & Heidelberg. 18-36.
- CARTER C.S., GETZ L.L., GAVISH L.L. & Mc DERMOTT L. (1980) Male-related pheromone and the activation of female reproduction in the prairie vole (Microtus ochrogaster). Biol. Reprod. 23:1038-1045.

- CARTER C.S., GETZ L.L. & COHEN-PARSONS M. (1986) Relationships between social organization and behavioural endocrinology in a monogamous mammal. *Adv. Study Behav.* 16:109-145.
- CHALINE J. & MEIN P. (1979) *Les rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris.
- CHARNOV E.L. & FINERTY J.P. (1980) Vole population cycle - a case for kin selection. *Oecologia* 45:1-2.
- CHEESEMAN C.L. & MITSON R.B. (1982) Telemetric studies of vertebrates. *Proc. Symp. Zool. Soc. Lond.* 49. Academic Press.
- CHITTY D. (1952) Mortality among voles (Microtus agrestis) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936-1939. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond. (B) Biol. Science* 236:505-552.
- CHITTY D. (1955) Adverse effects of population density upon the viability of later generations. In: *The numbers of man and animals* (Cragg J.B. & Pirie N.W., ed.), 57-67.
- CHITTY D. (1960) Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 38:99-113.
- CHITTY D. (1967) The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Austr.* 2:51-78.
- CHITTY D. & CHITTY H. (1962) Population trends among the voles at lake Vyrnwy (1932-1960). *Proc. Int. Theriol. Symp. Brno*, 67-76.
- CHITTY H. & CHITTY D. (1962) Body weight in relation to population phase in Microtus agrestis. *Proc. Int. Theriol. Symp. Brno*, 77-86.
- CHRISTIAN J.J. (1950) The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31:247-259.
- CHRISTIAN J.J. (1976) Neurobehavioral-endocrine regulation of small mammals. In: *Small mammals under natural conditions* (Snyder D.P., ed). Pymatuning Lab. Ecol. Spec. Publ. No 5, 143-158.
- CHRISTIAN J.J. (1980) Endocrine factors in population regulation. In: *Biosocial mechanisms of population regulation* (Cohen N.M. & Klein H.G. ed.). Yale Univ. Press, New Haven Connecticut, 367-380.
- CHRISTIAN J.J. & DAVIS D.E. (1964) Endocrines, behavior and population. *Science* 146:1550-1560.

- CHRISTIAN J.J. & DAVIS D.E. (1966) Adrenal glands in female voles (Microtus pennsylvanicus) as related to reproduction and population size. *J. Mammal.* 47:1-18.
- CLARKE J.R. (1955) Influence of numbers on reproduction and survival in two experimental vole populations. *Proc. R. Soc. Ser. B* 144:68-85.
- COCKBURN A. (1988) Social behaviour in fluctuating populations. Croom Helm Ltd. London.
- COLE F.R. & BATZLI G.O. (1978) The influence of supplemental feeding on a population of the prairie vole Microtus ochrogaster. *J. Mammal.* 59:809-819.
- COMINS H.N., HAMILTON W.D. & MAY R.M. (1980) Evolutionary stable dispersal strategies. *J. Theor. Biol.* 82:205-230.
- COOPER W.E. Jr (1978) Home range criteria based on temporal stability of areal occupation. *J. Theor. Biol.* 73:687-695.
- CORBET G.B. (1964) The identification of British mammals. British Museum (Natural History), London.
- DAJOZ R. (1974) Dynamique des populations. Collection d'écologie Vol. 6, Masson, Paris.
- DAJOZ R. (1985) Précis d'écologie, Seme édition. Dunod Université, Paris.
- DAPSON R.W. (1980) Guidelines for statistical usage in age estimation technics. *J. Wildl. Mgmt.* 44:541-548.
- DEBROT S. (1981) Trophic relations between the stoat (Mustela erminea) and its prey, mainly the water vole (Arvicola terrestris scherman). In: *Worldwide Furbearer Conference Proceedings* (Chapman J.A. & Pursley D. ed.), Frostburg, Maryland, Vol II:1259-1289.
- DEBROT S. (1982) Ecologie de Mustela erminea L. Dynamique des composantes structurales, trophiques et parasitaires de deux populations. Thèse de doctorat, non publiée. Uni. Neuchâtel.
- DEBROT S. (1983) Fluctuations de population chez l'hermine (Mustela erminea L.). *Mammalia* 47:323-332.
- DEBROT S., FIVAZ G., MERMOD C. & WEBER J.-M. (1982) Atlas des poils de mammifères d'Europe. Institut de Zoologie (ed.), Université de Neuchâtel, Suisse.
- DELABAYS N. (1987) Coût-rendement des méthodes de lutte

- contre le Campagnol terrestre. Cahiers de l'environnement. Public. Office fédéral pour l'Environnement, Berne. Sous Presse.
- DELATTRE P. (1981) Relations entre le Campagnol terrestre (Arvicola terrestris) et ses prédateurs. Défense des végétaux 208:135.
- DELATTRE P. (1983a) Density of weasel (Mustela nivalis L.) and stoat (Mustela erminea L.) in relation to water vole abundance. Acta Zool. Penn. 174:221-222.
- DELATTRE P. (1983b) Analyse d'une relation proie prédateur pour le modèle "micromammifères-petits mustélidés" en milieu de type agroécosystème. Méthode d'évaluation de la pression exercée. Acta Oecol., Oecol. Gener. 4:179-191.
- DELATTRE P. (1984a) Influence de la pression de prédation exercée par une population de belette (Mustela nivalis L.) sur un peuplement de Microtidae. Acta Oecol., Oecol. Gener. 5:285-300.
- DELATTRE P. (1984b) Relations prédateurs-proies: le modèle Arvicola-Hermine. Arvicola 1:9-12.
- DELATTRE P. (1984c) Relations prédateurs-proies. Le modèle Arvicola-Hermine. 2. Analyse au niveau populationnel. Arvicola 1:39-42.
- DELATTRE P., DAMANGE J.-P. & ROGER M. (1986) Analyse comparative des fluctuations de populations de rongeurs. Rôle de la prédation et de la structure des paysages. Coll. Nat. CNRS "Biologie des populations", 537-545.
- DELLEY B. & JOSEPH E. (1985) Prévention des pullulations de Campagnols terrestres en prairie de montagne - acquis récents et perspectives de développement d'appâts rodenticides. Schweiz. Landw. Forsch. 24:121-178.
- DESY E.A. & THOMPSON C.F. (1983) Effects of supplemental food on a Microtus pennsylvanicus population in central illinois. J. Anim. Ecol. 52:127-140.
- DICE L.R. & HOWARD W.E. (1951) Distance of dispersal by prairie deer mice from birthplaces to breeding sites. Contrib. Lab. Vertebr. Biol., Univ. of Michigan 50:1-15.
- DIXON K.R. & CHAPMAN J.A. (1980) Harmonic mean measure of animal activity areas. Ecology 61:1040-1044.
- DON B.A.C. & RENNOLDS K. (1983) A home range model

- incorporating biological attraction points. *J. Anim. Ecol.* 52:69-82.
- DUESER R.D., WILSON M.L. & ROSE R.K. (1981) Attributes of dispersing meadow voles in open grid populations. *Acta Theriol.* 26:139-162.
- DUESER R.D., ROSE R.K. & PORTER J.H. (1984) A body-weight criterion to identify dispersing small mammals. *J. Mammal.* 65:727-729.
- DUNN J.E. & GIPSON P.S. (1977) Analysis of radio-telemetry data in studies of home range. *Biometrics* 33:85-101.
- EGERTON F.N. (1973) Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48:322-350.
- EIBL-EIBESFELT I. (1953) Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Z. Tierpsychol.* 10:204-254.
- ELTON C. (1924) Periodic fluctuations in the numbers of animals, their causes and effects. *Britt. J. Exp. Biol.* 2:119-163.
- ELTON C.S. (1925) Plague and the regulation of numbers in wild mammals. *J. Hygiene* 24:138-163.
- ELTON C.S. (1929) The relation of animal numbers to climate. Conference of Empire Meteorologists, Agricultural Section, 121-127.
- ELTON C.S. (1931) The study of epidemic diseases among wild animals. *J. Hygiene* 31:435-456.
- ELTON C.S. (1942) *Voles, Mice, and Lemmings* Oxford, Clarendon Press.
- ENRIGHT J.T. (1976) Climate and population regulation: the biogeographer's dilemma. *Oecologia (Berl.)* 24:295-310.
- ERLINGE S. (1987) Predation and non-cyclicality in a microtine population in Southern Sweden. *Oikos* 50:347-352.
- ERLINGE S., GORANSSON F., HANSSON L., HOGSTEDT G., LIBERG O., NILSSON I.N., NILSSON T., VON SCHANTZ T.U. & SYLVÉN M. (1983) Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 40:36-52.
- ERLINGE S., GORANSSON G., HOGSTEDT G., JANSSON G., LIBERG O., LOMAN J., NILSSON I.N., VON SCHANTZ T. & SYLVÉN M. (1984) Can vertebrate predators regulate their prey? *Am. Nat.* 123:125-133.

- ERRINGTON P.L. & ERRINGTON C.S. (1937) Experimental tagging of young muskrats for purpose of study. *J. Wildl. Mgmt.* 1:49-61.
- ERRINGTON P.L. (1944) Additionnal studies on tagged muskrats. *J. Wildl. Mgmt.* 8:300-306.
- FINERTY J.P. (1980) The population ecology of cycles in small mammals. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- FITZGERALD R. & MADISON D.M. (1983) Social organization of a free-ranging population of pine voles, Microtus pinetorum. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13:183-187.
- FLEMING T.H. (1979) Life history strategies. In: *Ecology of small mammals* (Stoddart D.M., ed.), Chapman & Hall, London.
- FORD E.B. (1931) *Mendelism and evolution*. Methuen, London.
- FRANK F. (1953) Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (Microtus arvalis Pallas). *Zool. Jb. (Syst.)* 82:95-136.
- FRANK F. (1956) Das Duftmarkieren der grossen Wühlmaus, Arvicola terrestris L.. *Z. Säugetierk.* 21:172-175.
- FRANK F. (1957) The causality of microtine cycles in Germany. *J. Wildl. Mgmt.* 21:113-121.
- FREELAND W.J. (1974) Vole cycles: another hypothesis. *Am. Nat.* 108:238-245.
- FRIEND M. (1967) A review of research concerning eye-lens weight as criterion of age in animals. *New-York Fish and Game* 14:152-165.
- FRITSCHY J.-M. & MEYLAN A. (1980) Occupation d'un même terrier par Talpa europaea L. et Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia). *Rev. Suisse Zool.* 87:895-906.
- FULLER W.A. (1967) Ecologie hivernale des lemmings et fluctuations de leurs populations. *Terre Vie* 114:97-115.
- FULLER W.A. (1969) Changes in numbers of three species of small rodents near Great Slave Lake, N.W.T. Canada 1964-1967, and their significance for general population theory. *Ann. Zool. Fenn.* 6:113-144.
- GADGIL M. (1971) Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* 52:253-261.

- GAINES M.S. (1981) The importance of genetics to population dynamics. In: Mammalian population genetics. (Smith M.H. & Joule J., eds), 1-27. Univ. Georgia Press, Athens.
- GAINES M.S. (1985) Genetics. In: Biology of new world Microtus (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 845-883.
- GAINES M.S. & McCLENAGHAN L.R. Jr. (1980) Dispersal in small mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11:163-195.
- GAINES M.S., VIVAS A. & BAKER C.L. (1979) An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters. Ecology 60:814-828.
- GARSD A. & HOWARD W.E. (1981) A 19-year study of microtine population fluctuations using time-series analysis. Ecology 62:930-937.
- GARSD A. & HOWARD W.E. (1982) Microtine population: an ecosystem approach based on time-series analysis. J. Anim. Ecol. 51:225-234.
- GELLER M.D. & CHRISTIAN J.J. (1982) Population dynamics, adreno-cortical function, and pathology in Microtus pennsylvanicus. J. Mammal. 63:85-95.
- GEMMEKE H. (1985) Home ranges of water vole (Arvicola terrestris) in orchards of Elbe valley. Z. Angew. Zool. 72:213-217. (In German, English summary).
- GETZ L.L. (1970) Influence of vegetation on the local distribution of the meadow vole in southern Wisconsin. The University of Connecticut Occasional Papers (Biological Science Series) 1:213-241.
- GETZ L.L. & CARTER C.S. (1980) Social organization in Microtus ochrogaster populations. Biologist 62:56-69.
- GETZ L.L., CARTER C.S. & GAVISH L. (1981) The mating system of the prairie vole, Microtus ochrogaster: field and laboratory evidence for pair-bonding. Behav. Ecol. Sociobiol. 8:189-194.
- GETZ L.L. & HOFMANN J.E. (1986) Social organization in free-living prairie voles, Microtus ochrogaster. Behav. Ecol. Sociobiol. 18:275-282.
- GETZ L.L., HOFMANN J.E., KLATT B.J., VERNER L., COLE F.R. & LINDROTH R.L. (1987) Fourteen years of population fluctuations of Microtus ochrogaster and Microtus pennsylvanicus in east central Illinois. Can. J. Zool. 65:1317-1325.

- GIPPS J.H. (1982) The effects of testosterone and scopolamine HBr on the aggressive behaviour of male voles, Microtus townsendii. Can. J. Zool. 60:946-950.
- GIPPS J.H., TAITT M.J., KREBS C.J. & DUNDJERSKI Z. (1981) Male aggression and the population dynamics of the vole, Microtus townsendii Can. J. Zool. 59:147-157.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. & BAUER K.M. (1980) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Akademische Verlagsgesellschaft Wiesbaden, Vol 9.
- GONCERUT C., GRAND P. & LOVIS G. (1987) Contes et récits du Jura. Collection mémoire vivante. TV Suisse romande & Monographic SA, Sierre.
- GOSZCZYNSKI J. (1977) Connections between predatory birds and mammals and their prey. Acta Theriol. 30:399-430.
- GOTTMAN J.M. (1981) Time series analysis. A comprehensive introduction for social scientists. Cambridge Univ. Press.
- GRAF J.-D. (1982) Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). Rev. Suisse Zool. 89:749-787.
- GREENWOOD P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28:1140-1162.
- GREENWOOD P.J. (1984) Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. In : The ecology of animal movement (Swingland I.R. & Greenwood P.J. eds), Clarendon Press, Oxford, 116-131.
- GRENOT C., PASCAL M. & SELLAMI M. (1982) L'équilibre hydropondéral chez le Campagnol terrestre (Arvicola terrestris). C.R. Acad. Sci. Paris 294:629-634.
- GRENOT C., PASCAL M., BUSCARLET L., FRANCAZ J.-M. & SELLAMI M. (1983) Méthodologie appliquée à l'énergétique écologique: bilan hydrique et énergétique du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman) dans un agrosystème de moyenne altitude (Haut-Doubs, France). Bull. Soc. Ecophysiol. 8:75-105.
- GRENOT C., PASCAL M., BUSCARLET L., FRANCAZ J.-M. & SELLAMI M. (1984) Water and energy balance in the water vole (Arvicola terrestris scherman) in the laboratory and in the field. (Haut-Doubs, France). Comp. Biochem. Physiol. 78A:185-196.
- GRODZINSKI W. & WUNDER B.A. (1975) Ecological energetics of

- small mammals. In: Small mammals their productivity and population dynamics (Golley F.B., Petruszewicz K. & Ryszkowski L., eds). IBP5, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HAMILTON W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.
- HAMILTON W.D. & MAY R.M. (1977) Dispersal in stable habitats. *Nature* 269:578-581.
- HAMLEY J.M. & FALLS J.B. (1975) Reduced activity in transmitter-carrying voles. *Can. J. Zool.* 53:1476-1478.
- HANSSON L. (1971) Habitat, food and population dynamics of the field vole, *Microtus agrestis* L. in southern Sweden. *Viltrevy Swedish Wildlife* 8:267-378.
- HANSSON L. (1977) Landscape ecology and stability of populations. *Landscape Planning* 4:85-93.
- HANSSON L. (1979) Food as limiting factor for small rodent numbers: tests of two hypotheses. *Oecologia (Berl.)* 37:297-314.
- HANSSON (1987) An interpretation of rodent dynamics as due to trophic relation. *Oikos* 50:308-318.
- HANSSON L. & HENTTONEN H. (1985) Regional differences in cycling and reproduction in *Clethrionomys* species. *Ann. Zool. Fenn.* 22:277-288.
- HAYNE D.W. (1949) Calculation of size of home range. *J. Mammal.* 30:1-18.
- HENTTONEN H. (1985) Predation causing extended low densities in microtine cycles: further evidence from shrew dynamics. *Oikos* 45:156.
- HENTTONEN H., Mc GUIRE A.D. & HANSSON L. (1985) Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species. *Ann. Zool. Fenn.* 22:221-227.
- HERFS A. (1939) Ueber die Fortpflanzung und Vermehrung der "Grossen Wühlmaus" (*Arvicola terrestris* L.) *Nachr. Schäd. Bekämpf.* 14:92-193.
- HESTBECK J.B. (1982) Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. *Oikos* 39:157-163.
- HESTBECK J.B. (1986) Multiple regulation states in populations of the California vole, *Microtus californicus*. *Ecol. Monographs* 56:161-181.
- HILBORN R. (1975) Similarities in dispersal tendencies

among siblings in four species of voles. (Microtus). Ecology 56:1221-1225.

- HILBORN R. & KREBS C.J. (1976) Fates of disappearing individuals in fluctuating populations of Microtus townsendii. Can. J. Zool. 54:1507-1518.
- HOLISOVA V. (1965) The food of the water vole Arvicola terrestris in the agrarian environment of south Moravia. Zool. Listy 14:209-218.
- HOLISOVA V. (1970) Trophic requirements of the water vole, Arvicola terrestris on the edge of stagnant waters. Zool. Listy 19:221-233.
- HOLISOVA V. (1976) The food eaten by the water vole (Arvicola terrestris) in gardens. Zool. Listy 25:209-216.
- HOLISOVA V., PELIKAN J. & ZEJDA J. (1970) Habitat, movement and home ranges of Arvicola terrestris L). EPPO Public. Ser. A 58:143-145.
- HOWARD L.O. & FISKE W.F. (1911) The importation into the United States of the parasite of the gipsy-moth and the brown tail moth. U.S. Dept. Agric. Bur. Entomol., Bull. 91.
- HOWARD W.E. (1949) Dispersal, amount of inbreeding and longevity in a local population of prairie deer mice on the George Reserve, Southern Michigan. Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Michigan 43:1-50.
- HOWARD W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. Am. Midl. Nat. 63:152-161.
- HUCK U.W., QUINN R.P. & LISK R.D. (1985) Determinants of mating success in the golden hamster. IV. Sperm competition. Behav. Ecol. Sociobiol. 17:239-252.
- HULL C.H. & NIE N.H. (1981) Statistical package for social sciences. New procedures and facilities for releases 7-9. New-York, Mc Graw Hill.
- JAERVINEN A. (1985) Predation causing extended low densities in microtine cycles. Implications from predation on hole-nesting passerines. Oikos 45:157-158.
- JAMON M. (1982) Capacités d'orientation et exploitation de l'espace chez Apodemus sylvaticus en Camargue. Thèse de 3ème cycle, Univ. d'Aix-Marseille II.
- JAMON M. (1986) The dynamics of Wood mouse (Apodemus sylvaticus) populations in the Camargue. J. Zool.,

Lond. (A) 208:569-582.

- JANES S.W. & BARSS J.M. (1985) Predation by three owl species on northern pocket gophers of different body mass. *Oecologia* (Berl.) 67:76-81.
- JANNETT F.J. Jr. (1977) On the sociobiology of the montane vole Microtus montanus nanus (Rodentia, Muridae) Ph. D. thesis, Cornell University.
- JANNETT F.J. Jr. (1980) Social dynamics of the montane vole, Microtus montanus as a paradigm. *The Biologist* 62:3-19.
- JANNETT F.J. & JANNETT J.D. (1974) Drum marking by Arvicola richardsoni and its taxonomic significance. *Am. Midl. Nat.* 92:230-234.
- JENNRICH R.I. & TURNER F.B. (1969) A measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.* 22:227-237.
- JEPPSSON B. (1987) Behavioural ecology of the water vole, Arvicola terrestris and its implication to theories of microtine ecology. Ph. D. thesis, Lund.
- JOHNSON M.L. & GAINES M. (1985) Selective basis for emigration of the prairie vole Microtus ochrogaster, open field experiment. *J. Anim. Ecol.* 54:399-340.
- JOHNSON M.L. & GAINES M. (1987) The selective basis for dispersal of the prairie vole Microtus ochrogaster. *Ecology* 68: 684-694.
- JOHNSTON R.E. (1985) Communication. In: *The Hamster: reproduction and behaviour* (Siegel H.I. ed.). Plenum Press, New-York, 121-154.
- JOHNSTON R.F. & RASMUSSEN K. (1984) Individual recognition of female hamster by males. Role of chemical cues and of the olfactory vomeronasal system. *Physiol. Behav.* 33:95-104.
- KAUFMANN J.H. (1962) Ecology and social behavior of the coati, Nasua nrica, on Barro Colorado Island, Panama. *The University of California Publications in Zoology* 60:95-222.
- KEYMER A.E. & DOBSON A.P. (1987) The ecology of helminths in populations of small mammals. *Mammal Review* 17:105-116.
- KEITH T.P. & TAMARIN R.H. (1981) Genetic and demographic differences between dispersers and residents in cycling and non-cycling vole populations. *J. Mammal.* 62:713-725.

- KENWARD R. (1987) Wildlife radio tagging: Equipment, field techniques and data analysis. Academic Press, London.
- KORPIMÄKI E. (1986) Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland. *Oikos* 46:124-127.
- KRATOCHVIL J. (1965) Chorologische Grundlagen zur Kenntnis der Differenzierung und Herkunft der Formen der Gattung Arvicola, Lacépède (1799). *Biol. Rundschau* 3:213-226.
- KRATOCHVIL J. & GRULICH I. (1961) On the distribution and habitat requirements in the water-vole, Arvicola terrestris, in Czechoslovakia. *Zool. Listy* 10:265-280.
- KREBS C.J. (1978a) A review of Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.* 56:2463-2480.
- KREBS C.J. (1978b) Aggression, dispersal and cycling changes in populations of small rodents. In: Aggression, dominance, and individual spacing (Krames L., Pliner L. & Alloways T., eds.), 49-60.
- KREBS C.J. (1979) Dispersal, spacing behaviour and genetics in relation to population fluctuations in the vole Microtus townsendii. *Fortschrift. Zool.* 25:61-77.
- KREBS C.J. (1985) Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New-York.
- KREBS C.J., GAINES M.S., KELLER B.L., MYERS J.H. & TAMARIN R.H. (1973) Population cycles in small rodents. *Science* 179:35-41.
- KREBS C.J. & MYERS J.H. (1974) Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 8:267-399.
- KREBS C.J., WINGATE I., LEDUC J., REDFIELD J.A., TAITT M. & HILBORN R. (1976) Microtus population biology: dispersal in fluctuating populations of M. townsendii. *Can. J. Zool.* 54:79-95.
- KREBS J.R. & DAVIES N.B. (1978) Behavioural ecology: an evolutionary approach. Blackwell Scientif. Publ., Oxford.
- LACK D. (1954) The natural regulation of animal numbers. Oxford Univ. Press, Oxford.
- LAINE K. & HENTTONEN H. (1983) The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos* 140:407-418.

- LE LOUARN H. (1971) Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez quelques espèces de rongeurs. *Mammalia* 35:636-643.
- LE LOUARN H., SPITZ F. & GROLEAU G. (1970) Le Campagnol des champs *Microtus arvalis* Pallas dans le Briançonnais. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 2:423-436.
- LEUZE C.C.K. (1975) Social behaviour and dispersion in the water vole, *Arvicola terrestris*, Lacépède. Ph. D. thesis, Univ. of Aberdeen.
- LEUZE C.C.K. (1980) The application of radio-tracking and its effect on the behavioral ecology of the water vole, *Arvicola terrestris* (Lacépède). In: A handbook of Biotelemetry and radiotracking (Amlaner C.J. Jr. & McDonald D.W. eds). Oxford, Pergamon Press, 361-366.
- LEWIS E.R. (1977) Network models in population biology. *Biomathematics* Vol. 7, Springer Verlag.
- LEWONTIN R.C. (1966) On the measurement of relative variability. *Syst. Zool.* 15:141-142.
- LIDICKER W.Z. (1962) Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Am. Nat.* 96:29-33.
- LIDICKER W.Z. (1973) Regulation of numbers in an island population of the California vole; a problem in community dynamics. *Ecol. Monogr.* 43:271-302.
- LIDICKER W.Z. (1975) The role of dispersal in the demography of small mammals. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Golley F.B., Petrusiewicz K. & Ryszkowski L., eds), 103-128.
- LIDICKER W.Z. (1978) Regulation of numbers in small mammal populations - historical reflections and a synthesis. In: Populations of small mammals under natural conditions (Snyder D.P., ed.). Pymatuning Lab. of Ecol. Spec. Public. No 5, 122-141.
- LIDICKER W.Z. (1985) Dispersal. In: Biology of new world *Microtus* (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 420-454.
- LIDICKER W.Z. & McLEAN S.F. (1969) A method for estimating age in the California vole *Microtus californicus*. *Am. Midl. Nat.* 82:451-470.
- ŁOMNICKI A. (1978) Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.* 47:461-475.

- DOMNICKI A. (1980) Regulation of population density due to individual differences and patchy environments. *Oikos* 35:185-193.
- LORD R.D. (1959) The lens as an indicator of age in cottontail rabbits. *J. Wildl. Mgmt* 23:358-360.
- LOTKA A.J. (1925) Elements of physical biology. William & Wilkins, Baltimore.
- MAC ARTHUR R.H. & WILSON E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New-York.
- MACKIM-ROGALSKA R. (1979) Elements of the spatial organization of a common vole population. *Acta Theriol.* 24:171-199.
- MADISON D.M. (1977) Movements and habitat use among interacting Peromyscus leucopus as revealed by radiotelemetry. *Can. Field. Nat.* 91:273-281.
- MADISON D.M. (1978) Movement indicators of reproductive events among female meadow voles as revealed by radiotelemetry. *J. Mammal.* 59:835-843.
- MADISON D.M. (1980) Movement types and weather correlates in free-ranging meadow vole (M. pennsylvanicus). In: Proc. of the IVth Eastern Pine and Meadow Vole Symposium (Byers R.E., ed.), 34-42.
- MADISON D.M. (1985) Activity rhythms and spacing. In: Biology of new world Microtus, (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 373-419.
- MALTHUS T.R. (1798) An essay on the principle of population. Reprinted by McMillan, New-York.
- MARTINET L. (1966) Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (Microtus arvalis) par la pesée du cristallin. *Mammalia* 30:425-430.
- MATTHEY R. (1956) Cytologie chromosomique comparée et systématique des Muridae. *Mammalia* 20:93-123.
- MAYNARD-SMITH J. (1968) Mathematical ideas in biology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAYNARD-SMITH J. (1974) Models in ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAYNARD-SMITH J. (1976) Evolution and the theory of games. *Am. Scientist.* 64:41-45.

- MERMOD C. & MARCHESI P. (1983) Etude d'une population de mustélidés dans les Alpes vaudoises (Suisse): comparaison avec une population du Jura. Actes du VIIème Coll. Nat. Mammal., Grenoble, 143-153.
- MESERVE P.L. & KLATT B.J. (1985) Evidence for non-cycling populations and the importance of immigration in voles inhabiting an Illinois tallgrass prairie. *Am. Midl. Nat.* 113:255-270.
- MEYLAN A. (1976) Le Campagnol terrestre, Arvicola terrestris (L.): Biologie de la forme fouleuseuse et méthodes de lutte. In: Protection des cultures et des denrées contre les vertébrés, FNGPC, Paris, 81-96.
- MEYLAN A. (1977) Fossorial forms of the water vole, Arvicola terrestris (L.) in Europe. *EPPO Bull.* 7:209-221.
- MEYLAN A. (1981) Bilan de quelques années de recherches fondamentales et appliquées sur le Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (Shaw). Défense des Végétaux 208:143-154.
- MEYLAN A. (1983) La lutte contre les petits mammifères dans les cultures spéciales. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* 15:64-65.
- MEYLAN A. & AIROLDI J.-P. (1975) Reproduction hivernale chez Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia). *Rev. Suisse Zool.* 82:689-694.
- MEYLAN A. & MOREL J. (1970) Capture et élevage d'Arvicola terrestris (L.): premiers résultats. *Public. OEPP Sér. A* 58:115-127.
- MEYLAN A., MOREL J. & PRAZ J.-C. (1971) Le Campagnol terrestre, Arvicola terrestris (L.), en Valais (Mammalia, Rodentia). *Bull. Murith.* 88:69-82.
- MINEAU P. & MADISON D. (1977) Radio-tracking of Peromyscus leucopus. *Can. J. Zool.* 55:465-468.
- MONTGOMERY W.I. (1985) The effect of marking on recapture and the estimation of populations of Apodemus spp. *J. Zool., Lond.* 206:267-269.
- MOORE G.H. (1974) Aetiology of the die-off of male Antechinus stuartii. Unpubl. Ph. D. Dissert., Australian Natl. Univ., Canberra.
- MOREL J. (1981) Le Campagnol terrestre, Arvicola terrestris (L.), en Suisse: biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). Thèse de doctorat, Univ. Lausanne.

- MOREL J. & MEYLAN A. (1970) Une pullulation de Campagnols terrestres (Arvicola terrestris L.) (Mammalia, Rodentia). Rev. Suisse Zool. 77:705-712.
- MORRIS P. (1972) A review of mammalian age determination methods. Mammal Review 2:69-104.
- MOYER C.A., ADLER G.H. & TAMARIN R.H. (1985) Regression of skull and molar measurements for estimating body size of Microtus breweri and Microtus pennsylvanicus. Am. Midl. Nat. 113:388-389.
- MUELLER-BOEHME H. (1936) Beiträge zur Anatomie, Morphologie und Biologie der "Grossen Wühlmaus" (Arvicola terrestris L., Arvicola terrestris scherzmanni Shaw). Gleichzeitig ein Versuch zur Lösung ihrer Rassenfrage. Arb. biol. BundAnst. Land.-u. Forstw., Berl. 21:363-453.
- MUELLER-SCHWARZE D. (1983) Scent glands in mammals and their functions. In: Advances in the study of mammalian behavior (Eisenberg J.F. et Kleiman D.G., eds). Spec. Public. Amer. Soc. Mammal. No 7, 150-197.
- MUERI H. (1984) Prévention des dégâts du Campagnol terrestre. Les Cahiers de l'Environnement, No 31, Office Fédéral de la Protection de l'Environnement, Berne.
- MYERS J.H. & KREBS C.J. (1971) Genetic, behavioural and reproductive attribute of dispersing field voles, Microtus pennsylvanicus and M. ochrogaster. Ecol. Monographs 41:53-78.
- MYERS J.H. & KREBS C.J. (1974) Population cycles in rodents. Scientific American 230:38-46.
- MYLLYMÄKI A. (1967) Om vattensorkens (Arvicola terrestris) populationsekologi. -NJF-Kongressen seksjon IV Plantepestologi og landbrukszoologi:61-62.
- MYLLYMÄKI A. (1977) Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole, Microtus agrestis. Oikos 29:468-493.
- MYLLYMÄKI A. (1979) Importance of small mammals as pests in agriculture and stored products. In: Ecology of small mammals (Stoddart D.M. ed.), Chapman & Hall, 239-279.
- NICHOLSON A.J. (1933) The balance of animal populations. J. Anim. Ecol. 2:132-178.

- NICHOLSON A.J. & BAILEY V.A. (1935) The balance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 3:551-598.
- ODUM E.P. (1971) Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia.
- OH H.K., JONES M.B., LONGHURST W.M. & CONNELLY G.E. (1970) Deer browsing and rumen microbial fermentation of Douglas fir as affected by fertilization and growth stage. Forest Sci. 16:21-27.
- OSTFELD R.S. (1985) Limiting resources and territoriality in microtine rodents. Am. Nat. 126:1-15.
- P-STAT (1986) Version 8, PWS Publishers Duxbury Press, Boston.
- PAGELS J.F. & BLEM C.R. (1984) Prediction of body weight of small mammals from skull measurements. Acta Therici. 29:367-381.
- PANTBLEYEV P.A. (1968) Population ecology of the water vole. Moscou. (Traduction anglaise, National Lending Library, Boston, D.M. Stoddart éd., 1971).
- PANTELEYEV P.A., TERECHINA A.N. & FOLITAREK S.S. (1971) K. bibliografii po vovdžancj kryse. In: Ekologija vodžanoj krysy i borba s nej zapodnoj sibirj, Izdatelstvo Nauka Sibirskoe Otdelenie (Folitarek S.S., éd.), Novosibirsk, 373-415.
- PASCAL M. (1981) Résultats préliminaires de l'étude de la biologie du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris) dans le Doubs. Défense des Végétaux 208:121-134.
- PASCAL M. (1984) Méthode d'échantillonnage d'un rongeur souterrain, la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman) Acta Oecologica, Oecol. Applic. 5:303-317.
- PASCAL M. & BOUJARD (1987) Essai de typologie de paramètres démographiques de la fraction colonisatrice d'une population de Campagnols terrestres (Arvicola terrestris scherman). Terre Vie 42:357-376.
- PASCAL M. & HABERT M. (1984) Mise en place d'un réseau d'observation "Campagnol terrestre" dans les départements du Doubs et du Jura. Défense des Végétaux 225:36-44.
- PASCAL M. & MEYLAN A. (1986) L'échantillonnage linéaire des populations de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman (Shaw)). Description des techniques. Défense des Végétaux 237:3-12.

- PASCAL M., PRADIER B., HABERT M. & VALLAT E. (1985) Campagnol terrestre. Premiers résultats des réseaux d'observation des régions Franche-Comté et Auvergne-Limousin (1983-1984). Défense des Végétaux 231:1-8.
- PAVONE L.V. & BOONSTRA R. (1985) The effects of toe clipping on the survival of the meadow vole (Microtus pennsylvanicus). Can. J. Zool. 63:499-501.
- PEARSON O.P. (1966) The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. J. Anim. Ecol. 35:217-233.
- PEARSON O.P. (1971) Additionnal measurements of the impact of carnivores on California voles (Microtus californicus). J. Mammal. 52:41-49.
- PEARSON O.P. (1985) Predation. In: Biology of new world Microtus (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 535-566.
- PELIKAN J. & HOLISOVA V. (1969) Movements and home ranges of Arvicola terrestris on a brook. Zool. Listy 18:207-224.
- PIANKA E.R. (1970) On r- and k- selection. Am. Nat. 104:592-597.
- PIMENTEL D. (1968) Population regulation and genetic feedback. Science 159:1432-1437.
- PUCEK Z. & LOWE V.P. (1975) Age criteria in small mammals. In: Small mammals: their productivity and population dynamics (Golley F.B., Petruszewicz K. & Ryszkowski L., eds), 52-72.
- RASMUSON B., RASMUSON S. & NYGREN J. (1977) Genetically controlled differences in behaviour between cycling and noncycling populations of field vole (Microtus agrestis). Hereditas 87:33-42.
- RAWSON K.S. & HARTLINE P.H. (1964) Telemetry of homing behaviour by the deer mouse, Peromyscus. Science 146:1596.
- RICCI J.C. & VOGEL P. (1984) Nouvelles méthodes d'étude en nature des relations spatiales et sociales chez Crocidura russula (Mammalia, Soricidae). Mammalia 48:281-286.
- RIGGS L.A. (1979) Experimental studies of dispersal in the California vole Microtus californicus. Unpubl. Ph.D.

thesis, Univ. of California, Berkeley.

- RODOLPHE F. & PASCAL M. (1985) Méthode d'échantillonnage de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman). Recherche d'un estimateur sans biais de la densité pour un piégeage en bande. Acta Oecologica Cecol. Applic. 6:143-163.
- ROFF O.A. (1975) Population stability and evolution of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia (Berl.) 19:217-237.
- RYSZKOWSKI L., GOSZCZYNSKI J. & TRUSZKOWSKI (1973) Trophic relationships of the common vole in cultivated fields. Acta Theriol. 18:125-165.
- SAITOH T. (1987) A time series and geographical analysis of population dynamics of the red backed vole in Hokkaido, Japan. Oecologia (Berl.) 73:382-388.
- SALVIONI M. (1986) Domaines vitaux, relations sociales et rythmes d'activité de trois espèces de Pitymys (Mammalia, Rodentia). Thèse de doctorat. Univ. Lausanne.
- SALVIONI M. & MEYLAN A. (1985) Domaines vitaux et rythmes d'activité chez trois espèces de Pitymys (Mammalia, Rodentia) (Note préliminaire). Rev. Suisse Zool. 92:775-786.
- SAUCY F. (1981) Etude de la dispersion post-juvénile et des déplacements hivernaux chez le Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman Shaw). Travail de diplôme, Univ. Genève.
- SAUCY F. (1987) Observation de Campagnols terrestres de la forme fouisseuse Arvicola terrestris scherman Shaw prélevant leur nourriture à la surface du sol. Mammalia (sous presse).
- SAUCY F. & MEYLAN A. (1987) Quelques aspect de la biologie d'Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia), révélés par les piégeages et les signes d'activité sous la neige. Bulletin Société Vaudoise des Sciences Naturelles No 372, Vol. 78:381-417.
- SCHWERTFEGER F. (1968) Eine integrierte Theorie zur Abundanzdynamik tierischer Populationen. Oecologia (Berl.) 1:265-295.
- SCOTT M.E. & LEWIS J.W. (1987) Population dynamics of helminths parasites in wild and laboratory rodents. Mammal Review 17:95-103.

- SEARLE A.G. (1968) Comparative genetics of coat colour in mammals. Logos Press & Acad. Press., London.
- SEARLE A.G. (1981) Comparative and historical aspects of the mouse genome. Proc. Symp. Zool. Soc. London 47:63-84.
- SHIELDS W.M. (1984) Optimal inbreeding and the evolution of philopatry. In: The ecology of animal movement (Swingland I.R. & Greenwood P.J., eds), Clarendon Press, Oxford, 132-159.
- SIMPSON G.G., ROE A. & LEWONTIN R.C. (1960) Quantitative zoology. Harcourt Brace & Co, New-York, Burlingame.
- SMITH H.S. (1935) The role of biotic factors in the determination of population densities. J. Ecol. Entomol. 28:873-898.
- SMITH M.N., GARTEN C.T. & RAMSEY P.R. (1975) Genic heterozygosity and population dynamics in small mammals. In: Isozymes, IV Genetics and Evolution (Markert C.L. ed.). Academic Press, 85-102.
- SMITH M.H., MANLOVE H.N. & JOULE J. (1978) Spatial and temporal dynamics of the genetic organization of small mammal populations. In: Populations of small mammals under natural conditions (Snyder D.P., ed) Pymatuning Lab. Ecol. Special Publ. 5:99-113.
- SOKAL R.R. & RONLF F.J. (1981) Biometry. W.H.Freeman Ed, New-York.
- SOUTHERN H.N. & CROWCROFT (1956) Terrestrial habits of the water vole (Arvicola amphibius). Proc. Zool. Soc. Lond. 126:166-167.
- SPITZ F. (1977) Le Campagnol des champs (Microtus arvalis Pallas) en Europe. Bull. OEPP 7:165-175.
- SPITZ F. & BOURLIERE P. (1975) La dynamique des populations de mammifères. In: Problèmes d'écologie: La démographie des populations de vertébrés (Lamotte M. & Bourlière F. eds), 77-127.
- STENSETH N.C. (1977a) Theoretical studies on fluctuating populations: an evolutionary approach. Ph. D. thesis, Univ. Oslo.
- STENSETH N.C. (1977b) Demographic strategies in fluctuating populations of small rodents. Oecologia (Berl.) 33:149-172.
- STENSETH N.C. (1981) On Chitty's theory for fluctuating

- populations: the importance of genetic polymorphism in the generation of regular density cycles. *J. Theor. Biol.* 90:9-36.
- STENSETH N.C. (1984) Causes and consequences of dispersal in small mammals. In: *The ecology of animal movement* (Swingland I.R. & Greenwood P.J., eds). Clarendon Press, Oxford, 63-101.
- STENSETH N.C. & FRAMSTADT E. (1980) Reproductive effort and optimal reproductive rate in small rodents. *Oikos* 34:23-34.
- STENSETH N.C. & HANSSON L. (1981) The importance of population dynamics in heterogenous landscapes: management of vertebrate pests and some other animals. *Agro-ecosystems* 7:187-211.
- STENSETH N.C. & OKSANEN L. (1987) Small rodents with social and trophic interactions in a seasonally varying environment. *Oikos* 50:319-326.
- STICKEL L.L. & WARBACH O. (1960) Small mammal populations of Maryland woodlot 1949-1954. *Ecology* 41:269-286.
- STODDART D.M. (1968) An ecological study of Arvicola terrestris (L.) with particular reference to population dispersion. Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. Aberdeen.
- STODDART D.M. (1969) Daily activity cycle of Water vole (Arvicola terrestris). *J. Zool., Lond.* 159:538-540.
- STODDART D.M. (1970a) Individual range, dispersion and dispersal in a population of Water voles (Arvicola terrestris (L.)). *J. Anim. Ecol.* 39:403-425.
- STODDART D.M. (1970b) Tail tip and other albinisms in voles of the genus Arvicola Lacépède 1799. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 26:271-282.
- STODDART D.M. (1971) Breeding and survival in a population of water voles. *J. Anim. Ecol.* 40:487-494.
- STODDART D.M. (1972) The lateral scent organs of Arvicola terrestris (Rodentia, Microtinae). *J. Zool., Lond.* 166:49-54.
- STODDART D.M. (1974) The role of odor in the social biology of small mammals. In: *Pheromone* (Birch M.C., ed). North Holland Publ. Co., Amsterdam, 297-315.
- STODDART D.M. (1977) Two hypotheses supporting the social function of odorous excretion of some old world

- rodents. In: Chemical signals in vertebrates (Müller-Schwarze D., Mozell M.M. eds.), Plenum Press, New-York, 333-355.
- STODDART D.M. (1980) The ecology of vertebrate olfaction. Chapman & Hall, London and New-York.
- STODDART D.M., APLIN R.T. & WOOD M.J. (1975) Evidence for social differences in the flank organ secretion of Arvicola terrestris (Rodentia, Microtinae). J. Zool., Lond. 177:529-540.
- TAITT M.J. (1985) Cycles and annual fluctuations: Microtus townsendii and Peromyscus maniculatus. Acta Zool. Fenn. 173:41-42.
- TAITT M.J. & KREBS C.J. (1981) The effect of extra food on small rodent population: II. Voles (Microtus townsendii). J. Anim. Ecol. 50:125-137.
- TAITT M.J. & KREBS C.J. (1983) Predation, cover, and food manipulation during a spring decline of Microtus townsendii. J. Anim. Ecol. 52:837-848.
- TAITT M.J. & KREBS C.J. (1985) Population dynamics and cycles. In: Biology of new world Microtus (Tamarin R.H., ed.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 8, 567-620.
- TAMARIN R.H. (1977) Dispersal in island and mainland voles. Ecology 58:1044-1054.
- TAMARIN R.H. (1978a) Demography of the beach vole (Microtus breweri) and the meadow vole (Microtus pennsylvanicus) in southeastern Massachusetts. Ecology 58:1310-1321.
- TAMARIN R.H. (1978b) A defense of single factor models of population regulation. In: Population of small mammals under natural conditions (Snyder D.P., ed), Pymatuning Lab. Ecol. Spec. Publ. No 5, 159-162.
- TAMARIN R.H. (1978c) Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice. Am. Nat. 112:545-555.
- TAMARIN R.H. (1980) Dispersal and population regulation in rodents. In : Biosocial mechanisms of population regulation (Cohen M.N., Malpass R.S. & Klein H.G., eds), Yale Univ. Press, New Haven & London, 117-134.
- TAMARIN R.H. (1983) Animal population regulation through behavioural interactions. In: Advances in the study of mammalian behavior (Eisenberg J.F. & Kleimann D.G., eds), Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No 7, 698-720.

- TAMARIN R.H. (1984) Body mass as a criterion of dispersal in voles: a critique. *J. Mammal.* 65:691-692.
- TAMARIN R.H. (1985) Intrinsic mechanisms of population regulation in microtine rodents. *Acta Zool. Fenn.* 173:19-22.
- TAMARIN R.H., REICH L.M. & MOYER C.A. (1984) Meadow vole cycles within fences. *Can J. Zool.* 62:1796-1804.
- TEIVAINEN T., JUKOLA-SULONEN E.L. & MAENPAAE E. (1986) The effect of ground-vegetation suppression using herbicide on the field vole, *Microtus agrestis* (L.) population. *Folia For. (Helsinki)* No 651:19 pp. (In Finnish, English summary).
- THOMPSON W.R. (1929) On natural control. *Parasitology* 21:269-281.
- TYNDALE-BISCOE C.H. (1979) Ecology of small marsupials. In: *Ecology of small mammals* (Stoddart D.M. ed), Chapman & Hall, London, 343-379.
- TO L.P. & TAMARIN R.H. (1977) The relation of population density and adrenal weight in cycling and non-cycling voles (*Microtus*). *Ecology* 58:928-934.
- UVAROV B.P. (1931) Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 79:1-247.
- VARSHAVSKY S.N. (1937) Regularities of seasonal migrations in mouse-like rodents. *Zool Zh.* 16:362-392. (In Russian, English summary)
- VERHULST P.F. (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10:113-121.
- VERNER L. (1979) The significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*. Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. Illinois, Urbana.
- VERNER L. & GETZ L.L. (1985) Significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.* 66:338-347.
- VILLA A. (1982) Etude des fluctuations de populations de campagnols *Arvicola terrestris* (L.) (Mammalia, Rodentia). Travail de séminaire, IZEA, Univ. Lausanne.
- VOLTERRA V. (1926) Variazione e fluttuazioni del numero

- d'individui in specie animali conviventi. Mem. Acad. Nazionale Lincei (Ser. 6) 2:31-113.
- VRTIS V. (1930a) Glandular organ on the flanks of the water rat, their development and changes during breeding season. Biol. Spis. Acad. Vet. Brno 9:1-51.
- VRTIS V. (1930b) Ueber die s.g. Seitendrüsen der Wasseratte (Arvicola) und des Hamsters (Cricetus). Archo. Zool. Ital. 16:790-795.
- VRTIS V. (1930c) Glandular organ on the flanks of the Hamster Cricetus cricetus (L.). Biol. Spis. Acad. Brno 9:13-14.
- WALTER H. (1979) The vegetation of earth. Springer Verlag, Heidelberg.
- WATSON A. & MOSS R. (1970) Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In: Animal Population limitation in relation to their food resources (Watson A., ed.), Blackwell, Oxford, 167-149.
- WATSON A. & MOSS R. (1972) A current model of population dynamics in the red grouse. Proc. 15th Int. Ornith. Cong., 134-149.
- WHITE T.C.R. (1978) The importance of relative shortage of food in animal ecology. Oecologia (Berl.) 33:71-86.
- WIELAND H. (1973) Beiträge zur Biologie und zum Massenwechsel der grossen Wühlmaus (Arvicola terrestris L.) Zool. Jb. (Syst.) 100:351-428.
- WIJNGAARDEN Van, A. (1954) Biologie en bestrijding van de Woelrat, Arvicola terrestris L. in Nederland. Meded. No 123 Plziektenk. Dienst. Wageningen.
- WIJNGGARDEN Van, A. (1960) The population dynamics of four confined populations of the continental vole Microtus arvalis (Pallas). Versl. Landbouwk. Onderz. 66:1-28.
- WILSON E.O. (1975) Sociobiology. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- WINCKLE Van W. (1975) Comparison of several probabilistic home-range models. J. Wildl. Mgmt. 39:118-123.
- WOLFF J.O. (1985) Behaviour. In: Biology of new world Microtus (Tamarin R.H., ed). Spec. Publ. Amer. Soc. of Mammal. No 8, 340-366.
- WOODALL F.F. (1978) Aspects of the ecology and nutrition of

the water vole Arvicola terrestris L. Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. of Oxford.

WOODALL P.F. (1982) An index of male fecundity in live Water vole (Arvicola terrestris). J. Zool., Lond. 197:292-295.

WYNNE-EDWARDS V.C. (1962) Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, Edinburgh.

YERGES R.U. (1953) Home range, territoriality and population dynamics of the chipmunk in Central New York. J. Mammal. 34:448-458.