N° ordre : 1089 Année 2005

THÈSE

Présentée à

L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
UFR SCIENCES ET TECHNIQUES

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
Spécialité : Sciences de la Vie
Ecole Doctorale Homme Environnement Santé

Par

Céline MORILHAT

Née le 14/07/1975 à Belfort (90)

INFLUENCE DU SYSTÈME SOL – VÉGÉTATION – PRATIQUES AGRICOLES DES PRAIRIES FRANC - COMTOISES SUR LA DYNAMIQUE DE POPULATION DE LA FORME FOUISSEUSE DU CAMPAGNOL TERRESTRE (*ARVICOLA TERRESTRIS SCHERMAN* SHAW, 1801).

LABORATOIRE DE BIOLOGIE ENVIRONNEMENTALE (EA 3184 - UC INRA)

Soutenue le 9 Novembre 2005 à Besançon devant la commission d'examen :

Alexandre BUTTLER (Professeur, EPFL Lausanne)	Rapporteur
Alain BUTET (Directeur de Recherches, CNRS Rennes)	Rapporteur
Pierre DELATTRE (Directeur de Recherches, INRA Montpellier)	Examinateur
Pierre-Marie BADOT (Professeur, Université de Franche-Comté)	Examinateur
Patrick GIRAUDOUX (Professeur, Université de Franche-Comté)	Directeur de thèse
Nadine BERNARD (MCF, Université de Franche-Comté)	Codirecteur de thèse

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ici ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de cette thèse. Que celles qui auraient pu être oubliées veuillent bien m'en excuser.

Je remercie en premier lieu Patrick Giraudoux, qui a dirigé ce travail, en mettant à ma disposition tous les moyens humains, matériels et financiers nécessaires à son bon déroulement.

Aucun remerciement ne saurait être à la hauteur de toute l'aide et de tout le soutien que Nadine Bernard m'a apportés en co-dirigeant cette thèse. Je lui en serai toujours reconnaissante.

Je remercie tout particulièrement :

- Alexandre Buttler et Alain Butet, pour le temps qu'ils m'ont consacré en acceptant de rapporter ce travail.

- Pierre-Marie Badot, pour m'avoir accueillie au sein du LBE, à l'époque où ces initiales signifiaient encore Laboratoire de Biologie et Ecophysiologie, et pour avoir accepté de présider mon jury de thèse.

- Pierre Delattre et les autres membres de mon comité de pilotage de thèse : Jean-Paul Garel (INRA Marcenat), Dominique Orth (ENITA Clermont-Ferrand), Jean-Christophe Foltête (UFC Thema), Eric Lucot (UFC LBE), Aimé Schmitt (UFC LBE), Thierry Tatoni (IMEP Marseille), Pierre-Marie Badot, pour leurs critiques et leurs conseils qui m'ont permis de tester régulièrement la faisabilité de mon projet et de le recadrer.

Un grand merci également :

- à tous les partenaires du Programme d'Actions contre le Campagnol en Franche-Comté, et notamment Denis Truchetet et Philippe Guillemard du Service Régional de la Protection des Végétaux ; Marilyne Fontanier, Alexis Leclerc, Céline Pagniez, Sophie Bagnoud, Didier Perreal, Régis Defaut, Séverine Favre, Aline Berne, Matthias Curreaux de la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles, pour la facilitation du travail de terrain et les échanges de données.

- aux agriculteurs pour leur accueil et les informations communiquées : Louis et Brigitte Genre, Dominique Salomon, Camille et Roland Tyrode, Emmanuel Dhote, les frères Descourvières, les membres de la ZELAC…

- à Karine Berthier et Jeff Cosson (CBGP, INRA Montpellier), pour les bons moments passés dans les bars bisontins, montpelliérains, souillotins, peseutins...

- à Arsène Letoublon de l'Association « Chez Mimi », pour son aide sur la « mission Mouthe ».
à Bernard Jeangros et Eric Mosimann (RAC Changins) pour les conseils méthodologiques.

- au cinéaste Jean-Pierre Riffet, pour ma première expérience de figurant auprès d'une star comme *Arvicola terrestris.*

- à Christiane Grillier, auprès de qui j'ai beaucoup appris dans l'organisation de colloques et à Catherine Delabre, qui a eu la patience de m'expliquer quelques subtilités financières.

- à Laurent Magi, qui a été un maître dans l'art de valoriser des compétences.

- à mes « compagnons de route » : Stef, Hung, Sophie, Gaëlle, Flo, Jean-Mat, Jeff, Sandrine, Hélène mais aussi Anne, Ali, Fred, Anne-Laure, Olivier, Dave, Laurence, Estelle…

- aux collègues du LBE auprès desquels il m'a été agréable de travailler pendant ces 5 dernières années, et notamment Renaud, qui m'a appris à « aider la science dans la joie » ; Michael, Francis et Thomas, pour leurs conseils et leurs encouragements ; mais aussi Marie-Jo, Françoise, Brigitte, Christiane, Dom, les 2 Jean-Claude, Daniel, Jérôme, Geneviève, Nadia, Claudine…

- aux étudiants et contractuels que j'ai encadrés : Manue, Céline, Florie, Anne-Sophie, Caroline, Floriane, Gregory pour le bon boulot qu'ils ont fait. Je leur souhaite toute la réussite qu'ils méritent.

- à Luc, pour avoir relu ma thèse et prêté son salon pour des réunions de travail estivales.

- à mes parents, Simone et Albert, pour m'avoir toujours soutenue dans mes choix professionnels et personnels ; à mon frère Doudou, pour ses moqueries incessantes (…) ; et le reste de ma famille, pour son soutien.

- à mes potes : Tiff, Tomtom, Blinde, Tchiche, Da, CC, Tetelle, Nad, Rosy, Ya, Nicoze, Neness, Fobs… mais aussi Angèle, Minoche, Steph, Manue et Mag, qui ont été d'un grand réconfort et qui m'ont permis de garder le sens des réalités…

- à Santos et Peps, pour n'avoir pas eu le temps de relire mon manuscrit comme gentiment proposé ;-)

- et enfin, à Grande, mon amie, pour tout et plus encore, et à Antoine, mon mari, pour sa patience et ses impatiences !

Cette étude a reçu, dans le cadre du Programme d'Actions contre le Campagnol (2000-2006), le soutien financier du Conseil Régional de Franche-Comté, dont je remercie plus particulièrement Michel Halliez et Joëlle Carnigno.

SOMMAIRE

SOMMAIRE *1*

ABRÉVIATIONS *5*

1. INTRODUCTION *7*

1.1. Dynamiques de population de micromammifères **7**
1.1.1. Typologies de dynamique et hypothèses explicatives 8
1.1.2. Influence de l'évolution de l'agriculture sur les dynamiques de population de micromammifère en Europe tempérée 11
1.1.3. Dynamique de population de campagnol terrestre en France 13
1.1.3.1. Caractéristiques reproductives 13
1.1.3.2. Vague de pullulation 13
1.1.3.3. Contexte agronomique franc-comtois 15
1.1.3.4. Conséquences socio-économiques des pullulations de campagnol terrestre en Franche-Comté 15
1.1.3.5. Facteurs de régulation des populations : état des connaissances 16

1.2. Interactions entre micromammifères et Système Sol – Végétation – Pratiques agricoles (SSVP) **18**
1.2.1. Interactions entre micromammifères et végétation 18
1.2.1.1. Quantité et disponibilité de la ressource nutritive végétale 19
1.2.1.2. Qualité de la ressource nutritive végétale 19
1.2.1.3. Structure du couvert végétal 20
1.2.2. Interactions entre micromammifères et sol 20
1.2.3. Interactions entre micromammifères et pratiques agricoles 21
1.2.4. Interactions entre campagnol terrestre et SSVP dans les prairies franc-comtoises 22

1.3. Problématique et objectifs **24**

1.4. Organisation du mémoire **27**

2. PREMIÈRE PARTIE : suivi des populations de campagnol terrestre à l'échelle parcellaire *28*

2.1. Sélection des parcelles d'étude **28**

2.2. Méthode indiciaire d'estimation des densités relatives de campagnol terrestre **31**

3. DEUXIÈME PARTIE : influence des populations de taupe et de campagnol des champs sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire *34*

3.1. Questions **34**

3.2. Matériel et Méthodes **34**
3.2.1. Sélection des parcelles d'étude 34
3.2.2. Estimation des densités relatives de micromammifère 34
3.2.3. Analyse des données 35

3.3. Résultats **36**
3.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* 36
3.3.2. Typologie des cinétiques des populations de *T. europaeae* et de *M. arvalis* 37
3.3.3. Relation entre les densités relatives de *T. europaeae* et de *M. arvalis* et les cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* 39

3.4. Discussion **40**

4. TROISIÈME PARTIE : influence du contexte paysager sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire 45

4.1. Questions 45

4.2. Matériel et Méthodes 45
4.2.1. Sélection des sites d'étude 45
4.2.2. Caractérisation du contexte paysager 45
4.2.3. Analyse des données 46

4.3. Résultats 47
4.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* 47
4.3.2. Influence du contexte paysager immédiat (rayon 1 km) 48
4.3.2.1. Ordination des parcelles d'étude en fonction des métriques paysagères calculées dans un rayon de 1 km 48
4.3.2.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et métriques paysagères 1 km 49
4.3.2.3. Relation entre populations de *T. europaea* et *M. arvalis* et métriques paysagères 1 km 51
4.3.3. Influence du contexte paysager sectoriel (rayon 5 km) 52
4.3.3.1. Ordination des parcelles d'étude en fonction des métriques paysagères calculées dans un rayon de 5 km 52
4.3.3.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et métriques paysagères 5 km 53
4.3.3.3. Relation entre populations de *T. europaea* et *M. arvalis* et métriques paysagères 5 km 55

4.4. Discussion 56

5. QUATRIÈME PARTIE : influence des caractéristiques de la végétation sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire 61

5.1. Questions 61

5.2. Détermination de la composition en espèces végétales 61
5.2.1. Matériel et Méthodes 61
5.2.1.1. Sélection des parcelles d'étude 61
5.2.1.2. Détermination des Fréquences d'Occurrence d'Espèces végétales par Placette 62
5.2.1.3. Analyse des données 63
5.2.2. Résultats 63
5.2.3. Discussion 64

5.3. Détermination de la composition en Groupes Fonctionnels Végétaux (GFV) 65
5.3.1. Matériel et Méthodes 65
5.3.1.1. Sélection des parcelles d'étude 65
5.3.1.2. Caractérisation des Traits d'Histoire de Vie des espèces végétales 65
5.3.1.3. Analyse des données 67
5.3.2. Résultats 68
5.3.2.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* 68
5.3.2.2. Ordination des parcelles d'étude en fonction des variables végétation 69
5.3.2.3. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et variables végétation 70
5.3.2.4. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables végétation 72
5.3.3. Discussion 72

5.4. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV) 76
5.4.1. Suivi saisonnier de 2003 : étude de l'influence de la dynamique de croissance de l'herbe 77
5.4.1.1. Matériel et Méthodes 77
5.4.1.1.1. Sélection des sites d'étude 77
5.4.1.1.2. Estimation des densités relatives saisonnières de micromammifère 77
5.4.1.1.3. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV) 77
5.4.1.1.4. Analyse des données 79
5.4.1.2. Résultats 81

5.4.1.2.1. Relations entre cinétique de croissance annuelle de l'herbe et dynamique des populations de micromammifère ... 81
5.4.1.2.2. Relations entre HCV saisonnière et DR saisonnières de micromammifère ... 81
5.4.2. Etude ponctuelle de 2004 : étude de l'influence de la Hauteur – Compacité de la Végétation (HCV) des bordures parcellaires ... 82
5.4.2.1. Matériel et Méthodes ... 83
5.4.2.1.1. Sélection des sites d'étude ... 83
5.4.2.1.2. Estimation des densités relatives de micromammifère ... 84
5.4.2.1.3. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV) ... 84
5.4.2.1.4. Analyse des données ... 85
5.4.2.2. Résultats ... 86
5.4.2.2.1. Echelle inter parcellaire ... 86
5.4.2.2.1.1. Comparaison des densités relatives de micromammifère dans les deux types de parcelles (avec / sans bordure) ... 86
5.4.2.2.1.2. Relation entre HCV et densités relatives de micromammifère ... 86
5.4.2.2.2. Echelle intra parcellaire : parcelles avec bordure ... 86
5.4.2.2.2.1. Comparaison des densités relatives de micromammifère dans la partie fauchée et dans la bordure des parcelles ... 86
5.4.2.2.2.2. Relation entre HCV et densités relatives de micromammifère ... 86
5.4.3. Discussion ... 88

6. CINQUIÈME PARTIE : influence du mode d'exploitation agricole sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire ... 95

6.1. Questions ... 95

6.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et variables pratiques agricoles ... 95

6.3. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables pratiques agricoles 126
6.3.1. Suivi à long terme 2001-2004 ... 126
6.3.1.1. Matériel et Méthodes ... 126
6.3.1.1.1. Sélection des sites d'étude ... 126
6.3.1.1.2. Analyse des données ... 126
6.3.1.2. Résultats ... 126
6.3.2. Etude ponctuelle de 2003 : étude de l'influence du pâturage et du travail du sol ... 127
6.3.2.1. Matériel et Méthodes ... 127
6.3.2.1.1. Sélection des sites d'étude ... 127
6.4.2.1.2. Estimation des densités relatives de micromammifère ... 128
6.4.2.1.3. Analyses des données ... 128
6.3.1.2. Résultats ... 128
6.3.1.2.1. Effet du pâturage sur les populations de *T. europaea* et de *M. arvalis* ... 128
6.3.1.2.2. Effet du travail du sol sur les populations de *T. europaea* et de *M. arvalis* ... 128
6.3.3. Discussion ... 129

7. SIXIÈME PARTIE : influence des caractéristiques pédologiques sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire ... 133

7.1. Questions ... 133

7.2. Matériel et Méthodes ... 133
7.2.1. Sélection des sites d'étude ... 133
7.2.2. Analyses pédologiques ... 134
7.2.3. Analyse des données ... 136

7.3. Résultats ... 137
7.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* ... 137
7.3.2. Ordination des parcelles d'étude en fonction des caractéristiques pédologiques ... 137
7.3.3. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et caractéristiques pédologiques ... 138

7.3.4. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables pédologiques 141
7.3.5. Etude ponctuelle de l'automne 2003 141

7.4. Discussion..... 142

8. SEPTIÈME PARTIE : SYNTHÈSE et PERSPECTIVES..... 146

9. LISTES DES TABLEAUX ET FIGURES..... 153

Liste des Tableaux..... 153

Liste des Figures..... 155

10. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 157

11. ANNEXES..... 176

ABRÉVIATIONS

ACM : Analyse en Composantes Multiples

ACP : Analyse en Composantes Principales

ACPVI : Analyse en Composantes Principales sur Variables Instrumentales

ACR : Analyse Canonique de Redondance

AFNOR : Association Française de Normalisation

AOC : Appellation d'Origine Contrôlée

A. terrestris : Arvicola terrestris

CLC : CORINE Land - Cover

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique

DR : Densité Relative

DRAF : Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt

ENITA : Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles

FOEP : Fréquence d'Occurrence d'Espèce par Placette

FREDON : Fédération RÉgionale de Défense contre les Organismes Nuisibles

GFV : Groupes Fonctionnels Végétaux

GPS : Géoréférencement Par Satellites

ha : hectare

HCV : Hauteur - Compacité de la Végétation

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

ITCF : Institut Technique des Céréales et des Fourrages

M. arvalis : Microtus arvalis

LC : Latence Communale

LP : Latence Parcellaire

MAE : Mesures Agri - Environnementales

PAC : Politique Agricole Commune

PHAE : Prime Herbagère Agri - Environnementale

PMSEE : Prime de Maintien du Système d'Elevage Extensif

RAC : Station fédérale de Recherches Agronomiques de Changins (CH)

RDA : Redundancy Analysis

RGA : Recensement Général de l'Agriculture

SAU : Surface Agricole Utile

SIG : Système d'Information Géographique

SRPV : Service Régional de la Protection des Végétaux

SSVP : Système Sol – Végétation - Pratiques agricoles

STH : Surface Toujours en Herbe

T. europaea : Talpa europaea

THV : Traits d'Histoire de Vie

UE : Union Européenne

UTP: Unité Topographique Parcellaire

1. INTRODUCTION

Parmi les nombreuses définitions de l'écologie rencontrées dans la littérature scientifique, l'une d'elles spécifie que « l'écologie peut être définie comme une tentative scientifique d'expliquer la distribution et l'abondance des espèces dans l'espace et le temps, par l'étude des environnements des individus dans les populations naturelles ». C'est notamment la définition employée par Lindström *et al.* (2001) dans une revue sur les fluctuations périodiques d'abondance de populations de micromammifère. De telles dynamiques ont été observées dans des populations appartenant à des groupes systématiques aussi divers que les végétaux, les protozoaires, les crustacés, les insectes et les vertébrés supérieurs (Saucy, 1988).

1.1. Dynamiques de population de micromammifères

Les micromammifères ont toujours suscité beaucoup d'intérêt, en raison de leur commensalisme avec l'espèce humaine. En effet, ils sont les vecteurs de nombreux parasites (*Leptospira* spp., *Trichinella* spp.,…) et virus (virus de Lassa, virus de Hantaan,…) et leur taux de reproduction élevé peut nuire aux activités anthropiques (Meerburg *et al.*, 2004). De nombreuses espèces (campagnols, souris, lièvres, lemmings) peuvent présenter des dynamiques de population cycliques, caractérisées par des fluctuations de densité saisonnières et pluriannuelles (Krebs & Myers, 1974). Ces fluctuations se décomposent généralement en quatre phases successives : basse densité, croissance, haute densité et déclin, avec une périodicité variable entre 2 pics de pullulation (Elton, 1924; Krebs & Myers, 1974; Taitt & Krebs, 1985). Ces dynamiques de population peuvent provoquer des dégâts considérables dans les zones agricoles (Singleton *et al.*, 2001) et sylvicoles (Teivainen, 1979) et peuvent favoriser la transmission de pathogènes, entraînant des maladies plus ou moins graves chez l'homme (Gratz, 1994 ; Gratz, 1997 ; Delattre *et al.,* 1999a).

1.1.1. Typologies de dynamique et hypothèses explicatives

« Pourquoi certaines populations de micromammifère présentent des fluctuations de densité pluriannuelles cycliques, alors que d'autres connaissent des pullulations irrégulières, et que d'autres encore sont relativement stables dans le temps ? » est une des questions récurrentes de l'écologie des populations (Korpimaki *et al.*, 2004). Depuis les observations de Elton (1924), les chercheurs ont mis à jour une grande diversité de dynamiques de population et ont émis de nombreuses hypothèses explicatives (Batzli, 1992; Butet & Spitz, 2001; Hansson, 2002; Lindstrom *et al.*, 2001 ; Korpimaki *et al.*, 2004). Différentes théories ont été proposées et les facteurs généralement mis en cause sont les propriétés intrinsèques des populations et leurs interactions trophiques sous la dépendance de facteurs extrinsèques tels que le climat, l'offre en nourriture, les maladies et la prédation.

Le but de ce chapitre n'est pas de décrire les possibles causes des cycles de population de micromammifère mais de présenter les différentes dynamiques de population observées et leurs principales caractéristiques (Tableau 1), ainsi que les principaux facteurs mis en cause dans les hypothèses explicatives (Figure 1).

Tableau 1. Présentation des principaux types de dynamique de population de micromammifère (adapté de Hansson, 2002 et Korpimaki *et al.*, 2004).

Type de dynamique	Facteur d'amplitude	Périodicité (années)	Localisation géographique	Extension spatiale (km)	Références bibliographiques
Stable	< 10	irrégulier	régions tempérées	majorité des habitats tempérés	Yoccoz & Mesnager, 1998
Dépendante du climat et de la ressource	de 10 à 100	de 6 à 9	forêts de feuillus, déserts, décharges	de n × 10 m à n × 2000 km	Pucek *et al.* , 1993
Cyclique	de 100 à 1000	de 3 à 5	paysages homogènes sub-arctiques et boréaux	n × 2000 km	Henttonen *et al.* , 1987 Hansson, 1999
Vague voyageuse	de10 à 1000	de 3 à 6	forêts arctiques et boréales, régions tempérées	de n × 50 km à n × 100 km	Teivanen, 1979 Delattre *et al.* , 1996 Giraudoux *et al.* , 1997 Fichet-Calvet *et al.* , 2000 Lambin *et al.* , 1998

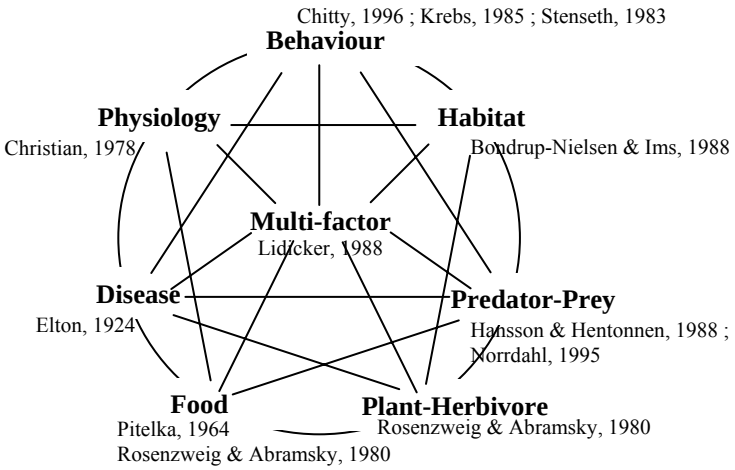


Figure 1. Présentation des interactions entre les principaux facteurs mis en cause dans les hypothèses explicatives par les auteurs ayant étudié les dynamiques de population de micromammifère (adapté de Lindstrom *et al.*, 2001 et Korpimaki *et al.*, 2004).

La Figure 1 est issue d'une synthèse d'articles, qui ne permet pas de conclure à une seule cause responsable des cycles de population, en raison des interactions possibles entre les facteurs de régulation. Par exemple, les parasites et les maladies peuvent rendre des individus sous-alimentés plus vulnérables à la prédation (Korpimaki *et al.*, 2004). De plus, les résultats concernant une espèce sont difficilement extrapolables à une autre (Korpimaki *et al.*, 2004). En effet, l'amplitude des fluctuations dépend de l'espèce de rongeur considérée mais aussi de la localisation géographique du phénomène observé (Duhamel *et al.*, 2000 ; Saucy, 1988). Les différentes espèces de micromammifère occupent des environnements très différents et des réseaux trophiques complexes (impliquant ressources, compétiteurs et prédateurs). Dans les écosystèmes arctiques et boréaux, relativement homogènes, les dynamiques de populations cycliques sont principalement expliquées par la prédation (Norrdahl, 1995 ; Korpimaki et Krebs, 1996 ; Gilg *et al.*, 2003). Dans les écosystèmes plus complexes d'Europe tempérée (Europe centrale et de l'Ouest), les cycles de population ne semblent pas être causés par un seul facteur (Hudson & Bjornstad, 2003) mais pourraient être expliqués par plusieurs facteurs de régulation hiérarchisés dans l'espace et le temps (Lidicker, 2002 ; Fedriani *et al.*, 2002 ; Hansson, 2002). La nature et l'évolution de la modalité cyclique des populations de micromammifère en milieu tempéré seraient donc gouvernées par l'action combinée de deux types de force :

- **les forces ascendantes ou forces « bottom-up »** : les caractéristiques intrinsèques des individus ainsi que les niveaux trophiques inférieurs (sol, végétation) auraient une action sur le potentiel reproducteur et conditionneraient ainsi les phases de croissance des populations.

- **les forces descendantes ou forces « top-down » :** les facteurs tels que prédation, parasitisme, maladies et facteurs sociaux agiraient sur la dispersion et la mortalité des individus et initieraient ainsi les phases de déclin des cycles de population.

La Figure 2 est un récapitulatif des principaux facteurs agissant sur la dynamique saisonnière et pluriannuelle des populations de rongeur.

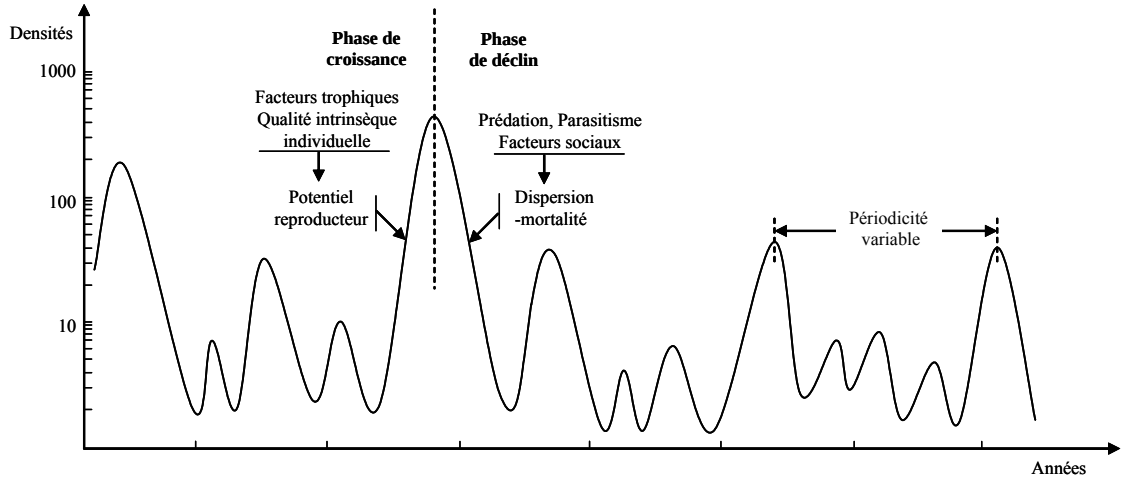


Figure 2. Nature et évolution de la modalité cyclique des populations de rongeur (adapté de Butet et Spitz, 2001).

Toutefois, quelque soit l'écosystème, il semblerait que la productivité primaire des habitats soit le facteur clef pour déterminer si les populations de micromammifère sont davantage influencées par les forces ascendantes (« bottom-up ») ou par les forces descendantes (« top-down ») (Ekerholm *et al.*, 2004 ; Jedrzejewski & Jedrzejewska, 1996 ; Oksanen *et al.*, 1999 ; Korpimaki *et al.*, 2004).

1.1.2. Influence de l'évolution de l'agriculture sur les dynamiques de population de micromammifère en Europe tempérée

Les petits mammifères font partie intégrante des écosystèmes agricoles (ou agrosystèmes) (Freemark, 1995), qui constituent le mode d'occupation du sol (prairies, pâtures, cultures) majoritaire en Europe (Robinson & Sutherland, 2002). Ils représentent aussi les espèces d'animaux vertébrés responsables des dégâts les plus importants pour l'agriculture en Europe Centrale (Myllymäki, 1977). Certaines pratiques agricoles peuvent influencer positivement les populations de rongeurs, alors que d'autres leurs sont défavorables (Jacob, 2003) (cf. chapitre **2.**).

Après la Seconde Guerre Mondiale, la politique agricole au sein des pays de l'Union Européenne (UE) a encouragé l'intensification de l'agriculture pour une autosuffisance dans la production des ressources alimentaires (Marriott, 2004). Cette intensification a progressivement conduit à une séparation géographique des systèmes spécialisés dans la culture (monocultures de céréales ou de légumineuses[*]) et le pastoralisme (élevage carné ou laitier). Au cours des années 60, la mécanisation a entraîné une homogénéisation des paysages régionaux, avec l'augmentation de la taille des champs et la suppression des haies et des talus pour permettre une utilisation plus efficace des engins agricoles volumineux et réduire ainsi les coûts de production par hectare (Roschewitz *et al.*, 2005). Les exploitations agricoles ont aussi diminué en nombre et en main d'œuvre mais ont augmenté en surface (+ 33 % de 1975 à 1995) (Poiret, 2005). Parallèlement, l'utilisation accrue de fertilisants azotés (+ 41 % de 1970 à 1994) (Poiret, 2005) et de pesticides a permis une augmentation considérable des rendements mais a aussi conduit à une surproduction par rapport au marché mondial. De plus, les années 80 ont été marquées par la prise de conscience des problèmes environnementaux engendrés par les changements dans l'agriculture européenne (Robinson & Sutherland, 2002 ; Roschewitz *et al.*, 2005). Dans les années 90, la Politique Agricole Commune (PAC) a donc initié des réformes, avec notamment la mise en place en 1992 de la Prime de Maintien du Système d'Elevage Extensif (PMSEE). A partir de l'an 2000, cette aide structurelle a été convertie en aide surfacique (Prime Herbagère Agri-Environnementale

[*] Légumineuses : désigne une famille végétale. Est aussi désignée par le terme «fabacées » et « papillonnacées ».

PHAE) par les Mesures Agri - Environnementales (MAE) pour contrer les problèmes écologiques engendrés par la course à l'agrandissement des exploitations agricoles.

Outre les problèmes de pollution environnementale, les évolutions de l'agriculture au cours du siècle dernier ont eu comme conséquence une perte de la biodiversité faunistique et floristique (Jacob & Halle, 2001). En effet, les changements paysagers dus à l'intensification des pratiques agricoles ont affecté la dynamique des populations animales et végétales dans les processus fondamentaux de migration et de colonisation (Giraudoux *et al*., 1997 ; Hanski, 1999 ; Alard & Poudevigne, 1997). A travers l'Europe, des déclins de populations d'oiseaux et d'arthropodes inféodés aux paysages agricoles ont été observés (Crick *et al.*, 1998 ; Aebischer & Potts, 1990 ; Hald, 1999). Ces déclins ont été mis en parallèle avec les changements majeurs de conduite des exploitations agricoles qui ont abouti à d'importantes modifications dans la structure et la composition des habitats (Rands, 1985 ; Robertson & Berg, 1992 ; Broyer, 1988 & 1994 ; Tucker & Heath, 1994). Les plantes des moissons et des prairies n'ont pas non plus échappé à cette baisse de la biodiversité (Haas & Streibig, 1982 ; Green, 1990; Broyer, 1988 & 1994 ; Daudon, 1992 ; Grévilliot & Muller, 1996). Par exemples, l'augmentation de la fertilisation aboutit à une eutrophisation des milieux entraînant une disparition des espèces végétales oligotrophes ; l'augmentation du taux de renouvellement de la prairie par le travail du sol et le semis cause des difficultés de survie pour certaines espèces vivaces ; le chaulage du sol fait disparaître les espèces calcifuges ; la fauche précoce empêche la reproduction des plantes thérophytes et des espèces à fructification "tardive".

Parallèlement, les évolutions de l'agriculture ont pu favoriser les pullulations de certaines espèces d'insectes et de micromammifères, en augmentant la proportion d'habitats optimaux dans le paysage. De plus, au cours des dernières décennies, des pratiques encouragées par les MAE (prairies extensives, pâturage modéré, zones de « compensation écologique » comme les bordures enherbées), en agissant positivement sur la biodiversité, ont pu aussi créer des conditions favorables pour les espèces pullulantes (Briner *et al.*, 2005), telles que les micromammifères (Jacob & Halle, 2001).

1.1.3. Dynamique de population de campagnol terrestre en France

Le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) est un petit mammifère qui colonise les plantations d'arbres, les vergers, mais surtout les milieux herbacés comme les parcs, les pelouses et notamment les prairies. Il vit dans des réseaux de galeries souterraines. Il se nourrit principalement d'organes végétaux hypogés (racines, bulbes, rhizomes), dont il accumule des réserves dans des terriers en prévision de l'hiver. Les prairies permanentes d'altitude constituent l'habitat optimal du campagnol terrestre. En France, il est présent dans les régions de moyenne montagne, comme en Franche-Comté, Auvergne, Limousin, Savoie, Pyrénées et Champagne-Ardenne.

1.1.3.1. Caractéristiques reproductives

Le campagnol terrestre, comme la plupart des rongeurs, est une espèce dotée d'un fort potentiel reproducteur. Une femelle peut avoir 3 à 8 portées par an, à raison de 3 à 8 individus chacune. La gestation dure 3 semaines et la maturité sexuelle est atteinte en seulement 8 à 9 semaines. La reproduction a lieu de février à octobre mais est également possible pendant les mois d'hiver (Meylan & Airoldi, 1975), au cours desquels une épaisse couche de neige peut constituer une protection efficace contre le froid et les prédateurs.

Les populations de campagnol terrestre peuvent être à l'origine d'importantes pullulations, pendant lesquelles elles atteignent des moyennes de 500 individus par hectare, avec parfois plus de 1000 campagnols par hectare (Delattre *et al.*, 1999b).

1.1.3.2. Vague de pullulation

Les prairies du Jura et du Massif Central connaissent des pullulations régulières de campagnol terrestre (Giraudoux *et al.*, 1997 ; Fichet-Calvet *et al.,* 2000). Dans le département du Doubs, Giraudoux *et al.,* (1997) ont observé des cycles de population d'environ six années qui peuvent être décomposées en 4 phases successives : basse densité, croissance, haute densité et déclin. Ces cycles s'amorcent dans les communes dites de « démarrage », situées sur le premier plateau du Jura. Les vagues de forte densité se propagent ensuite comme une onde, à une vitesse supérieure à 10 km/an, dans les communes dites de « diffusion », pour s'étendre de proche en proche à l'ensemble du département (Figure 3).

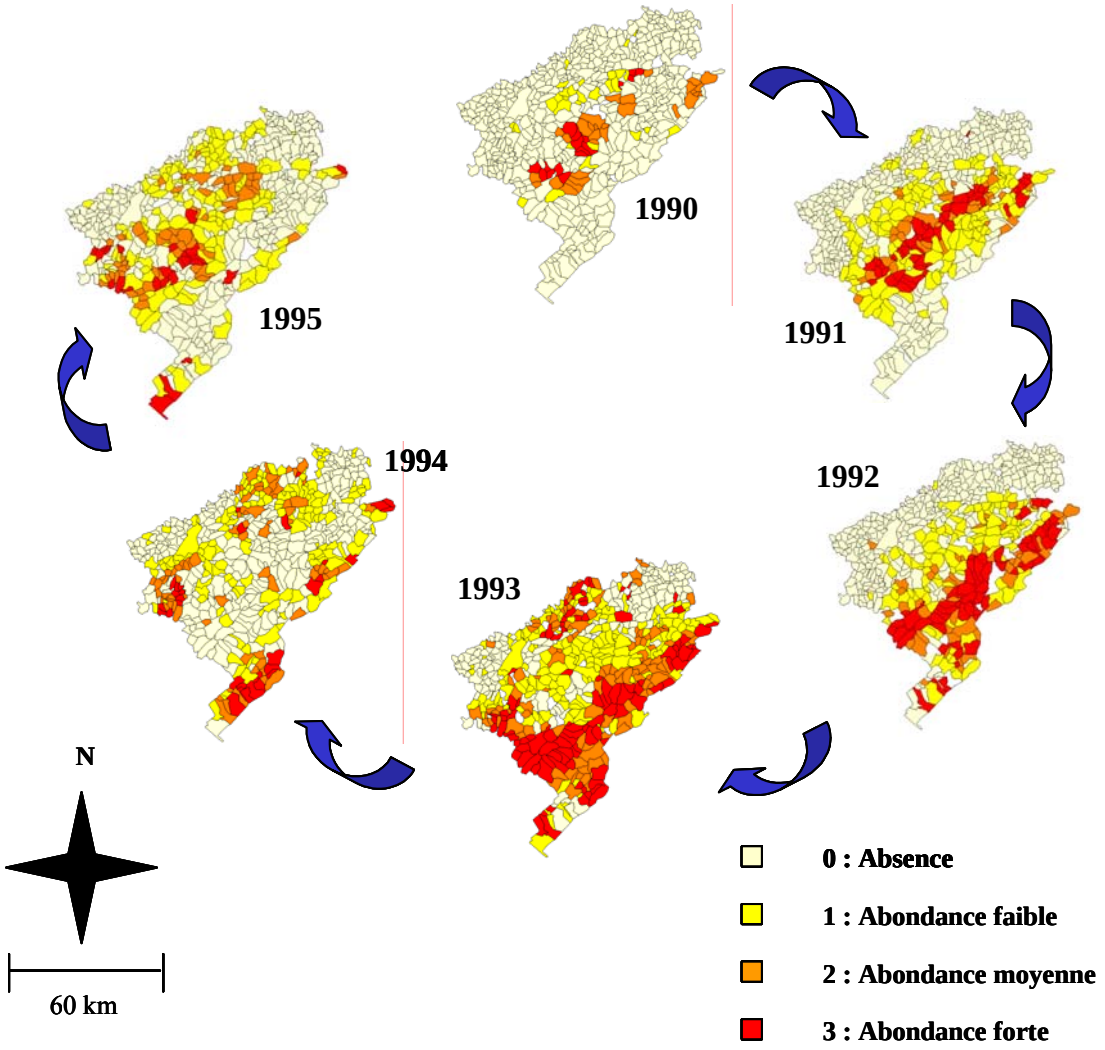


Figure 3. Vague de pullulation des populations de campagnol terrestre dans le département du Doubs (25) (Brischoux *et al*., 2000).

1.1.3.3. Contexte agronomique franc-comtois

En Franche-Comté, depuis une quarantaine d'années, les pullulations de campagnol terrestre sont de plus en plus conséquentes, s'étalant sur des durées de plus en plus longues et concernant des étendues de plus en plus vastes (Delattre *et al.*, 1999b). Ce phénomène coïncide avec des modifications importantes du paysage agricole (Giraudoux *et al.*, 1997). En effet, au cours des années 60, la production agricole des zones d'altitude des départements du Doubs et du Jura s'est spécialisée dans l'élevage de vaches laitières pour la fabrication de fromages d'Appellation d'Origine Contrôlée (AOC) (Comté, Morbier, Mont d'Or, Bleu de Gex). Cette évolution a conduit à la conversion de 80 % des cultures en prairies et pâturages, maintenant l'essentiel de la Surface Agricole Utile (SAU) en prairie permanente (Surface Toujours en Herbe STH) et créant ainsi de vastes espaces homogènes très ouverts. Les chartes d'appellation imposent en effet une alimentation des vaches laitières à base de foin et de regain. De plus, les aides européennes à l'agriculture de montagne limitent de façon drastique le travail mécanique des sols, notamment le labour. Dans le Doubs par exemple, la plupart des communes ont une STH /SAU supérieure à 85 % (Recensement Général de l'Agriculture (RGA), 2000).

1.1.3.4. Conséquences socio-économiques des pullulations de campagnol terrestre en Franche-Comté

Les pullulations de campagnol terrestre engendrent des problèmes agronomiques mais aussi sanitaires et environnementaux. En effet, le campagnol terrestre creuse son réseau de galeries souterraines, en rejetant la terre à la surface du sol, et se nourrit principalement des racines des végétaux. Ses pullulations diminuent ainsi la qualité et la quantité des récoltes de fourrage, entraînant de fortes pertes économiques pour les agriculteurs. Par exemple, en 1998, une année de pic de pullulation, les pertes ont été chiffrées à plus de 38 millions d'euros pour 1 200 exploitations en Franche-Comté par la Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt (DRAF, 1998). D'autre part, le campagnol terrestre étant un des hôtes intermédiaires du parasite *Echinococcus multilocularis* (Houin *et al.*, 1982 ; Rausch, 1995), ses pullulations peuvent faciliter la transmission à l'homme et la propagation de l'échinococcose alvéolaire, maladie mortelle (Delattre *et al.*, 1990 ; Vuitton *et al.*, 1990 ; Delattre *et al.*, 1991 ; Giraudoux, 1991 ; Giraudoux *et al.*, 1996, 2003 ; Viel *et al.*, 1999 ; Raoul *et al.*, 2003 ; Bartholomot *et al*,

2002). En Franche-Comté, 70% des personnes atteintes habitent le département du Doubs et la majorité se situe dans les communes de pullulation (Raoul, 2001).

Les moyens de contrôle des populations de campagnol terrestre mis en oeuvre ont rapidement révélé leurs limites (Delattre, 2002). En effet, le piégeage est difficilement applicable par un agriculteur à l'échelle de son exploitation, car il exige un temps de travail considérable pour la mise en place et le relevé des pièges. Le traitement chimique anticoagulant (bromadiolone) est plus couramment utilisé mais peut entraîner la mort d'animaux non cibles, et notamment de prédateurs du campagnol par intoxication secondaire (Berny *et al.*, 1997 ; Fournier-Chambrillon *et al.*, 2004).

1.1.3.5. Facteurs de régulation des populations : état des connaissances

Afin de proposer des solutions alternatives aux traitements chimique et mécanique, des études ont été mises en place sur les mécanismes de régulation des populations de campagnol terrestre.

Aux échelles régionale et sectorielle, le paysage semble jouer un rôle dans la régulation des populations de campagnol à travers la prédation (Delattre *et al*., 1996).

A l'échelle régionale (n × 50 km *sensu* Blondel, 1995), Giraudoux *et al.* (1997) ont mis en évidence les effets de la composition du paysage. Ces auteurs émettaient l'hypothèse qu'en raison de sa vitesse, la propagation de la vague de pullulation était davantage liée à la diffusion des facteurs de contrôle des populations qu'aux mouvements des individus eux-mêmes. Ils ont montré que les communes sans pullulation étaient caractérisées par un faible ratio (< 15 %) de prairies permanentes contre un taux élevé de terrains labourés.

A l'échelle sectorielle (n × 5 km *sensu* Blondel, 1995), Duhamel *et al.* (2000) ont mis en évidence les effets de la structure du paysage. Ils ont montré que les communes de démarrage étaient constituées d'une majorité (51 %) de paysages ouverts très homogènes, présentant en permanence des densités importantes de campagnol ; alors que les communes de diffusion étaient caractérisées par une grande part de forêts (46 %) et d'habitats fragmentés (12 %) et marquées par des extinctions locales de population de campagnol. Les zones ouvertes peu boisées sont peu propices à la diversité de prédateurs (Pounds, 1978 ; Delattre *et al.*, 1999b) et sont davantage dominées par des prédateurs spécialistes (belette, martre, hermine,…). Les

variations cycliques de densité de population de ces prédateurs suivent celles du campagnol (Anderson & Erlinge, 1977 ; Delattre, 1987 ; Norrdahl, 1995 ; Jedrzejewski & Jedrzejewska, 1996) et, au delà d'un seuil d'équilibre campagnol - prédateur, encore mal connu, la régulation par la prédation est insuffisante et les populations de campagnols augmentent très rapidement. A l'inverse, les habitats hétérogènes sont favorables aux prédateurs généralistes (renards, chouettes effraies,…) qui tendent à stabiliser les populations de campagnol à basse densité.

A l'échelle d'une parcelle agricole (n × 10 m *sensu* Blondel, 1995), c'est davantage les caractéristiques édaphiques* stationnelles du Système Sol - Végétation - Pratiques agricoles (SSVP) qui semblent être mises en cause. Dans des études menées dans les prairies du Jura Suisse, Saucy (1988) et Kopp (1993) émettaient l'hypothèse de la quête active du couvert végétal par le campagnol terrestre. En effet, Saucy (1988) indiquait que les campagnols désertaient les parcelles fauchées pour envahir celles qui étaient exploitées moins précocement. Des expériences de capture - marquage - recapture et de radiotélémétrie indiquaient que les premières colonies de campagnol étaient distribuées dans les parcelles où le couvert végétal était abondant. Dans une étude à long terme, Kopp (1993) abordait la relation entre les dynamiques de la végétation et l'intensité des pullulations (taux d'activité) de campagnol. Il montrait que les pullulations conduisaient à des densités de population plus élevées dans les parcelles offrant le meilleur couvert végétal. Quant à Duhamel (1994), il suggérait que l'installation et le maintien des colonies de campagnol terrestre dans les parcelles étaient favorisés par des ratios importants de pissenlit (*Taraxacum officinale*) et de plantes de la famille des légumineuses.

A l'échelle parcellaire également, les densités de population de taupe semblent jouer un rôle important pour les populations de campagnol terrestre en phase de faible densité (Giraudoux *et al.,* 1995 ; Delattre *et al*., 2003 ; Fritschy & Meylan, 1980 ; Meylan & Hohn, 1991 ; Blant *et al.*, 2004). En effet, les réseaux de galeries de taupe favoriseraient l'installation des populations de campagnol dans les parcelles, et augmenteraient ainsi la vitesse et l'intensité de

* Edaphique : qualifie ce qui est relatif au substratum (sol et eau). Se dit de l'ensemble des facteurs environnementaux liés à la nature du sol et du sous-sol.

leur colonisation (Delattre *et al.*, sous presse). De plus, les taupes seraient chassées au fur et à mesure de l'accroissement des populations de campagnol (Giraudoux *et al.,* 1995).

1.2. Interactions entre micromammifères et Système Sol – Végétation – Pratiques agricoles (SSVP)

Les micromammifères sont un maillon très important des réseaux trophiques des prairies (Schmidt & Olsen, 2003), parce qu'ils constituent la ressource alimentaire principale de nombreux prédateurs (rapaces et mammifères) (Jacob, 2003). Le sol et la végétation composent leur habitat, leur procurant nourriture et abri. Les interventions humaines, essentiellement liées aux pratiques agricoles, peuvent avoir un impact considérable sur les populations de micromammifère, en modifiant leur habitat.

Les trois composantes du SSVP sont en interaction permanente par des relations fonctionnelles complexes. La végétation d'une prairie dépend du climat, de l'altitude et de son exposition, conditions qui sont modulées par la nature du sol et par son mode d'exploitation agricole. Plus précisément, les pratiques agricoles, visant à améliorer la production primaire, agissent sur le cycle de l'azote et les propriétés du sol. L'azote, qui entre dans la composition des molécules indispensables à la structure et au fonctionnement des végétaux, joue un rôle prépondérant dans leur croissance (Lemaire *et al.*, 1997). A l'exception des légumineuses qui sont capables de fixer l'azote atmosphérique, les plantes de prairie doivent prélever l'azote sous forme minérale dans le sol. L'apport d'engrais azotés permet donc d'augmenter le niveau de biomasse récoltable et favorise notamment l'implantation du pissenlit. Le phosphore favorise la minéralisation de l'azote et la croissance racinaire (Jouany *et al.*, 1998). De plus, associé au potassium, le phosphore est bénéfique à l'installation des plantes de la famille des légumineuses (Castillon, 2000).

1.2.1. Interactions entre micromammifères et végétation

La végétation est l'ensemble des communautés végétales présentes dans un territoire donné (Gobat *et al.*, 1998). Le terme de végétation peut désigner les propriétés de cet ensemble, d'un point de vue quantitatif (production primaire, richesse et diversité des espèces végétales) ou

qualitatif (composition botanique, physiologie et morphologie des espèces végétales). Il peut également désigner la structure du couvert végétal, qui dépend de la hauteur et de la compacité que lui confèrent la répartition et la physionomie des espèces végétales qui le composent.

La végétation ne peut pas expliquer à elle seule les dynamiques de population de micromammifère (Oksanen *et al.*, 1999 ; Jedrzejewski & Jedrzejewska, 1996). Cependant, la quantité et la qualité de la ressource nutritive végétale (Batzli, 1985) ainsi que le couvert végétal (Birney *et al.*, 1976 ; Taitt & Krebs, 1985) peuvent jouer un rôle important dans les interactions entre micromammifères et végétation.

Les rongeurs herbivores, en consommant les végétaux, peuvent fortement influencer la production primaire. En effet, la pression qu'ils exercent sur les plantes peut modifier la quantité, la qualité et la structure du couvert végétal.

1.2.1.1. Quantité et disponibilité de la ressource nutritive végétale

La quantité de nourriture disponible influence les taux de croissance et de survie des rongeurs (Saucy, 1988). En zone tempérée, la production primaire diminue en hiver, alors que les animaux ont des besoins énergétiques accrus pour le maintien de leur métabolisme. Pour survivre à ces conditions défavorables, la plupart des espèces de rongeur utilisent la stratégie de mise en réserve de la nourriture (Kopp, 1993 ; Potapov *et al.*, 2004).

En s'attaquant directement aux organes de survie ou de réserve des plantes, les rongeurs peuvent entraîner leur disparition. A l'inverse, certaines espèces végétales compensent leurs pertes par une augmentation de leur productivité (Kopp, 1993). De plus, en « oubliant » des plantes mises en réserve, les rongeurs peuvent favoriser leur dispersion.

1.2.1.2. Qualité de la ressource nutritive végétale

La qualité d'une plante pour un micromammifère est fonction de sa teneur en éléments nutritifs (protides, lipides et glucides) (Saucy, 1988) et de sa composition chimique (Kopp, 1993). Par exemple, Bergeron & Jodoin (1983) ont montré qu'une espèce de fabacée, le trèfle blanc (*Trifolium repens*), contient des composés oestrogéniques qui stimulent les fonctions reproductrices de certains rongeurs. A l'inverse, de nombreuses plantes possèdent des stratégies de défense physique et / ou chimique contre les attaques des herbivores (Curtis *et al.*, 2002 ; Curtis *et al.*, 2003). Par exemple, sur des pelouses très pâturées, peuvent s'installer

des espèces ayant développé des mécanismes de résistance comme des feuilles au ras du sol plus difficiles à prélever (astéracées), des piquants (astéracées du genre Cirsium) ou des toxines (euphorbiacées) (Meuret, 1997). Les toxines sont en général des métabolites secondaires (comme les alcaloïdes, glycosides, tannins…), situés dans la plante entière ou dans certains organes. Leurs propriétés répulsives pour les herbivores sont leur goût amer ou leur odeur désagréable, ou encore leur toxicité directe ou leur mauvaise digestibilité (Harborne, 1991). De nombreux composés sont connus pour être toxiques pour le bétail (Bryant *et al.*, 1992 ; Harborne *et al.*, 1999) mais peu ont été testés sur les rongeurs (Marquis et Batzli, 1989 ; Roy & Bergeron, 1990). Des expériences en laboratoire ont montré les effets néfastes des alcaloïdes de plantes herbacées de la famille des buxacées sur une espèce de campagnol (*Microtus ochrogaster*) (Curtis *et al.*, 2002 ; Curtis *et al.*, 2003).

1.2.1.3. Structure du couvert végétal

L'importance du couvert végétal, qui détermine le risque de prédation, peut influencer le taux de survie et la répartition des populations de micromammifère (Birney *et al.*, 1976 ; Taitt & Krebs, 1985 ; Saucy, 1988 ; Hambäck *et al.*, 2002 ; Ylönen *et al.*, 2002 ; Fedriani *et al.*, 2002). Le couvert végétal peut également protéger les rongeurs de conditions climatiques défavorables (changements de température, vents, radiations solaires) (MacCafferty *et al.*, 2003).

1.2.2. Interactions entre micromammifères et sol

Le sol est un facteur important pour les micromammifères fouisseurs puisqu'il constitue leur habitat mais aussi leur lieu de prélèvement de nourriture. Ses propriétés physiques peuvent constituer une contrainte à la mise en place des galeries (pénétrabilité) et à leur maintien (stabilité). De même, les propriétés chimiques du sol peuvent être limitantes pour les micromammifères, comme l'ont montré Funmilayo *et al.* (1977) puis Edwards *et al.* (1999). Ces auteurs ont constaté qu'une diminution du pH peut réduire la disponibilité de lombrics, principale source de nourriture de la taupe noire (*Talpa europaea*). L'humidité du sol semble aussi conditionner les variations du rythme d'activité des rongeurs (Duhamel, 1994). En effet, la fonte des neiges ou un épisode pluvieux favorisent la croissance de la nourriture végétale et induisent en général une intensive reproduction des populations de campagnol terrestre.

Par ailleurs, l'activité de fouissage des rongeurs peut avoir un impact important sur la structure du sol. En effet, le creusement de galeries contribue à l'aération et au drainage du sol mais aussi au mélange des horizons et à la redistribution des sels minéraux (Haymard & Phillipson, 1979 ; Andersen, 1987). De plus, les rejets de terre en surface constituent un milieu favorable à la germination des graines et ainsi à la régénération de la végétation (Andersen, 1987 ; Tilman, 1983). Enfin, les déjections et la décomposition des cadavres de rongeurs enrichissent le sol en éléments nutritifs (Kopp, 1993).

1.2.3. Interactions entre micromammifères et pratiques agricoles

Le mode d'exploitation des prairies peut agir sur la reproduction et la survie des populations de micromammifère en modifiant leur habitat (White *et al.*, 1998). En Allemagne, Jacob et son équipe (2001 ; 2003) ont étudié les effets à court terme des pratiques agricoles sur les populations de campagnol des champs (*Microtus arvalis*). Pour cela, ils ont estimé les densités de campagnol par piégeage, un mois avant et un mois après l'application individuelle de 6 pratiques différentes. Ils ont ainsi pu mettre en évidence un gradient de perturbation, d'intensité et de durée croissantes, allant de la coupe du couvert végétal (par le paillage, la fauche et la moisson), en passant par le pâturage, jusqu'au travail du sol (par le hersage et le labour) (Jacob, 2003 ; Jacob & Halle, 2001 ; Jacob & Hempel, 2003 ; Jacob *et al.*, 2003). Même si le passage des engins agricoles peut avoir une action létale directe (Jacob & Hempel, 2003 ; Jacob, 2003), les impacts des différentes pratiques se traduisent par leurs actions sur la structure de l'habitat et sur la disponibilité des ressources nutritives végétales des rongeurs. Ainsi, le travail du sol (hersage ou labour) et le piétinement par le bétail dans les pâtures détruisent les galeries souterraines et le couvert végétal protecteur (Jacob, 2003 ; Grant *et al.*, 1982 ; Klaus *et al.*, 2003). A l'inverse, des coupes répétées, souvent associées à des apports d'engrais importants, favorisent le cycle des éléments nutritifs (Fedoroff *et al.*, 2005) et donc la production primaire, ressource nutritive des rongeurs.

1.2.4. Interactions entre campagnol terrestre et SSVP dans les prairies franc-comtoises

Le système agricole de Franche-Comté est un système de production fourragère. Les parcelles agricoles sont des prairies exploitées soit pour le pâturage saisonnier du bétail (de mars à octobre), soit pour la fauche des réserves fourragères hivernales, qui est réalisée une ou plusieurs fois au cours de l'été (de mai à août). Les près de fauche sont en général pâturés une fois à l'automne, avant la stabulation hivernale du bétail (Jeangros *et al.*, 1994). Pour augmenter la biomasse d'herbe nécessaire à la nutrition des vaches laitières, les agriculteurs épandent sur les parcelles des engrais : l'azote, le phosphore et le potassium sous forme minérale et / ou des fumures organiques, comme le fumier ou le lisier. Les caractéristiques du couvert végétal sont donc révélatrices d'un ensemble de pratiques pastorales et de production fourragère intégrant des gradients de perturbation : niveau de fertilisation (organique, minérale), fréquence des utilisations (coupes, pâturages…). Par exemple, les communautés herbacées d'une prairie se présentent en tapis ras, en touffes ou en individus isolés, selon le degré d'érosion et l'intensité du pâturage. D'ailleurs, le mode de conduite agricole des parcelles est en principe approprié aux propriétés du sol et à la topographie d'une parcelle donnée (Monnet, 1996), ainsi qu'à son contexte paysager (Alard & Poudevigne, 1997). Les contraintes apparentes telles que haies et buissons, qui traduisent des sols superficiels, caillouteux ou hydromorphes, orientent le mode d'exploitation des prairies sous la forme de pâtures et de pelouses. Les pâtures sont effectivement en général situées en zone bocagère et/ou à proximité des bâtiments de l'exploitation agricole, afin de faciliter l'accès aux vaches laitières pour les traites quotidiennes. Les pâturages intensifs de génisses[*], qui nécessitent moins la proximité immédiate des bâtiments agricoles, sont souvent localisés en zones de lisière forestière sur des pelouses pentues et rocailleuses. A l'inverse, les prairies de fauche traduisent des sols plus productifs, profonds ou superficiels non pierreux ou faiblement hydromorphes. Elles sont également situées en zones ouvertes, plus aisément accessibles aux engins agricoles.

La biodiversité de la végétation des prairies permanentes de moyenne montagne est en relation avec le fonctionnement hydrique du sol (De Montard, 1991 ; Daget & Poissonet,

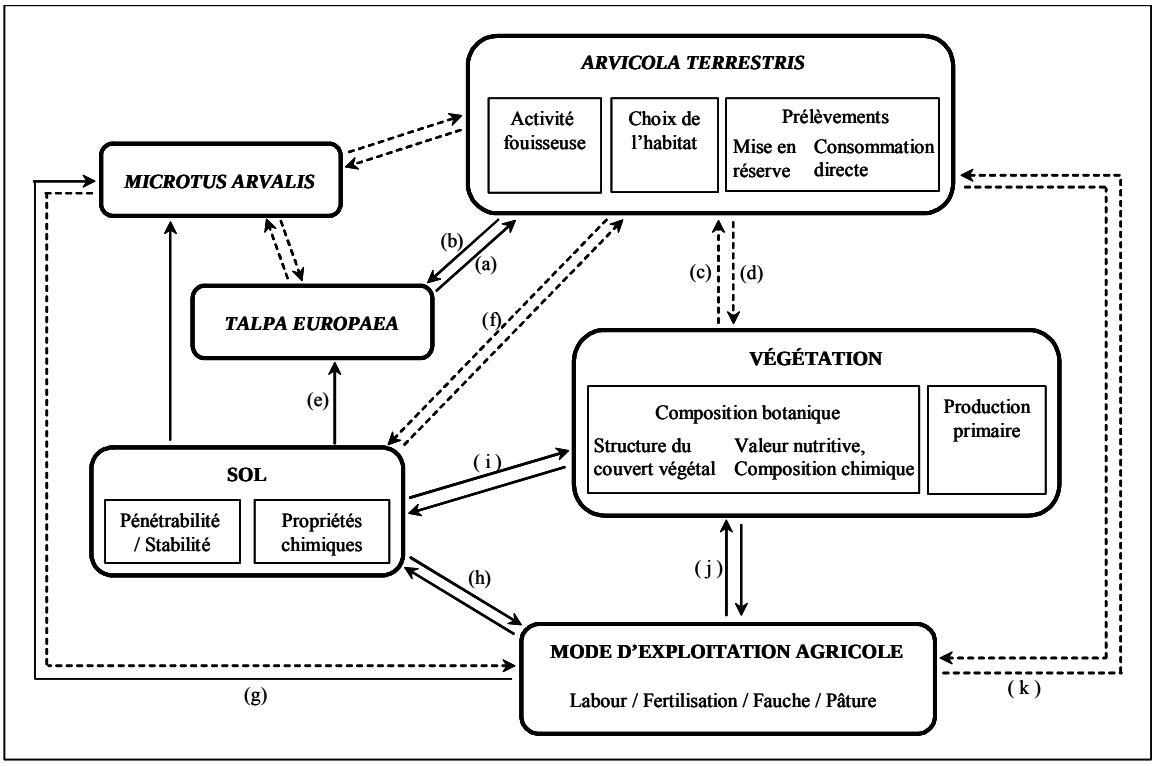
[*] Génisse : jeune vache qui, n'ayant pas encore vêlé, ne produit pas encore de lait.

1972) et son mode d'exploitation (fréquence des coupes, du pâturage, de la fertilisation). En Franche-Comté, l'augmentation du pourcentage de STH et l'abandon progressif du travail du sol sont à l'origine d'une diminution de la richesse spécifique et sont favorables à la prolifération d'espèces végétales telles que légumineuses et pissenlits, qui sont les plus adaptées physiologiquement aux conditions du milieu (Nösberger, 1974, cité par Monnet, 1996 ; Hedin *et al.*, 1972). La présence de ces espèces semble favorable à l'installation et au maintien des colonies de campagnol terrestre (Kopp, 1988 & 1993 ; Duhamel, 1994). Des études des choix alimentaires en terrarium et en enclos (Kopp, 1988, 1993) montraient une nette préférence de cette espèce pour les légumineuses et les pissenlits. Cet auteur a aussi observé que le microclimat du sol résultant du labour ne semble pas convenir à ces populations car, en l'absence de couvert végétal, la température de la surface du sol peut dépasser 60 °C, entraînant des problèmes de déshydratation du sol et par conséquent du campagnol. Saucy (1988) et Kopp (1993) soulignent aussi l'importance du couvert végétal mais Kopp (1993) indique que le rôle de la végétation est à rechercher avant tout dans la qualité de la nourriture et ses effets sur la reproduction, la croissance et la survie des populations de campagnol.

De plus, la fertilisation organique (fumiers et lisiers) couramment utilisée sur les parcelles, pourrait favoriser indirectement les campagnols, en augmentant la biomasse de lombrics (Lopez-Hernandez *et al.*, 2004), principale ressource nutritive des taupes (Edwards *et al.*, 1999 ; Delattre *et al.*, sous presse).

Enfin, malgré le manque d'information sur la cohabitation entre campagnol des champs et campagnol terrestre, on pourrait supposer, comme pour la taupe, que des interactions existent entre les espèces de campagnol.

La Figure 4 présente les relations établies ou supposées entre le campagnol terrestre et son habitat en prairie.



(a) Delattre *et al*., 2003, sous presse
(b) Giraudoux *et al*., 1995 ; Delattre *et al*., 2003, sous presse
(c, k) Saucy (1988)
(d, f, k) Kopp (1993)
(e) Funmilayo *et al*., 1997 ; Edward *et al*., 1999
(g) Jacob (2003)
(h) Monnet (1996)
(i) De Montar (1991)
(j) Hedin *et al*., 1972

Figure 4. Schéma des interactions entre le campagnol terrestre et les composantes du SSVP en prairie franc-comtoise (adapté de Kopp, 1993).

1.3. Problématique et objectifs

Les dynamiques de population de campagnol terrestre sont des phénomènes complexes, mettant en jeu un nombre important de facteurs. La hiérarchie de ces facteurs dans l'espace et le temps a été établie lors d'études précédentes aux échelles régionale et sectorielle (Delattre *et al,* 1996 ; Giraudoux *et al.,* 1997 ; Duhamel *et al.,* 2000). A l'échelle parcellaire, des études préliminaires suggèrent une corrélation entre la distribution des colonies en phase de faible densité et certaines caractéristiques de la végétation (Saucy, 1988 ; Kopp, 1993 ; Duhamel, 1994). L'observation de l'extension spatiale des colonies à travers les prairies du Haut Doubs semble indiquer que certaines d'entre elles sont colonisées plus précocement et plus

intensément que d'autres qui leur sont contiguës. L'ensemble de ces observations permet de poser l'hypothèse que la dynamique des populations de campagnol terrestre pourrait aussi être modulée à l'échelle de la parcelle, en réponse au mode d'exploitation du sol. Cependant, aucune étude quantitative de ce phénomène n'a encore été réalisée *in situ*.

L'objectif principal de la présente étude est donc de déterminer s'il existe un SSVP plus favorable à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre.

Les interactions seront étudiées à deux niveaux de perception :

- L'échelle sectorielle (étendue : commune ≈ 5 km^2, résolution : parcelle), où s'expriment les effets des arrangements spatiaux entre parcelles (agricoles et non agricoles) et de la structure du paysage.

  Nous tenterons notamment de répondre à la question suivante :

  1- Existe-t-il une composition paysagère / une structure paysagère favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

- L'échelle parcellaire (étendue : parcelle ≈ 5-10 m^2, résolution : colonie de *A. terrestris*), où peuvent être mises en évidence la distribution fine des colonies et les caractéristiques de la végétation et du sol.

L'hypothèse que nous cherchons à tester à cette échelle peut être formulée à partir des questions suivantes :

2- Existe-t-il des caractéristiques végétales favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

3- Existe-t-il un mode d'exploitation agricole favorable ou défavorable à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

4- Existe-t-il des caractéristiques pédologiques favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

Campagnol terrestre, taupe et campagnol des champs cohabitent dans les prairies franc-comtoises. La colonisation des parcelles par le campagnol semble facilitée par la taupe et des interactions avec le campagnol des champs ne peuvent être exclues.

Notre objectif complémentaire est donc de détecter les éventuelles interactions entre campagnol terrestre et taupe et campagnol terrestre et campagnol des champs :

5- Les populations de taupe et / ou de campagnol des champs sont-elles favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

Les quatre premières questions seront également posées pour la taupe (1', 2', 3', 4') et le campagnol des champs (1'', 2'', 3'', 4'').

Répondre à ces questions impose de replacer les recherches correspondantes dans le schéma récapitulatif des relations établies et supposées entre les facteurs de régulation des populations de campagnol terrestre à différentes échelles spatiales (Figure 5).

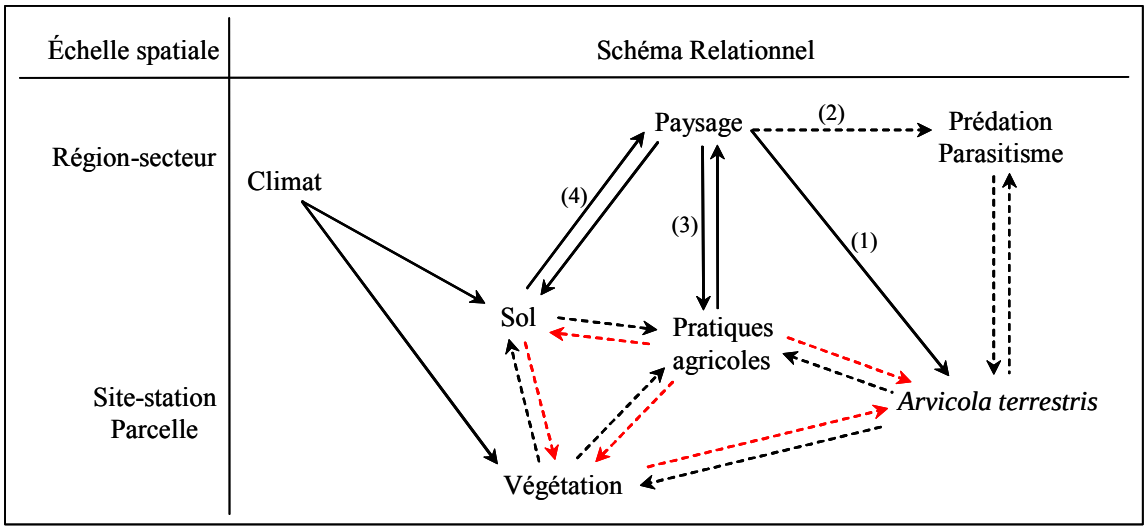


Figure 5. Puzzle écologique des dynamiques de population du campagnol terrestre.

Nos questions visent en effet prioritairement à identifier et comprendre les relations indiquées par les flèches rouges.

1.4. Organisation du mémoire

Les travaux de thèse seront présentées en 6 parties, restituant les méthodes employées et la discussion des résultats obtenus par l'étude de l'influence de chacune des composantes du SSVP sur la dynamique de population du campagnol terrestre.

Dans un premier temps, nous situerons dans les départements du Doubs (25) et du Jura (39) les parcelles d'étude, où ont été suivies les populations de campagnol terrestre, ainsi que la méthode indiciaire d'estimation de densité utilisée pour ce suivi. Les populations de campagnol des champs et de taupe seront également prises en compte.

La seconde partie concernera l'influence des populations de taupe et de campagnol des champs sur la dynamique de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire. *Cette partie constituera la réponse à la question 5.*

La troisième partie présentera l'influence du contexte paysager des parcelles sur la dynamique des populations de campagnols et de taupe (*réponse aux questions 1, 1' et 1'' et éléments de réponse pour la question 5).*

La quatrième partie présentera les effets des caractéristiques de la végétation des parcelles, étudiés par trois méthodes distinctes utilisant respectivement les Fréquences d'Occurrence d'Espèce végétale par Placette, les Groupes Fonctionnels Végétaux et la Hauteur - Compacité du couvert Végétal. *Nous apporterons ici la réponse aux questions 2, 2'et 2''et des éléments de réponse à la question 5.*

Une cinquième partie présentera l'influence du mode d'exploitation agricole des parcelles sur la dynamique des populations de campagnols et de taupe, par des études à court terme et des études à long terme *(réponse aux questions 3, 3' et 3'' et éléments de réponse pour la question 5).*

Enfin, il sera question de l'impact des caractéristiques pédologiques sur la dynamique de population de campagnols et de taupe (*réponse aux questions 4, 4' et 4'' et éléments de réponse à la question 5).*

La dernière partie consistera en une discussion générale de l'ensemble des résultats, qui conduira à une synthèse et à des propositions de perspectives de recherche.

2. PREMIÈRE PARTIE : suivi des populations de campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

2.1. Sélection des parcelles d'étude

Les sites d'étude sont situés dans les communes de démarrage et de diffusion des pullulations de campagnol terrestre (*A. terrestris*), dans les départements du Doubs (25) et du Jura (39). Dans ces communes, le Service Régional de la Protection des Végétaux (SRPV) et la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles (FREDON) évaluent les abondances relatives saisonnières annuelles des populations de *A. terrestris*. Au printemps et à l'automne de chaque année, un des scores suivants est attribué à chaque commune (Giraudoux *et al.* 1995, 1997) :

0 : aucune colonie observée dans les pâtures et prairies,

1 : quelques colonies isolées,

2 : nombre moyen de colonies,

3 : très nombreuses colonies et risque important de dégâts aux récoltes agricoles.

Ces scores permettent de situer chaque parcelle dans le contexte démographique général de la commune à laquelle elle appartient.

La sélection des parcelles a été réalisée de la manière suivante :

- Quarante-neuf parcelles ont été sélectionnées dans 22 communes où, deux ans après le pic de densité de 1998 (score 3), les populations de *A. terrestris* étaient à basse densité (score 0-1) en 2001 et ne présentaient pas de colonies de taupe (*T. europaea*) et de campagnol des champs (*M. arvalis*). Les parcelles se trouvaient ainsi au démarrage d'un nouveau cycle de pullulation. Elles ont été suivies de 2001 à 2004, c'est-à-dire pendant une phase de croissance s'étendant de 2002 à 2004. Ce jeu de données a permis de tester l'influence du contexte paysager (question 1), du Système Sol - Végétation - Pratiques agricoles (SSVP) et des populations de *T. europaea* et de *M. arvalis* sur la dynamique de population de *A. terrestris* (questions 2 à 5).

- Cinquante-deux parcelles ont été sélectionnées en phase de croissance d'un cycle de population de *A. terrestris* dans 26 communes avec score 2 (question 2) (étude ponctuelle de 2004).

- Cent quarante quatre parcelles ont été choisies en phase de haute densité d'un cycle de population de *A. terrestris* dans 29 communes avec score 3 (question 3) (étude ponctuelle de 2003) :

Toutes les parcelles d'étude ont été repérées au moyen d'un GPS (Géoréférencement Par Satellites). Les Figures 6, 7 et 8 présentent leur localisation géographique dans les départements du Doubs et du Jura.

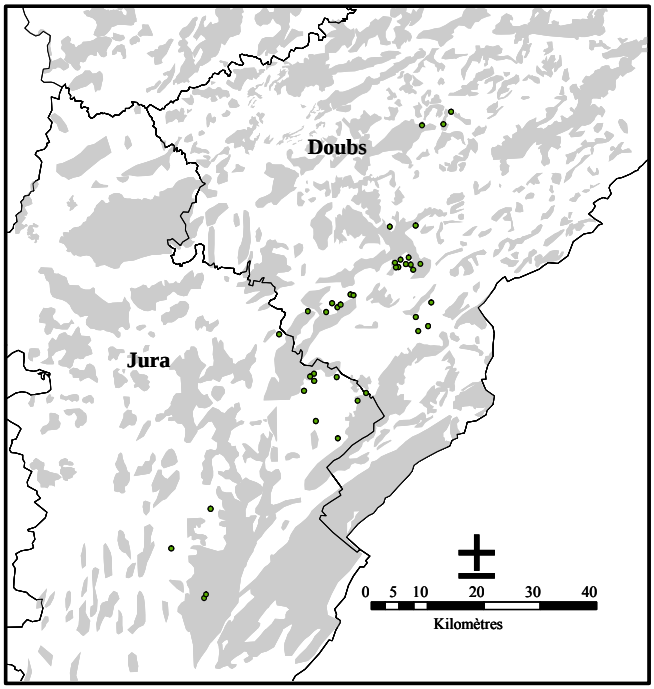


Figure 6 : Localisation géographique des parcelles du suivi à long terme 2001-2004.

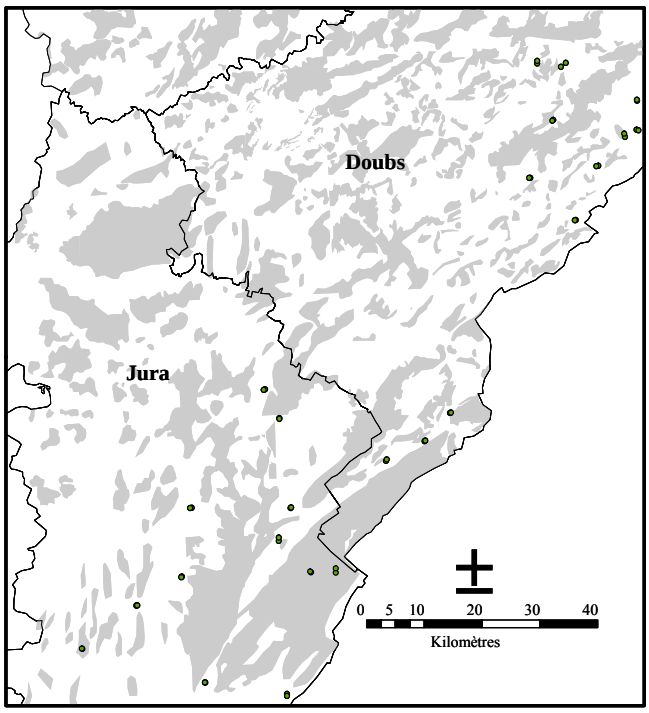


Figure 7 : Localisation géographique des parcelles de l'étude ponctuelle de 2004.

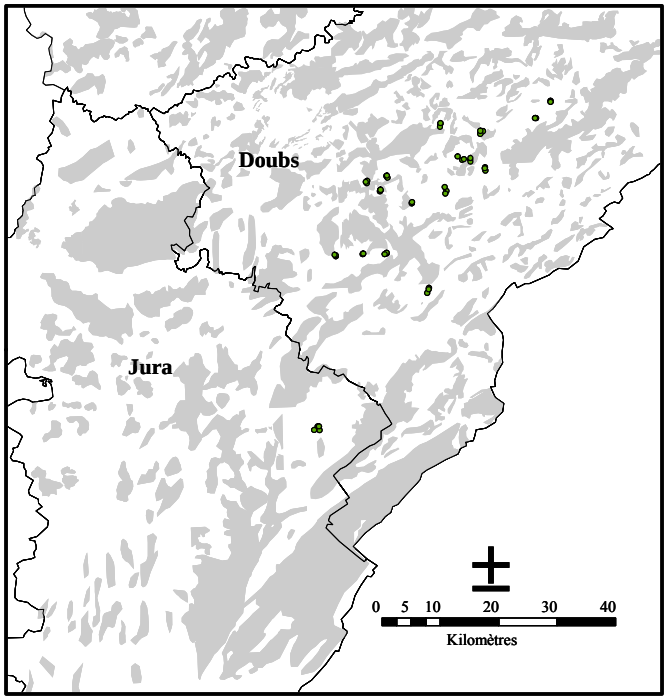


Figure 8 : Localisation géographique des parcelles de l'étude ponctuelle de 2003.

L'Annexe 1 présente les cartes des scores communaux SRPV/FREDON au printemps 2001, en automne 2003 et 2004.

2.2. Méthode indiciaire d'estimation des densités relatives de campagnol terrestre

L'estimation des densités relatives (DR) de *A. terrestris* à l'échelle parcellaire a été adaptée d'une méthode décrite par Giraudoux *et al.* (1995), basée sur la reconnaissance d'indices de présence (Figure 9). De telles méthodes indiciaires, calibrées par des densités[*] estimées à partir de piégeage, sont généralement employées pour des études à échelle sectorielle (Giraudoux *et al.,* 1997 ; Fichet-Calvet *et al*., 1999 pour *A. terrestris ;* Delattre *et al.,* 1999c ; Quéré *et al*., 2000 pour *M. arvalis*). Les indices de surface considérés sont les tumuli de terre et la présence de trous d'*A. terrestris.* Dans chaque parcelle d'étude, la plus grande diagonale est divisée en intervalles longs de 10 m et larges de 2,5 m de part et d'autre du parcours. Les indices de *A. terrestris* sont relevés en présence/absence pour chaque intervalle. Le pourcentage d'occupation de la parcelle est obtenu par le rapport, multiplié par 100, du nombre d'intervalles occupés sur le nombre total d'intervalles[†] (Duhamel *et al.,* 2000 ; Quéré *et al.,* 2000 ; Raoul *et al*., 2001 ; Raoul *et al.,* 2003). Ces observations sont réalisées pendant les périodes où la végétation est la plus courte (printemps, automne) permettant une meilleure détection des indices.

[*] Densité = nombre d'individus par unité de surface

[†] La fréquence relative ainsi obtenue est improprement appelée densité relative, par référence à la grille de correspondances suivante : < 50 % : < 100 individus / ha ; 50 à 75 % : 100 à 200 individus / ha ; > 75 % : > 200 individus / ha (Giraudoux *et al.*, 1995).

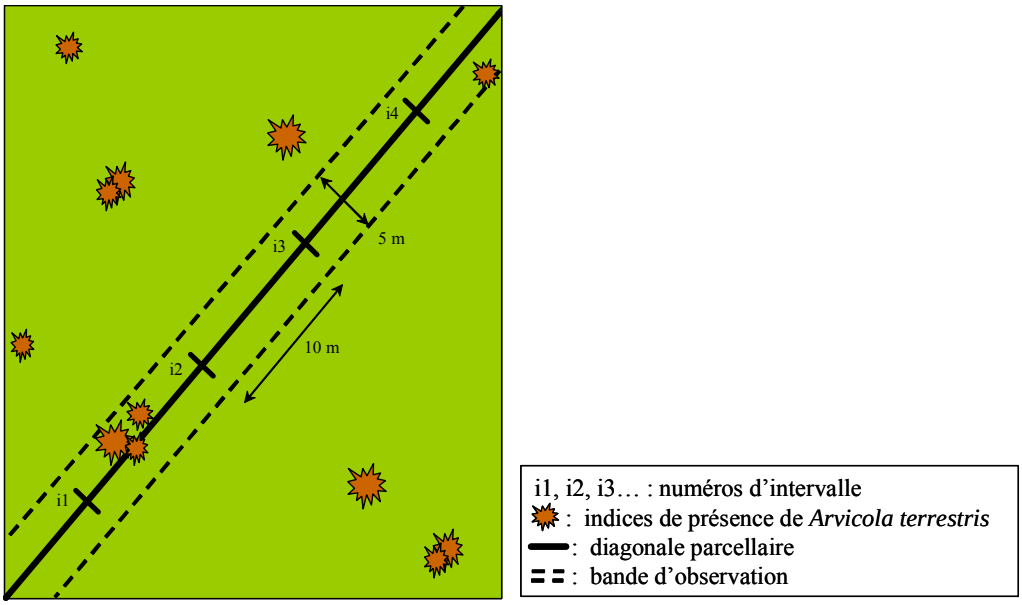


Figure 9 : Méthode d'estimation des densités relatives de *A. terrestris* (adaptée de Giraudoux *et al.*, 1995) (Fiche technique présentée en Annexe 2).

Les DR de population de *A. terrestris* ont été observées :

- au printemps de chaque année sur une période d'une semaine pendant le suivi à long terme 2001-2004,

- au printemps, en été et en automne 2003 pour le suivi saisonnier de 2003,

- à l'automne pour les études ponctuelles de 2003 et de 2004.

Pour chacune des 49 parcelles du suivi à long terme 2001-2004, trois paramètres de caractérisation des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* ont été pris en compte :

- le maximum (max) : valeur maximum de DR atteint sur la période d'étude de 2001 à 2004,

- la latence parcellaire (LP) : nombre de mois pour atteindre le maximum depuis le printemps 2001,

- la latence communale (LC) : durée de décalage (mois) entre le démarrage de la phase de croissance dans la parcelle et dans la commune où elle se situe (scores SRPV/FREDON).

La typologie des cinétiques de croissance des populations de A. terrestris sera présentée dans la deuxième partie (Figure 10, cf. ***3.3.1.****).*

3. DEUXIÈME PARTIE : influence des populations de taupe et de campagnol des champs sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

3.1. Questions

La taupe *(T. europaea)* et le campagnol des champs *(M. arvalis)* peuvent occuper les mêmes parcelles que le campagnol terrestre : Delattre *et al.* (sous presse) montrent que *T. europaea* favorise la colonisation par *A. terrestris* en phase de basse densité. Quant à *M. arvalis*, ses populations présentent aussi des pullulations en Franche-Comté (Delattre *et al.*, 1992, 1999c). Les estimations des populations de *T. europaea* et *M. arvalis* ont donc également été prises en compte. L'objectif était de déterminer si les populations de *T. europaea* et de *M. arvalis* ont une influence sur la dynamique de population de *A. terrestris*, en répondant à la question suivante :

> 5- Les populations de taupe et / ou de campagnol des champs sont-elles favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre ?

3.2. Matériel et Méthodes

3.2.1. Sélection des parcelles d'étude

Les sites d'étude regroupent les 49 parcelles du suivi à long terme 2001-2004 (Figure 6, cf. **2.1**). Lors de leur sélection en 2001, les parcelles ne présentaient pas d'indice de *A. terrestris* ni de *T. europaea* et de *M. arvalis*.

3.2.2. Estimation des densités relatives de micromammifère

Les indices de présence des trois espèces peuvent être distingués les uns des autres selon des critères de reconnaissance qui sont présentés en Annexe 3. Les DR de *T. europaea* et *M.*

arvalis ont été estimées en même temps que celles d'*A. terrestri*s et sur le même principe (cf. **2.2**).

3.2.3. Analyse des données

L'ensemble des résultats et des graphiques présentés dans ce mémoire sont issus d'analyses statistiques réalisées avec les logiciels R (Ihaka & Gentleman, 1996 ; R Development Core Team, 2004) et ADE 4 (Thioulouse et al., 2004).

Pour chaque parcelle d'étude, les variables réponses sont les paramètres de cinétique des populations de *A. terrestris* (maximum, latence parcellaire et latence communale) suivies de 2001 à 2004. Les variables explicatives sont la médiane et la somme des DR de *T. europaea* et de *M. arvalis* calculées sur la période allant de 2001 à l'année du maximum de *A. terrestris*. Les données brutes de DR de *T. europaea* et de *M. arvalis* ont également été utilisées mais seulement celles de printemps 2002. En effet, le maximum de *A. terrestris* est atteint au bout d'un nombre variable d'années d'une parcelle à l'autre au cours de la période d'étude 2001-2004. De plus, les DR de printemps 2002 ont été utilisées pour *T. europaea*, mais pas pour les données de *M. arvalis*, dont la présence n'a été relevée que dans une parcelle d'étude cette année-la.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données centrées réduites (Legendre & Legendre, 1998) a été utilisée pour ordonner les parcelles d'étude en fonction des paramètres de cinétique des populations de *A. terrestris* (maximum, latence parcellaire et latence communale).

Les corrélations de Pearson (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre :

- le maximum, la latence parcellaire et la latence communale de *A. terrestris*,
- les DR de *T. europaea* au printemps 2002, la médiane et la somme des DR de *T. europaea* de 2001 au maximum de *A. terrestris*,
- la médiane et la somme des DR de *M. arvalis* de 2001 au maximum de *A. terrestris*.

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998), plus robustes aux écarts à la normalité de la distribution des variables, ont été déterminées entre le maximum, la latence

parcellaire et la latence communale de *A. terrestris* et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*. Les corrélations au risque p < 0,15 ont été discutées.

3.3. Résultats

3.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*

Les densités relatives de *A. terrestris* ont été suivies de 2001 à 2004 dans 49 parcelles (Figure 10).

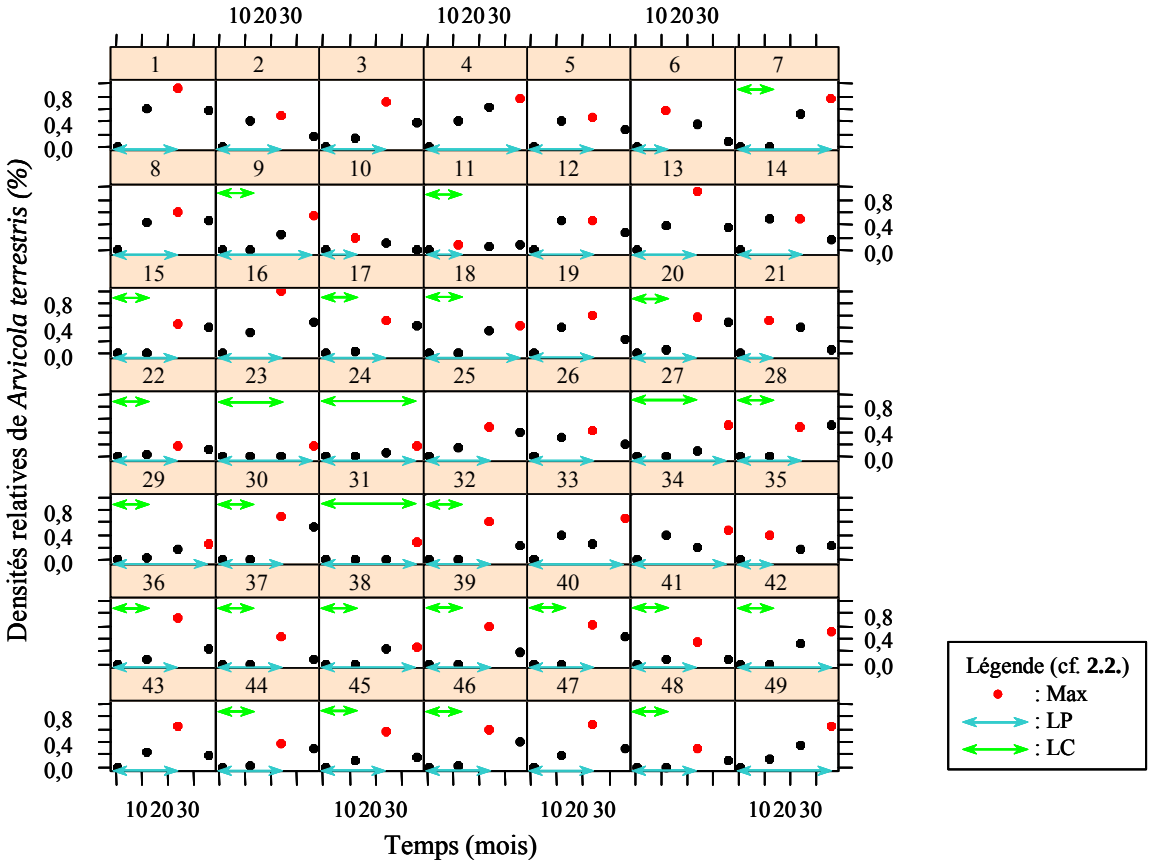


Figure 10. Evolution des densités relatives de *A. terrestris* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

La Figure 11 présente le résultat d'une ACP réalisée sur la matrice « paramètres de cinétiques de *A. terrestris* × parcelles d'étude ». Des corrélations apparaissent entre les trois paramètres de caractérisation des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* : la latence communale est corrélée négativement avec le maximum (r_s = - 0,38, p = 0,008) et positivement avec la latence parcellaire (r_s = 0,4, p = 0,005). En revanche, le maximum et la latence parcellaire apparaissent indépendants (r_s = 0,006, p = 0,97).

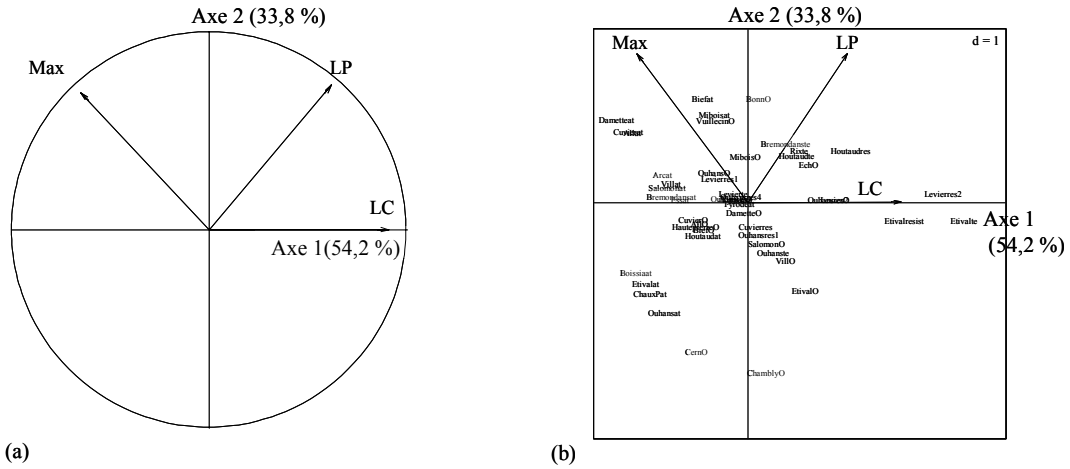


Figure 11. Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « paramètres de cinétique *A. terrestris* × parcelles d'étude » : (a) Cercle des corrélations entre les paramètres de caractérisation des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* ; (b) Carte factorielle des parcelles d'étude ordonnées en fonction des paramètres de cinétique de *A. terrestris*.

3.3.2. Typologie des cinétiques des populations de *T. europaeae* et de *M. arvalis*

La Figure 12 indique que, dans la majorité des parcelles, les populations de *T. europeae* présentent leur maximum de densité 12 mois après le début de l'étude, soit en 2002.

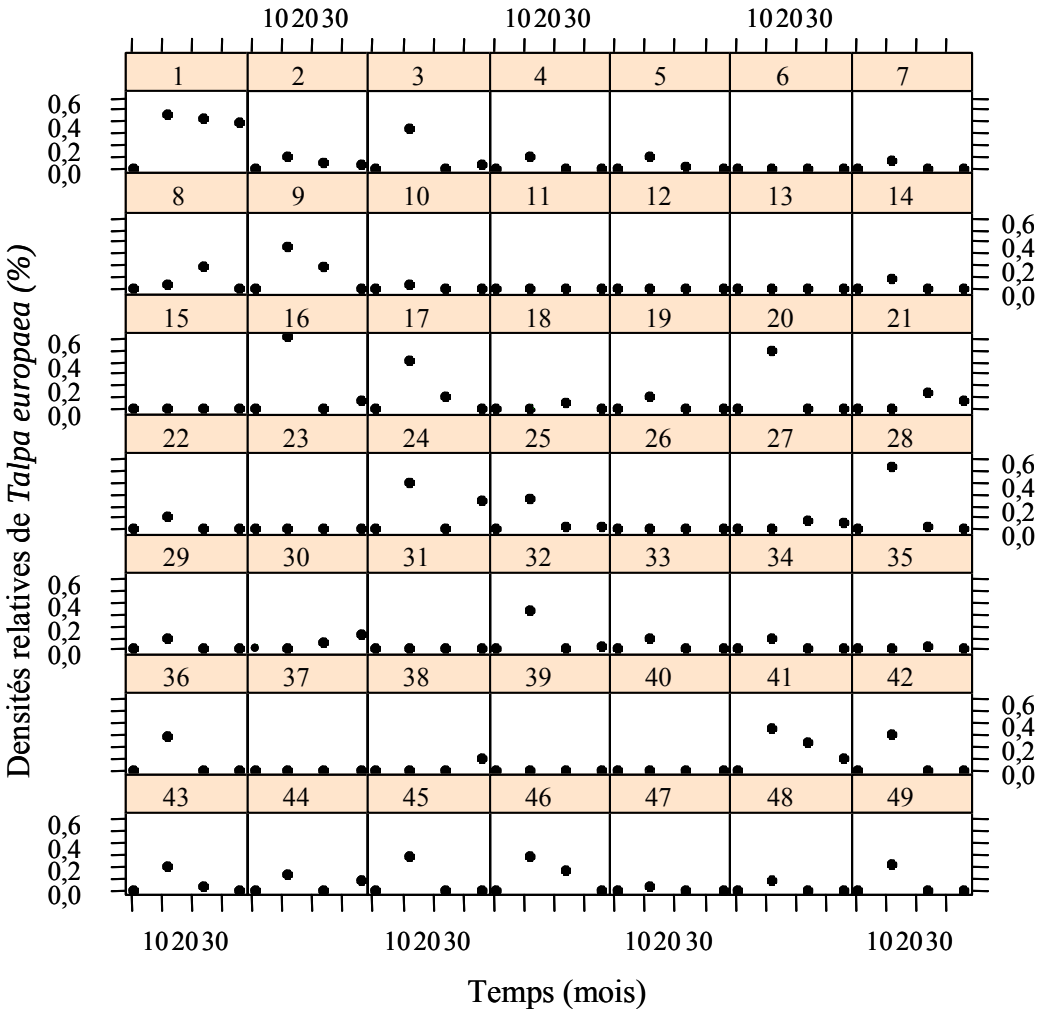


Figure 12. Evolution des densités relatives de *T. europaea* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

La Figure 13 indique que les DR des populations de *M. arvalis* varient peu de 2001 à 2004. Certaines parcelles présentent cependant, durant la période d'étude, un maximum de DR qui est atteint en 2003 ou en 2004.

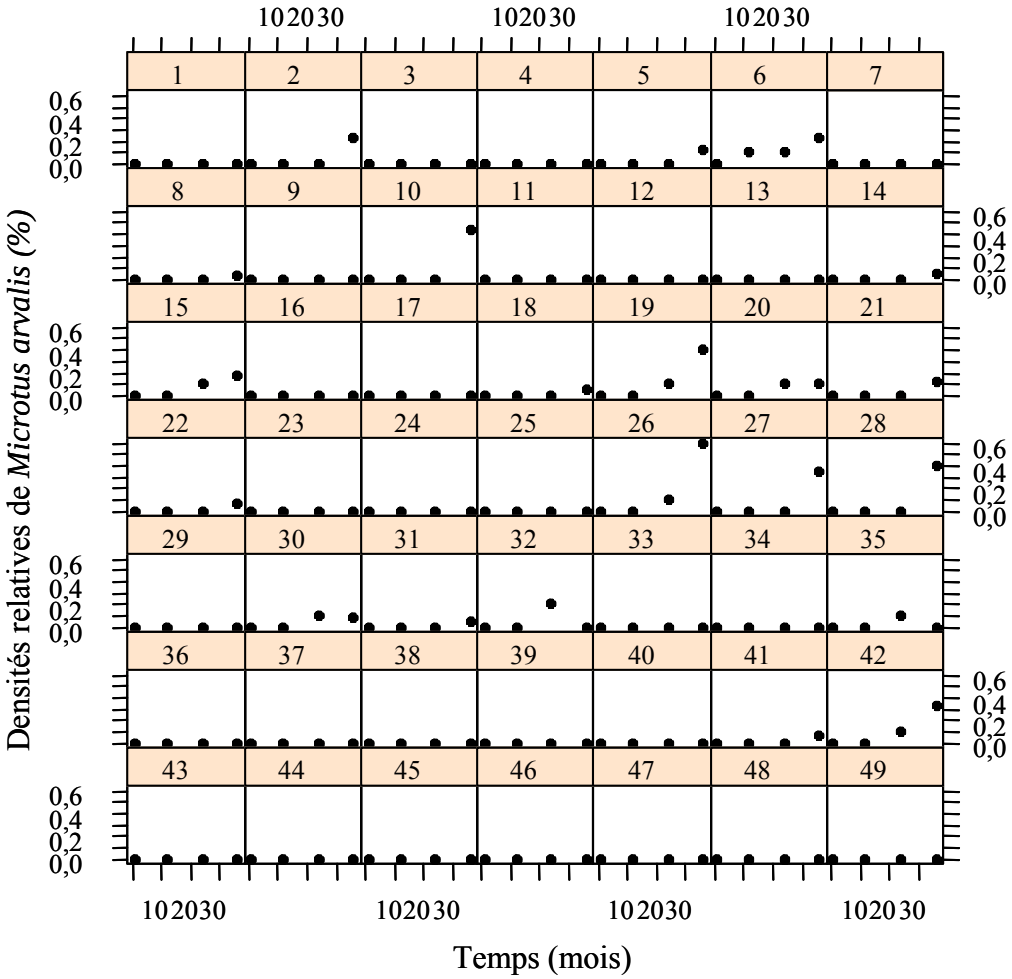


Figure 13. Evolution des densités relatives de *M. arvalis* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

3.3.3. Relation entre les densités relatives de *T. europaeae* et de *M. arvalis* et les cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*

Les corrélations entre les variables *T. europaea* et *M. arvalis* et les variables *A. terrestris* n'apparaissent pas statistiquement significatives. Cependant, au risque $p < 0,15$, le Tableau 2 indique que :

- les variables *T. europaea* (DR 2002, médiane et somme 2001-max *A. terrestris*) seraient corrélées positivement au maximum de DR atteint par les populations de *A. terrestris* pendant la phase de croissance d'un cycle de pullulation (maximum),

- la somme de *T. europaea* de 2001 au maximum de *A. terrestris* serait corrélée positivement au temps mis pour atteindre le maximum (latence parcellaire),

- les variables *M. arvalis* (médiane et somme 2001-max *A. terrestris*) seraient corrélées positivement au décalage de démarrage des populations de *A. terrestris* entre les parcelles d'étude et les communes où elles se situent (latence communale).

Tableau 2. Corrélations entre les variables *T. europaea* et de *M. arvalis* et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

	Paramètres de cinétique ***A. terrestris***		
	Maximum	**Latence parcellaire**	**Latence communale**
T. europaea			
DR de printemps 2002	0,26▪▪	ns	ns
Médiane de DR de 2001 à Maximum *A. terrestris*	0,24▪▪	ns	ns
Somme de DR de 2001 à Maximum *A. terrestris*	0,25▪▪	0,27▪▪	ns
M. arvalis			
Médiane de DR de 2001 à Maximum *A. terrestris*	ns	ns	0,25▪▪
Somme de DR de 2001 à Maximum *A. terrestris*	ns	ns	0,25▪▪

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

Les trois variables *T. europaea* sont très corrélées entre elles ($r_s > 0,9$, $p < 10^{-15}$), de même que les deux variables *M. arvalis* ($r_s > 0,9$, $p < 10^{-15}$). Les variables *T. europaea* n'apparaissent pas corrélées avec les variables *M. arvalis* ($| r_s | < 0,1$, $p > 0,6$).

3.4. Discussion

Typologie des dynamiques de croissance de A. terrestris

Dans la zone d'étude, les cycles de pullulation de *A. terrestris* ont une durée d'environ 6 années et se découpent en quatre phases successives : basse densité, croissance, haute densité et déclin (Giraudoux *et al.*, 1997). Pour chacune des 49 parcelles étudiées, l'analyse des dynamiques de population de *A. terrestris* a pris en compte les densités relatives (DR) de l'année 2001 (basse densité) à l'année du maximum de DR atteint sur la période 2001-2004

(Figure 10). Nous avons ainsi pu « isoler » les phases de basse densité et de croissance d'un cycle de *A. terrestris*. Les DR ont été relevées au début du printemps, après la période critique de diminution de reproduction et de survie des populations de *A. terrestris* due aux conditions climatiques hivernales. L'analyse des cinétiques de *A. terrestris* montre que, dans une commune, les parcelles où la croissance des populations démarre le plus tôt sont celles où le maximum de DR est, soit le plus élevé, soit le plus rapidement atteint. Ainsi, les parcelles où l'augmentation des DR de *A. terrestris* est la plus rapide ne sont pas systématiquement celles où les niveaux de DR atteints sont les plus forts (Figure 11).

Relation entre les populations de A. terrestris et les populations de T. europaea et de M. arvalis

L'analyse des corrélations entre les trois espèces de micromammifère conduit à l'acceptation de l'hypothèse nulle, selon laquelle aucune relation n'existerait entre *A. terrestris* et *T. europaea* et *M. arvalis*. Toutefois, la faible taille de notre échantillon de parcelles (49) pourrait limiter la puissance statistique des tests de corrélation. Cela ne nous permet donc pas d'exclure une erreur statistique de type II, selon laquelle l'hypothèse nulle serait acceptée à tort (Anderson *et al.*, 2001). Il a donc été décidé que les corrélations au risque $p < 0,15$ qui semblent biologiquement pertinentes seraient discutées à la lumière de la bibliographie existante.

Sous ces conditions, nos résultats suggèrent que les parcelles qui atteignent les plus hauts niveaux de DR de *A. terrestris* seraient celles où les DR de *T. europaea* sont les plus élevées en 2002 mais également de 2001 au maximum de *A. terrestris* (Tableau 2). En revanche, les parcelles qui atteignent le maximum de *A. terrestris* le plus rapidement seraient celles où les sommes de DR de *T. europaea* de 2001 au maximum de *A. terrestris* sont les plus faibles. D'autre part, dans les communes, les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus tard seraient celles où les DR de *M. arvalis* sont les plus élevées.

Interactions T. europaea – A. terrestris

La majorité des parcelles présentent leur maximum de DR de *T. europaea* en 2002 et des niveaux de densité relativement faibles en 2003 et 2004 (Figure 12). L'apparente influence positive des DR de *T. europaea* sur le maximum de DR de *A. terrestris* pourrait donc être attribuée aux DR de *T. europaea* en 2002. Ce résultat serait en accord avec celui de Delattre *et al.* (sous presse), qui ont montré une corrélation positive entre les DR de *T. europaea* en phase de basse densité de *A. terrestris* et la vitesse de croissance des populations de *A. terrestris*. Blant *et al.* (2004) ont également montré que les cycles de *A. terrestris* à forte amplitude et à démarrage précoce sont observés dans les paysages de la Haute Chaîne du Jura Suisse où la présence de *T. europaea* est forte. Le comportement opportuniste de *A. terrestris* pourrait lui permettre de coloniser les prairies de façon plus intensive, en profitant du réseau de galeries de *T. europaea* déjà en place (Fritschy & Meylan, 1980 ; Meylan & Hohn, 1991).

L'apparente influence négative de la somme des DR de *T. europaea* de 2001 au maximum de *A. terrestris* sur la vitesse de colonisation des parcelles par *A. terrestris* pourrait être le reflet des relations de compétition qui pourraient s'instaurer entre les deux espèces en phase de croissance de *A. terrestris*. En effet, au fur et à mesure de l'accroissement des populations de *A. terrestris*, les populations de *T. europaea* seraient « chassées » des parcelles (Giraudoux *et al.*, 1995 ; Delattre *et al.*, sous presse). Ainsi, la vitesse de colonisation des parcelles par *A. terrestris* pourrait être proportionnelle à la rapidité de départ de *T. europaea*. Notre résultat suggère donc des différences de rapidité d'installation de *A. terrestris* et / ou de fuite de *T. europaea* entre parcelles. Ces différences pourraient être dues aux caractéristiques végétales, pédologiques, agronomiques et/ou paysagères des parcelles.

Interactions M. arvalis – A. terrestris

Malgré de légères augmentations observées en 2003 ou en 2004 dans certaines parcelles, les DR de *M. arvalis* demeurent relativement faibles au cours de la période d'étude (Figure 13). Nos résultats suggèrent une corrélation négative entre la présence de *M. arvalis* et la précocité de démarrage de l'accroissement des populations de *A. terrestris* dans les parcelles. Bien que des cas particuliers de synchronie temporelle entre dynamiques de population de *A. terrestris* et de *M. arvalis* aient pu être observées (Giraudoux *et al.*, 1994 ; Michelat & Giraudoux,

soumis pour publication), il existe peu de bibliographie concernant les interactions entre ces deux espèces de micromammifère. *M. arvalis* se déplace majoritairement à la surface du sol et se nourrit principalement des parties aériennes des végétaux, alors que les déplacements de *A. terrestris* ont plutôt lieu dans des galeries souterraines, d'où il prélève les végétaux par les racines. Une compétition pour la nourriture et l'espace entre ces deux espèces de campagnols herbivores, vivant en prairie et présentant des pullulations dans les mêmes zones géographiques, reste donc discutable (Delattre *et al.*, 1992 ; Giraudoux *et al.*, 1997 ; Raoul *et al.*, 2001).

Interactions T. europaea - M. arvalis

Des interactions entre *T. europaea* et *M. arvalis* pourraient également être mises en cause mais, dans notre étude, les variables des deux espèces n'apparaissent pas du tout corrélées. Dans une étude des cycles de pullulation de *A. terrestris* dans la Haute Chaîne du Jura Suisse, Blant *et al.* (2004) ont observé, dans les mêmes parcelles, une dominance alternée entre *A. terrestris* et *T. europaea* (Fritschy & Meylan, 1980 ; Delley & Joseph, 1985) ou *A. terrestris* et *M. arvalis* (Poitry, données non publiées). On pourrait également supposer une sous-estimation des indices de *M. arvalis*, qui, en raison de leur plus faible taille, seraient moins facilement détectables que ceux de *A. terrestris* et de *T. europaea* lors de la réalisation des transects parcellaires.

Conclusion

L'étude des relations entre *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* conduit à retenir l'hypothèse nulle Ho (absence d'influence de populations de *T. europaea* et *M. arvalis* sur *A. terrestris*).

La plupart des corrélations non significatives au risque < 0,05 corroborent pourtant les résultats de la littérature :

- les populations de *T. europaea* faciliteraient la colonisation des parcelles par *A. terrestris* en phase de basse densité,

- une compétition s'instaurerait entre *T. europaea* et *A. terrestris* en phase de croissance.

Compte tenu de l'effectif modéré de l'échantillon et pour assurer la cohérence vis-à-vis de la littérature pour un certain nombre de relations analysées, les variables DR de *T. europaea* au printemps 2002, somme de DR de *T. europaea* et somme de DR de *M. arvalis* ont été retenues comme variables réponses pour la suite des analyses.

4. TROISIÈME PARTIE : influence du contexte paysager sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

4.1. Questions

Les communes de démarrage et de diffusion des pullulations de *A. terrestris* présentent des différences de densité de population de *A. terrestris* en fonction de la phase du cycle mais également de la composition et de la structure du paysage.

L'objectif est de déterminer si le contexte paysager des parcelles ainsi que leur arrangement dans le paysage agricole ont une influence sur la dynamique des populations de campagnol terrestre. Il s'agit notamment de répondre à la question suivante :

> 1- Existe-t-il une composition paysagère / une structure paysagère favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre / la taupe / le campagnol des champs?

4.2. Matériel et Méthodes

4.2.1. Sélection des sites d'étude

Les sites d'étude sont les 49 parcelles où ont été suivies les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* de 2001 à 2004 (Figure 6 cf. **2.** et **3.)**.

Les parcelles ont été repérées dans des contextes paysagers typiques (ouverts et bocagers) de la zone d'étude (Delattre *et al.*, 1996). Leur superficie est comprise entre 0,5 à 15 hectares (ha).

4.2.2. Caractérisation du contexte paysager

La caractérisation du contexte paysager des parcelles d'étude a pris en compte la structure et la composition du paysage. La base de données CORINE Land-Cover (CLC) (Heymann,

1993)[*] a été utilisée pour effectuer les analyses de caractérisation du contexte paysager. Compte tenu du contexte paysager de la zone d'étude, trois thèmes CLC d'occupation du sol ont été retenus : prairie, bois et autre (sol nu, culture…). A partir de ces trois thèmes, 10 métriques[†] paysagères (Gustafson, 1998 ; McGarigal *et al.*, 2002) ont été calculées (Tableau 3). Depuis le centre de chaque parcelle, chaque métrique a été calculée dans un voisinage circulaire de rayon 1 km (contexte immédiat) et de rayon 5 km (contexte sectoriel). Ce calcul a englobé ou non la parcelle selon sa superficie.

Tableau 3. Définition du contexte paysager des parcelles d'étude.

Contexte paysager	**Métriques paysagères** (abréviations utilisées pour les analyses)	**Descriptions**
Composition paysagère (mode d'occupation du sol des parcelles adjacentes)	Fréquence - prairie (freqprairie) - boisé (freqbois) - autre (freqautre)	Fréquence = pourcentage de superficie occupée par le thème (prairie, bois ou autre)
Structure paysagère (degré d'ouverture, fragmentation)	Nombre de taches de : - prairie (nbprairie) - boisé (nbbois)	Tache = patch = nombre de pixels contigus de même type d'occupation du sol (indicateur de fragmentation du milieu)
	Taille moyenne des taches de : - prairie (tailprairie) - boisé (tailbois)	Exprimée en ha
	Densité de lisière de prairie (dprairie)	Longueur de lisière de prairie (en m / ha) = interface du thème prairie avec tout type d'occupation du sol confondu (indicateur de bocage)
	Auto – adjacence de prairie (autadjprairie)	Absence de discontinuité dans le thème prairie (indicateur d'ouverture du milieu)
	Fréquence des contacts prairie - boisé (freqprairiebois)	Indicateur de lisières

4.2.3. Analyse des données

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données centrées réduites (Legendre & Legendre, 1998) a été utilisée pour :

[*] CORINE Land Cover : base de données géographiques d'occupation du sol obtenue par photo - interprétation d'images satellitaires assistée par ordinateur et harmonisée au niveau des pays de l'UE. Les éléments paysagers sont représentés en mode vectoriel (polygones). L'échelle de travail est le 1/100 000[e] et le seuil minimal de détection des unités paysagères est de 25 hectares. Cette base de données repose sur une nomenclature standard qui différencie 44 thèmes d'occupation du sol repartis selon 5 grands types : territoires artificialisés, territoires agricoles, forêts et milieux semi - naturels, zones humides, surfaces en eau (Raoul, 2001).

[†] Métrique : indice

- ordonner les parcelles d'étude en fonction des dynamiques de population de *A. terrestris*,
- ordonner les parcelles d'étude en fonction des métriques paysagères et aider à sélectionner les variables non redondantes parmi les métriques par des corrélations de Pearson (Sokal & Rohlf, 1998).

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre les métriques paysagères et entre celles-ci et les paramètres de cinétique de croissance des populations de *A. terrestris*. Une présélection des métriques paysagères a été effectuée en ne retenant, pour la suite des analyses, que celles présentant des corrélations au risque $p < 0,15$,

Une Analyse de Redondance (ACR), aussi appelée ACP sur Variables Instrumentales (ACPVI) (Legendre & Legendre, 1998), a été utilisée pour analyser et tester les corrélations entre le tableau de variables réponses (max, LP, LC) et le tableau de variables explicatives (métriques paysagères). La relation canonique globale entre les deux tableaux de variables a été testée par un test de permutation (Good, 1995).

Les corrélations de Spearman ont également été déterminées entre les métriques paysagères et les DR de *T. europaea* (2002 et somme 2001-max *A. terrestris*) et de *M. arvalis* (somme 2001-max *A. terrestris*). Les corrélations au risque $p < 0,15$ ont été discutées.

4.3. Résultats

4.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*

Les densités relatives de *A. terrestris* ont été suivies de 2001 à 2004 dans 49 parcelles (Figures 10) (cf. **3.3.1**). Les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus tôt dans les communes sont celles où le maximum de DR est, soit le plus élevé, soit le plus rapidement atteint (Figure 11) (cf. **3.3.1**).

4.3.2. Influence du contexte paysager immédiat (rayon 1 km)

4.3.2.1. Ordination des parcelles d'étude en fonction des métriques paysagères calculées dans un rayon de 1 km

La Figure 14 montre le résultat d'une ACP réalisée sur la matrice « métriques paysagères 1 km × parcelles d'étude ». Les trois premiers axes représentent 74,7 % de l'inertie totale. L'Annexe 4 présente les contributions des variables aux axes de l'ACP. La fréquence, l'auto adjacence, la taille et le nombre de taches de prairie sont les variables les plus corrélées à l'Axe 1. La fréquence de bois et des contacts entre prairie et bois sont les variables les plus corrélés à l'Axe 2. Le nombre de taches de bois et la densité de lisière de prairie sont les variables les plus corrélées à l'Axe 3. L'Axe 1 oppose les parcelles situées en milieu composé d'une majorité de prairie et plus ouvert (auto adjacence de prairie) aux parcelles situées en milieu plus fragmenté (nombreuses taches de prairie). L'Axe 2 individualise les parcelles entourées d'une part importante de bois.

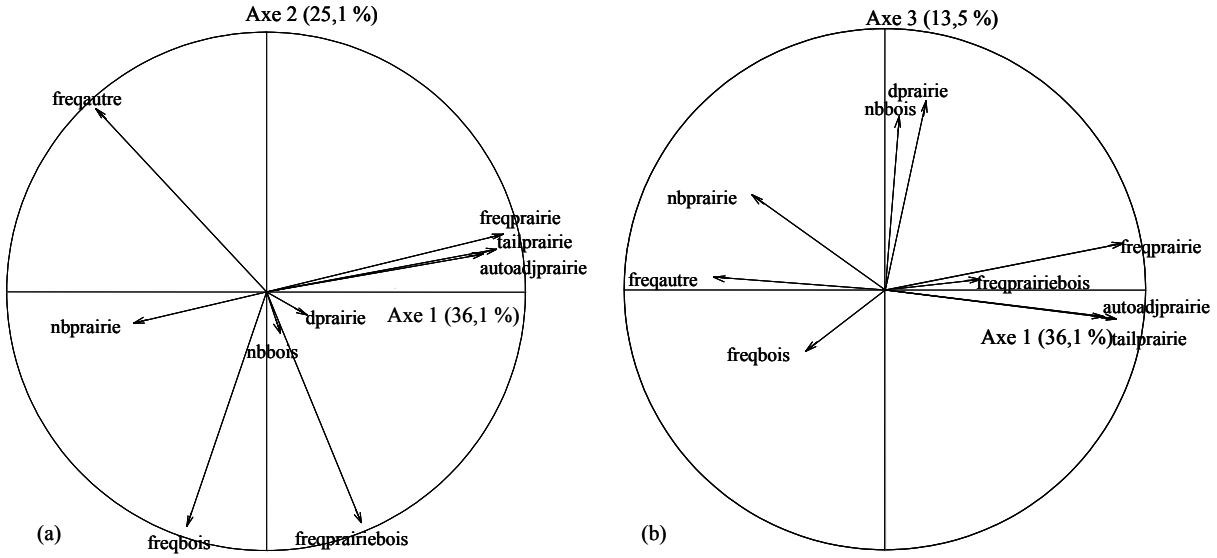


Figure 14. Cercles des corrélations entre les métriques paysagères, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « métriques paysagères 1 km × parcelles d'étude » : Axes 1 et 2 (a) et Axes 1 et 3 (b) (Abréviations : voir tableau 3).

La Figure 14 montre que, parmi les métriques paysagères 1 km, les corrélations sont fortes entre :

- la fréquence, l'auto adjacence et la taille du thème prairie ($r_{freqprairie\text{-}autoadjprairie} = 0,83$, $p < 10^{-13}$; $r_{freqprairie\text{-}tailprairie} = 0,74$, $p < 10^{-9}$; $r_{autoadjprairie\text{-}tailprairie} = 0, 62$, $p < 10^{-6}$)

- la fréquence de bois et des contacts entre prairie et bois ($r = 0,64$, $p < 10^{-7}$).

4.3.2.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et métriques paysagères 1 km

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 4 indique :

- des corrélations positives entre la fréquence de prairie et le maximum de *A. terrestris* (maximum) et entre la densité de lisière de prairie et le temps pour atteindre le maximum de *A. terrestris* (latence parcellaire),

- des corrélations négatives entre le nombre de taches de bois et la latence parcellaire et les fréquences de bois et de contacts prairie bois et le décalage de démarrage entre parcelle et commune (latence communale).

Tableau 4. Corrélations entre les variables métriques paysagères 1 km et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

	Paramètres de cinétique ***A. terrestris***		
	Maximum	**Latence parcellaire**	**Latence communale**
Métriques paysagères 1 km			
Fréquence de prairie	0,21▪	ns	ns
Fréquence de bois	ns	ns	-0,23▪
Fréquence de thème autre que prairie et bois	ns	ns	ns
Nombre de taches de prairie	ns	ns	ns
Nombre de taches de bois	ns	-0,25▪▪	ns
Taille des taches de prairie	ns	ns	ns
Taille des taches de bois	ns	ns	ns
Densité de lisière de prairie	ns	0,23▪	ns
Auto-adjacence de prairie	ns	ns	ns
Fréquence des contacts prairie-bois	ns	ns	-0,29*

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪$p < 0,15$; ▪▪$p < 0,1$; *$p < 0,05$; **$p < 0,01$

Les corrélations inter variables (Tableau 4 et Figure 14) ont conduit au choix des métriques (fréquence de prairie, fréquence de bois et nombre de taches de bois) pour réaliser une ACR entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 1 km) (Figure 15). La relation canonique entre les deux matrices de variables est significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p < 0,05$, test de permutations). Les axes canoniques expliquent 12,5 % (10,1 %, 2,3 % et 0,1 %) de la variance totale des variables décrivant la dynamique de population de *A. terrestris* sur les 49 parcelles d'étude.

Les valeurs du maximum de densité relative atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) seraient plus élevées dans les parcelles où la fréquence de prairie dans le contexte immédiat (rayon 1 km) est la plus élevée. Le maximum des populations de *A. terrestris* serait atteint le plus rapidement (latence parcellaire) dans les parcelles où le nombre de taches de bois est le plus élevé. Les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus rapidement dans les communes (latence communale) seraient celles où la fréquence de bois est la plus forte.

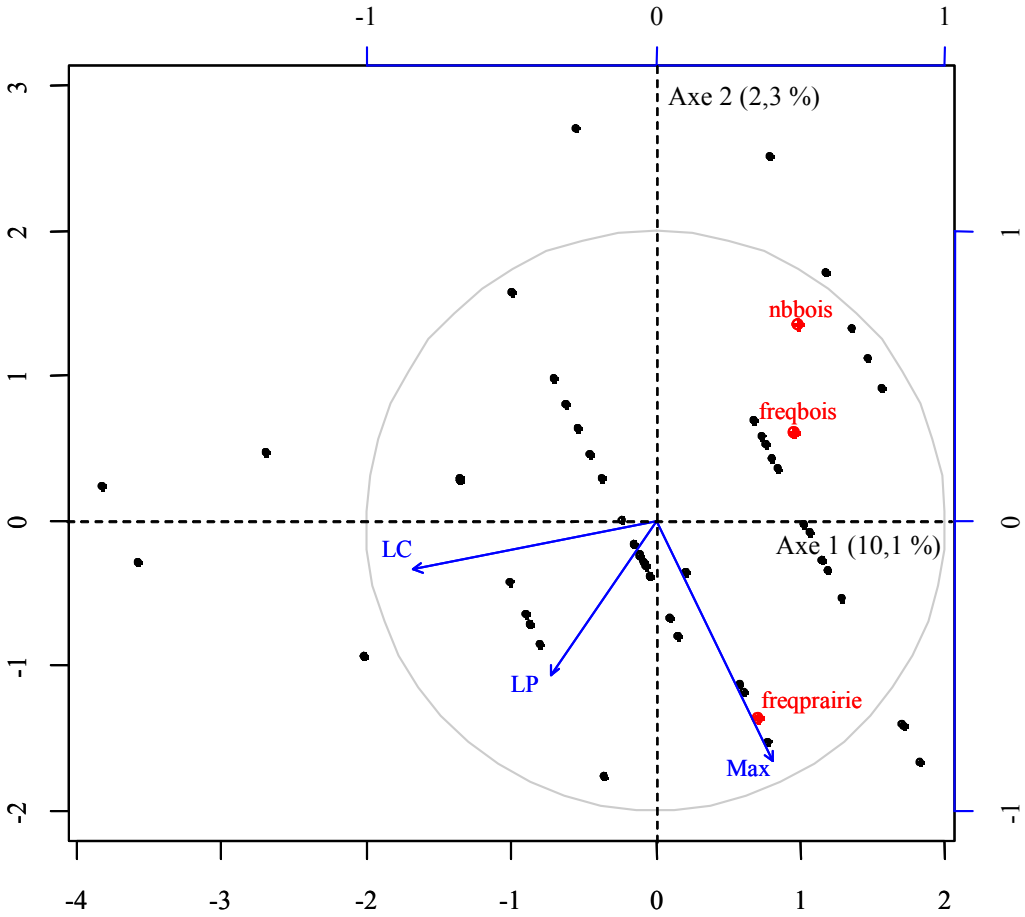


Figure 15. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 1 km) (Abréviations : voir tableau 3).

4.3.2.3. Relation entre populations de *T. europaea* et *M. arvalis* et métriques paysagères 1 km

Les variables *T. europeae* n'apparaissent pas significativement corrélées avec les métriques paysagères 1 km (Tableau 5). En revanche, au risque $p < 0,15$, la variable *M. arvalis* parait corrélée positivement avec la majorité des métriques calculées sur le thème prairie et négativement avec la majorité des métriques calculées sur le thème bois (Tableau 5).

Tableau 5. Corrélations entre les variables métriques paysagères 1 km et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

	DR de *T. europaea* 2002	**Somme DR *T. europaea***	**Somme DR *M. arvalis***
Métriques paysagères 1 km			
Fréquence de prairie	ns	ns	0,28*
Fréquence de bois	ns	ns	-0,49**
Fréquence de thème autre que prairie et bois	ns	ns	0,23▪
Nombre de taches de prairie	ns	ns	ns
Nombre de taches de bois	ns	ns	-0,32*
Taille des taches de prairie	ns	ns	0,23▪
Taille des taches de bois	ns	ns	0,24▪▪
Densité de lisière de prairie	ns	ns	ns
Auto-adjacence de prairie	ns	ns	0,33*
Fréquence des contacts prairie-bois	ns	ns	-0,54**

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

4.3.3. Influence du contexte paysager sectoriel (rayon 5 km)

4.3.3.1. Ordination des parcelles d'étude en fonction des métriques paysagères calculées dans un rayon de 5 km

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée sur la matrice « métriques paysagères 5 km × parcelles d'étude » représentent 72,7 % de l'inertie totale (Figure 16). Les variables contribuant le plus fortement à l'Axe 1 (Annexe 4) sont la fréquence et l'auto adjacence du thème prairie d'une part et la fréquence et la taille des taches du thème bois d'autre part. Les variables nombre de taches de prairie et fréquence des thèmes autres que prairie et bois (sol nu, culture…) apportent les plus fortes contributions à l'Axe 2. L'Axe 1 oppose les parcelles situées dans un contexte paysager ouvert et composé d'une majorité de prairie aux parcelles situées dans un contexte paysager plus fragmenté et composé d'une majorité de bois.

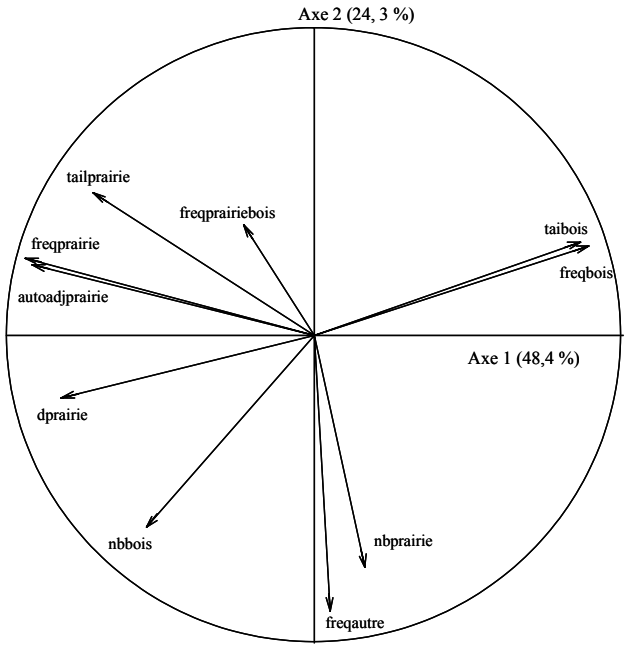


Figure 16. Cercle des corrélations entre les métriques paysagères, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « métriques paysagères 5 km × parcelles d'étude » (Abréviations : voir tableau 3).

Les variables métriques paysagères 5 km les plus corrélées entre elles sont :

- la fréquence et l'auto adjacence de prairie ($r = 0,92$, $p < 10^{-16}$),
- la fréquence et taille des taches de bois ($r = 0,77$, $p < 10^{-11}$),
- le nombre de taches de prairie et la fréquence des thèmes autres que prairie et bois (sol nu, culture…) ($r = 0,45$, $p = 0,001$).

4.3.3.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et métriques paysagères 5 km

Au risque $p < 0,15$, le décalage de démarrage des populations de *A. terrestris* entre les parcelles et leur commune correspondante (latence communale) parait corrélé :

- négativement avec la taille et l'auto adjacence des prairies et le nombre de taches de bois,
- positivement avec la taille des taches de bois (Tableau 6).

Tableau 6. Corrélations entre les variables métriques paysagères 5 km et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

	Paramètres de cinétique ***A. terrestris***		
	Maximum	**Latence parcellaire**	**Latence communale**
Métriques paysagères 5 km			
Fréquence de prairie	ns	ns	ns
Fréquence de bois	ns	ns	ns
Fréquence de thème autre que prairie et bois	ns	ns	ns
Nombre de taches de prairie	ns	ns	ns
Nombre de taches de bois	ns	ns	-0,25▪▪
Taille des taches de prairie	ns	ns	-0,29*
Taille des taches de bois	ns	ns	0,22▪
Densité de lisière de prairie	ns	ns	ns
Auto-adjacence de prairie	ns	ns	-0,24▪▪
Fréquence des contacts prairie-bois	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

Pour la suite des analyses, les variables auto adjacence de prairie et taille des taches de bois ont été gardées (Figure 16 et Tableau 6).

La Figure 17 présente le résultat de la ACR réalisée entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 5 km). La relation canonique entre les deux matrices de variables est significative ($p < 0,05$, test de permutations) sur les deux axes de la ACR qui expliquent 13,4 % (11,2 et 2,2 %) de la variance totale des variables décrivant la dynamique de population de *A. terrestris* sur les 49 parcelles d'étude.

Les valeurs du maximum de densité relative atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) seraient plus élevées dans les parcelles dont le contexte paysager est ouvert et composé de prairie. Les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus tardivement dans les communes (latence communale) seraient celles où la taille des taches de bois est la plus élevée.

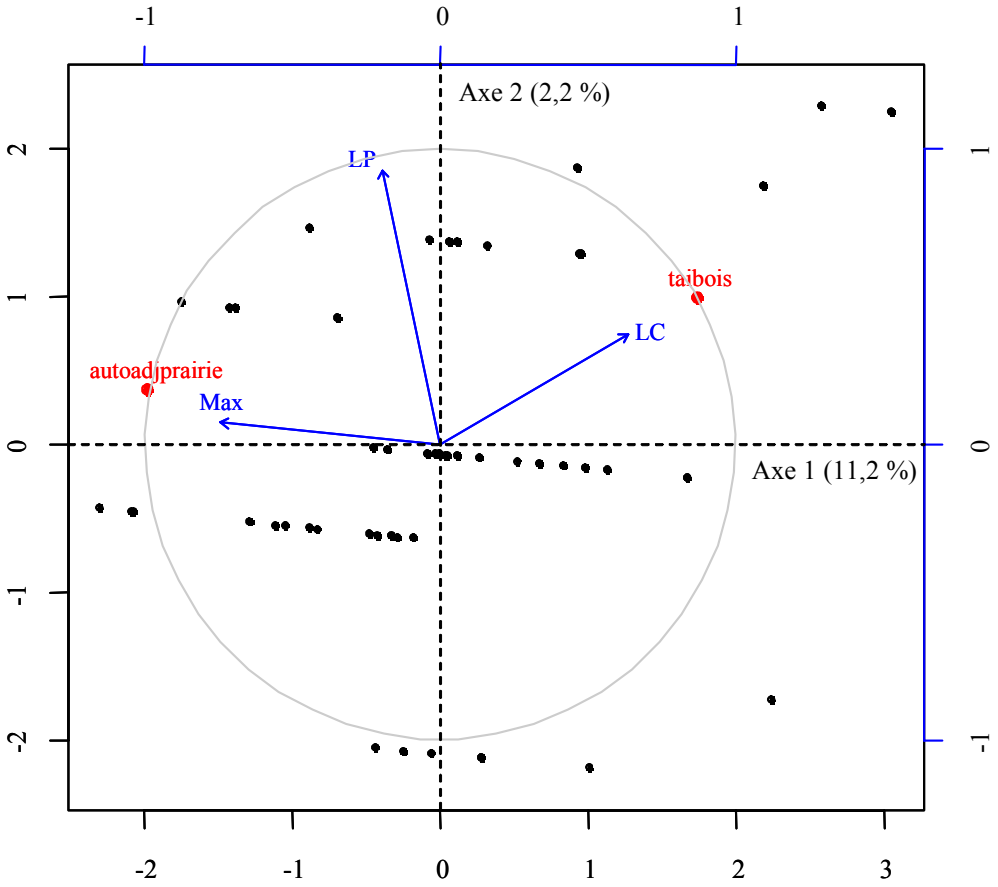


Figure 17. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 5 km) (Abréviations : voir tableau 3).

4.3.3.3. Relation entre populations de *T. europaea* et *M. arvalis* et métriques paysagères 5 km

Comme dans le cas des métriques 1 km (Tableau 5), au risque $p < 0,15$, la variable *M. arvalis* parait corrélée positivement à la fréquence et à l'auto adjacence des prairies et négativement à la fréquence des contacts prairie bois (Tableau 7).

En revanche, contrairement aux résultats présentés par le Tableau 5 (métriques 1 km), au risque $p < 0,15$, les variables *T. europeae* paraissent corrélées aux métriques paysagères 5 km :

- nombre de taches de bois et densité de lisière de prairie (corrélations positives),
- taille des taches de bois et fréquence de bois (seulement pour la variable somme des DR de *T. europaea*) (corrélations négatives) (Tableau 7).

Tableau 7. Corrélations entre les variables métriques paysagères 5 km et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

	DR de *T. europaea* 2002	**Somme DR *T. europaea***	**Somme DR *M. arvalis***
Métriques paysagères 5 km			
Fréquence de prairie	ns	ns	0,28▪▪
Fréquence de bois	ns	-0,25▪▪	ns
Fréquence de thème autre que prairie et bois	ns	ns	ns
Nombre de taches de prairie	ns	ns	ns
Nombre de taches de bois	0,28▪▪	0,32*	ns
Taille des taches de prairie	ns	ns	ns
Taille des taches de bois	-0,26▪▪	-0,33*	ns
Densité de lisière de prairie	0,25▪▪	0,25▪▪	ns
Auto-adjacence de prairie	ns	ns	0,27▪▪
Fréquence des contacts prairie-bois	ns	ns	-0,21▪

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

4.4. Discussion

Description du contexte paysager des parcelles d'étude

La caractérisation du contexte paysager immédiat des parcelles d'étude montre que la plupart d'entre elles sont entourées de prairie et confirme qu'elles se situent en milieu ouvert ou bocager (Figure 14). La caractérisation de leur contexte paysager sectoriel révèle les trois types de paysage rencontrés dans les zones de pullulation de *A. terrestris* en Franche-Comté : ouvert, semi-ouvert et forêt (Figure 16) (Delattre *et al.*, 1996 ; Duhamel *et al.*, 2000).

Influence du contexte paysager des parcelles sur les populations de micromammifères

La faible taille de notre échantillon de parcelles (49) pourrait limiter la puissance statistique des tests de corrélation. Cela ne nous permet donc pas d'exclure une erreur statistique de type

II, selon laquelle l'hypothèse nulle serait acceptée à tort (Anderson *et al.*, 2001). Pour cette raison, il a été décidé que les variables correspondant à des corrélations au risque $p < 0,15$ seraient sélectionnées pour les analyses multivariées ultérieures concernant *A. terrestris*.

Pour les analyses univariées concernant *T. europaea* et *M. arvalis*, les corrélations au risque $p < 0,15$ qui semblent biologiquement pertinentes ont été discutées à la lumière de la bibliographie existante.

Influence du contexte paysager des parcelles sur les populations de A. terrestris

Un test de permutation a montré que la relation canonique globale entre la matrice de variables *A. terrestris* et la matrice de variables paysagères (1 km d'une part et 5 km d'autre part) était significative sur les deux premiers axes de la ACR (respectivement, $p = 0,04$ et $p = 0,007$). Ces résultats montrent clairement que la structure de la relation des données n'est pas aléatoire. C'est donc la configuration globale des variables paysagères, plus que chaque variable isolée (cf. analyses univariées Tableaux 4 et 6), qui explique la réponse de *A. terrestris* en terme de dynamique de population sur le caractère multivarié du phénomène. Par ailleurs, une faible part (respectivement, 12,5 % et 13,4 %) de la variance totale des variables décrivant la dynamique des populations de *A. terrestris* semble être expliquée par les métriques paysagères calculées dans un voisinage de 1 km et de 5 km des parcelles d'étude. Ceci indique que d'autres variables pourraient être mises en cause dans l'explication de la dynamique de croissance des populations de *A. terrestris*. Ces variables pourraient inclure les caractéristiques édaphiques des parcelles et leur mode de conduite cultural.

Les résultats des analyses de redondance indiquent que les valeurs maximales de densité de *A. terrestris* seraient atteintes dans les parcelles entourées d'une majorité de prairie (Figure 15) et situées en milieu ouvert (Figure 17). Ces résultats rejoignent ceux de Blant *et al.* (2004) obtenus par l'analyse de la relation entre le paysage de la Haute Chaîne du Jura Suisse et les fluctuations pluriannuelles des populations de *A. terrestris*. Ces auteurs ont montré que les cycles de forte amplitude apparaissent dans les fonds de vallée peu boisés alors que les cycles de faible amplitude apparaissent dans les secteurs dominés par un paysage boisé. Cet effet du paysage pourrait refléter l'action de la prédation, comme l'on décrit Delattre *et al.* (1999c) concernant les populations de *M. arvalis*. En effet, les habitats homogènes (vaste zone de

prairie ouverte) sont dominés par les prédateurs spécialistes (belette, hermine, martre) qui sont à l'origine de grandes variations de densité des populations de proie (Anderson & Erlinge, 1977). A l'inverse, les habitats hétérogènes (bocage) sont propices aux prédateurs généralistes (renard, rapaces) qui semblent induire la stabilité des populations de campagnol. Enfin, dans les enclaves forestières, des populations résiduelles de campagnol persistent à basse densité.

Nos résultats indiquent par ailleurs que les maximums de *A. terrestris* seraient atteints plus rapidement dans les milieux boisés et fragmentés (Figure 15). Or, nous avons vu précédemment que ce ne sont pas les DR les plus élevées qui sont atteintes le plus rapidement (Figures 10 et 11, cf. **3.3.1**). Le contexte paysager des parcelles d'étude pourrait fournir une explication à ce phénomène. En effet, les populations de *A. terrestris* parviendraient à des niveaux de densité plus forts dans les zones ouvertes de prairie contiguë. Mais ces zones constituent aussi des espaces plus vastes que les populations de *A. terrestris* pourraient mettre plus de temps à coloniser. Les maximums atteints par les populations de *A. terrestris* resteraient cependant plus faibles en milieux bocagers, qui constituent un type de paysage moins favorable.

Notre étude suggère également que les démarrages de croissance de *A. terrestris* les plus précoces auraient lieu dans les parcelles entourées d'un maximum de bois (Figure 15) mais situées dans des communes caractérisées par une majorité de zones ouvertes (Figure 17). Duhamel *et al.* (2000) ont montré que les communes du département du Doubs où démarrent les pullulations de *A. terrestris* sont constituées d'une majorité de paysages ouverts, par rapport aux communes de diffusion caractérisées par une plus grande part de paysages forestiers. Nos résultats semblent en accord avec ces auteurs mais suggèrent qu'à l'intérieur des communes, les pullulations de *A. terrestris* pourraient démarrer dans les parcelles situées en enclaves forestières (Figure 15), où l'abondance de zones de lisière (contacts prairie bois) (Tableau 4) pourraient abriter des populations résiduelles de *A. terrestris*.

Influence du contexte paysager des parcelles sur les populations de M. arvalis et T. europaea

Les analyses univariées (Tableaux 5 et 7) vont dans le sens de résultats déjà publiés, qui montrent que *M. arvalis* est une espèce favorisée dans les zones de prairie ouvertes et

défavorisée dans les zones de bois fragmentées (Delattre *et al.*, 1992, 1996, 1999c ; Raoul *et al.*, 2001).

Le contexte paysager immédiat des parcelles n'aurait pas d'influence sur les populations de *T. europaea* (Tableau 5). En revanche, à l'échelle d'une commune, *T. europaea* pourrait être favorisée par les milieux bocagers (Tableau 7). En effet, les observations de terrain semblent indiquer une concentration d'indices de *T. europaea* en zone de lisière. Il est toutefois nécessaire de souligner que ce phénomène pourrait être le résultat de la fuite des populations de *T. europaea* au fur et à mesure de l'accroissement des populations de *A. terrestris* dans les parcelles (Giraudoux *et al.*, 1995 ; Delattre *et al.*, sous presse).

Utilisation de CORINE Land-Cover (CLC)

CLC est une image dont le "lissage" cartographique a gommé les éléments paysagers inférieurs à 25 ha. Cependant, c'est une base d'information géographique officielle (Heymann, 1993) qui offre l'avantage d'être fiable dans sa composition. Par exemple, l'analyse de la réponse spectrale des prairies par radiométrie mesurée par image satellitaire aurait été inadaptée car trop dépendante, à l'échelle d'une parcelle, des conditions climatiques à la date de mesure. En effet, les données de composition et de structure paysagères fournies par CLC sont davantage stables dans le temps que la réponse herbacée.

Auto corrélation spatiale entre parcelles d'étude

Pour des raisons techniques (coopération des exploitants agricoles, facilité d'accès…), les parcelles d'étude ont initialement été échantillonnées par groupe, ce qui confère à l'ensemble des 49 parcelles une répartition en « grappes » (cf. Figure 6). L'analyse détaillée de l'auto corrélation spatiale entre les parcelles d'étude permettrait certainement d'apporter des éléments de comparaison non biaisés sur les structures paysagères sous-tendant les fluctuations pluriannuelles des populations de *A. terrestris*. Dans une démarche exploratoire, nous avons néanmoins reconduit l'analyse paysagère sur un échantillon de 24 parcelles. Ces parcelles ont été sélectionnées parmi les 49 parcelles initiales au moyen d'un programme algorithmique qui calcule et maximise la somme des distances inter – parcelles, en fonction

d'un effectif retenu comme statistiquement acceptable (Foltête & Robbez-Masson, 2005). Dans ce cas, l'analyse de redondance entre variables *A. terrestris* et métriques paysagères (1 et 5 km) a également montré une influence positive :

- des zones de prairie ouverte sur l'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris*,
- des zones de lisière sur la précocité et la vitesse de croissance des populations de *A. terrestris*.

Conclusion

Les zones de prairie ouverte favoriseraient l'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris*.

La vitesse de colonisation serait supérieure dans les zones bocagères.

Au sein d'une commune, une augmentation plus précoce de *A. terrestris* pourrait avoir lieu dans les enclaves forestières.

5. QUATRIÈME PARTIE : influence des caractéristiques de la végétation sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

5.1. Questions

L'objectif est de déterminer le rôle de la végétation, ainsi que son échelle spatio-temporelle d'action, dans la colonisation des parcelles par le campagnol terrestre, la taupe et le campagnol des champs. Pour cela, la question suivante a été posée pour chaque espèce :

> 2- existe-t-il des caractéristiques végétales favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par l'espèce considérée ?

5.2. Détermination de la composition en espèces végétales

5.2.1. Matériel et Méthodes

5.2.1.1. Sélection des parcelles d'étude

Quatre-vingt parcelles d'étude ont été sélectionnées en 2001 dans des zones où les populations de *A. terrestris* et de *T. europaea* étaient à basse densité (score 0-1) depuis 2 ans. Trois groupes de parcelles ont été constitués en fonction de leur occupation par *A. terrestris* et *T. europaea*, à savoir : présence de l'une ou l'autre des deux espèces ou absence des deux.

5.2.1.2. Détermination des Fréquences d'Occurrence d'Espèces végétales par Placette*

La méthode d'étude de la végétation qui a été employée en 2001 à l'échelle parcellaire consiste à déterminer une Fréquence d'Occurrence de chaque Espèce végétale rencontrée dans une Placette (FOEP) (Romain, 2001).

Au sein de chaque parcelle d'étude, la localisation de la placette d'échantillonnage a été déterminée :

- sur l'emplacement d'une colonie de *A. terrestris* dans les parcelles avec *A. terrestris* et sans *T. europaea*,

- par tirage au sort dans les parcelles sans *A. terrestris* ni *T. europaea*,

- sur l'emplacement d'une colonie de *T. europaea* dans les parcelles sans *A. terrestris* et avec *T. europaea*.

La technique FOEP consiste, au sein des placettes occupées par *A. terrestris*, à ajuster la forme du dispositif d'échantillonnage à la forme de la colonie de *A. terrestris*. Deux ficelles de dix mètres, parallèles et espacées de 10 centimètres, sont maintenues autour de la colonie avec des piquets métalliques. A l'extrémité du dispositif ainsi obtenu, deux « mètres étalons » (comportant en alternance des bandes colorées de 10 cm), sont fixés de part et d'autre des deux ficelles au point de départ. Les relevés en présence/absence de chaque espèce végétale sont pratiqués dans chaque carré de végétation de 10 x 10 cm. Les « mètres étalons » sont déplacés pour parcourir progressivement toute la longueur du dispositif.

Le dispositif d'échantillonnage a été reproduit à l'identique dans les placettes des parcelles sans *A. terrestris* ni *T. europaea* et dans les placettes des parcelles sans *A. terrestris* et avec *T. europaea*.

Les relevés floristiques ont été réalisés au stade végétatif des plantes, c'est à dire au début du printemps, après la période hivernale critique pour le *A. terrestris* (arrêt de la reproduction, survie sur les réserves racinaires).

* Placette : surface occupée ou inoccupée par *A. terrestris*, d'une superficie d'environ 25 m^2, calculée selon la dimension moyenne d'un réseau de *A. terrestris* (Deblay & Salvi, 1993).

5.2.1.3. Analyse des données

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données centrées réduites a été utilisée pour ordonner les parcelles d'étude en fonction des Fréquences d'Occurrence de chaque Espèce végétale rencontrée dans les Placettes des trois types de parcelles (Legendre & Legendre, 1998). A la carte factorielle des parcelles obtenue par ACP ont été ajoutées, à titre indicatif et sous l'hypothèse d'une distribution multi normale des données, des ellipses à 90 % matérialisant la distribution générale des relevés de chacun des trois types de parcelles : avec *A. terrestris* et sans *T. europaea*, sans *A. terrestris* et avec *T. europaea*, sans *A. terrestris* et sans *T. europaea*.

Un test de Kruskall-Wallis, éventuellement suivi d'un test de comparaisons multiples (Sokal et Rohlf, 1998), a été employé pour comparer les trois types de parcelles selon :

- les Fréquences d'Occurrence de chaque Espèce végétale rencontrée dans les Placettes,
- les coordonnées factorielles des parcelles sur l'Axe 1 de l'ACP « Fréquence d'Occurrence d'Espèces végétales par Placette × parcelles d'étude ».

5.2.2. Résultats

La Figure 18 présente le résultat de l'ACP « Fréquences d'Occurrence d'Espèce végétale par Placette × parcelles d'étude ».

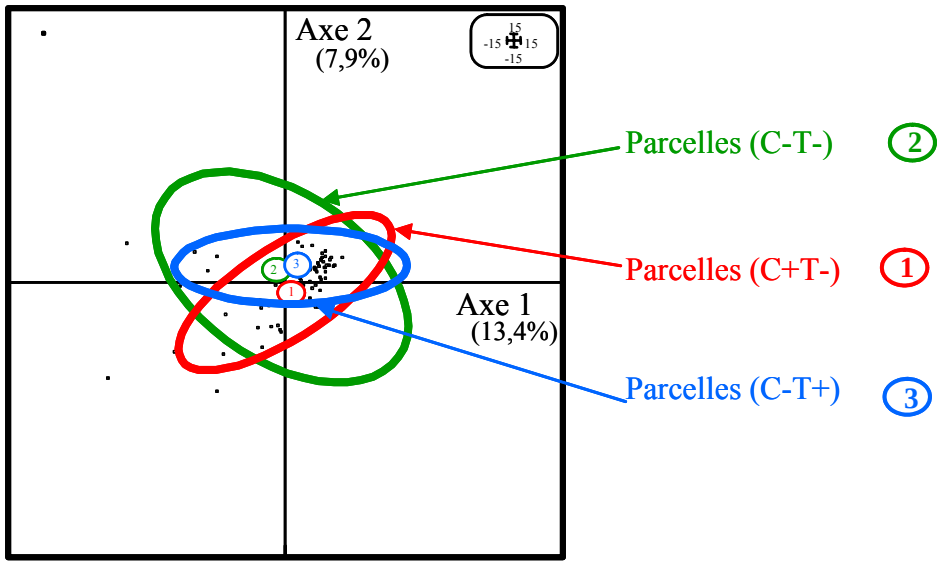


Figure 18. Carte factorielle des parcelles d'étude ordonnées en fonction des Fréquences d'occurrence d'Espèces végétales par Placette : 1, parcelles avec *A. terrestris* et sans *T. europaea* (C+T-) ; 2, parcelles sans *A. terrestris* et sans *T. europaea* (C-T-); 3, parcelles sans *A. terrestris* et avec *T. europaea* (C-T+).

Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les trois types de parcelles en considérant l'ensemble des espèces végétales ou les espèces végétales individuellement.

5.2.3. Discussion

La caractérisation des parcelles d'étude par leur composition en espèces végétales n'a pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre parcelles colonisées et non colonisées.

Le nombre de parcelles étudiées étant déjà de 80, augmenter encore cet échantillon ne conduirait pas forcément à de meilleurs résultats. De plus, l'effet d'une espèce végétale isolée parmi une soixantaine est difficile à interpréter. En effet, un nombre plus limité de variables explicatives est nécessaire pour la robustesse des analyses statistiques. Il a donc été décidé de regrouper les espèces végétales, selon leurs caractéristiques fonctionnelles et structurelles.

5.3. Détermination de la composition en Groupes Fonctionnels Végétaux (GFV)

Les Groupes Fonctionnels Végétaux (GFV) d'une prairie reflètent le fonctionnement des communautés végétales qui la composent (Pillar & Sosinski, 2003). Les GFV peuvent être définis à partir des Traits d'Histoire de Vie (THV) des espèces des communautés végétales. Les THV d'une espèce végétale décrivent ses caractéristiques morphologiques, physiologiques et écologiques (Pillar, 1999 ; Loiseau, 2001 ; Cantero *et al.,* 2003 ; Jauffret & Lavorel, 2003 ; Pavlu *et al*, 2003 ; Pillar & Sosinski, 2003 ; Rodriguez *et al.,* 2003 ; Kohler *et al.*, 2004 ; Guretzky *et al*., 2005).

Nous posons l'hypothèse que certains traits pourraient conférer à la végétation des parcelles des caractéristiques attractives pour les campagnols et les taupes : quantité et qualité de la nourriture disponible (Kopp, 1993), protection vis-à-vis des prédateurs (Saucy, 1988) et vis-à-vis des changements climatiques (MacCafferty *et al.*, 2003).

L'objectif est de tester l'influence du fonctionnement des communautés végétales des parcelles d'étude sur les dynamiques de population du campagnol terrestre, de la taupe et du campagnol des champs.

5.3.1. Matériel et Méthodes

5.3.1.1. Sélection des parcelles d'étude

L'échantillon de 80 parcelles sur lesquelles a été déterminée la composition en espèces végétales (FOEP) (cf. **5.2.1.1**), a été réduit à 49 parcelles sur la base d'un classement automatique (Legendre & Legendre, 1998) en fonction des résultats FOEP et du mode d'exploitation agricole (Bournais, 2003) (non présenté ici). Sur ces 49 parcelles, les populations de campagnols et de taupe ont été suivies de 2001 à 2004 (cf. **2.** et **3.)**.

5.3.1.2. Caractérisation des Traits d'Histoire de Vie des espèces végétales

Sur les 49 parcelles d'étude, les espèces végétales issues des relevés FOEP ont été caractérisées selon leurs Traits d'Histoire de Vie (THV) supposés pertinents pour les espèces de micromammifère étudiées. Les différents THV ont été définis par des attributs classés selon

des gradients croissants (Tableau 8). Seules les espèces végétales présentes dans plus de 10 % des relevés parcellaires ont été conservées pour la construction d'une matrice de données « THV × espèces végétales » (Rodriguez *et al.*, 2003) (Annexe 5).

Tableau 8. Description des THV enregistrés pour les espèces végétales de prairie les plus fréquemment rencontrées dans les parcelles d'étude.

Traits d'Histoire de Vie	**Description des attributs et codifications utilisées pour les analyses**	**Pertinence supposée pour *A. terrestris* et/ou *T. europaea* et/ou *M. arvalis***
Réserve [1][2]	absence (=0) ; présence (=1)	Quantité et qualité de nourriture disponible (Batzli, 1985 ; Saucy, 1988 ; Kopp, 1993 ; Potapov *et al.* , 2004)
Type biologique [1][4] (position des bourgeons en dormance)	thérophyte (=1) ; géophyte (=2) ; hémicryptophyte (=3) ; chaméphyte (=4)	
Appétence [3] (préférence du bétail : Indice spécifique de valeur agronomique)	nulle (=0) ; faible (=1) ; moyenne (=2) ; assez forte (=3) ; forte (=4) ; très forte (=5)	

[1] Flora Helvetica (Lauber & Wagner, 2000) et la Flore de la Suisse (Aeschimann & Burdet, 1994)
[2] Klimes *et al.* , 1997: http://www.butbn.cas.cz/klimes/
[3] Valeurs communiquées par le Cemagref de Grenoble (A. Bornard, com. pers., 2001)
[4] Classification des types biologiques de Raunkaier (1934) : classification écologique, qui classe les plantes selon la manière dont elles protègent leurs bourgeons à la mauvaise saison, froide ou sèche ; elle distingue cinq groupes de végétaux : phanérophytes, ce sont essentiellement les arbres, arbustes et arbrisseaux, dont les bourgeons sont situés en haut d'une tige ; les feuilles tombent ou non et les zones les plus sensibles (méristèmes) sont protégées par des structures temporaires de résistance (bourgeons) - chaméphytes, ce sont des plantes basses dont les bourgeons sont proches du sol ; les feuilles tombent ou non, les bourgeons les plus bas bénéficient de la protection de la neige - cryptophytes ou géophytes, ces plantes passent la mauvaise saison protégées dans le sol, la partie aérienne meurt ; ce sont les plantes à bulbe, à rhizome et à tubercule - thérophytes, ce sont les plantes annuelles, qui disparaissent pendant la mauvaise saison et survivent sous la forme de graines - hémicryptophytes, stratégie mixte qui combine celles des géophytes et des chaméphytes ; ce sont souvent des plantes à rosette.

Des variables complémentaires, calculées à partir des FOEP des espèces végétales, ont été attribuées à chaque parcelle d'étude :

- Fréquences d'occurrence des Groupes taxonomiques classiques : monocotylédones (familles végétales des poacées*, cypéracées, juncacées), légumineuses (fabacées), dicotylédones (autres familles végétales herbacées)

* Les poacées sont communément appelées graminées.

- Diversité spécifique végétale (H') : indice de diversité spécifique de Shannon, calculé selon la formule :

$$\sum_{i=1}^{S} (Ni/N) \text{ Log } (Ni/N)$$

S = richesse spécifique = nombre total d'espèces rencontrées par parcelle

Ni = nombre d'individus de l'espèce i

N = nombre total d'individus

- Valeur pastorale d'une prairie (VP) (Daget & Poissonet, 1971) : estimation globale de la productivité, appétibilité* et digestibilité des espèces herbacées, calculée à partir des indices spécifiques de valeur agronomique des espèces végétales d'une parcelle, selon la formule :

$$VP = 20 \frac{\sum_{j=1}^{n} R_{ij}.IQ_j}{\sum_{j=1}^{n} R_j}$$

i = relevé herbacé

Rij = recouvrement de l'espèce j dans le relevé i

IQj = indice spécifique de valeur agronomique de chaque espèce j

5.3.1.3. Analyse des données

Dans le but de pondérer les THV par les Fréquences d'Occurrence des Espèces végétales, la matrice de données «espèces végétales (FOEP) × parcelles d'étude » a été multipliée par la matrice « THV × espèces végétales », pour l'obtention d'une matrice « THV × parcelles

* Appétibilité : aptitude d'un aliment à stimuler l'appétence de l'animal ; Appétence : avidité manifestée par un animal pour un aliment particulier.

d'étude» (Rodriguez *et al.*, 2003). Les variables complémentaires ont été intégrées à la matrice pour obtenir une matrice « variables végétation × parcelles d'étude».

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données centrées réduites (Legendre & Legendre, 1998) a été réalisée pour ordonner les parcelles d'étude en fonction des :

- dynamiques de population de *A. terrestris*
- variables végétation, parmi lesquelles les variables non redondantes ont été sélectionnées (corrélations de Pearson).

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre les variables végétation et :

- les paramètres de cinétique de croissance des populations de *A. terrestris* (maximum, latence parcellaire et latence communale) : les variables végétation présentant des corrélations au risque $p < 0,15$ ont été retenues pour la suite des analyses ;
- les variables *T. europaea* (DR 2002 et somme des DR 2001-max *A. terrestris*) et *M. arvalis* (somme des DR 2001-max *A. terrestris*) : les corrélations au risque $p < 0,15$ ont été discutées.

Une Analyse de Redondance (ACR) (Legendre & Legendre, 1998) a été utilisée pour visualiser et interpréter les corrélations entre le tableau de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale) et le tableau de variables explicatives (variables végétation). La relation canonique globale entre les deux tableaux de variables a été testée par un test de permutation.

5.3.2. Résultats

5.3.2.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*

Le suivi des DR des populations de *A. terrestris* de 2001 à 2004 a permis de définir, pour chacune des 49 parcelles d'étude, le maximum, la latence parcellaire et la latence communale des cinétiques de croissance (Figure 10) (cf. **3.3.1**). La Figure 11 (cf. **3.3.1)** montre que la latence communale est corrélée avec le maximum et la latence parcellaire.

5.3.2.2. Ordination des parcelles d'étude en fonction des variables végétation

La Figure 19 montre le résultat d'une ACP réalisée sur la matrice « variables végétation × parcelles d'étude ». Les deux premiers axes portent 82,8 % de l'inertie totale. La réserve et le type biologique des espèces végétales sont les variables les plus corrélées à l'Axe 1 (Annexe 4). L'Axe 1 met en évidence les parcelles qui présentent le plus d'espèces végétales vivaces et avec organe de réserve.

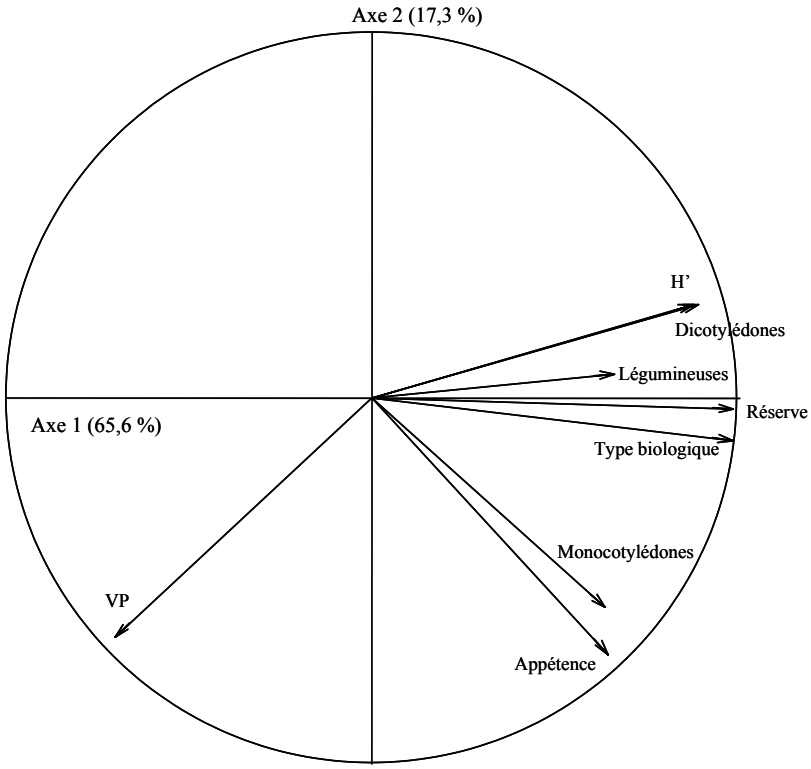


Figure 19. Cercle des corrélations entre les variables végétation, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « variables végétation × parcelles d'étude » (Abréviations : cf. **5.3.1.2**).

Les variables végétation les plus corrélées entres elles sont :

- le type biologique et la réserve ($r = 0,97$, $p < 10^{-16}$),
- la diversité spécifique et le groupe taxonomique des dicotylédones ($r = 0,78$, $p = 10^{-11}$),

- l'appétence et le groupe taxonomique des monocotylédones ($r = 0,67$, $p = 10^{-7}$).

5.3.2.3. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et variables végétation

Le Tableau 9 illustre les corrélations négatives apparaissant, au risque $p < 0,15$, entre le niveau maximum de DR atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) et les variables dicotylédones, légumineuses, réserve et diversité spécifique végétale. Le maximum parait également corrélé à la valeur pastorale mais de façon positive et dans une moindre mesure.

Tableau 9. Corrélations entre les variables végétation et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

	Paramètres de cinétique ***A. terrestris***		
	Maximum	**Latence parcellaire**	**Latence communale**
Variables végétation			
Monocotylédones	ns	ns	ns
Dicotylédones	-0,25▪▪	ns	ns
Légumineuses	-0,35*	ns	ns
Type biologique	ns	ns	ns
Réserve	-0,25▪▪	ns	ns
Appétence	ns	ns	ns
H'	-0,38**	ns	ns
VP	0,23▪	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

Pour la suite des analyses, les variables réserve, diversité spécifique et valeur pastorale ont été gardées (Tableau 9 et Figure 19).

La Figure 20 présente le résultat de la ACR réalisée entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (variables végétation : réserve, diversité spécifique et valeur pastorale). La relation canonique entre les deux matrices de variables est significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p < 0,05$, test de permutations). Les axes canoniques expliquent 11,8 % (10,1 %, 1,6 % et 0,1 %) de la variance totale des variables décrivant la dynamique de population de *A. terrestris* sur les 49 parcelles d'étude.

Les valeurs du maximum de densité relative atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) seraient plus élevées dans les parcelles qui ont les plus faibles diversités spécifiques végétales et les plus faibles pourcentages d'espèces végétales avec réserve. Les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus rapidement dans les communes (latence communale) seraient celles qui présentent les plus fortes valeurs pastorales.

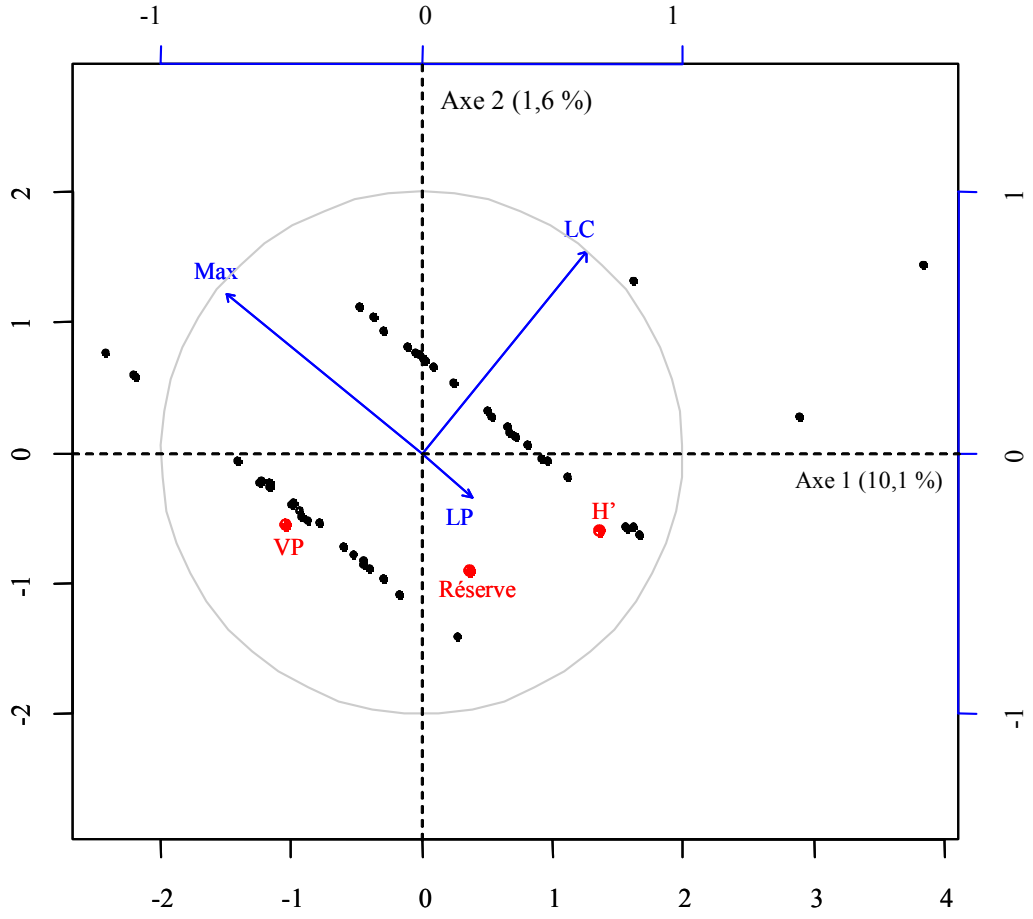


Figure 20. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (variables végétation : réserve, diversité spécifique et valeur pastorale) (Abréviations : cf. **5.3.1.2)**.

5.3.2.4. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables végétation

Au risque p < 0,15, le Tableau 10 indique des corrélations négatives entre :

- les variables *T. europaea* et le groupe taxonomique des monocotylédones, le type biologique et l'appétence des espèces végétales, ainsi que la réserve pour la somme des DR,
- la variable *M. arvalis* et le groupe taxonomique des dicotylédones.

Tableau 10. Corrélations entre les variables végétation et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

	DR de *T. europaea* 2002	**Somme DR *T. europaea***	**Somme DR *M. arvalis***
Variables végétation			
Monocotylédones	-0,41**	-0,44**	ns
Dicotylédones	ns	ns	-0,32*
Légumineuses	ns	ns	ns
Type biologique	-0,27▪▪	-0,31*	ns
Réserve	ns	-0,22▪	ns
Appétence	-0,41**	-0,43**	ns
H'	ns	ns	ns
VP	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

5.3.3. Discussion

Les relevés floristiques (FOEP) à partir desquels ont été déterminées les variables végétation ont été réalisés en 2001 dans des parcelles où les populations de *A. terrestris* étaient à basse densité depuis deux ans. L'étude portant sur un rôle éventuel de la végétation dans la colonisation par *A. terrestris*, il était nécessaire de sélectionner des parcelles qui se trouvaient en situation de démarrage d'un nouveau cycle, et non dans la phase de déclin du cycle précédent (Saucy, 1988). La végétation étudiée peut donc être considérée comme une image représentative de la végétation présente avant installation de *A. terrestris*.

Description des parcelles d'étude en fonction de leurs Groupes Fonctionnels Végétaux

Le codage des THV des espèces végétales par des attributs classés selon des gradients croissants a permis d'assimiler les variables catégoriques (réserve, type biologique, appétence) à des métriques continues pour la réalisation d'une ACP sur la matrice « variables végétation × parcelles d'étude ». En effet, l'utilisation d'une Analyse en Composantes Multiples (ACM), adaptée au traitement multivarié de variables catégoriques (Legendre & Legendre, 1998), était inappropriée en raison de :

- la pondération de chaque THV par les fréquences des espèces végétales,
- la nature continue des variables complémentaires (fréquence du groupe taxonomique, indice de diversité spécifique et valeur pastorale).

L'ordination des parcelles d'étude en fonction des variables végétation a permis de les différencier selon trois principaux GFV :

- parcelles à forte valeur pastorale,
- parcelles à forte diversité spécifique, dominées par des espèces végétales vivaces (organe de réserve) appartenant au groupe taxonomique des dicotylédones,
- parcelles à forte diversité spécifique, présentant de forts pourcentages d'espèces végétales appétentes pour le bétail et appartenant au groupe taxonomique des monocotylédones (essentiellement représentées par les espèces de la famille des graminées dans les parcelles d'étude) (Figure 19).

Influence des Groupes Fonctionnels Végétaux des parcelles sur les populations de A. terrestris

Notre étude n'a pas permis de mettre en évidence un effet de la végétation par sa composition en espèces sur l'installation des populations de *A. terrestris* dans les parcelles (cf. **5.2.**). Cependant, l'effet de la composition en Groupes Fonctionnels semble influencer la vitesse et l'intensité de la colonisation des parcelles par les populations de *A. terrestris*.

La faible taille de notre échantillon de parcelles (49) pourrait limiter la puissance statistique des tests de corrélation et conduire à accepter l'hypothèse nulle à tort (Anderson *et al.*, 2001).

Pour cette raison, il a été décidé que les variables végétation correspondant à des corrélations au risque $p < 0,15$ seraient sélectionnées pour l'analyse multivariée (ACR) ultérieure. Ainsi, nos résultats indiquent que les valeurs du maximum de densité relative atteint par les populations de *A. terrestris* seraient plus élevées dans les parcelles qui ont les plus faibles diversités spécifiques végétales et les plus faibles pourcentages d'espèces végétales avec réserve (Figure 20). Les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus rapidement dans les communes seraient celles qui présentent les plus fortes valeurs pastorales. Un test de permutation a montré que la relation canonique globale entre la matrice de variables *A. terrestris* et la matrice de variables végétation était significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p = 0,04$). Ce résultat montre clairement que la structure des données n'est pas aléatoire et qu'une partie de la réponse démographique de *A. terrestris* est expliquée, non pas par une seule variable végétation isolée (acceptation de Ho dans l'analyse univariée, Tableau 9), mais par la configuration d'un ensemble de variables. De plus, une faible part (11,8 %) de la variance totale des variables décrivant les cinétiques de *A. terrestris* semble être expliquée par les variables végétation. Ceci indiquerait l'importance du rôle de variables autres que les caractéristiques fonctionnelles de la végétation et confirmerait une hypothèse multifactorielle de régulation des cycles de pullulation de *A. terrestris*.

Diversité spécifique végétale et valeur pastorale

L'apparente influence positive d'une faible diversité spécifique végétale sur les populations de *A. terrestris* pourrait être le reflet d'une influence positive de la production primaire, en terme de disponibilité de la ressource nutritive et de capacité protectrice du couvert. En effet, d'importantes quantités de fertilisants sont en général épandues sur les parcelles agricoles et en particulier sur les près de fauche, afin d'augmenter la biomasse de fourrage et de favoriser les pourcentages d'espèces végétales appétentes pour le bétail (Hedin *et al.*, 1972). Ces traitements confèrent en général aux parcelles des pourcentages importants de graminées et de légumineuses, entraînant ainsi une diminution de la diversité spécifique végétale (Nösberger, 1974, cité par Monnet, 1996). De plus, les engrais azotés, majoritairement utilisés, favorisent l'implantation du pissenlit dans les prairies (Jeangros *et al.*, 1994). Le pissenlit et les

légumineuses constituent justement les préférences alimentaires de *A. terrestris*, avec quelques rares espèces de graminées très appétentes (Kopp, 1988 & 1993).

Le résultat indiquant que les populations de *A. terrestris* seraient également favorisées par des valeurs pastorales élevées dans les parcelles (Figure 20) rejoindrait le résultat précédent ainsi que les conclusions de Kopp (1993). En effet, la valeur pastorale est un indice de qualité de la prairie permanente, obtenue en tenant compte de la composition floristique et de la valeur relative des espèces végétales (Daget & Poissonnet, 1972 ; Putot, 1975). Selon une échelle de 0 à 100 caractérisant la VP (Bidault *et al.*, 1990), la classe de valeurs 20-30, dans laquelle se situent les plus faibles valeurs des parcelles d'étude, signe des herbages à forts pourcentages de graminées médiocres et de plantes non fourragères. La classe de valeurs 60-80 (valeur maximale obtenue dans les parcelles : 80,5) indiquent de très bons herbages où les graminées de moyenne appétence ont disparu et les pourcentages de légumineuses sont en augmentation. Ainsi, la colonisation des parcelles par les populations de *A. terrestris* serait favorisée par une végétation composée de forts pourcentages de quelques espèces végétales à forte valeur agronomique.

Organes de réserve végétaux

A terrestris se nourrit principalement des parties souterraines des végétaux, dont il stocke régulièrement les organes de réserve (racines, rhizomes, bulbes) dans son terrier (Airoldi, 1976). Nous avons pourtant constater que les forts pourcentages d'espèces végétales à réserve seraient défavorables aux populations de *A terrestris* (Figure 20). Cependant, la plupart des plantes rencontrées dans les relevés de végétation sont pourvues de réserves. Il est probable que les prairies permanentes très fertilisées présentent, parmi leurs espèces végétales en faible nombre, des pourcentages importants d'espèces sans organe de réserve comme par exemple le ray-grass italien (*Lolium multiflorum*). Cette espèce fait d'ailleurs partie des graminées les plus appétentes pour le bétail (indice spécifique de valeur agronomique maximum, Bornard, communication personnelle). De plus, dans ses études sur les préférences alimentaires, Kopp (1993) a aussi montré que les choix de *A.terrestris* étaient davantage guidés par la présence de facteurs négatifs des plantes (métabolites secondaires) que par le contenu en éléments nutritifs (organes de réserve).

Influence des Groupes Fonctionnels Végétaux des parcelles sur les populations de T. europaea et *M. arvalis*

Le faible nombre de parcelles étudiées pourrait avoir conduit à l'acceptation à tort de l'hypothèse nulle (Anderson *et al.*, 2001). Il a donc été décidé que les corrélations au risque $p < 0,15$ entre variables végétation et *T. europaea* ou *M. arvalis* (analyses univariées) qui semblent biologiquement pertinentes seraient discutées au regard des résultats de la littérature.

Ainsi, les populations de *T. europaea* semblent défavorisées par l'abondance de monocotylédones et de plantes vivaces (réserve) et appétentes pour le bétail (Tableau 10). Ces corrélations sont difficilement interprétables dans la mesure où *T. europaea* n'est pas une espèce de micromammifère herbivore. De plus, les interactions *T. europaea – A. terrestris* pourraient masquer un éventuel rôle de la végétation sur *T. europaea* (cf. **3**.).

Les populations de *M. arvalis* apparaissent défavorisées par l'abondance de dicotylédones (Tableau 10). Bien que se nourrissant essentiellement des parties épigées de plantes de prairie, *M. arvalis* semble également apprécier les cultures mono spécifiques de céréale (monocotylédones) (Triffe, 2001).

5.4. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV)

Plusieurs auteurs ont émis l'hypothèse des capacités protectrices du couvert végétal (contre les prédateurs et les variations de température) comme facteur explicatif des dynamiques de population de micromammifère à l'échelle parcellaire (Birney *et al.*, 1976 ; Taitt & Krebs, 1985 ; Saucy, 1988 ; Kopp, 1993 ; Hambäck *et al.*, 2002 ; Fedriani *et al.*, 2002 ; MacCafferty *et al.*, 2003).

L'objectif est de tester l'influence de la structure du couvert végétal parcellaire sur la dynamique de population du campagnol terrestre, de la taupe et du campagnol des champs.

5.4.1. Suivi saisonnier de 2003 : étude de l'influence de la dynamique de croissance de l'herbe

L'objectif spécifique est de tester l'influence de la dynamique de croissance de l'herbe sur la dynamique de croissance des populations de campagnol terrestre, de taupe et de campagnol des champs.

5.4.1.1. Matériel et Méthodes

5.4.1.1.1. Sélection des sites d'étude

Les sites d'étude regroupent les 49 parcelles du suivi à long terme de 2001 à 2004 (Figure 6, cf. **2.** et **3.)**. Ces parcelles ont été sélectionnées par classement automatique à partir d'un échantillon de 80 parcelles (cf. **5. 3.1.1.**).

5.4.1.1.2. Estimation des densités relatives saisonnières de micromammifère

Les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* ont été estimés par la méthode indiciaire de la diagonale parcellaire (cf. **2.** et **3.**) au printemps, en été et en automne 2003 et au printemps 2004.

5.4.1.1.3. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV)

L'appareil de mesure est un herbomètre électronique (Fabrication de l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages ITCF, 2000) (Figure 21). C'est un outil agricole de gestion du pâturage qui a pour vocation de mesurer le stock d'herbe disponible. Il indique une hauteur d'herbe compressée par un plateau, qui tient compte à la fois de la hauteur de la végétation et de sa compacité. Cette valeur nommée Hauteur – Compacité de la Végétation (HCV) est donnée en millimètres[*]. Cet appareil électronique permet un enregistrement immédiat d'un grand nombre de mesures et, à chaque mesure, recalcule automatiquement la moyenne et l'écart - type du jeu de données.

[*] Valeur minimale : 5 mm ; valeur maximale : 350 mm.

Figure 21. Un herbomètre (Fabrication ITCF) (Cliché : T. Maradan).

Aucun protocole standardisé n'a été validé à ce jour pour l'emploi de cet appareillage[*]. L'échantillonnage des points de mesure a donc été adapté à nos objectifs et aux conditions de notre étude (nombre de parcelles à étudier : 49 et grande variabilité de surface : 0,5 à 15 ha). Pour chaque parcelle d'étude, des points de mesure ont été sélectionnés, espacés de 2 mètres et ce, le long d'un itinéraire en « zigzag » pour couvrir l'ensemble de la parcelle. Chaque itinéraire a été adapté à la forme de la parcelle considérée. Il a pris en compte les zones particulières, en passant par les éventuels refus de pâture et par les bordures (fauchées ou non). Trois points de mesure (soit une longueur de 4 m) ont été systématiquement réalisés en bordure (Figure 22).

La Hauteur - Compacité de la Végétation (HCV) a été enregistrée à chaque point de mesure. L'ensemble de ces valeurs a permis de caractériser la structure (hauteur - compacité) globale de la végétation parcellaire par le calcul de la moyenne et de la médiane, ainsi que son hétérogénéité par le calcul de la variance et du coefficient de variation (écart - type/moyenne) × 100) (Scherrer, 1984).

[*] D'après E. Mosimann (Station fédérale de Recherches Agronomiques de Changins RAC), la méthode nécessite 60 à 80 points d'échantillonnage à l'hectare et les mesures se font en diagonale sur chaque parcelle. Selon JP. Garel (INRA Marcenat), le nombre minimum de mesures par parcelle est de 50 (pour les petites parcelles d'1 ha environ). Par contre, pour des parcelles homogènes de grande taille, on peut réaliser seulement 30 mesures/ha. Il est préférable d'effectuer les mesures sur un parcours en « zigzag » pour couvrir l'ensemble de la parcelle.

Des mesures saisonnières ont été effectuées en 2003 :

- au démarrage du printemps (mars - avril), qui suit la période hivernale critique pour *A. terrestris* (arrêt de la reproduction, survie sur les réserves),

- en été (mai - juin), période intermédiaire où est observée une augmentation de la rapidité de croissance des populations de *A. terrestris*,

- en automne (septembre - octobre), où l'habitat de *A. terrestris* est caractérisé par une végétation résiduelle.

La canicule exceptionnelle de l'été 2003 a conduit à une adaptation des pratiques agricoles, qui aurait pu avoir un impact sur la croissance de l'herbe et sur les populations de *A. terrestris*. Les mesures estivales de HCV ont donc été reconduites en 2004.

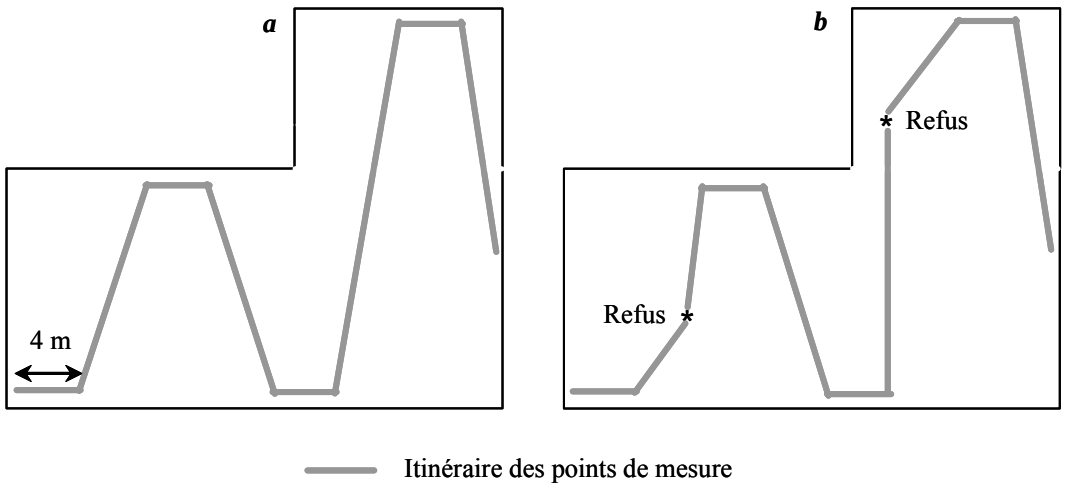


Figure 22. Itinéraire parcellaire de mesures de HCV. (a) Parcelle sans refus de pâture. (b) Parcelle avec refus.

5.4.1.1.4. Analyse des données

Un test de rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés (Siegel & Castallan, 1988) a été utilisé pour tester la différence entre les mesures de HCV de l'été 2003 et de l'été 2004. Il n'a pas montré de différence significative ($p > 0,05$). Une moyenne a donc été calculée pour la HCV estivale des 2 années.

La relation entre les paramètres saisonniers de HCV et l'altitude a été testée par des analyses de régression linéaire simple. Ces analyses se sont révélées significatives pour les données estivales de HCV de moyenne (R^2 = 0,12 ; p = 0,008), médiane (R^2 = 0,07 ; p = 0,03) et variance (R^2 = 0,11 ; p = 0,01) : les valeurs des paramètres de HCV sont d'autant plus faibles que l'altitude est élevée. Pour la suite des analyses, les résidus de la régression de la HCV estivale contre l'altitude ont systématiquement été utilisés pour tester l'influence de la HCV estivale sur la dynamique de population de *A.terrestris,* et ce afin de « gommer » l'effet altitude.

Pour l'étude des relations entre cinétique de croissance annuelle de l'herbe et cinétique de croissance des populations de micromammifère, les variables suivantes ont été utilisées :

- variables réponses : paramètres de cinétique de croissance des populations de *A. terrestris* (maximum, latence parcellaire, latence communale) et variables *T. europaea* (DR de printemps 2002 et somme de DR de 2001 au maximum de *A. terrestris*) et *M. arvalis* (somme de DR de 2001 au maximum de *A. terrestris*),

- variables explicatives : paramètres de cinétique de croissance annuelle de la HCV : croissance (pente de l'augmentation de la HCV médiane entre le printemps et l'été) ; maximum (médiane de la HCV estivale) ; réserve hivernale (médiane de la HCV automnale).

Pour l'étude des relations entre la HCV saisonnière et les DR saisonnières de micromammifère, les variables suivantes ont été utilisées :

- variables réponses : DR de *A. terrestris*, de *T. europaea* et de *M. arvalis* de printemps, été et automne 2003 et de printemps 2004,

- variables explicatives : moyenne, médiane, variance et coefficient de variation de la HCV parcellaire de printemps, été et automne 2003.

Le type de codification suivant a été employé : moy = moyenne de la HCV ; med = médiane ; var : variance ; cv : coefficient de variation ; pt = printemps ; et = été ; aut = automne (exemple : ptmoy = moyenne de la HCV mesurée au printemps).

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre les variables HCV et les variables micromammifères. Les variables présentant des corrélations au risque $p < 0,15$ ont été prises en compte.

5.4.1.2. Résultats

5.4.1.2.1. Relations entre cinétique de croissance annuelle de l'herbe et dynamique des populations de micromammifère

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 11 suggère des corrélations positives entre croissance annuelle de la HCV et DR de *T. europaea* au printemps 2002 d'une part et entre réserve hivernale de HCV et somme des DR de *M. arvalis* d'autre part.

Tableau 11. Corrélations entre variables HCV et dynamiques de population de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*.

	Variables *A. terrestris*			**Variables *T. europaea***		**Variable *M. arvalis***
	Max	**LP**	**LC**	**DR 2002**	**SommeDR**	**Somme DR**
Variables HCV						
Croissance	ns	ns	ns	0,22▪	ns	ns
Maximum	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Réserve hivernale	ns	ns	ns	ns	ns	0,28▪▪

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪$p < 0,15$; ▪▪$p < 0,1$; *$p < 0,05$; **$p < 0,01$

5.4.1.2.2. Relations entre HCV saisonnière et DR saisonnières de micromammifère

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 12 indique des corrélations :

- positives entre :

  ▪ La HCV globale (moyenne et médiane) de printemps et les DR de printemps de *M. arvalis* ; l'hétérogénéité (coefficient de variation) de la HCV de printemps et les DR de printemps de *T. europaeae*,

  ▪ La HCV globale (médiane) d'été et les DR d'été de *A. terrestris*,

  ▪ La HCV globale (moyenne et médiane) d'automne et les DR de printemps suivant de *M. arvalis* ; l'hétérogénéité (variance) de la HCV d'automne et les DR de

printemps suivant de *M. arvalis* ; l'hétérogénéité (coefficient de variation) de la HCV d'automne et les DR d'automne de *T. europaeae*.

- négatives entre :

  ▪ L'hétérogénéité (coefficient de variation) de la HCV d'été et les DR d'été de *A. terrestris* ; l'hétérogénéité (variance) de la HCV d'été et les DR d'été de *T. europaeae*,

  ▪ La HCV globale (médiane) de la HCV d'automne et les DR d'automne et du printemps suivant de *T. europaeae*.

Tableau 12. Corrélations entre variables HCV et densités relatives saisonnières de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* (Codifications : cf. **5.4.1.1.4.**).

	A. terrestris				***T. europaea***				***M. arvalis***			
	pt03	et03	aut03	pt04	pt03	et03	aut03	pt04	pt03	et03	aut03	pt04
Variables HCV												
ptmoy	ns				ns				0,24▪			
ptmed	ns				ns				0,25▪▪			
ptvar	ns				ns				ns			
ptcv	ns				0,24▪				ns			
etmoy		ns				ns				ns		
etmed		0,25▪▪				ns				ns		
etvar		ns				-0,21▪				ns		
etcv		-0,23▪				ns				ns		
autmoy			ns	ns			ns	ns			ns	0,29▪▪
autmed			ns	ns			-0,22▪	-0,23▪			ns	0,23▪
autvar			ns	ns			ns	ns			ns	0,26▪▪
autcv			ns	ns			0,32*	ns			ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

5.4.2. Etude ponctuelle de 2004 : étude de l'influence de la Hauteur – Compacité de la Végétation (HCV) des bordures parcellaires

Les zones adjacentes des parcelles, comme les bordures d'herbe non fauchées, pourraient constituer des habitats refuges et des réservoirs de population pour les micromammifères (Tattersall *et al.*, 2000 ; Jacob & Halle, 2001). Certains auteurs (Proulx, 1997 ; White *et al.*, 1997, 1998) préconisent la manipulation de ces habitats comme moyen de contrôle des pullulations.

L'objectif est de répondre aux questions suivantes :

Les densités relatives de *A. terrestris* sont-elles significativement plus élevées dans les parcelles avec bordure* que dans les parcelles sans bordure ?

Dans les parcelles avec bordure :

- les densités relatives de *A. terrestris* sont-elles corrélées à la HCV de la bordure ?

- les densités relatives de *A. terrestris* sont-elles significativement plus élevées dans la bordure que dans la partie fauchée des parcelles ?

- Au sein de la bordure, les densités relatives de *A. terrestris* sont-elles corrélées à la HCV ?

Les mêmes questions sont posées concernant les populations de *T. europaea* et *M. arvalis*.

5.4.2.1. Matériel et Méthodes

5.4.2.1.1. Sélection des sites d'étude

Cinquante - deux parcelles ont été sélectionnées dans les communes du Doubs et du Jura où les populations de *A. terrestris* étaient en phase de croissance à partir des scores communaux FREDON (Figure 7, cf. **2.** ; Annexe 1). Les parcelles ont été choisies, sur information des agriculteurs exploitants, comme étant des prairies permanentes (destinées à la fauche). Elles ont été groupées par doublet en associant une parcelle avec bordure (herbe non fauchée) et une parcelle sans bordure (herbe fauchée). La parcelle sans bordure a été tirée au sort à proximité de la parcelle avec bordure. Elles étaient ainsi dans la même phase du cycle de *A. terrestris* et dans le même contexte paysager.

Les travaux de terrain ont été réalisés en automne 2004 (octobre à novembre), période à laquelle la lecture des indices de micromammifère est facilitée par la faible hauteur du couvert végétal.

* Bordure : terme désignant une bande enherbée entourant la parcelle et non fauchée dans l'année. Dans les parcelles avec bordure, la HCV de la partie fauchée est significativement différente de la HCV de la bordure ($p = 10^{-6}$, test de Wilcoxon).

5.4.2.1.2. Estimation des densités relatives de micromammifère

Dans la partie fauchée de chaque parcelle d'étude, les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* ont été estimées par la méthode indiciaire de la diagonale parcellaire (cf. **2.** et **3.**). Dans chaque diagonale, un nombre d'intervalles n a été réalisé.

Pour chaque parcelle avec bordure, n/4 intervalles ont été parcourus sur chacun des 4 côtés de la parcelle, en partant, une fois sur 2, d'un coin de la parcelle ou du milieu d'un côté de la parcelle, et ce, dans le sens des aiguilles d'une montre (Figure 23a).

5.4.2.1.3. Mesures de Hauteur - Compacité du couvert Végétal (HCV)

Dans la partie fauchée de chaque parcelle, une mesure de HCV a été effectuée tous les 2 m le long de la plus grande diagonale parcellaire. Le plan d'échantillonnage de chaque doublet de parcelles a pris en compte les paramètres de HCV calculés en continu par l'herbomètre (moyenne et écart - type), afin que ces paramètres ne soient pas significativement différents dans chaque parcelle d'un doublet.

Dans chaque parcelle avec bordure, 200 mesures[*] (à raison d'1 mesure tous les 2 m) ont été réparties dans la bordure. Cinquante mesures ont été effectuées sur chacun des 4 côtés de la parcelle, en partant, une fois sur 2, d'un coin de la parcelle ou du milieu d'un côté de la parcelle, et ce, dans le sens des aiguilles d'une montre (Figure 23b).

La moyenne, la médiane, la variance et le coefficient de variation de la HCV ont été calculés pour chacun des parcours de mesures réalisés dans les parties fauchées et les bordures.

[*] Le nombre de mesures dans la bordure a été fixé à 200, qui est la moyenne du nombre de mesures effectuées sur chaque diagonale parcellaire.

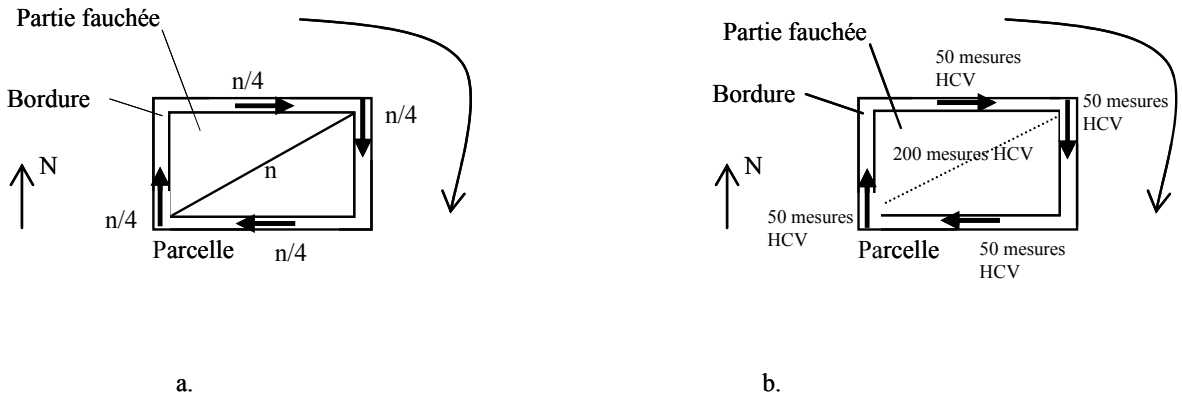


Figure 23. a. Schéma de la méthode d'estimation des DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* dans la partie fauchée et dans la bordure parcellaire. b. Schéma de l'itinéraire de mesure de HCV dans la partie fauchée et dans la bordure parcellaire.

5.4.2.1.4. Analyse des données

Les variables réponses sont les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* dans les parties fauchées et dans les bordures.

Les variables explicatives sont, d'une part, la présence ou l'absence d'une bordure et d'autre part, la moyenne, la médiane, la variance et le coefficient de variation de la HCV dans les parties fauchées et dans les bordures.

Des tests de rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés (Siegel & Castallan, 1988) ont été employés pour comparer les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* dans les doublets de parcelles (avec et sans bordure), dans les parties fauchées et les bordures.

Les corrélations entre les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* et les paramètres de HCV ont été testées par des corrélations de rang de Spearman (Sokal et Rohlf, 1998). Les corrélations au risque $p < 0,15$ ont été discutées.

5.4.2.2. Résultats

5.4.2.2.1. Echelle inter parcellaire

5.4.2.2.1.1. Comparaison des densités relatives de micromammifère dans les deux types de parcelles (avec / sans bordure)

Les comparaisons des DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* n'ont pas mis en évidence de différence significative entre les parcelles avec bordure et les parcelles sans bordure.

5.4.2.2.1.2. Relation entre HCV et densités relatives de micromammifère

Aucune relation n'a pu être mise en évidence entre HCV et DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* dans les parties fauchées des parcelles (avec et sans bordure).

5.4.2.2.2. Echelle intra parcellaire : parcelles avec bordure

5.4.2.2.2.1. Comparaison des densités relatives de micromammifère dans la partie fauchée et dans la bordure des parcelles

Les comparaisons des DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* n'ont pas mis en évidence de différence significative entre la partie fauchée et la bordure des parcelles.

5.4.2.2.2.2. Relation entre HCV et densités relatives de micromammifère

####### 5.4.2.2.2.2.1. Relation entre HCV et densités relatives de micromammifère dans la bordure parcellaire

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 13 indique que :

- nous ne pouvons pas montrer de relation entre la HCV globale de la bordure et les densités relatives de *A.terrestris* et de *M. arvalis* de la bordure,
- il n'y aurait pas de corrélation entre les densités relatives de *T. europaea* dans les bordures et la moyenne ainsi que la médiane de la HCV des bordures,

- il existerait une corrélation négative entre les densités relatives de *T. europaea* et la variance de la HCV des bordures parcellaires et une corrélation négative entre les densités relatives de *T. europaea* et le coefficient de variation.

Tableau 13. Corrélations entre variables HCV et densités relatives de micromammifère enregistrées dans les bordures parcellaires (Codifications : cf. **5.4.1.1.4.)**.

	Variables HCV bordure			
	moy	**med**	**var**	**cv**
Bordure				
A.terrestris	ns	ns	ns	ns
T.europaea	ns	ns	-0,39*	-0,67**
M.arvalis	ns	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

5.4.2.2.2.2.2. Relation entre HCV de la bordure parcellaire et densités relatives de micromammifère dans la partie fauchée des parcelles avec bordure

Au risque p < 0,15, le Tableau 14 indique que :

- il n'y aurait pas de relation entre la HCV globale des bordures et les densités relatives de *A. terrestris* dans la partie fauchée,
- la HCV globale (moyenne et médiane) des bordures ne serait pas corrélée avec les densités relatives de *M. arvalis* et de *T. europaea* dans la partie fauchée,
- l'hétérogénéité de la HCV (variance et coefficient de variation) des bordures parait corrélée négativement avec les densités relatives de *T. europaea* ; la variance parait corrélée positivement avec les densités relatives de *M. arvalis* dans la partie fauchée.

Tableau 14. Corrélations entre variables HCV des bordures parcellaires et densités relatives de micromammifère enregistrées dans les parties fauchées des parcelles avec bordure (Codifications : cf. **5.4.1.1.4.)**.

	Variables HCV bordure			
	moy	**med**	**var**	**cv**
Partie fauchée				
A.terrestris	ns	ns	ns	ns
T.europaea	ns	ns	-0,45*	-0,46*
M.arvalis	ns	ns	0,43*	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

5.4.3. Discussion

Influence de l'altitude sur la Hauteur - Compacité de la Végétation

L'effet de l'altitude et donc du climat (température et pluviométrie) sur la végétation pourrait se répercuter sur les populations de *A. terrestris*. En effet, en Franche-Comté, les pullulations sont observées dans les habitats de plateaux dont le climat, conditionnant un développement de la végétation plus tardif mais plus régulier qu'en plaine, favoriserait les populations de *A. terrestris* (Moissenet, 1994).

Les données de HCV du suivi saisonnier s'étalent sur un intervalle d'altitude de 482 à 968 m. Une précaution méthodologique consistant à repartir les échantillonnages sur 10 jours en allant de la parcelle de la plus basse altitude à celle de la plus haute altitude ne s'est pas avérée suffisante pour « gommer » le décalage phénologique existant entre la végétation des premiers plateaux (400 à 600 m) et celle de la Haute Chaîne du Jura (> 800 m). En effet, les valeurs de HCV estivale diminuent à mesure que l'altitude augmente. C'est pourquoi, dans le but de contrôler l'effet « altitude », seuls les résidus des régressions contre l'altitude des variables de HCV estivale ont été utilisés pour l'ensemble des analyses suivantes.

Influence de la Hauteur - Compacité de la Végétation sur les populations de micromammifère

La faible taille de nos échantillons de parcelles (49 et 52) pourrait limiter la puissance statistique des tests de corrélation. Cela ne nous permet donc pas d'exclure une erreur

statistique de type II, c'est à dire que l'hypothèse nulle, selon laquelle aucune relation n'existerait entre les variables HCV et les populations de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*, serait acceptée à tort (Anderson *et al.*, 2001). Il a été décidé que les corrélations au risque $p < 0,15$ qui semblent biologiquement pertinentes seraient discutées à la lumière de la bibliographie existante.

Relations entre HCV saisonnière et DR saisonnières de micromammifère

L'étude des relations entre cinétique annuelle de croissance de l'herbe et cinétique de croissance des populations de micromammifère a été basée sur l'assumption d'une constance interannuelle de la cinétique de croissance de l'herbe. Sous ces conditions, l'augmentation de la HCV entre le printemps et l'été pourrait être favorable à *T. europaea* et la HCV de la végétation résiduelle d'automne pourrait être bénéfique à *M. arvalis*. Mais aucune relation n'a pu être montrée entre croissance de l'herbe et croissance des populations de *A. terrestris* (Tableau 11).

Toutefois, il paraissait plus approprié d'analyser les effets de la HCV sur les DR de micromammifère saison par saison. En effet, la HCV d'une parcelle reflète son potentiel de production primaire et donc sa fertilité mais nous verrons que le rendement des parcelles d'étude varie peu d'année en année (cf. **6**). La comparaison entre les données d'étés 2003 et 2004 n'a d'ailleurs pas montré de différence de HCV, malgré la sécheresse exceptionnelle de 2003 (Météo France, 2004). La HCV est donc utilisée ici comme le reflet de la structure du couvert végétal des parcelles. Les mesures de HCV et de DR de micromammifère ont été réalisées successivement le même jour sur chaque parcelle d'étude au printemps et en automne. Par contre, en été, sur information des agriculteurs, les mesures de HCV ont été effectuées juste avant la première coupe, alors que les DR ont été estimées juste après la coupe pour une meilleure lisibilité des indices de micromammifère. Nous avons considéré que ce court laps de temps permettait une évaluation la plus représentative des DR d'avant coupe.

A. terrestris

Nos résultats (Tableau 12) indiquent que la HCV d'été exercerait une influence sur les populations de *A. terrestris*. D'une part, plus le couvert végétal des prairies est haut et compact et plus les DR de *A. terrestris* seraient élevées. D'autre part, plus le couvert végétal est hétérogène et plus les DR de *A. terrestris* seraient faibles. Ces résultats rejoindraient ceux de Birney *et al.* (1976) qui avaient mis en évidence une corrélation positive entre la hauteur d'herbe et la densité de campagnol (*Microtus sp.*).

M. arvalis et T. europaea

La HCV de printemps paraît favorable aux populations de *M. arvalis*, tout comme son hétérogénéité en automne qui semble exercer son influence jusqu'au printemps suivant (Tableau 12). Ces résultats souligneraient l'importance de la protection du couvert végétal également pour *M. arvalis*. Néanmoins, *M. arvalis* semblerait moins sensible à l'hétérogénéité du couvert que *A. terrestris*, ce qui pourrait être du à sa plus faible taille corporelle et au fait qu'il soit sans doute mieux adapté aux déplacements en surface.

Concernant les populations de *T. europaea*, les apparentes relations avec la HCV seraient assez contradictoires. En effet, un couvert végétal hétérogène serait favorable au printemps et en automne mais défavorable en été et la HCV médiane d'automne serait défavorable jusqu'au printemps suivant (Tableau 12). *T. europaea* est une espèce certainement moins dépendante de la protection du couvert végétal que *A. terrestris* ou *M. arvalis*, dans la mesure où elle vit presque exclusivement sous terre et que les observations de terrain indiquent que les prédateurs lui préfèrent les campagnols.

Les résultats concernant *T. europaea* et *M. arvalis* sont difficilement interprétables. De plus, il est nécessaire de garder en mémoire que l'étude de la HCV a été réalisée en 2003 sur les parcelles du suivi à long terme 2001-2004 et qu'à ce stade du cycle de population de *A. terrestris*, les interactions *A. terrestris* - *T. europaea* et / ou *A. terrestris* - *M. arvalis* pourraient masquer l'effet des caractéristiques édaphiques sur *T. europaea* et / ou *M. arvalis*.

Influence des bordures parcellaires non fauchées

L'hypothèse à tester était que les bordures d'herbe non fauchées des parcelles constitueraient des habitats refuges pour les populations de micromammifère pendant la phase critique qui suit la fauche. Elles serviraient également de réservoir de population permettant la recolonisation des parties fauchées des parcelles au fur et à mesure de la repousse de l'herbe.

Les comparaisons de DR de micromammifère ont été effectuées sur des échantillons appariés : parcelles avec / sans bordure (échelle inter parcellaire) et bordure / partie fauchée (échelle intra parcellaire). Les parcelles de chaque doublet (avec / sans bordure) ont été sélectionnées à la même altitude, dans le même contexte paysager et dans la même phase du cycle de *A. terrestris*. Ainsi, les éventuelles différences de DR de campagnols et de taupe observées entre les deux parcelles de chaque doublet pouvaient essentiellement être attribuées à la présence ou non d'une bordure non fauchée autour des parcelles.

Sur les populations de A. terrestris

Les comparaisons des DR de *A. terrestris* à l'échelle inter et intra parcellaire n'ont pas montré de différence significative. Comme dans le suivi saisonnier de 2003, aucune relation entre HCV et DR de *A. terrestris* n'a été montrée en automne (Tableaux 13 et 14). Nos résultats indiquent que la présence d'une bordure non fauchée autour des parcelles n'aurait aucun effet sur les populations de *A. terrestris*. Ces résultats sont en désaccord avec ceux de plusieurs auteurs (Tattersall *et al.*, 2000 ; Jacob & Halle, 2001 ; Proulx, 1997 ; White *et al.*, 1997, 1998). Cette contradiction peut être réelle ou due à un certain nombre de circonstances particulières, comme par exemple :

- l' «âge » de bordures

Les bordures prises en compte dans notre étude n'étaient peut-être pas en place depuis suffisamment longtemps. Au cours des travaux de terrain, les agriculteurs interrogés ont affirmé faucher tous les deux ans les bordures, qui ont tendance à s'élargir chaque année, réduisant peu à peu la zone à faucher et donc la quantité de fourrage récoltée. Une étude de Tattersall *et al.* (2000) en Grande-Bretagne a montré que les densités de *Microtus agrestis* étaient beaucoup plus faibles dans les parcelles où l'âge des bordures était inférieur à deux ans

que dans les parcelles à bordures plus anciennes (deux à neuf ans). Ces auteurs attribuaient davantage cette différence à une plus forte proportion de litière et d'herbe accumulées au cours des années dans les bordures qu'à la hauteur - compacité de la végétation.

- la « qualité nutritive » des bordures

Tattersall *et al.* (2000) ont constaté que le maintien des campagnols dans les parcelles dépendait aussi des caractéristiques nutritives de la végétation des bordures. Une bordure récente (un ou deux mois) mais de très bonne « qualité nutritive » pouvait être colonisée très rapidement. Chez *A. terrestris*, l'installation et le maintien des colonies dans les parcelles semblent liés à la composition floristique des parcelles, et notamment à la proportion de plantes de la famille des légumineuses et de pissenlits (Kopp, 1993). Le rôle de la végétation des bordures pourrait donc être davantage du à ses caractéristiques quantitatives et qualitatives qu'à la structure du couvert. Briner *et al.* (2005) ont montré que les bordures de fleurs des champs en marge des cultures et des prairies pouvaient abriter des densités de *M. arvalis* pouvant atteindre 650 individus par hectare et ainsi limiter les dégâts dans les habitats adjacents.

- la période d'étude

La phase de croissance d'un cycle de *A. terrestris* pourrait être inadaptée à l'étude d'un impact du facteur « bordure ». Brown *et al.* (2004) n'ont montré aucune influence de la diminution de la biomasse d'herbe autour des parcelles de culture et de prairie sur l'abondance des populations de *Mus domesticus* en phase de moyenne densité. L'effet du fauchage semble limité quand il reste suffisamment de nourriture dans les parties fauchées pour les populations de *Microtus canicaudus* (Edge *et al.*, 1995) et de *Microtus pennsylvanicus* (Pusenius & Schmidt, 2002).

La période d'étude dans l'année pourrait également être inappropriée. En effet, de mi-août (date de dernière coupe) à fin octobre (période d'échantillonnage), la croissance de l'herbe dans les parcelles a pu être suffisante pour permettre le retour dans la partie fauchée d'une partie des campagnols qui auraient pu se réfugier dans les bordures au moment de la fauche. La période d'étude serait donc trop tardive pour les échantillonnages intra parcellaires mais trop précoce pour les échantillonnages inter parcellaires.

- la méthode d'échantillonnage

La méthode indiciaire d'estimation des populations de micromammifère, applicable sur un couvert végétal court, n'était pas appropriée à l'échantillonnage des zones de bordure où la lecture des indices a pu être biaisée. Le piégeage, bien que nécessitant des manipulations plus coûteuses en temps et en matériel, aurait sans doute été plus adapté.

- le mode de conduite agricole

Les parcelles d'étude étaient des prairies permanentes destinées à la fauche mais leur mode de conduite, qui a pu être différent au cours des années précédentes, pourrait encore exercer une influence sur les populations de micromammifère. De plus, le mode d'occupation du sol des parcelles adjacentes pourrait constituer des habitats plus attractifs par leurs caractéristiques édaphiques.

Sur les populations de T. europaea et de M. arvalis

A l'échelle intra parcellaire, l'hétérogénéité de la HCV de la bordure exercerait un effet négatif sur les DR de *T. europaea* dans la bordure (Tableau 13) et dans la partie fauchée (Tableau 14) et un effet positif sur les DR de *M. arvalis* dans la partie fauchée des parcelles (Tableau 14).

Au sein des bordures, plus le couvert végétal est hétérogène, plus les DR de *T. europaea* seraient faibles. La structure de la végétation aurait donc une influence sur la répartition des populations de *T. europaea* dans les parcelles. Ce résultat rejoint celui de Edwards *et al.* (1999), qui ont observé une diminution des indices de présence de *T. europaea* avec une diminution du couvert végétal (par broutage par d'autres animaux ou désherbage). Funmilayo (1977) avait montré que la végétation n'influençait la distribution des populations de *T. europaea* qu'en influençant directement les populations de lombrics. De plus, les fortes DR de *T .europaea* dans les bordures pourraient en partie être expliquées par les fortes DR de *A. terrestris* en phase de croissance dans les parties fauchées des parcelles (cf. **3.**).

Un couvert végétal hétérogène dans la bordure aurait une influence positive sur les DR de *M. arvalis* dans la partie fauchée. L'interprétation du résultat des corrélations entre DR de

micromammifère estimées dans la partie fauchée et variables de HCV mesurées dans les bordures (Tableau 14) s'avère délicate. Toutefois, *M. arvalis* pourrait être effectivement moins exposé aux prédateurs et aux variations de température dans la partie fauchée où le couvert est plus court mais plus homogène.

Conclusion

L'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris* serait favorisée par une végétation de faible diversité spécifique.

La précocité du démarrage de la croissance de *A. terrestris* serait favorisée par des prairies à forte valeur pastorale.

Ponctuellement, en phase de haute densité, les populations de *A. terrestris* seraient favorisées par un couvert végétal homogène, haut et dense.

Le rôle de la structure et du fonctionnement de la végétation pourrait être le reflet d'un régime de production intensif, caractérisé par de nombreuses fauches et une forte fertilisation, et engendrant une végétation à croissance rapide.

6. CINQUIÈME PARTIE : influence du mode d'exploitation agricole sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

6.1. Questions

La végétation d'une prairie étant le reflet de son mode d'exploitation agricole, l'objectif est de répondre aux questions suivantes :

> 3- Existe-t-il un mode d'exploitation agricole favorable ou défavorable à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre/la taupe/le campagnol des champs ?

6.2. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et variables pratiques agricoles

La question concernant le campagnol terrestre a fait l'objet d'un article intitulé "Influence of farming practices on population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris scherman*) in Franche-Comté, France. », qui a été accepté sous réserve de révisions mineures pour publication dans la revue *Journal of Applied Ecology* (Annexe 6).

Deux parties d'un cycle de pullulation de *A. terrestris* ont été étudiées dans différentes parcelles agricoles (cf. **2.** et **3.**) :

- la phase de basse densité et la phase de croissance dans 46* parcelles (suivi à long terme 2001-2004),
- la phase de haute densité dans 52 parcelles (étude ponctuelle de 2003).

Dans chaque parcelle d'étude, les DR de *A. terrestris* et *T. europaea* ont été estimées par méthode indiciaire (cf. **2.**). A partir d'enquêtes agronomiques administrées par téléphone auprès des exploitants agricoles des parcelles, une analyse de classement automatique a abouti à la sélection de 13 variables synthétiques de caractérisation du mode d'exploitation. La mise

* Seules 46 parmi les 49 parcelles du suivi à long terme 2001-2004 ont pu être complètement renseignées en ce qui concerne leur mode d'exploitation agricole.

au point de ce jeu de variables a fait l'objet d'un mémoire d'ingénieur de l'Ecole Nationale d'Ingénieurs des Techniques Agricoles de Clermont-Ferrand (ENITAC) (Bournais, 2003). L'Annexe 7 présente le formulaire mis au point pour le recueil des données pratiques agricoles.

Les résultats majeurs montrent que la fertilisation, la fauche et les DR de *T. europaea* à basse densité sont favorables à la croissance des populations de *A. terrestris*. A l'inverse, des perturbations telles que pâturage et travail du sol sont défavorables aux populations de *A. terrestris* pendant la phase de haute densité.

L'Annexe 4 présente les contributions des variables pratiques agricoles aux axes de l'ACP « pratiques agricoles × parcelles d'étude ».

Influence of farming practices on population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris scherman*) in Franche-Comté, France

CELINE MORILHAT, NADINE BERNARD, CORENTIN BOURNAIS, CAROLINE MEYER, CELINE LAMBOLEY and PATRICK GIRAUDOUX

Department of Environmental Biology EA3184 aff. INRA University of Franche-Comté, Place Leclerc, F-25030 Besançon cedex, France

Summary

1. Small mammals are the most important vertebrate pests in Central European agriculture. In Western continental Europe, cyclic outbreaks of *Arvicola terrestris* populations have caused dramatic grassland damage since the 1970s. One explanation could be that intensive agriculture has created homogeneous grassland ecosystems with a high risk of outbreaks. While the role of the landscape structure on *A. terrestris* outbreaks has been identified on a large scale, little is known about the quantitative effects of grassland management on a local scale. We aimed to investigate the impact, on a parcel scale, of farming practices on the *A. terrestris* population increases, in order to identify which practices may significant affect population changes and how they could be used to minimize the risk of outbreaks.

2. We examined different phases of an *A. terrestris* population cycle in agricultural parcels : low density, increase and high density. For each parcel, relative abundance of *A. terrestris* were estimated by an index method. *Talpa europaea* populations were also taken into account, as they may play an important role in the early stages of *A. terrestris* population increases. Farmers were interviewed about their land-use practices related to fertilisation, mowing, soil work and grazing.

3. Farming practices significantly influenced *A. terrestris* populations. Intensive farming practices (organic fertilisation and mowing) stimulated an early and more rapid growth of the *A. terrestris* population. In contrast, disturbances such as grazing and soil work were unfavourable to the abundance level of the *A. terrestris* population at the high density phase.

4. During increase phase, the *A. terrestris* populations reached higher abundance levels in the parcels where the relative abundance of *T. europaea* were initially higher.

5. *Synthesis and applications.* Habitat manipulation by land managers offers a promising alternative in more integrated control of *A. terrestris* outbreaks. We outline that practices indirectly disturb populations, such as grazing and ploughing dampened population dynamics in more heterogeneous agrosystems. Thus, rethinking the spatial arrangement of grazed, ploughed and mowed parcels may be an effective way to stabilize populations and facilitate the implementation of other control methods (e.g. trapping or chemical rodenticides). We also recommend controlling *T. europaea* and *A. terrestris* populations at low density phase.

Key-words: bottom-up regulation, grassland management, landscape ecology, population outbreaks, *T. europaea.*

Introduction

In temperate Europe, intensive and innovative agriculture has led to the creation of new habitats, which are suitable for small mammals (Robinson & Sutherland 2002). In many cases, this has resulted in the magnification of normal population fluctuations and significant crop damage. Rodents in general and voles in particular cause major economic losses through damage to crops (Jacob 2003). In Franche-Comté (France), a dramatic outbreak of the water vole *Arvicola terrestris* in 1998 destroyed 60 % of the annual forage yield, which represented a loss of € 38 million over an area of 120 000 ha (*Service Régional de la Protection des Végétaux*, pers. com.). Habitat manipulation by land use management could improve strategies of rodent pest control. This therefore requires a sound understanding of the population dynamics of the species concerned.

Population dynamics of small mammals may be characterized by seasonal and pluriannual periodic fluctuations in density with four successive phases, as follows: low density, increase, high density and decline (Krebs & Myers 1974; Taitt & Krebs 1985). Early studies described a large diversity in population dynamics and made a number of explanatory hypotheses (Lindström *et al.* 2001; Hansson 2002). In arctic and boreal ecosystems, cyclic population dynamics were considered to be regulated mainly by predation (Korpimaki & Krebs 1996; Gilg, Hanski & Sittler 2003) and habitat productivity (Jedrzejewski & Jedrzejewska 1996; Ekerholm *et al.* 2004). In the more complex temperate ecosystems (Central and Western Europe), population cycles are not caused by one single factor (Hudson & Bjornstad 2003) and should be explained by the combined action of a hierarchy of many regulating factors in space and time (Lidicker 1995; Lidicker 2000; Hansson 2002). The abundance of small mammals seems to be principally regulated by top-down forces (predation, parasitism), and bottom-up forces (ressources) (Lindström *et al.* 2001; Korpimaki *et al.* 2004). Indication for top-down regulation was obtained on a regional scale (n x 50 km) and on a sectorial scale (n x 5 km) where the landscape may be a filter for prey/predator relationships and thus may indirectly control rodent population dynamics (Delattre *et al.* 1996). Earlier studies have also

shown that farming practices can impact small mammal populations. For instance, Jacob *et al.* (2001; 2003) demonstrated a gradient of short-term farming practice disturbances (mulching < mowing < harvesting < grazing < harrowing < ploughing) on the common vole *Microtus arvalis* populations (Jacob & Halle 2001; Jacob 2003; Jacob & Hempel 2003). Edwards, Crawley & Heard (1999) showed that farming practices such as grazing, soil acidification and plant removal could reduce molehill production in grassland parcels by reducing the availability of mole *Talpa europaea* principal food source (earthworms).

In eastern France and in western Switzerland, cyclic population outbreaks of the fossorial form of the water vole *Arvicola terrestris scherman* (Shaw 1801) have been observed on a large scale since the 1970s in farmland, mainly in mid-altitude mountains (Jura, Massif Central, Alps) (Saucy 1994; Giraudoux *et al.* 1997; Fichet-Calvet *et al.* 2000). In these locations, population outbreaks are travelling waves, starting from clusters of communes (French administrative units) called "epicentres", where high density occurs first, and spreading to "diffusion" communes on a 6-years cyclic pattern. High population density on a large extent causes severe crop damage and important economic losses (Meylan 1981). They have also been linked to a higher prevalence of human alveolar echinococcosis, a lethal parasitical disease maintained via a fox - small mammal cycle (Raoul *et al.* 2001). Chemicals have been used to control water vole population outbreaks but they may result in secondary poisoning of non-target wild animals (Brakes & Smith 2005). Evidence has been provided that the risk of population outbreak is related to landscape features, e.g. the ratio of Permanent Grassland (optimal habitat for the water vole) to Agricultural Land (PG/AL), on the regional scale. This has been termed: the landscape composition effect (Giraudoux *et al.* 1997; Fichet-Calvet *et al.* 2000). The authors also showed that population destabilization occurs when a particularly high PG/AL ratio is found (> 85%). On a sectorial scale, Duhamel *et al.* (2000) showed that epicentres are generally comprised of large grassland openfields (51 %) and few forest (22 %), as compared to diffusion communes (respectively 32 and 46 %). This has been termed the landscape structure effect.

On a parcel scale (n x 10 m) two earlier studies, carried out in the farmland of the Swiss Jura mountains, suggested a bottom-up regulation of water vole populations. Capture-mark-recapture and radiotelemetry experiments indicated that the first vole colonies were distributed in grassland parcels with abundant plant cover (Saucy 1988). In a long-term study, on the

relationship between the vegetation dynamics and the outbreak intensity (activity rate) of vole populations, Kopp (1993) showed that outbreaks lead to higher population densities in agricultural parcels offering better plant cover. These studies suggested that farming practices influenced the water vole populations, via habitat modifications. However, to our knowledge, no quantitative studies have determined the effects of farming practices on the water vole populations on a parcel scale. Delattre *et al.* (submitted) showed that, for the same area, there can be as many as 16 to 38 times more new vole colonies within the mole networks than outside them. Thus, on a parcel scale, mole gallery networks may play an important role in the growth of vole colonies in the early stages of vole population increase. This phenomenon could be related to the use of available *T. europaea* gallery networks by *A. terrestris* (Meylan & Höhn 1991) and could explain the faster colonisation by *A. terrestris* populations under such conditions. This observation, to date, has never been taken into account in other studies.

The aim of this study was to test the hypothesis of an impact of farming practices upon the population dynamics of the water vole on a parcel scale. We examined the effect of farming practices on the water vole populations during two parts of an *A. terrestris* population cycle: the low density phase and the increase phase and the high density phase. A wide spectrum of farming practices are generally considered to be important for small mammal population dynamics (Jacob & Hempel 2003). In this study, we focused on fertilisation, mowing and disturbances caused by soil work (ploughing, stamping by cattle, etc…). We specifically analysed the impact of grazing and soil work on the water vole relative abundance at the high density phase of a cyclic outbreak and, took into account mole population abundance. Our results are discussed in relation to grassland management practices in temperate ecosystems and their implications for the prevention of rodent outbreaks.

Material and methods

STUDY SITES

Grassland parcels were selected in 21 communes of the Doubs and the Jura departments (French administrative divisions - 47.11°N, 6.24°E) (Fig. 1). In these departments, the *Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles* (FREDON, a farmers'

organization for crop protection) surveys the communes and monitors the travelling wave dynamics of *A. terrestris* populations for outbreak control. Every commune is scored on a yearly basis with the following index: 0, no colony observed; 1, some isolated colonies; 2, colonies present in many pastures and meadows; 3, numerous colonies and serious damage to grassland. Thus, each parcel was also defined according to the phase of the population cycle at scale commune.

A TERRESTRIS AND *T. EUROPAEA* RELATIVE ABUNDANCE ESTIMATION

The estimation of *A. terrestris* and *T. europaea* relative abundance on the parcel scale was based on an index method described in Giraudoux *et al.* (1995). Such index methods, calibrated against density estimates based on trapping, are usually employed for large scale studies (Hansson 1979; Delattre *et al.* 1999; Fichet-Calvet *et al.* 1999; Giraudoux *et al.* 1997; Quéré *et al.* 2000). The surface indices used here, were earth tumulus and occurrence of small mammal holes. *A. terrestris* presence can reliably be differentiated from *T. europaea* molehills. Relative abundance of *A. terrestris* and *T. europaea* was determined along a line that crossed each parcel's long diagonal. The diagonal was divided into 10 m intervals and the area observed was 2.5 m on each side of the transect line. Presence or absence of *A. terrestris* and *T. europaea* was recorded for each interval. The relative abundance of both species was calculated with the following ratio: "number of positive intervals / total number of intervals" (Duhamel *et al.* 2000; Quéré *et al.* 2000; Raoul *et al.* 2001). The observation of *A. terrestris*/ *T. europaea* indices was conducted during periods when vegetation was at its shortest.

SURVEY OF *A. TERRESTRIS* AND *T. EUROPAEA* POPULATIONS AND FARMING PRACTICES

Relative abundance of *A. terrestris* population was observed during low density, increase and high density phases of a population cycle.

Low density phase and increase phase

We selected communes that presented populations at low densities (score 0-1) for two years after a high density phase (score 3). In these communes, 46 agricultural parcels (cadastral units) in which *A. terrestris* and *T. europaea* were absent in spring 2001 were selected (size: 0.5 – 15 ha) in typical landscapes for the area of study (Delattre *et al.* 1996). Then, *A.*

terrestris and *T. europaea* relative abundance changes were monitored on these parcels between 2001 and 2004, inclusive. Relative abundance was estimated in early spring.

A questionnaire on ploughing practices in each parcel over the ten previous years (from 1992 to 2002) and for the last three years for the other variables, was given to farmers in 2003. A multivariate analysis of the raw data led to the selection of 13 synthetic variables describing farming practices. The value kept for each variable was the data mean over the last three years (ten years for ploughing) (Table 1).

High density phase

For communes characterised by a population density score of 3, the effect of grazing and of soil disturbance was specifically investigated. Groups of three parcels were selected to investigate either grass or soil disturbances (Table 2). Information was recorded from farmers for the year of study (2003). For each group, two levels of disturbances and a control parcel were selected in the same area and in the same landscape context. Thirty groups were selected for grazing types and 18 for soil work. The area of each parcel was 10 ha on average.

Relative abundance of *A. terrestris* and *T. europaea* was recorded as before in autumn 2003.

DATA ANALYSIS

At the beginning of the cycle, the population dynamic of *A. terrestris* was characterised in each parcel based on the spring data for the relative abundance over time. Relative abundance from 2001 to the year of maximal value was the only ones considered in this first step of the analysis in order to study the increase phase of the *A. terrestris* cycle. Two variables (maximum and delay) were then kept for further analysis. The maximum being the maximum abundance value reached for each parcel and the delay being the time period (number of months) between the start of the population increase in each parcel and in the corresponding commune.

A principal component analysis on centred and normalised variables was used to represent the correlation between farming practices variable and to select variables characterising the relationship between parcels and their respective population dynamics (Legendre & Legendre 1998).

Correlations between population dynamic variables, practices and *T. europaea* relative abundance was then determined. Variables showing a Spearman's correlation for which the probability was lower than 0.15 were then kept for further analysis (Sokal & Rohlf 1998).

Redundancy analysis (RDA) is the direct extension of multiple regressions to the modelling of multivariate response data (Legendre & Legendre 1998). It allows to check how a table of response variables (In this study, maximum and delay) correlates with a table of explanatory response variables (In this study, farming practices and *T. europaea* relative abundance). In this study, RDA was used to study the relationship between *A. terrestris* population dynamic variables (array of response variables) and farming practices and *T. europaea* relative abundance (array of independent variables) at the beginning of the *A. terrestris* cycle. The overall canonical relationship between the two tables of variables was tested with a permutation test.

For the study at high density, populations of *A. terrestris* and *T. europaea* were compared by non parametric Friedman tests followed by multiple comparison tests (Sokal & Rohlf 1998).

Statistics and graphical display were computed with R (R-Development-Core-Team 2004), ADE4 (Thioulouse, Dufour & Chessel 2004) and vegan (Oksanen 2004).

Results

LOW DENSITY PHASE AND INCREASE PHASE OF AN *A. TERRESTRIS* POPULATION CYCLE

Dynamic patterns of A. terrestris populations

From 2001 to 2004 *A. terrestris* relative abundance changes were monitored in 46 parcels (Fig. 2.). The maximum represents the level of the peak abundance reached during the increase phase for each population. The delay represents the time-lag from the beginning of the increase phase for each population comparing both parcel and communal scales. The maximum and the delay were not significantly correlated to each other ($r = - 0.46$).

Farming practices and parcels

Fig. 3 shows the results of a principle component analysis carried out on the matrix "13 farming practice variables" x "46 parcels". The two first components represented here accounted for 49.8 % of the total inertia. Nitrogen fertilisation and mowing variables (yield and number of annual cuttings) were the variables most correlated to Axis 1 (Fig. 3). The first principal component was thus interpreted as a gradient of intensification. This gradient opposed two types of parcel management: one where fertilisation and mowing are the main features and the other grazing.

A. terrestris dynamics in relation to farming practices and to T. europaea relative abundance

Among all variables of practices and *T. europaea* relative abundance, only those correlated to an *A. terrestris* population dynamic variables at a risk lower than 0.15 were kept (Table 3). Figs 4a and 4b are based on a redundancy analysis and show the overall canonical relationship according to the two first axes between the table "farming practices and *T. europaea* relative abundance" and the table "*A. terrestris* population dynamic variables". This relationship was found to be globally significant ($P < 0.01$ after 999 permutations). The canonical axes explained 18.7 % and 5.5 % of the variance of the *A. terrestris* population dynamics, respectively (total 24.2 %). Fig. 4a represents the maximum values for each parcel in the canonical space: they were clearly larger in the parcels where the relative abundance of *T. europaea* was higher at the beginning of the study period (spring 2002) and where grazing took place in the fall. Furthermore, the parcels for which the increase of *A. terrestris* populations began later in a commune were those with the lowest number of cuttings and addition of organic nitrogen fertiliser (Fig. 4b). The four variables (tesp2, autgraz, organ and cutting) account for less than 30 per cent of total variance, suggesting another explanatory variable also affected the *A. terrestris* population kinetics.

THE HIGH DENSITY PHASE OF AN *A. TERRESTRIS* POPULATION CYCLE

The *A. terrestris* relative abundance decreased with increasing grazing intensity ($P < 0.001$) and soil work intensity ($P < 0.001$).

Influence of livestock grazing on A. terrestris relative abundance

Significant differences were found between intensive pastures and permanent grassland and between intensive pastures and traditional pastures (Fig. 5a).

Influence of soil work on A. terrestris relative abundance

Significant differences were found between cereal crop farming and temporary grassland, between cereal crop farming and permanent grassland and between temporary grassland and permanent grassland (Fig. 5b).

Discussion

LOW DENSITY PHASE AND INCREASE PHASE OF AN *A. TERRESTRIS* POPULATION CYCLE

This study showed that grassland management practices could markedly affect *A. terrestris* population dynamics on a parcel scale. On the one hand, *A. terrestris* populations reached higher abundance levels during the increase phase in the parcels where: (i) the *T. europaea* relative abundance were higher for the initial phase of *A. terrestris* low density; (ii) grazing occurred in autumn (Fig. 4a). On the other hand, within a single commune, the *A. terrestris* population increase began earlier in parcels where the annual number of cuttings and the annual addition of organic nitrogen fertiliser were higher (Fig. 4b).

Although grazing is known to be unfavourable to small mammal populations (Grant *et al.* 1982), our results revealed a positive effect of automnal grazing on *A. terrestris* population abundance. The sample parcels represented traditional agricultural practices used in Franche-Comté: a forage production system. It was characterised by a gradient of intensification from mowing to grazing (Fig. 3). This gradient opposed hay meadow to traditional pasture. The parcels which were never mowed were generally grazed from spring to autumn. The others were alternately mowed and grazed and the more often they were mown, the less seasonally grazed they were. However, most of them were grazed at least once a year, and especially in autumn, just before winter cattle stabling. Hence, grassland grazed only in autumn was also the most cut and, thus, the less grazed along the year. Besides, we also showed a positive impact of mowing on vole populations. These results contradict previous studies on *Microtus arvalis* populations in grasslands in Germany (Jacob & Halle 2001; Jacob & Hempel 2003). These contrasting results may in part be explained by the difference between the short-term (from a few months to one year) study undertaken by Jacob et *al.* and the present one done

over a relatively long-term (four years) period. Indeed, Jacob *et al.*, observed a direct negative impact of the mowing by assessing the number of voles one month prior to and after mowing. Indeed, mowing can generate temporary disturbances for voles (disturbance and mortality by farming machinery, decrease of plant shelter and food supply) (Jacob 2003). However, the high reproductive potential of the vole species enables populations to recover to pre-mowing levels rapidly (Taitt & Krebs 1983; Edge, Wolff & Carey 1995). Furthermore, some authors suggested that voles may relocate from disturbed areas to adjacent non-crop refuge (hedges, tree rows, road verges, fence lines) (Rogers & Gorman 1995). In our study area, farmers provide forage to cattle during winter months (October to March) and thus store hay. As a result, they use grassland fertilisation to increase hay production. The number of annual cuttings was positively correlated with the annual forage yield, which was also positively correlated with organic nitrogen fertilisation (Fig. 3). In the latter case mowing could be an indicator of higher grass production, and, thus, the real cause of vole higher relative population abundance. Specifically, our study also revealed a significant positive correlation between the amount of organic nitrogen fertiliser used annually and the early increase in *A. terrestris* population in the parcels. On the one hand, this result could be explained by the favourable effect of organic nitrogen on primary production, which could provide a better food supply and shelter from predators to the vole population. Furthermore, repeated mowing is favourable to plant biodiversity as it increases nutrient cycling (Fedoroff *et al.* 2005). On the other hand, this result suggests some indirect positive effect of organic nitrogen on *A. terrestris* relative abundance via *T. europaea* relative abundance during the low density phase of *A. terrestris*. Indeed, higher organic fertilisation increases the abundance of earthworms (Lopez-Hernandez *et al.* 2004), the principal food source for *T. europaea* (Edwards *et al.* 1999). Our results reflected the influence of *T. europaea*. These results are in agreement with those of Delattre *et al.* (submitted), who found a significant positive correlation between *T. europaea* relative abundance during *A. terrestris* low density phase and the abundance level reached by *A. terrestris* populations during the increase phase.

THE HIGH DENSITY PHASE OF THE *A. TERRESTRIS* POPULATION CYCLE

In this study, we showed that *A. terrestris* relative abundance declined with increasing intensity of grazing (Fig. 5a) or soil work (Fig. 5b). These two specific farming practices may have similar consequences on population dynamics. The mere presence of cattle may affect

wildlife by trampling, thus disturbing voles by soil vibrations. Ploughing and harrowing turn over the first centimetres of soil at a depth of 30 and 5cm, respectively. These actions could destroy vole galleries (Kopp 1993) and plant supply (Jacob 2003). The destruction of vegetation shelter by grass browsing (Schmidt & Olsen 2003) or by soil work (White, Wilson & Horskins 1998) exposes voles to predation and their ground habitat to dehydration by increasing the surrounding temperature (Kopp 1993).

More specifically, trampling by cattle may also slow down soil prospecting by voles and plant roots (vole principal food source) by compacting the soil. However, only intensive pastures presented significant lower relative abundance of *A. terrestris*. This suggests that the intensity and duration of this farming practice had a disturbing effect on voles (Jacob 2003). It may also explain why we did not find a negative impact of grazing in the study at the low density phase and the increase phase of the *A. terrestris* cycle. Indeed, the sample sites did not include intensive pastures but only typical parcels under the forage production system.

Concerning soil work, machinery could have a direct lethal effect (Jacob & Hempel 2003). A significant difference of *A. terrestris* relative abundance was detected between ploughed and harrowed parcels. This suggests that the negative effects of soil work increased with the depth of the practice. However, this study was conducted in the same year as soil work application (Table 2) and soil turn over constituted a temporary disturbance. Indeed, it is important to keep in mind that the negative effect of soil work could become positive after germination and growth of the sown vegetation because the soil may become more prospectable for voles and plants (Meylan & Höhn 1991). Jacob & Halle (2001) and Jacob (2003) thought that annual elimination of voles by ploughing, must be followed by immigration from adjacent refuges to recolonise the devastated area, thus suggesting the importance of long-term studies on the impact of farming practices. This was also previously illustrated by the difference between the short-term negative effects and the long-term positive effects of mowing. Further research is now required to investigate the long-term effects of soil work, although initial work by Giraudoux *et al.* (1997) showed that, at a regional scale, areas, which are composed of an appreciable ratio of ploughed parcels to agricultural land (>15%), were less susceptible to population outbreaks.

SYNTHESIS AND IMPLICATIONS FOR CONTROL OF *A. TERRESTRIS* POPULATIONS

The present study demonstrated a bottom-up regulation of the dynamics of vole populations on a parcel scale. It suggests a strong relationship between the growth and the abundance of *A. terrestris* populations and their optimal habitat, whose characteristics can be modified by certain farming practices and grassland management.

Our study showed that more intensive grassland management was favourable to *A. terrestris* populations. This may be explained by the fact that grassland management may indirectly favour *T. europaea* populations and provide better shelter against predators (Jacob & Brown 2000) and thermal variations (Jacob & Halle 2001). In contrast, practices like harrowing, ploughing and grazing are unfavourable as they disturb soil burrows and vegetation cover. However, as described by Jacob & Halle (2001), we found that each of these favourable and unfavourable practices must be sufficiently intensive and repeated (frequent mowing and soil work, intensive grazing) to have a long-term effect on vole populations.

However, we can not exclude that other variables could also affect the *A. terrestris* population increase on a parcel scale. These variables could include soil and vegetation characteristics, the landscape context and the farming management in adjacent areas. Indeed, theoretical approaches have shown that dispersal alone conditional on the properties of local population dynamics can explain density variations in lattice models (Ranta 1998). The role of predation may also account for inter-annual variations of small mammal population density (Hanski *et al.* 2001). Thus, on a larger scale, the role of arrangement of habitats and farming practices in population dynamic control subsidiary or complementary to predation and parasitism (Newey *et al.* 2005) cannot be discarded.

The interpretation of our results and their subsequent application in a control strategy will have to consider (i) the phase of the population cycle (Edge *et al.* 1995), (ii) the spatial scale at which control is to be carried out, (iii) the intensity and the duration of the disturbing farming practices (Jacob 2003), (iv) the farming practice history in the area under study.

Chemical rodenticides currently used to prevent extensive crop damage are also hazards to non-target animals and auxiliary fauna (foxes, buzzard, etc…) (Brakes & Smith 2005). They

cannot thus be considered as an alternative for sustainable agriculture and farmers need to alternate their agricultural practices to decrease the use of these chemicals. Our study shows that these options should include (i) the control of *T. europaea* populations during *A. terrestris* low density phases; (ii) a moderate use of intensive farming practices such as fertilisation; (iii) the use of grazing and soil work. An early control of *A. terrestris* populations at low density is also an additional target and our study indicates that the effect of mowing should be considered in light of parcel productivity.

These recommandations can aid farmers and pest-control professionals in making management decisions for a long-term cost-effective control of rodents. However, this raises the question of how to make land use management practices evolve this way without prejudicing traditional agricultural systems which guarantee high quality products (e.g. local raw milk cheese, etc..). More technical research is thus needed to ensure economically acceptable compatibility between renewed practices, quality control on the whole chain of cheese production and the ecological framework provided with the results of this study.

Acknowledgements

We appreciate valuable comments from Pierre Delattre, Jean-Paul Garel, Dominique Orth and Jean-Christophe Foltête on the sampling design and the data analysis. We thank the *Service Régional de la Protection des Végétaux* (SRPV) and the *Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles* (FREDON) of Franche-Comté for giving data and for helpful instructions in the field. We are grateful to the farmers who allowed access to their parcels and gave information on their land-use practices. Financial support was provided by the Région of Franche-Comté (« Plan d'Action Régional 2000-2006 »).

References

Brakes, C.R. & Smith, R.H. (2005) Exposure of non-target small mammals to rodenticides: short-term effects, recovery and implications for secondary poisoning. *Journal Of Applied Ecology*, **42**, 118-128.

Delattre, P., Clarac, R., Melis, J.P., Pleydell, D., & Giraudoux, P. (2005) Colonization of grassland by the Water Vole (*Arvicola terrestris*) and its interaction with the Mole (*Talpa europaea*). *Journal Of Applied Ecology*, **submitted**.

Delattre, P., De Sousa, B., Fichet, E., Quéré, J.P., & Giraudoux, P. (1999) Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology*, **14**, 401-412.

Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quere, J.P., & Fichet, E. (1996) Effect of landscape structure on Common Vole *(Microtus arvalis)* distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology*, **11**, 279-288.

Duhamel, R., Quéré, J.P., Delattre, P., & Giraudoux, P. (2000) Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris sherman*). *Landscape Ecology*, **15**, 89-98.

Edge, W.D., Wolff, J.O., & Carey, R.L. (1995) Density-Dependent Responses of Gray-Tailed Voles to Mowing. *Journal of Wildlife Management*, **59**, 245-251.

Edwards, G.R., Crawley, M.J., & Heard, M.S. (1999) Factors influencing molehill distribution in grassland : implications for controlling the damage caused by molehills. *Journal Of Applied Ecology*, **36**, 434 - 442.

Ekerholm, P.L., Oksanen, L., Oksanen, T., & Schneider, M. (2004) The impact of short-term predator removal on vole dynamics in an arctic-alpine landscape. *Oikos*, **106**, 457-468.

Fedoroff, E., Ponge, J.F., Dubs, F., Fernandez-Gonzalez, F., & Lavelle, P. (2005) Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture Ecosystems And Environment*, **105**, 283-290.

Fichet-Calvet, E., Jomaa, I., Giraudoux, P., & Ashford, R.W. (1999) Estimation of fat sand rat Psammomys obesus abundance by using surface indices. *Acta theriologica*, **44**, 353-352.

Fichet-Calvet, E., Pradier, B., Quéré, J.P., Giraudoux, P., & Delattre, P. (2000) Landscape composition and vole outbreaks: evidence from an eight year study of Arvicola terrestris scherman. *Ecography*, **23**, 659-668.

Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003) Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science*, **302**, 866-868.

Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quere, J.P., Deblay, S., Defaut, R., Duhamel, R., Moissenet, M.F., Salvi, D., & Truchetet, D. (1997) Population dynamics of fossorial water vole *(Arvicola terrestris scherman)*: a land usage and landscape perpective. *Agriculture Ecosystems And Environment*, **66**, 47-60.

Giraudoux, P., Pradier, B., Delattre, P., Deblay, S., Salvi, D., & Defaut, R. (1995) Estimation of water vole abundance by using surface indices. *Acta theriologica*, **40**, 77-96.

Grant, W.E., Birney, E.C., French, N.R., & Swift, D.M. (1982) Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. *Journal of Mammalogy*, **63**, 248-260.

Hanski, I., Hentonnen, H., Korpimaki, E., Oksanen, L., & Turchin, P. (2001) Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, **82**, 1505-1520.

Hansson, L. (2002) Cycles and travelling waves in rodent dynamics: a comparison. *Acta theriologica*, **47 Suppl. 1**, 9-22.

Hansson, L. (1979) Field signs as indicators of vole abundance. *Journal Of Applied Ecology*, **16**, 339-347.

Hudson, P.J. & Bjornstad, O.N. (2003) Vole stranglers and lemming cycles. *Science*, **302**, 797-798.

Jacob, J. (2003) Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agriculture Ecosystems And Environment*, **95**, 321-325.

Jacob, J. & Brown, J.S. (2000) Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator bahaviors in common voles. *Oikos*, **91**, 131-138.

Jacob, J. & Halle, S. (2001) The importance of land management for population parameters and spatial behaviour in common voles (Microtus arvalis). In *Advances in vertebrate pest management II* (eds H.J. Peltz, D.P. Cowan & e. al.), pp. 319-330, Finlander Fuerth.

Jacob, J. & Hempel, N. (2003) Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *Journal Of Ethology*, **21**, 45-50.

Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. (1996) Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. *Acta theriologica*, **41**, 1-34.

Kopp, R. (1993) *Etude de l'impact de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, Arvicola terrestris scherman (Shaw), sur la végétation d'une prairie*. Thèse de doctorat, Université de Lausanne.

Korpimaki, E., Brown, P.R., Jacob, J., & Pech, R. (2004) The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *Bioscience*, **54**, 1071-1079.

Korpimaki, E. & Krebs, C.J. (1996) Predation and population cycles of small mammals - A reassessment of the predation hypothesis. *Bioscience*, **46**, 754-764.

Krebs, C.J. & Myers, J.H. (1974) Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, **8**, 267-399.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology* Elsevier, Amsterdam.

Lidicker, W.Z. (2000) A food web / landscape interaction model for microtine rodent density cycles. *Oikos*, **91**, 435 - 445.

Lidicker, W.Z.J., ed. (1995) *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation*, pp 215 pp. University of Minnesota Press, Minneapolis.

Lindström, J., Ranta, E., Kokko, H., Lundberg, P., & Kaitala, V. (2001) From arctic lemmings to adaptative dynamics : Charles Elton's legacy in population ecology. *Biol Rev*, **76**, 129-158.

Lopez-Hernandez, D., Araujo, Y., Lopez, A., Hernandez-Valencia, I., & Hernandez, C. (2004) Changes in soil properties and earthworm populations induced by long-term organic fertilization of a sandy soil in the Venezuelan Amazonia. *Soil Sciences*, **169**, 188-194.

Meylan, A. (1981) Bilan de quelques années de recherches fondamentales et appliquées sur le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw). *La Défense des Végétaux*, **208**, 143-154.

Meylan, A. & Höhn, H. (1991) Taupe et Campagnol terrestre. In Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture, Vol. 1, pp. 2.

Newey, S., Shaw, D.J., Kirby, A., Montieth, P., Hudson, P.J., & Thirgood, S.J. (2005) Prevalence, intensity and aggregation of intestinal parasites in mountain hares and their potential impact on population dynamics. *International Journal for Parasitology*, **35**, 367-373.

Oksanen, J. (2004) vegan: Community Ecology Package. R package version 1.6-5. http://cc.oulu.fi/~jarioksa/.

Quéré, J.P., Raoul, F., Giraudoux, P., & Delattre, P. (2000) An index method applicable at landscape scale to estimate relative population densities of the common vole *(Microtus arvalis)*. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, **55**, 25-32.

Ranta, E. (1997) Travelling waves in voles population dynamics. *Nature*, **390**, 456.

Raoul, F., Defaut, R., Michelat, D., Montadert, M., Pépin, D., Quéré, J.P., Tissot, B., Delattre, P., & Giraudoux, P. (2001) Landscape effects on the populations dynamics of small mammal communities and prey-resource variations: a preliminary analysis. *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, **56**, 339-352.

R-Development-Core-Team (2004) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. http://www.R-project.org.

Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal Of Applied Ecology*, **39**, 157-176.

Rogers, L.M. & Gorman, M.L. (1995) The population dynamics of small mammals living in set-aside and surrounding semi-natural and crop land. *Journal of Zoology London*, **236**, 451-464.

Saucy, F. (1994) Density dependence in time series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris*. *Oïkos*, **74**, 381-392.

Saucy, F. (1988) *Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (Arvicola terrestris scherman)*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.

Schmidt, N.M. & Olsen, H. (2003) The response of small mammal communities to cattle grazing on a coastal meadow. *Polish Journal Of Ecology*, **51**, 79-84.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1998) *Biometry : the principles and practice of statistics in biological research.*, Freeman, W.H. edn., New York (U.S.A.).

Taitt, J. & Krebs, C.J. (1985) Population dynamics and cycles. In *Biology of New World Microtus* (ed A.S.o. Mammalogy), pp. 567-620. Tamarin R.H., New-York.

Taitt, J. & Krebs, C.J. (1983) Predation, cover and food manipulation during a spring decline of Microtus townsendii. *Journal Of Animal Ecology*, **52**, 837-848.

Thioulouse, J., Dufour, A.B., & Chessel, D. (2004) Ade4: Analysis of Environmental Data : Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences. R package version 1.3-3. http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4.

White, J., Wilson, J., & Horskins, K. (1998) The control of rodent damage in Australian macadamia orchards by manipulation of adjacent non-crop habitats. *Crop Protection*, **17**, 353-357.

Table 1. Description of the 13 farming practices variables recorded for each parcel (n = 46) as the practice before an *A. terrestris* population cycle.

Variables	Description
Ploughing	Number of ploughings from 1992 to 2002
Yield	Forage yield of the first annual cutting (tons of dry matter per ha)
Cutting	Number of annual cuttings
Grazing	Number of cattle per ha × number of grazed days per year
Grazing in spring (spgraz)	Presence or absence of spring grazing
Grazing in summer (sumgraz)	Presence or absence of summer grazing
Grazing in autumn (autgraz)	Presence or absence of autumn grazing
Mineral nitrogen (minen)	Number of nitrogen units (per ha and per year)
Organic nitrogen (organ)	Number of nitrogen units from organic enriching agents (per ha and per year)
Nitrogen fertilisation (nfertil)	Total number of nitrogen units (per ha and per year)
Mineral potassium (k)	Number of potassium units (per ha and per year)
Mineral phosphorus (p)	Number of phosphorus units (per ha and per year)
Rodenticide (broma)	Presence or absence of annual chemical treatment

Table 2. Information on grazing (n = 30) and soil work (n = 18) recorded on each parcel reaching a high density phase of an *A. terrestris* population cycle.

Type of farming practice	Practice intensity	Definition
Grazing	Intensive pasture	Livestock burden high and permanent (during the grazing period*)
	Traditional pasture	Livestock (cattle) burden moderate and moved from one parcel to another (during the grazing period*)
	Permanent grassland	Control: with no grazing or soil work (hay meadow)
Soil work	Cereal	Deep soil work (ploughing) followed by cereal (corn or barley) sowing (in summer**)
	Temporary grassland	Superficial soil work (harrowing) and followed by grass sowing (in spring**)
	Permanent grassland	Control: with no grazing or soil work (hay meadow)

*livestock brought out in early spring and stabled in early winter

**previous to the study period

Table 3. Correlations between farming practices and *T. europaea* relative abundance and *A. terrestris* population dynamic variables in the parcels at the beginning of an *A. terrestris* population cycle.

	Maximum	Delay
Farming practices		
Ploughing	ns	ns
Yield	ns	−0.27**
Cutting	0.31***	−0.29**
Grazing	ns	ns
Grazing in spring (spgraz)	ns	ns
Grazing in summer (sumgraz)	ns	ns
Grazing in autumn (autgraz)	0.36***	ns
Mineral nitrogen (minen)	ns	ns
Organic nitrogen (organ)	0.33***	−0.31***
Nitrogen fertilisation (nfertil)	0.33***	−0.35***
Mineral potassium (k)	0.28**	ns
Mineral phosphorus (p)	0.24*	ns
Rodenticide (broma)	ns	ns
Relative abundance of *T. europaea*		
2002 (tesp2)	0.22*	ns
2003 (tesp3)	ns	ns
2004 (tesp4)	ns	ns

Spearman rank correlations: ns. non significant; *$P < 0.15$; **$P < 0.1$; ***$P < 0.05$

Figure legends

Fig. 1. Location of the study sites in the Doubs and the Jura departments, France. Circles: study sites at the low density phase and subsequent increase phase; Triangles: study sites at high density phase; Filled triangles: grazing study sites; Open triangles: soil work study sites.

Fig. 2. *A. terrestris* relative abundance changes against time (2001-2004) recorded in the forty-six study parcels. For each parcel the analysis of *A. terrestris* population dynamics takes into account the data from low density (2001) to the maximal value (●). The arrow (↔) represents the time-lag between the beginning of the *A. terrestris* increase phase at the parcel scale as compared to the communal scale.

Fig. 3. Scores of the 13 farming practices variables derived from Principal Component Analysis (PCA), plotted against the first and the second axes.

Dots indicate the positions of the 46 sampling parcels, ordinated in the space of the first two principal components (Axes 1 and 2).

Explained variation: axis 1: 31.6%, axis 2: 18.2%. The angles between farming practices variables in the biplot reflect their correlations, i.e. the smaller the angle the higher the correlation. The length of the arrow represents the correlation strength between sites (parcels) and the farming practices variables. Farming practices variables contributing most to the first axis are in bold and used for interpretation.

Abbreviations: Spgraz, grazing in spring; sumgraz, grazing in summer; autgraz, grazing in autumn; minen, mineral nitrogen; organ, organic nitrogen; nfertil, nitrogen fertilisation; k, mineral potassium; p, mineral phosphorus; broma, rodenticide. See Table 1 for more details.

Fig. 4. Projections of the maximum values (a) and the delay (b) in the canonical space of a Redundancy Analysis (RDA) between the table of response variables (maximum and delay of *A. terrestris* population dynamics) and the table of explanatory variables (organic nitrogen fertilisation and mowing and *T. europaea* relative abundance).

Explained variation: axis 1: 18.7%, axis 2: 5.5%. The Monte Carlo permutation test was significant for the overall regression model ($P < 0.01$).

Squared symbols are sampling parcels. Distances of parcels in the biplot are approximations of their Euclidean distances. Projections of parcels at right angle on the response variables (maximum or delay) approximate the value of the parcels along maximum or delay arrow. The angles between response and explanatory variables in the biplot reflect their correlations, i.e.the smaller the angle the higher the correlation.

Abbreviations: Max, maximum; autgraz, grazing in autumn; organ, organic nitrogen; tesp2, relative abundance of *T. europaea* at spring 2002. See Tables 1 and 3 for more details.

Fig. 5. Mean relative abundance of *A. terrestris* recorded in groups of three parcels with different practice intensities in the Doubs and the Jura departments, France, 2003: (a) grazing intensities: high – intensive pastures, low – traditional pastures, control – permanent grassland, (b) soil work intensities: high – cereal, low – temporary grassland, control – permanent grassland. Mean relative abundance that are not significantly different from one another are indicated with the same lower-case letter.

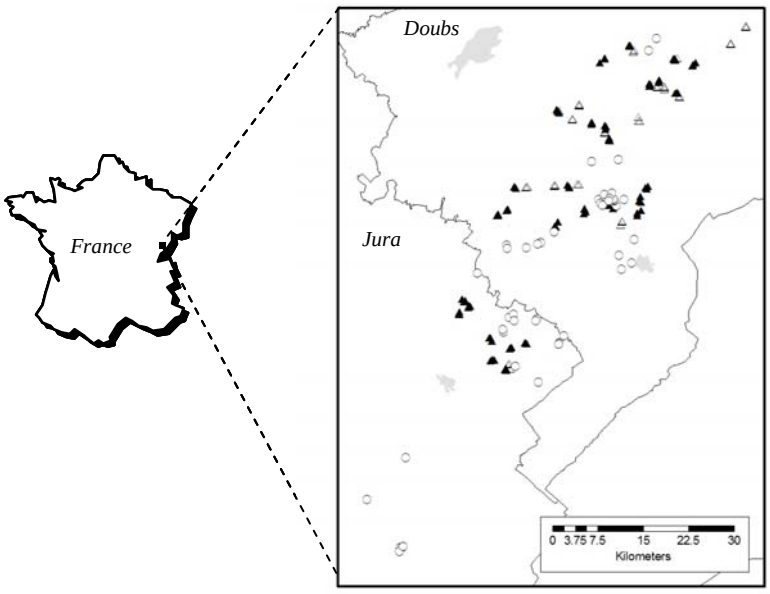


Fig. 1.

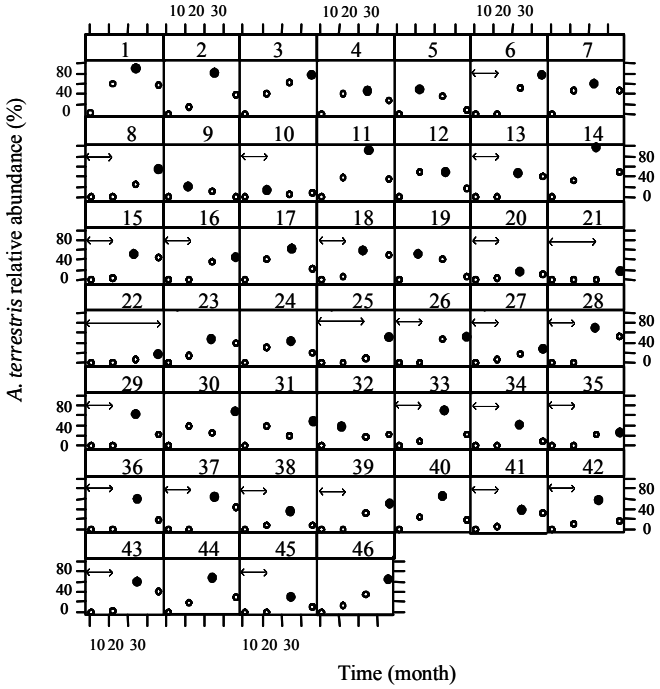


Fig. 2.

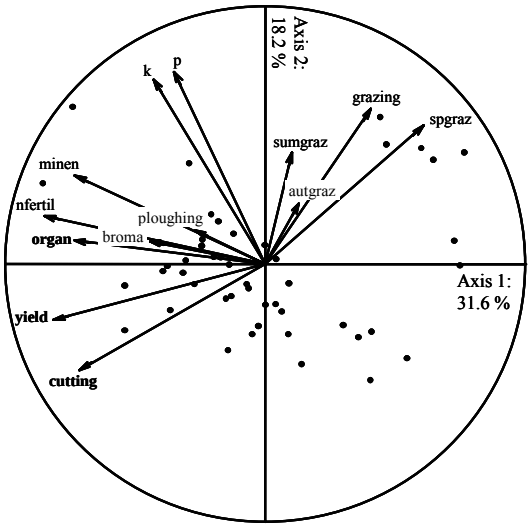

Axis 2:
18.2 %
k
p
grazing
spgraz
sumgraz
minen
autgraz
nfertil
ploughing
organ
broma
Axis 1:
31.6 %
yield
cutting

Fig. 3.

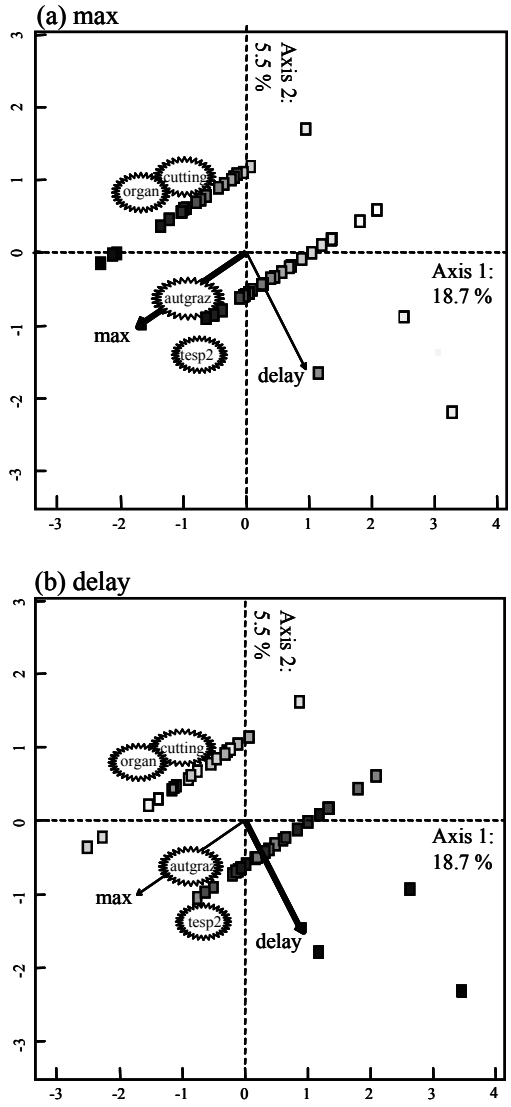

(a) max
Axis 2:
5.5 %
Axis 1:
18.7 %
cutting
organ
autgraz
tesp2
max
delay
(b) delay
Axis 2:
5.5 %
Axis 1:
18.7 %
cutting
organ
autgraz
tesp2
max
delay

Fig. 4.

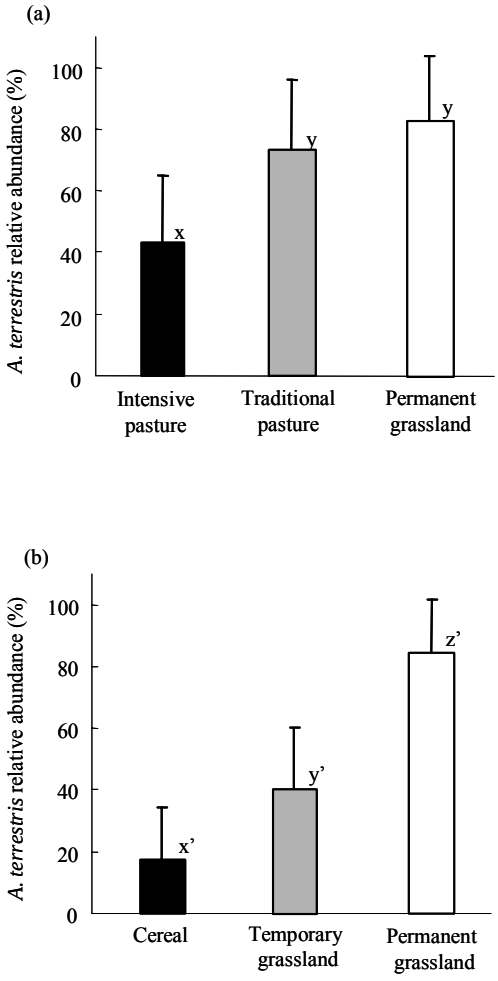

(a)
A. terrestris relative abundance (%)
100
80
60
40
20
0
x
y
y
Intensive pasture
Traditional pasture
Permanent grassland
(b)
A. terrestris relative abundance (%)
100
80
60
40
20
0
x'
y'
z'
Cereal
Temporary grassland
Permanent grassland

Fig. 5.

6.3. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables pratiques agricoles

Les questions concernant la taupe et le campagnol des champs ont fait l'objet d'analyses complémentaires.

6.3.1. Suivi à long terme 2001-2004

6.3.1.1. Matériel et Méthodes

6.3.1.1.1. Sélection des sites d'étude

Les sites d'étude sont les 49 parcelles où ont été suivies les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* de 2001 à 2004 (Figure 6, cf. **2.** et **3.)**.

6.3.1.1.2. Analyse des données

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre les variables *T. europaea* et *M. arvalis* et les variables synthétiques de caractérisation du mode d'exploitation agricole des parcelles (cf. article **6.2.**). Les variables présentant des corrélations au risque $p < 0,15$ ont été prises en compte.

6.3.1.2. Résultats

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 5 suggère des corrélations négatives entre :

- le nombre annuel de coupes et le somme des DR de *T. europaea* de 2001 à l'année du maximum de *A. terrestris*,
- l'occurrence de pâture automnale et le somme des DR de *M. arvalis* de 2001 à l'année du maximum de *A. terrestris*.

Tableau 15. Corrélations entre les variables pratiques agricoles et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

	DR de *T. europaea* 2002	**Somme DR *T. europaea***	**Somme DR *M. arvalis***
Variables pratiques agricoles			
Azote organique	ns	ns	ns
Labour	ns	ns	ns
Rendement	ns	ns	ns
Nombre de coupes	ns	-0,24▪	ns
Pâture	ns	ns	ns
Pâture de printemps	ns	ns	ns
Pâture d'été	ns	ns	ns
Pâture d'automne	ns	ns	-0,23▪
Azote minéral	ns	ns	ns
Azote total	ns	ns	ns
Potassium	ns	ns	ns
Phosphore	ns	ns	ns
Rodenticide	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

6.3.2. Etude ponctuelle de 2003 : étude de l'influence du pâturage et du travail du sol

6.3.2.1. Matériel et Méthodes

6.3.2.1.1. Sélection des sites d'étude

Cent quarante quatre parcelles ont été sélectionnées dans les communes du Doubs et du Jura où les populations de *A. terrestris* étaient en phase de haute densité (score FREDON 3) (Figure 8, cf. **2.** ; Annexe 1). Les parcelles ont été choisies, sur information des agriculteurs exploitants, par triplet en associant :

- une prairie permanente (destinée à la fauche) avec une pâture intensive et une pâture traditionnelle,
- une prairie permanente (destinée à la fauche) avec une culture céréalière et une prairie temporaire

La prairie permanente (témoin) a été tirée au sort à proximité des deux autres parcelles. Elles étaient ainsi dans la même phase du cycle de *A. terrestris* et dans le même contexte paysager.

Les travaux de terrain ont été réalisés en automne 2003 (octobre à novembre), période à laquelle la lecture des indices de micromammifère est facilitée par la faible hauteur du couvert végétal.

6.4.2.1.2. Estimation des densités relatives de micromammifère

Dans chaque parcelle d'étude, les DR de *T. europaea* et *M. arvalis* ont été estimées par la méthode indiciaire de la diagonale parcellaire (cf. **2.** et **3.**).

6.4.2.1.3. Analyses des données

Des tests de Friedman, suivis de tests de comparaison multiples (Siegel & Castallan, 1988), ont été employés pour comparer les DR de *T. europaea* et *M. arvalis* dans les triplets de parcelles.

6.3.1.2. Résultats

6.3.1.2.1. Effet du pâturage sur les populations de *T. europaea* et de *M. arvalis*

Les comparaisons des DR de *T. europaea* et de *M. arvalis* n'ont pas mis en évidence de différence significative entre les trois types de parcelles.

6.3.1.2.2. Effet du travail du sol sur les populations de *T. europaea* et de *M. arvalis*

Les comparaisons des DR de *T. europaea* n'ont pas mis en évidence de différence significative entre les trois types de parcelles.

Les DR de *M. arvalis* diminuent avec l'augmentation de l'intensité du travail du sol ($p < 0,002$). Ces DR sont significativement plus élevées dans les prairies permanentes que dans les cultures céréalières ($p < 0,006$). Cependant, aucune différence n'a pu être montrée entre prairies temporaires et prairies permanentes et entre prairies temporaires et cultures céréalières (Figure 24).

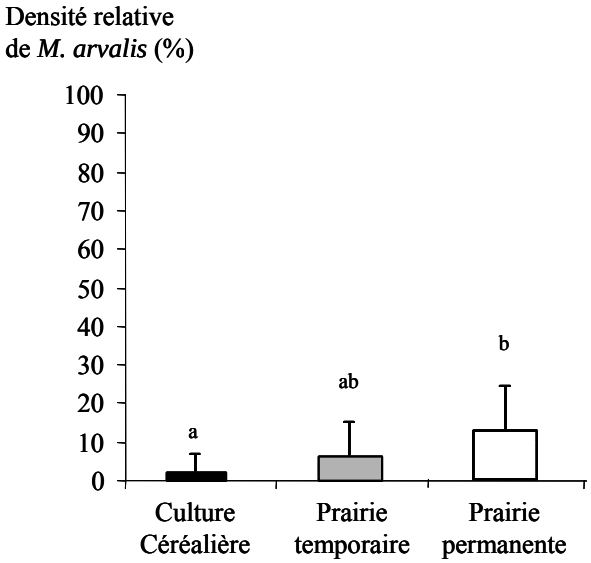


Figure 24. Densités relatives (DR) de *M. arvalis* enregistrées dans des triplets de parcelles présentant trois intensités différentes de travail du sol : forte, culture céréalière ; faible, prairie temporaire ; témoin, prairie permanente. Les DR qui ne sont pas significativement différentes les unes des autres sont indiquées par les mêmes lettres.

6.3.3. Discussion

Influence des pratiques agricoles sur les populations de A. terrestris (cf. article **6.2.**)

La faible taille de notre échantillon de parcelles (46) pourrait conduire à accepter l'hypothèse nulle à tort (Anderson *et al.,* 2001). Pour cette raison, il a été décidé que les variables pratiques agricoles correspondant à des corrélations au risque $p < 0,15$ seraient sélectionnées pour les analyses multivariées de redondance. Un test de permutation a montré que la relation canonique globale entre la matrice de variables *A. terrestris* et la matrice de variables pratiques agricoles était significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p = 0,02$). Ces résultats montrent clairement que la structure des données n'est pas aléatoire. C'est donc la configuration globale des variables pratiques agricoles, plus que chaque variable isolée (cf. analyses univariées), qui explique la réponse de *A. terrestris* en terme de dynamique de population sur le caractère multivarié du phénomène.

L'analyse de ACR présentée dans l'article ne prend en compte que deux paramètres de caractérisation des cinétiques de *A. terrestris* comme variables réponses (maximum et latence

communale) et intègre les DR de *T. europaea* au printemps 2002 comme variable explicative. Les axes canoniques de l'analyse initiale (sans la variable explicative *T. europaea* mais avec la variable réponse latence parcellaire de *A. terrestris*) expliquent 14,5 % de la variance totale des variables décrivant la dynamique de population de *A. terrestris* ($p < 0,05$, test de permutations).

Influence des pratiques agricoles sur les populations de T. europaea et de M. arvalis

Effets à long terme

La faible taille de notre échantillon de parcelles (46) pourrait conduire à accepter l'hypothèse nulle à tort (Anderson *et al.*, 2001). Pour cette raison, il a été décidé que les variables correspondant à des corrélations au risque $p < 0,15$ qui semblent biologiquement pertinentes seraient discutées à la lumière de la bibliographie existante.

Nos résultats suggèrent que plus le nombre annuel de coupes est élevé, moins les populations de *T. europaea* persisteraient dans les parcelles (Tableau 15). Nous avons vu précédemment que d'une part, le régime de fauche (nombre de coupes, fertilisation organique et rendement fourrager) serait favorable aux populations de *A. terrestris* (cf. article **6.2.**) et que d'autre part, l'accroissement des populations de *A. terrestris* serait défavorable aux populations de *T. europaea* (cf. **3.**). L'apparent effet défavorable de la fauche sur *T. europaea* pourrait donc être le simple reflet des interactions *A. terrestris* - *T. europaea*.

L'occurrence de pâture automnale serait défavorable à la persistance de *M. arvalis* dans les parcelles (Tableau 15). Cette pratique serait le reflet du régime de fauche, dont les effets positifs à long terme (disponibilité de la ressource et protection du couvert) seraient supérieurs aux effets négatifs immédiats (destruction du couvert et de la nourriture, action létale des engins agricoles) pour les populations de *A. terrestris* (cf. article **6.2.**). On pourrait supposer que *M. arvalis* est plus sensible que *A. terrestris* aux effets directs à court terme de la fauche. Ce résultat rejoindrait les conclusions des travaux de l'équipe de Jacob sur les populations de *M. arvalis* dans les prairies allemandes (Jacob & Halle, 2001 ; Jacob & Hempel, 2003 ; Jacob, 2003).

Effets à court terme

Les comparaisons des DR de *T. europaea* n'ont pas permis de montrer de différence significative entre parcelles pâturées et non pâturées. Ce résultat contredit celui de Edwards *et al.* (1999), qui montrait une réduction d'un tiers de la production de taupinières avec le pâturage. De même, aucune différence de DR de *T. europaea* n'a pu être mise en évidence entre les trois types de parcelles : cultures céréalières, prairies temporaires et prairies permanentes. On pourrait supposer que la profondeur importante (> 60 cm) à laquelle *T. europaea* met en place ses galeries dans le sol pourrait la protéger des perturbations engendrées par le pâturage ou le travail du sol (modifications des caractéristiques pédologiques et végétales de l'habitat, réduction de la quantité et de la qualité des ressources nutritives).

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les DR de *M. arvalis* des zones pâturées et non pâturées. Le pâturage n'aurait pas d'effet apparent sur les populations de *M. arvalis*, comme l'on montré Ostfeld *et al.* (1993) et Klemola *et al.* (2000) pour *Microtus agrestis*. *M. arvalis*, de plus petite taille et plus adapté aux déplacements en surface que *A. terrestris*, pourrait être moins exposé à la prédation par le broutage du couvert végétal. Par contre, les DR de *M. arvalis* apparaissent plus élevées dans les prairies permanentes que dans les cultures céréalières (Figure 24). Un travail profond du sol aurait donc un impact négatif sur les populations de *M. arvalis*. Comme pour *A. terrestris*, on peut supposer que le labour détruit l'habitat des campagnols, les privant de nourriture (Jacob & Hempel, 2003) et les rendant plus vulnérables à la prédation en l'absence de couvert végétal protecteur (White *et al.*, 1998). En revanche, contrairement à nos résultats sur *A. terrestris* et à ceux de Jacob & Hempel (2003) sur *M. arvalis*, aucun effet du hersage n'a été mis en évidence sur les populations de *M. arvalis* dans nos parcelles. *M. arvalis* paraît donc moins sensible aux conséquences du travail du sol que *A. terrestris* (cf. article **6.2.**).

Ces résultats sont toutefois à nuancer en raison des fortes densités de *A. terrestris* dans les parcelles d'étude. D'une part, elles pourraient masquer une éventuelle relation entre *T. europaea* et pâturage et / ou travail du sol (cf. **3.**). D'autre part, elles pourraient induire une sous-estimation des indices de plus petite taille de *M. arvalis*.

Conclusion

La précocité du démarrage et l'intensité de la croissance des populations de *A. terrestris* seraient favorisées par un régime agricole de production intensif, caractérisé par de nombreuses fauches et une forte fertilisation, engendrant une végétation à croissance rapide.

Ponctuellement, en phase de haute densité, des pratiques telles que pâturage intensif et travail du sol, ont une influence négative sur les densités de population de *A. terrestris*.

Le mode d'exploitation agricole influencerait les populations de *A. terrestris* en agissant sur la qualité et la disponibilité de la ressource nutritive végétale et sur la structure de l'habitat sol plante.

7. SIXIÈME PARTIE : influence des caractéristiques pédologiques sur les dynamiques de population du campagnol terrestre à l'échelle parcellaire

7.1. Questions

Partant du postulat que la végétation d'une prairie englobe les caractéristiques pédologiques stationnelles, l'objectif est de compléter la caractérisation des parcelles d'étude par une étude du sol, en tant que ressource (flore) mais également en tant que contrainte (pénétrabilité et stabilité) pour le campagnol terrestre.

Cette partie vise à répondre à la question suivante :

> 4- Existe-t-il des caractéristiques pédologiques favorables ou défavorables à la colonisation des parcelles agricoles par le campagnol terrestre/la taupe/ le campagnol des champs ?

7.2. Matériel et Méthodes

7.2.1. Sélection des sites d'étude

Les sites d'étude sont les 49 parcelles du suivi à long terme (2001-2004) (cf. **2.** et **3.)** (Figure 6). Les parcelles d'étude sont situées dans une zone qui s'étend des premier et deuxième plateaux à la Haute Chaîne du Jura (Chauve, 1975) sur un intervalle d'altitude de 482 à 968 m. Le substrat géologique est en majorité composé de calcaires compacts ou marneux (formations J7, J8 et J9).

Les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* ont été également enregistrées à l'automne 2003.

7.2.2. Analyses pédologiques

La variabilité des propriétés du sol (profondeur, pierrosité et texture) est dépendante des changements de topographie au sein d'une parcelle, formant ainsi différentes Unités Topographiques Parcellaires (UTP). Deux à trois UTP ont été distinguées par parcelle. Un échantillon de 200 g de terre a été prélevé par UTP, sur les 20 premiers cm de sol[*]. Les prélèvements ont été effectués à l'automne 2003.

Les échantillons ont été préparés par séchage, broyage mécanique et tamisage à 2 mm, en vue de l'analyse des variables présentées ci-dessous.

La recherche de variables pédologiques pertinentes pour étudier le sol en tant que ressource et contrainte pour *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* a abouti à la sélection de 11 variables (Tableau 16).

[*] La majeure partie du réseau de galeries de campagnol terrestre se situe dans les 20 premiers cm de sol (Airoldi, 1976). Les racines des végétaux herbacées prospectent surtout les 20 premiers cm de sol (Norini, 2001).

Tableau 16. Description des variables pédologiques étudiées.

	VARIABLES PEDOLO-GIQUES	DESCRIPTION (codifications utilisées pour les analyses)	INFORMATIONS RECHERCHEES (Duchaufour, 1995 ; Gobat *et al.* , 1998)	METHODOLOGIE
Caractéristiques morphologiques	**Profondeur totale**	En cm (proftot)	Réserve utile en eau accessible pour les racines des végétaux	Evaluation *in situ* par sondage à la tarière type Edelman
	Texture	Pourcentages de terre fine en Sables grossiers (sg) et fins (sf), Limons grossiers (lg) et fins (lf), Argiles	Texture, porosité, profondeur d'enracinement des végétaux, fertilité	Détermination de la granulométrie en 5 fractions (Sg, Sf, Lg, Lf, A) par sédimentation [1][2]
	Taux d'éléments grossiers	Indice d'abondance (0 à 5) (cailloux)	Obstacle à l'enracinement des végétaux, stabilité du sol (stabilité des galeries des animaux fouisseurs)	Evaluation *in situ*
	Structure	Taille des agrégats (1 à 4) (structure)	Compacité du sol	Evaluation *in situ*
Caractéristiques physico-chimiques	**Horizon A**	En cm (horiza)	Action de la faune et/ou des racines et/ou des matières organiques	Evaluation *in situ*
	Matière Organique (MO) et Rapport Carbone / Azote (C/N)	Pourcentage de Matière Organique humifiée (mo) et Carbone / Azote (cn)	Activité biologique, vitesse de minéralisation de la MO	Méthode Dumas : détermination de la teneur en carbone organique total (C) et azote total (N) par combustion sèche, en tenant compte de la présence de sols carbonatés dans les échantillons. Détermination de MO = 1,72 × C et C/N [1][3]
	pH	ph	Stabilité du système physico-chimique (Edwards *et al.* , 1999), fertilité	Mesures effectuées à l'aide d'un pH mètre, 2 répétitions par échantillon [4]
	Hydromorphie	Présence/absence de taches d'oxydo-réduction (hydrom) [5]	Déstructuration, anoxie, risque d'inondation des galeries de micromammifères	Evaluation *in situ*
	Indice de Battance (IB)	Capacité de structuration des agrégats du sol (ib)	Pénétrabilité du sol par les animaux fouisseurs (effort à fournir pour la mise en place des galeries) et par les racines des végétaux (accessibilité à la nourriture pour les animaux fouisseurs herbivores), stabilité du sol (stabilité des galeries des animaux fouisseurs)	Calculé à partir du pH, de la texture et du pourcentage de matière organique humifiée, selon la formule [6] : $IB = \frac{(1,5 \times \%Lf) + (0,75 \times \%Lg)}{(\%A + 10 \times \%MO)} - 0,2.(pH - 7)$
	Lombrics	Présence / absence (vers)	Activité biologique	Evaluation *in situ*

[1] Sous-traitée par le Laboratoire d'Analyse des Sols et des Végétaux de l'Ecole Nationale d'Ingénieurs des Travaux Agricoles de Clermont-Ferrand (ENITAC).
[2] Méthode de la pipette (NF standard X 31-107, AFNOR, 1983) avec destructions des carbonates pour sols calcaires
[3] NF standard ISO 10694 (AFNOR, 1995)
[4] NF standard ISO 10390 (AFNOR, 1994)
[5] Le fer et le manganèse, qui changent de couleur selon le stade d'oxydoréduction, constituent de bons indicateurs d'hydromorphie.
[6] Plus la valeur de IB est grande, plus le sol est instable et moins il est pénétrable (Lozet & Mathieu, 1990).

7.2.3. Analyse des données

Pour chaque variable pédologique, les valeurs au sein de chaque parcelle, ont été pondérées par les pourcentages de surface parcellaire occupés par les différentes UTP.

Les corrélations de rang de Spearman (Sokal & Rohlf, 1998) ont été déterminées entre les caractéristiques pédologiques et :

- les variables *T. europaea* et de *M. arvalis* : les corrélations au risque $p < 0,15$ ont été discutées,

- les paramètres de cinétique de croissance des populations de *A. terrestris* (maximum, latence parcellaire et latence communale). Une présélection des variables pédologiques a été effectuée en ne retenant, pour la suite des analyses, que celles présentant des corrélations au risque $p < 0,15$.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données centrées réduites (Legendre & Legendre, 1998) a été utilisée pour ordonner les parcelles d'étude en fonction des :

- dynamiques de population de *A. terrestris*,
- variables pédologiques : l'ACP a aidé à sélectionner les variables pedologiques non redondantes, en testant leurs relations par des corrélations de Pearson.

Une Analyse de Redondance (ACR) (Legendre & Legendre, 1998) a ensuite été utilisée pour visualiser et interpréter les corrélations entre le tableau de variables réponses (max, LP, LC) et le tableau de variables explicatives (variables pédologiques). La relation canonique globale entre les deux tableaux de variables a été testée par un test de permutation.

Pour l'analyse complémentaire concernant l'étude ponctuelle d'automne 2003, les corrélations de rang de Spearman ont également été déterminées entre les caractéristiques pédologiques et les DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* de l'automne 2003. Les corrélations au risque $p < 0,15$ ont été discutées.

7.3. Résultats

7.3.1. Typologie des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*

Les densités relatives de *A. terrestris* ont été suivies de 2001 à 2004 dans 49 parcelles (Figure 10). Les corrélations entre les trois paramètres de caractérisation des cinétiques de *A. terrestris* montrent que les parcelles où la croissance des populations de *A. terrestris* démarre le plus tôt dans les communes sont celles où le maximum de DR est, soit le plus élevé, soit le plus rapidement atteint (Figure 11) (cf. **3.3.1**).

7.3.2. Ordination des parcelles d'étude en fonction des caractéristiques pédologiques

L'indice de battance a été systématiquement éliminé du jeu de variables sol car les valeurs obtenues pour les parcelles d'étude (0,03 à 0,46) sont toutes en dessous du seuil à partir duquel un sol est considéré comme battant (1,4) (Boiffin, 1984).

La Figure 25 montre le résultat d'une ACP réalisée sur la matrice « caractéristiques pédologiques × parcelles d'étude ». Les trois premiers axes représentent 60,2 % de l'inertie totale. Les variables limon et pH apportent les plus grandes contributions à l'Axe 1. La variable sable est la plus corrélée à l'Axe 2 (Annexe 4).

L'Axe 1 oppose les parcelles dont le sol est limoneux aux parcelles dont le sol est argileux, organique et basique. L'Axe 2 individualise un troisième groupe de parcelles dont le sol est sableux et qui s'oppose aux parcelles contenant des éléments grossiers (cailloux).

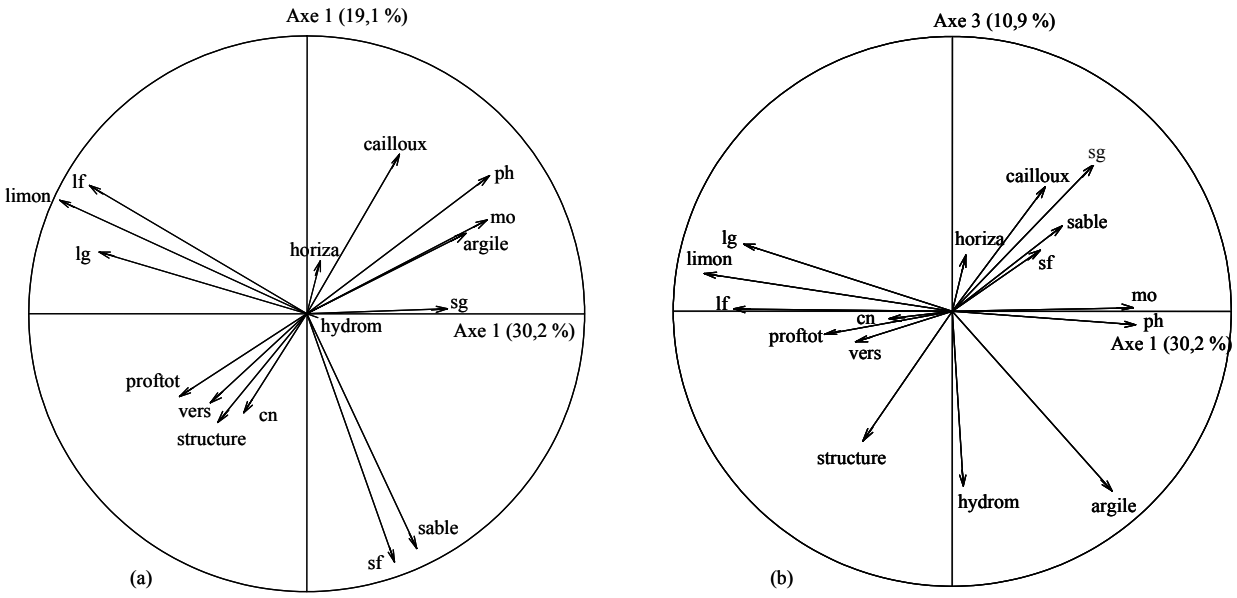


Figure 25. Cercles des corrélations entre les caractéristiques pédologiques, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « caractéristiques pédologiques × parcelles d'étude » : Axes 1 et 2 (a) et Axes 1 et 3 (b) (Abréviations : voir tableau 16).

Parmi les variables de caractéristiques pédologiques, les variables les plus corrélées entre elles sont (Figures 25a et 25b) le pH, l'argile et la matière organique ($r_{pH\text{-}argile} = 0,47$, $p < 0,0007$; $r_{pH\text{-}MO} = 0,42$, $p < 0,002$; $r_{argile\text{-}MO} = 0,37$, $p < 0,09$).

7.3.3. Relation entre dynamique de population de *A. terrestris* et caractéristiques pédologiques

Au risque $p < 0,15$, le Tableau 17 indique des corrélations :

- positives entre le niveau maximum de DR atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) et les variables limons et limons fins ; entre le temps mis pour atteindre le maximum (latence parcellaire) et le pH,
- négative entre le temps mis pour atteindre le maximum (latence parcellaire) et la structure du sol.

Tableau 17. Corrélations entre les variables pédologiques et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

	Paramètres de cinétique ***A. terrestris***		
	Maximum	**Latence parcellaire**	**Latence communale**
Variables sol			
Sable grossier	ns	ns	ns
Sable fin	ns	ns	ns
Sable	ns	ns	ns
Limon grossier	ns	ns	ns
Limon fin	0,21▪	ns	ns
Limon	0,23▪	ns	ns
Argile	ns	ns	ns
Matière Organique	ns	ns	ns
Carbone / Azote	ns	ns	ns
pH	ns	0,36*	ns
Hydromorphie	ns	ns	ns
Cailloux	ns	ns	ns
Profondeur totale	ns	ns	ns
Horizon A	ns	ns	ns
Vers de terre	ns	ns	ns
Structure	ns	-0,26▪▪	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

Pour la suite des analyses, les variables limon et pH ont été gardées (Figure 25 et Tableau 17).

La relation canonique entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (limon, pH) est significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p < 0,05$, test de permutations) si la variable densité relative de *T. europaea* au printemps 2002 est intégrée au modèle. Les axes canoniques expliquent alors 11,9 % (8,6 % et 3,3 %) de la variance totale des variables décrivant la dynamique de population de *A. terrestris* sur les 49 parcelles d'étude.

La Figure 26 présente le résultat de l'Analyse de Redondance (ACR) réalisée entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (limon, pH et densité relative de *T. europaea* au printemps 2002).

Les valeurs du maximum de densité relative atteint par les populations de *A. terrestris* (maximum) seraient plus élevées dans les parcelles dont le sol présente les plus forts pourcentages de limon. Ces parcelles seraient aussi celles où les densités relatives de *T. europaea* sont les plus élevées au début de l'étude (2002). Les parcelles où le maximum des populations de *A. terrestris* est atteint le plus tardivement (latence parcellaire) seraient celles dont les pH de sol sont les plus élevés.

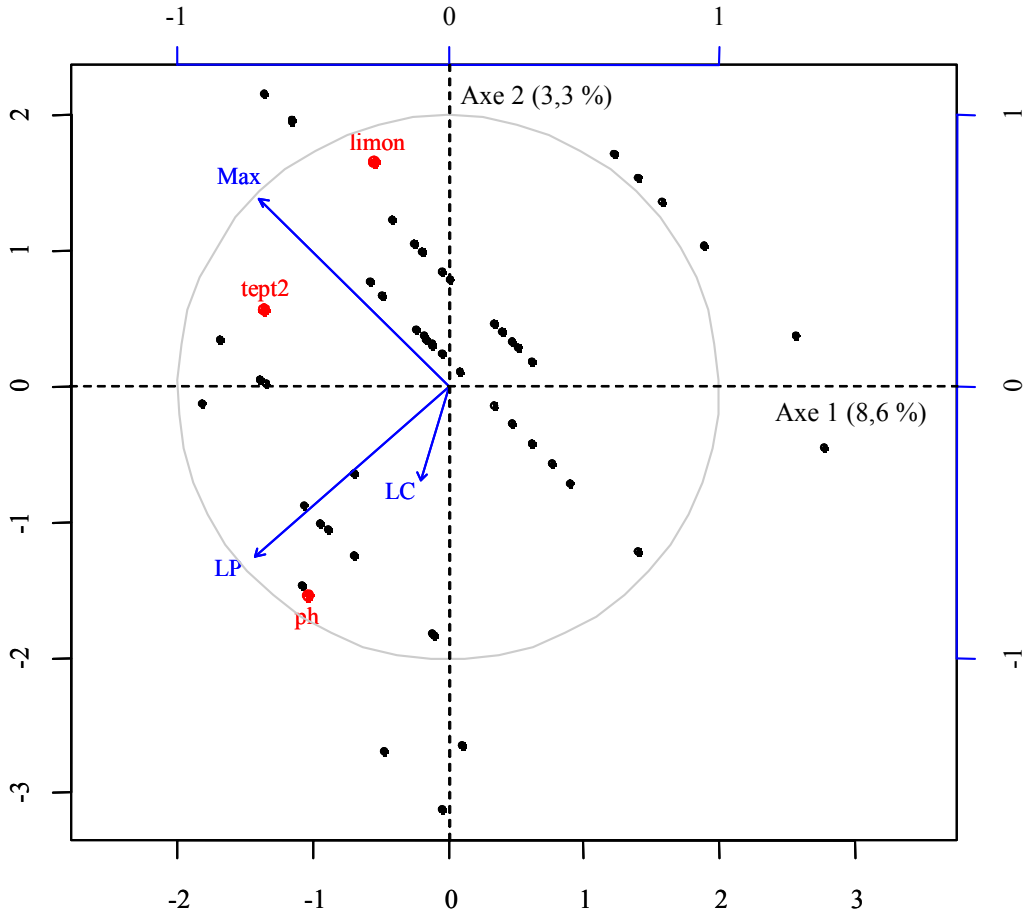


Figure 26. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (limon, pH et densité relative de *T. europaea* au printemps 2002) (Abréviations : voir tableau 16).

7.3.4. Relation entre populations de *T. europaea et M. arvalis* et variables pédologiques

Au risque p < 0,15, le Tableau 18 suggère des corrélations positives entre la variable *M. arvalis* et les variables sable, sables fins et C/N.

Tableau 18. Corrélations entre les variables pédologiques et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

	DR de *T. europaea* 2002	**Somme DR *T. europaea***	**Somme DR *M. arvalis***
Variables sol			
Sable grossier	ns	ns	ns
Sable fin	ns	ns	0,44**
Sable	ns	ns	0,36*
Limon grossier	ns	ns	ns
Limon fin	ns	ns	ns
Limon	ns	ns	ns
Argile	ns	ns	ns
Matière Organique	ns	ns	ns
Carbone / Azote	ns	ns	0,24▪▪
pH	ns	ns	ns
Hydromorphie	ns	ns	ns
Cailloux	ns	ns	ns
Profondeur totale	ns	ns	ns
Horizon A	ns	ns	ns
Vers de terre	ns	ns	ns
Structure	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

7.3.5. Etude ponctuelle de l'automne 2003

Au risque p < 0,15, le Tableau 19 indique des corrélations :

- positives entre les DR de *A. terrestris* et les variables limons, limons fins, limons grossiers, profondeur totale ; entre les DR de *M. arvalis* et l'argile, la matière organique et le pH.
- négatives entre les DR de *A. terrestris* et l'argile et la matière organique ; les DR de *T. europaea* et les limons, limons grossiers et vers.

Tableau 19. Corrélations entre les variables pédologiques et les DR d'automne 2003 de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*.

	A. terrestris	***T. europaea***	***M. arvalis***
Variables sol			
Sable grossier	ns	ns	ns
Sable fin	ns	ns	ns
Sable	ns	ns	ns
Limon grossier	0,46**	-0,29*	ns
Limon fin	0,46**	ns	ns
Limon	0,52**	-0,26▪▪	ns
Argile	-0,31*	ns	0,23▪
Matière Organique	-0,28▪▪	ns	0,38**
Carbone / Azote	ns	ns	ns
pH	ns	ns	0,24▪▪
Hydromorphie	ns	ns	ns
Cailloux	ns	ns	ns
Profondeur totale	0,33*	ns	ns
Horizon A	ns	ns	ns
Vers de terre	ns	-0,26▪▪	ns
Structure	ns	ns	ns

Corrélations de rang de Spearman : ns. non significatif ; ▪p < 0,15 ; ▪▪p < 0,1 ; *p < 0,05 ; **p < 0,01

7.4. Discussion

Description des caractéristiques pédologiques des parcelles d'étude

Les sols des parcelles d'étude sont de trois types : limoneux ; argileux, organiques et basiques ; sableux (Figure 25).

Influence des caractéristiques pédologiques sur les populations de micromammifère

La faible taille de notre échantillon de parcelles (49) pourrait limiter la puissance statistique des tests de corrélation. Cela ne nous permet donc pas d'exclure une erreur statistique de type II, selon laquelle l'hypothèse nulle serait acceptée à tort (Anderson *et al.*, 2001). Pour cette raison, il a été décidé que les variables sol correspondant à des corrélations au risque $p < 0,15$ seraient sélectionnées pour l'analyse de redondance.

Pour les analyses univariées des relations entre DR de micromammifères et variables sol en automne 2003, les corrélations au risque $p < 0,15$ qui semblent biologiquement pertinentes ont été discutées à la lumière de la bibliographie existante.

Influence des caractéristiques pédologiques sur les populations de A. terrestris et T. europaea

Les densités maximales de *A. terrestris* semblent être atteintes dans les parcelles dont les sols sont les plus limoneux et où les DR de *T. europaea* sont les plus élevées en 2002. Les parcelles où les maximums de *A. terrestris* sont atteints le plus rapidement seraient celles dont les sols sont les plus acides.

Texture et pH

L'effet des DR de *T. europaea* au printemps 2002 pourrait être expliqué par le rôle faciliteur de *T. europaea* dans la colonisation des parcelles par *A. terrestris* en phase de basse densité (cf. **3.**). En revanche, l'apparent effet positif d'une texture de sol limoneuse sur *A. terrestris* est difficilement interprétable. En effet, les sols limoneux sont tassés, sensibles à la déstructuration et imperméables à l'eau (Lozet & Mathieu, 1990). Ils sembleraient donc plutôt défavorables à la production primaire et à la mise en place de galeries. De même, les sols acides, peu propices au développement des végétaux, auraient un effet positif sur la vitesse de colonisation des parcelles par *A. terrestris*. Nous avons vu cependant que les parcelles où les maximums de densité sont les plus forts ne sont pas systématiquement celles où ces maximums sont atteints le plus vite (cf. **3.3.1.**). Dans les parcelles à sol acide, les maximums de *A.terrestris* pourraient être atteints rapidement mais à des niveaux de densité faible.

T. europaea

Un test de permutation a montré que le relation canonique globale entre la matrice de variables *A. terrestris* et la matrice de variables sol et *T. europaea* était significative sur les deux premiers axes de la ACR ($p = 0,04$). Toutefois, la relation canonique entre variables sol et variables *A. terrestris* n'est plus significative ($p > 0,05$), dès que l'on retire la variable *T. europaea* du modèle. Par conséquent, les caractéristiques du sol ne semblent expliquer les

cinétiques de *A. terrestris* qu'indirectement par les effets qu'elles pourraient avoir sur les populations de *T. europaea* à basse densité (cf. **3.**). Cependant, *T. europaea* n'apparaît corrélée à aucune variable sol (Tableau 18), sauf si l'on considère les DR au moment des échantillonnages de sol (automne 2003), où elles semblent défavorisées par des pourcentages élevés de limons et la présence de lombrics (Tableau 19). Si les sols limoneux semblent effectivement peu propices aux animaux fouisseurs, le résultat concernant les lombrics est en revanche très étonnant, dans la mesure où les abondances de *T. europaea* sont en principe liées à celle de lombrics qui constituent leur principale ressource nutritive (Edwards *et al.*, 1999). L'influence des caractéristiques pédologiques sur les populations de *T. europaea* serait peut-être déjà masquée par les interactions *A. terrestris* - *T. europaea* (cf. **3.**).

Il est utile de préciser qu'une analyse préliminaire des sols d'une zone d'étude de *A. terrestris* (Norini, 2001) n'avait pas mis en évidence de relation entre caractéristiques morpho - fonctionnelles et abondance des populations de *A. terrestris* à mode d'exploitation égal.

Période d'étude

Il est important de rappeler que les prélèvements de sol ont été effectués en automne de l'année 2003. Ceci demande une certaine prudence dans l'interprétation des résultats de l'influence des caractéristiques pédologiques sur la croissance des populations de *A. terrestris*. En effet, même si les caractéristiques morphologiques et physico-chimiques du sol évoluent peu dans le temps (Gobat *et al.*, 1998), la présence de densités relatives élevées de *A. terrestris* dans les parcelles pourraient engendrer des modifications (aération et stabilisation du sol par les galeries, augmentation de la MO par les déjections, les cadavres, les restes de stockage de végétaux…) (Kopp, 1993 ; Malizia *et al.*, 2000). Les corrélations entre variables sol et DR de *A. terrestris* en automne 2003 (Tableau 19) suggèrent, comme dans l'analyse de redondance (Tableau 17 et Figures 25 et 26), une influence négative du taux d'argile et de matière organique humifiée et une influence positive du taux de limons (fins et grossiers). Elles indiquent également un effet positif de la profondeur totale du sol, qui pourrait être favorable à l'enracinement des végétaux (Monnet, 1996), ressource nutritive de *A. terrestris*.

Influence des caractéristiques pédologiques sur les populations de M. arvalis

Concernant les populations de *M. arvalis*, elles paraissent plutôt favorisées par les sols argilo sableux, riches en matière organique et à forts pH et C/N (Tableau 18 et 19). Ce type de sol pourrait correspondre à des sols fertiles, comme les sols bruns. En effet, des quantités suffisantes d'argile et de matière organique humifiée confère au sol une bonne structuration et une bonne perméabilité (Jamagne *et al.*, 1977 ; Lozet & Mathieu, 1990) et sont favorables au développement des végétaux.

Conclusion

L'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris* serait favorisée par des sols limoneux ; la vitesse de colonisation des parcelles par *A. terrestris* serait favorisée par des sols acides …

…si, et seulement si, les DR de *T. europaea* sont élevées en phase de basse densité de *A. terrestris*.

Le sol n'aurait pas d'influence directe sur la régulation des populations de *A. terrestris*.

8. SEPTIÈME PARTIE : SYNTHÈSE et PERSPECTIVES

L'effet de la composition et de la structure du paysage sur la régulation des populations de *A. terrestris* a été démontrée lors d'études précédentes aux échelles régionale et sectorielle (Delattre *et al.*, 1996 ; Giraudoux *et al.*, 1997 ; Duhamel *et al.*, 2000). Ces auteurs pensent que les facteurs proximaux de cette régulation pourraient impliquer la prédation, le parasitisme et la dispersion individuelle (Lidicker, 2000). Une régulation « bottom-up » impliquant le rôle du couvert végétal des prairies est suggérée par certaines études préliminaires à l'échelle parcellaire (Saucy, 1988 ; Kopp, 1993). Aucune étude quantitative n'avait à ce jour été menée *in situ* visant à identifier l'influence de la végétation, en relation avec les caractéristiques pédologiques et le mode d'exploitation des parcelles, sur la dynamique des populations de *A. terrestris*.

Les enjeux économiques, écologiques et sanitaires des programmes de contrôle des pullulations de *A. terrestris* en Franche-Comté ont aussi été à l'origine de la mise en place de ces travaux, dans le cadre d'un Contrat de Plan État / Région (2000 - 2006) combinant des actions de recherches et d'applications.

Dans ce contexte, les objectifs principaux du présent travail étaient de :

- déterminer les effets des caractéristiques structurelles et fonctionnelles de la végétation sur la colonisation des parcelles par *A. terrestris* (Question 2),
- déterminer l'influence des pratiques agricoles sur la colonisation des parcelles par *A. terrestris* (Question 3),
- déterminer le rôle des caractéristiques morphologiques et physico - chimiques des sols dans la colonisation des parcelles agricoles par *A. terrestris* (Question 4).

Les objectifs complémentaires étaient de :

- préciser le rôle du contexte paysager des parcelles sur la dynamique des populations de *A. terrestris* (Question 1),
- préciser les relations entre *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* (Question 5),

- déterminer le rôle du contexte paysager et du SSVP des parcelles sur les populations de *T. europaea* (Questions 1', 2', 3' et 4') et *M. arvalis* (Questions 1'', 2'', 3'' et 4'')

Les résultats principaux démontrent une régulation « bottom-up » par l'action des niveaux trophiques inférieurs sur la croissance des populations de *A. terrestris* à l'échelle parcellaire. Les dynamiques de croissance des populations de *A. terrestris* sont favorisées par un régime agricole de production intensif, impliquant de nombreuses fauches et une forte fertilisation. Ce régime engendre une végétation à croissance rapide, caractérisée par une faible diversité spécifique et une forte valeur pastorale. En phase de haute densité au moins, les populations de *A. terrestris* sont favorisées par un couvert végétal homogène, haut et dense et défavorisées par des pratiques telles que pâturage intensif et travail du sol. Le mode d'exploitation agricole influence donc les populations de *A. terrestris* en agissant sur la qualité et la disponibilité de la ressource nutritive végétale et la structure de l'habitat sol/plante. De plus, notre étude indique que, à mode de conduite constant, les propriétés du sol n'exercent pas d'influence évidente sur les populations de *A. terrestris*.

Nos résultats confirment le rôle du paysage à l'échelle sectorielle et complètent ceux de Duhamel *et al.* (2000). Ils confirment également le rôle de *T. europaea* à l'échelle parcellaire (Delattre *et al.*, sous presse). En effet, en phase de basse densité, l'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris* est favorisée dans les zones de prairie ouverte et par les populations de *T. europaea*.

L'ensemble de nos résultats corrobore ceux obtenus par Blant *et al.* (2004) qui ont montré un effet négatif du pâturage boisé et un effet positif de *T. europaea* sur l'amplitude et la précocité des cycles de *A. terrestris* dans le paysage de la Haute Chaîne du Jura Suisse. Et, les résultats de nos travaux précisent que, dans une commune, à l'échelle d'une exploitation agricole, les habitats optimaux pour *A. terrestris* sont les vastes zones ouvertes de prairie de fauche qui présentent les couverts végétaux les plus homogènes dans leur composition et leur structure. Par rapport aux études précédentes (Giraudoux *et al.*, 1997 ; Duhamel *et al.*, 2000) qui avaient mis en évidence les types de communes présentant des risques de pullulation, la présente étude a identifié les types de parcelles à risque au sein des communes. Ainsi, le puzzle écologique

des dynamiques de populations de *A. terrestris* (Figure 5) peut être complété par une pièce importante que constitue le rôle du Système Sol - Végétation - Pratiques agricoles sur les populations de *A. terrestris*.

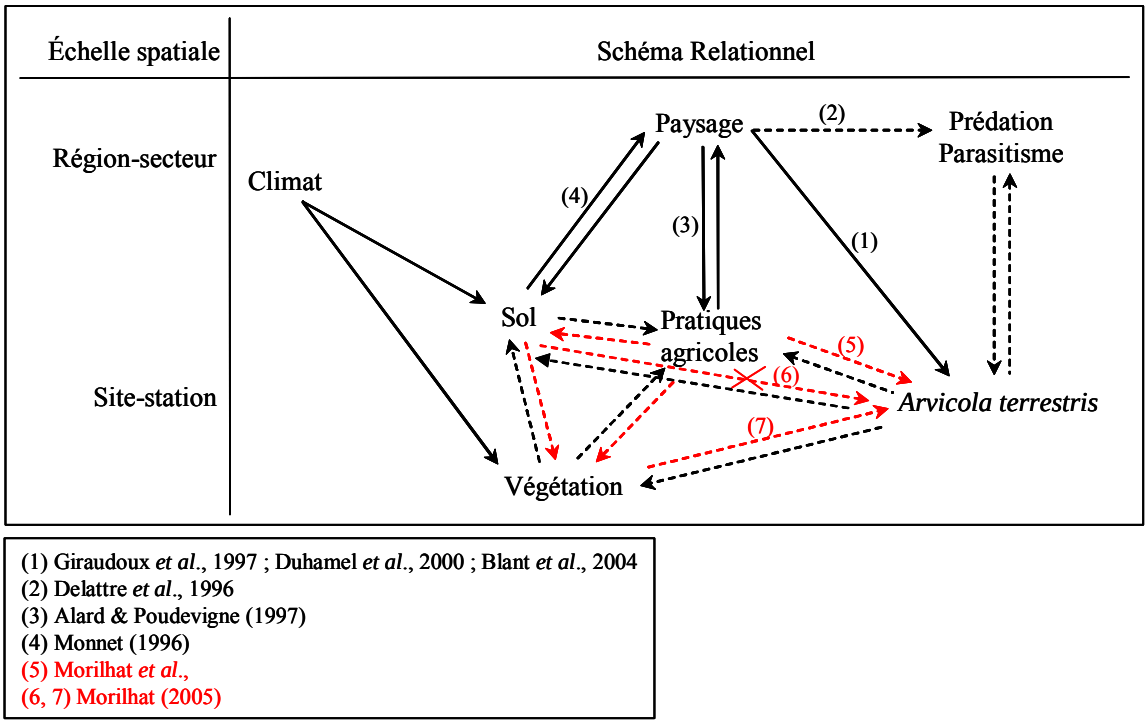


Figure 5. Puzzle écologique des dynamiques de population du campagnol terrestre.

Conclusion

La plupart des analyses univariées entre variables réponses (paramètres de croissance des populations de *A. terrestris*) et variables explicatives (paysage, végétation, pratiques agricoles, sol) conduisent à accepter l'hypothèse nulle, à savoir l'absence d'effet mesurable de chaque variable explicative sur les paramètres de la dynamique de population de *A. terrestris*. En revanche, la plupart des analyses multivariées montre que la structure du corps de données n'est pas aléatoire et qu'une part significative (10 à 20 %) de la variance du tableau réponse est expliquée par un ensemble de variables explicatives. Ces résultats montrent qu'une partie

de la réponse démographique de *A. terrestris* est expliquée, non pas par une seule variable isolée, mais par la configuration globale d'un ensemble de variables.

De toute évidence, un seul facteur explicatif ne peut pas être mis en cause dans la régulation de la dynamique de population de *A. terrestris*, dans la mesure où différentes causes pourraient entraîner les mêmes effets. C'est bien la configuration d'un ensemble de variables qui explique la dynamique de population de *A. terrestris*, ce qui confirmerait l'hypothèse d'une régulation multifactorielle du phénomène.

Perspectives de recherche

Les résultats de la présente étude contribueront à améliorer l'efficacité à long terme des programmes de contrôle des populations de *A. terrestris*, mis en place par les organismes techniques agricoles. Cependant, des expérimentations à l'interface entre les domaines de la recherche et de l'application sont à présent nécessaires. L'objectif est de parvenir à un compromis acceptable entre la préconisation de pratiques agricoles défavorables aux pullulations de *A. terrestris*, le remplissage des cahiers des charges des productions d'AOC et le respect de l'environnement.

Influence de la Hauteur - Compacité de la Végétation

Dans le but d'appliquer le protocole de mesures HCV (cf. **5.4.**) à d'autres études, une « standardisation » est nécessaire. Pour cela, des manipulations complémentaires pourraient être entreprises, en mettant par exemple en relation les valeurs de biomasse végétale (en kg de Matière Sèche par ha) et de HCV (en mm).

Pour préciser le rôle des caractéristiques structurelles de la végétation, les relations entre HCV et DR de micromammifères pourraient être analysées de manière plus fine dans les parcelles, avec un Système d'Information Géographique (SIG) par exemple. Les parcours herbomètre et les indices de présence de campagnols et de taupe devraient être géoréférencés au moyen d'un GPS très précis (seuil de détection < 10 m), de type *GeoExplorer*^{R} *3* par exemple.

Concernant l'effet des bordures non fauchées des parcelles, la période d'étude, par rapport à la phase du cycle de *A. terrestris* et par rapport aux dates de coupes annuelles, ne semblait pas appropriée à nos questions (cf. **5.4.2.**). L'échantillonnage pourrait être reconduit en phase de haute densité d'un cycle de *A. terrestris*. L'influence de la bordure pourrait d'abord être analysée à l'échelle intra parcellaire peu de temps après la fauche. L'hypothèse du rôle de refuge des bordures pour les micromammifères pourrait ainsi être testée. Ensuite, si les résultats de cette première étape se révélaient significatifs, l'influence de la bordure à l'échelle inter parcellaire pourrait être testée au printemps suivant, afin d'observer si la repousse du

couvert végétal permet le retour des campagnols dans les parties fauchées. Il est également important de hiérarchiser les éventuels effets de la présence d'une bordure par rapport aux :

- caractéristiques quantitatives et qualitatives de la végétation des bordures,
- mode d'exploitation agricole à court et à long terme (cf. **6**) des parcelles d'étude,
- caractéristiques édaphiques des parcelles adjacentes aux parcelles d'étude.

Une étude ponctuelle spécifique de l'effet des refus de pâture pourrait aussi permettre de progresser dans la compréhension du rôle de la distribution des HCV sur les populations de micromammifères. Les relations entre HCV des refus et DR de micromammifères dans les parcelles pourraient être analysées au moyen d'un SIG.

Influence du travail du sol

Notre étude montre un effet négatif ponctuel du travail du sol (labour et hersage) en phase de haute densité d'un cycle de *A. terrestris* (cf. **6.**). Avant d'envisager la préconisation de cette pratique comme moyen de contrôle des populations de *A. terrestri*s, il est nécessaire d'en analyser les effets à long terme. Certains auteurs suggèrent en effet qu'après hersage ou labour, le sol devient plus prospectable pour les végétaux et les animaux fouisseurs (Meylan & Höhn, 1991).

Influence du contexte paysager

Pour préciser le rôle du contexte paysager des parcelles sur les dynamiques de *A. terrestris*, les métriques qui se sont révélées pertinentes dans la présente étude (cf. **4.**) pourraient être calculées sur une série de rayons croissants pour réaliser des courbes dites d'analyse radiale. Ces courbes permettraient d'identifier l'échelle spatiale optimale d'influence du contexte paysager des parcelles sur la dynamique de croissance des populations de *A. terrestris* (J.C. Foltête, communication personnelle).

T. europaea et M. arvalis

Malgré leur cohérence avec des résultats déjà publiés, les résultats complémentaires concernant l'influence du contexte paysager et du SSVP des parcelles sur les populations de *T. europaea et* de *M. arvalis* sont difficilement interprétables à ce stade de l'étude. Ceci pourrait être du en partie aux possibles interactions entre *A. terrestris* et *T. europaea* et / ou *M. arvalis*. Il serait intéressant de reconduire les analyses du rôle du paysage et du SSVP sur les populations de *T. europaea* et / ou *M. arvalis* dans des zones avec peu ou pas de *A. terrestris*. De plus, une analyse des interactions entre *A. terrestris* , *T. europaea et M. arvalis* pourrait être réalisée à l'aide de tests de Mantel partiels (Legendre & Legendre, 1998), pour permettre la distinction entre « vraies » et « fausses » corrélations entre les trois espèces de micromammifère présentes dans les prairies franc-comtoises.

9. LISTES DES TABLEAUX ET FIGURES

Liste des Tableaux

Tableau 1. Présentation des principaux types de dynamique de population de micromammifère (adapté de Hansson, 2002 et Korpimaki *et al.*, 2004).

Tableau 2. Corrélations entre les variables *T. europaea* et de *M. arvalis* et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

Tableau 3. Définition du contexte paysager des parcelles d'étude.

Tableau 4. Corrélations entre les variables métriques paysagères 1 km et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

Tableau 5. Corrélations entre les variables métriques paysagères 1 km et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 6. Corrélations entre les variables métriques paysagères 5 km et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

Tableau 7. Corrélations entre les variables métriques paysagères 5 km et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 8. Description des THV enregistrés pour les espèces végétales de prairie les plus fréquemment rencontrées dans les parcelles d'étude.

Tableau 9. Corrélations entre les variables végétation et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

Tableau 10. Corrélations entre les variables végétation et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 11. Corrélations entre variables HCV et dynamiques de population de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 12. Corrélations entre variables HCV et densités relatives saisonnières de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 13. Corrélations entre variables HCV et densités relatives de micromammifère enregistrées dans les bordures parcellaires.

Tableau 14. Corrélations entre variables HCV des bordures parcellaires et densités relatives de micromammifère enregistrées dans les parties fauchées des parcelles avec bordure.

Tableau 15. Corrélations entre les variables pratiques agricoles et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 16. Description des variables pédologiques étudiées.

Tableau 17. Corrélations entre les variables pédologiques et les paramètres de cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris*.

Tableau 18. Corrélations entre les variables pédologiques et les variables *T. europaea* et *M. arvalis*.

Tableau 19. Corrélations entre les variables pédologiques et les DR d'automne 2003 de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis*.

Liste des Figures

Figure 1. Présentation des interactions entre les principaux facteurs mis en cause dans les hypothèses explicatives par les auteurs ayant étudié les dynamiques de population de micromammifère (adapté de Lindstrom *et al.*, 2001 et Korpimaki *et al.*, 2004).

Figure 2. Nature et évolution de la modalité cyclique des populations de rongeur (adapté de Butet et Spitz, 2001).

Figure 3. Vague de pullulation des populations de campagnol terrestre dans le département du Doubs (25) (Brischoux *et al*., 2000).

Figure 4. Schéma des interactions entre le campagnol terrestre et les composantes du SSVP en prairie franc-comtoise (adapté de Kopp, 1993).

Figure 5. Puzzle écologique des dynamiques de population du campagnol terrestre.

Figure 6 : Localisation géographique des parcelles du suivi à long terme 2001-2004.

Figure 7 : Localisation géographique des parcelles de l'étude ponctuelle de 2004.

Figure 8 : Localisation géographique des parcelles de l'étude ponctuelle de 2003.

Figure 9 : Méthode d'estimation des densités relatives de *A. terrestris* (adaptée de Giraudoux *et al.,* 1995).

Figure 10. Evolution des densités relatives de *A. terrestris* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

Figure 11. Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « paramètres de cinétique *A. terrestris* × parcelles d'étude » : (a) Cercle des corrélations entre les paramètres de caractérisation des cinétiques de croissance des populations de *A. terrestris* ; (b) Carte factorielle des parcelles d'étude ordonnées en fonction des paramètres de cinétique de *A. terrestris*.

Figure 12. Evolution des densités relatives de *T. europaea* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

Figure 13. Evolution des densités relatives de *M. arvalis* relevées dans les 49 parcelles d'étude au printemps de 2001 à 2004.

Figure 14. Cercles des corrélations entre les métriques paysagères, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « métriques paysagères 1 km × parcelles d'étude » : Axes 1 et 2 (a) et Axes 1 et 3 (b) (Abréviations : voir tableau 3).

Figure 15. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 1 km).

Figure 16. Cercle des corrélations entre les métriques paysagères, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « métriques paysagères 5 km × parcelles d'étude ».

Figure 17. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (métriques paysagères 5 km).

Figure 18. Carte factorielle des parcelles d'étude ordonnées en fonction des Fréquences d'occurrence d'Espèces végétales par Placette : 1, parcelles avec *A. terrestris* et sans *T. europaea* (C+T-) ; 2, parcelles sans *A. terrestris* et sans *T. europaea* (C-T-); 3, parcelles sans *A. terrestris* et avec *T. europaea* (C-T+).

Figure 19. Cercle des corrélations entre les variables végétation, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « variables végétation × parcelles d'étude ».

Figure 20. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (variables végétation : réserve, diversité spécifique et valeur pastorale).

Figure 21. Un herbomètre (Fabrication ITCF).

Figure 22. Itinéraire parcellaire de mesures de HCV. (a) Parcelle sans refus de pâture. (b) Parcelle avec refus.

Figure 23. a. Schéma de la méthode d'estimation des DR de *A. terrestris*, *T. europaea* et *M. arvalis* dans la partie fauchée et dans la bordure parcellaire. b. Schéma de l'itinéraire de mesure de HCV dans la partie fauchée et dans la bordure parcellaire.

Figure 24. Densités relatives (DR) de *M. arvalis* enregistrées dans des triplets de parcelles présentant trois intensités différentes de travail du sol : forte, culture céréalière ; faible, prairie temporaire ; témoin, prairie permanente.

Figure 25. Cercles des corrélations entre les caractéristiques pédologiques, issu de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la matrice « caractéristiques pédologiques × parcelles d'étude » : Axes 1 et 2 (a) et Axes 1 et 3 (b).

Figure 26. Analyse de redondance (ACR) entre la matrice de variables réponses (maximum, latence parcellaire, latence communale des populations de *A. terrestris*) et la matrice de variables explicatives (limon, pH et densité relative de *T. europaea* au printemps 2002).

10. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aebischer, N.J. & Potts, G.R. (1990) Long-term changes in numbers of cereal invertebrates assessed by monitoring. In Brighton Crop Protection Conference. Pests and Diseases, pp. 163-171. BCPC, Brighton.

Aeschimann, D. & Burdet, H.M. (1994) Flore de la Suisse et des territoires limitrophes. Le nouveau Binz. Éditions du Griffon, Neuchâtel, Switzerland.

AFNOR (1994) Recueil de normes françaises, Qualités des sols. AFNOR (Association Française de Normalisation), Paris, France.

Airoldi, J.P. (1976) Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman Shaw* (Mammalia, Rodentia). Sonderdruck aus zeitschrift für Säugetierkunde, 41, 23-42.

Alard, D. & Poudevigne, I. (1997) Les facteurs de contrôle de la biodiversité dans un paysage rural : une approche agro-écologique. Ecologie, 28, 337-350.

Andersen, D.C. (1987) Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. The Quarterly Review of Biology, 62, 261-286.

Anderson, M. & Erlinge, S. (1977) Influence of predation on rodent populations. Oikos, 29, 591-597.

Anderson, D.R., Link, W.A., Jonhson, D.H., & Burnham, K.P. (2001) Suggestions for presenting the results of data analyses. Journal of Wildlife Management, 65, 373-378.

Bartholomot, B., Vuitton, D.A., Harraga, S., Shi, D., Giraudoux, P., Barnish, G., Wang, Y.H., Macpherson, C., & Craig, P.S. (2002) Combined ultrasonographic and serological screening of hepatic alveolar echinococcosis in central China. Am. J. Trop. Med. Hyg., 66, 23-29.

Batzli, G.O. (1985). Nutrition. In Biology of a new world *Microtus*, special publication (ed R.H. Tamarin), Vol. 8, pp. 779-811. American Society of Mammalogists.

Batzli, G.O. (1992). Dynamics of small mammal populations : a review. In Wildelife 2001 : populations (eds D.R. McCullough & R.H. Barrett), London (UK).

Bergeron, J.M. & Jodoin, L. (1983) Effets histopathologiques de l'ingestion de plantes de milieux ouverts sur le foie de la souris de laboratoire. Canadian Journal of Zoology, 60, 2147-2154.

Berny, P.J., Buronfosse, T., Buronfosse, F., Lamarque, F., & Lorgue, G. (1997) Field evidence of secondary poisoning of foxes (Vulpes vulpes) and buzzards (Buteo buteo) by bromadiolone, a 4-year survey. Chemosphere, 35, 1817-1829.

Bidault, M., Trivaudey, M.J., Guinchard, P., & Gobet, N. (1990). Eléments pour une approche typologique des prairies permanentes. Laboratoire de Phytosociologie, Besançon, 116 p.

Birney, E.C., Grant, W.E., & Baird, D.D. (1976) Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. Ecology, 57, 1043-1051.

Blant, M., Beuret, B., Ducommun, A., Joseph, E., Meyrat-Paratte, M.A., Poitry, R., & Lehmann, A. (2004) Le paysage de la Haute Chaîne Jurassienne Suisse influence-t-il les pullulations cycliques du campagnol terrestre *Arvicola terrestris sherman* (Shaw, 1801)? Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles, 127, 103-115.

Blondel, J. (1995) Biogéographie. Approche écologique et évolutive Masson, Paris, 297 p.

Boiffin, J. (1984) La dégradation structurale des couches superficielles du sol sous l'action des pluies. Thèse Docteur Ingénieur, INA PG, 320 p.

Bondrup-Nielsen, S. & Ims, R.A. (1988) Predicting stable and cyclic populations of *Clethrionomys*. Oikos, 52, 1027-1039.

Bournais, C. (2003) Etude de l'influence des pratiques agricoles sur la dynamique des populations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) à l'échelle parcellaire, dans les départements du Doubs et du Jura. Mémoire de fin d'études, Clermont-Ferrand : 35 p.

Briner, T., Nentwig, W., & Airoldi, J.P. (2005) Habitat quality of wildflower strips for common vole (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. Agriculture Ecosystems and Environment, 105, 173-179.

Brischoux, G., Josselin, D., Pezzoli, F., Tannier, C., Giraudoux, P., & Delattre, P. (2000) Contrôle des pullulations de campagnols terrestres : une approche paysagère

géographique et écologique. In Festival International de Geographie, Saint Dié (88), France.

Brown, P.R., Davies, M.J., Singleton, G.R., & Croft, J.D. (2004) Can farm-management practices reduce the impact of house mouse populations on crops in an irrigated farming system? Wildlife Res, 31, 597-604.

Broyer, J. (1988). Dépérissement des populations d'oiseaux nicheurs dans les sites cultivés et prairiaux : les responsabilités de la modernité agricole, 192 p.

Broyer, J. (1994). Le Vanneau huppé. In Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France. (eds D. Yeatman-Berthelot & G. Jarry), pp. 288-291. SOF.

Bryant, J.P., Reichardt, P.B., & Clausen, T.P. (1992) Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. Journal of Range Management, 45, 18-24.

Butet, A. & Spitz, F. (2001) Campagnols cycliques : un demi-siècle de recherches. Rev Ecol-Terre Vie, 56, 353-372.

Cantero, J.J., Liira, J., Cisneros, J.M., Gonzales, J., Nuñez, C., Petryna, L., Cholaky, C., & Zobel, M. (2003) Species richness, alien species ans plant traits in Central Argentine moutain grasslands. Journal of Vegetation Science, 14, 129-136.

Castillon, P., Kerveillant, P., Besnard, A., & Le Gall, A. (2000) Fertilisation azotée et production des prairies pâturées. In Fertilisation azotée des prairies dans l'Ouest, Rennes, 10 p.

Chauve, M. (1975) Guides géologiques régionaux, Jura. Masson, 116 p.

Chitty, D. (1996) Do lemmings commit suicide? Beautiful hypotheses and ugly facts. Oxford University Press, New York, 268 p.

Christian, J.J. (1978). Neurobehavioral endocrine regulation of small mammal populations. In Populations of Small Mammals in Natural Conditions (ed D.P. Snyder), Vol. 5, pp. 143-158. Special Publication Series of Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburg, Linesville, Pennsylvania, USA.

Crick, H.Q.P., Baillie, S.R., Balmer, D.E., Bashford, R.I., Beaven, L.P., Dudley, C., Glue, D.E., Gregory, R.D., Marchant, J.H., Peach, W.J., & Wilson, A.M. (1998). Breeding Birds in the Wider Countryside: their conservation status (1972-1996). BTO, Thetford. DETR (1998). London.

Curtis, P.D., Rowland, E.D., & Good, G.L. (2002) Developing a plant-based vole repellent : screening of ten candidate species. Crop Protection, 21, 299-306.

Curtis, P.D., Rowland, E.D., Harribal, M.M., Curtis, G.B., Renwick, J.A., Martin, R., MD, & Good, G.L. (2003) Plant compounds in *Pachysandra terminalis* that act as feeding deterrents to prairie voles. Hortscience, 38, 390-394.

Daget, P.H. & Poissonet, J. (1971) Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. Critères d'application. Annales agronomiques, 22 (1), 5 - 41.

Daget, P.H. & Poissonet, J. (1972) Un procédé d'estimation de la valeur pastorale des pâturages. Fourrages, 49, 31-39.

Daudon, M. (1992) Etude des communautés à hélophytes de la réserve naturelle de Cherine (Brenne) : impact du pâturage extensif et d'autres modes de gestion. Thèse de doctorat, Université Paris Sud, Orsay.

Deblay, S. & Salvi, D. (1993) Cinétiques des populations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris sherman*) dans le Doubs. Propositions pour unecstratégie de recherche. Mémoire d'ingénieur, Institut national de promotion supérieure agricole de Dijon. 119 p.

De Montard, F.X. (1991) Réflexions sur la dynamique de la végétation des prairies de moyenne montagne du Massif Central. Fourrages, 125, 71-84.

Delattre, P. (1987). La belette et l'hermine. In Encyclopédie des carnivores de France (eds M. Artois & P. Delatre), Vol. 11-12, pp. 73. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères., Nort/Erdre.

Delattre, P., Giraudoux, P., & Quere, J.P. (1990) Conséquences épidémiologiques de la réceptivité d'un nouvel hôte intermédiaire du Ténia multiloculaire (Echinococcus multilocularis) et de la localisation spatio-temporelle des rongeurs infestés. Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, III, 310, 339-344.

Delattre, P., Giraudoux, P., & Pascal, M. (1991) L'échinococcose. La Recherche, 230, 294-303.

Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Truchetet, D., Musard, P., Toussaint, M., Stahl, P., Poule, M.L., Artois, M., Damange, J.P., & Quere, J.P. (1992) Land use patterns and types of common vole (Microtus arvalis) population kinetics. Agriculture, Ecosystems and Environment, 39, 153-169.

Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quere, J.P., & Fichet, E. (1996) Effect of landscape structure on Common Vole (Microtus arvalis) distribution and abundance at several space scales. Landscape Ecol, 11, 279-288.

Delattre, P., Chaste, B., & Silvy, C. (1999a) Lutte biologique et rongeurs. Les Dossiers de l'Environnement de l'INRA, 19.

Delattre, P., Quere, J.P., Giraudoux, P., Grolleau, G., Habert, M., & Truchetet, D. (1999b) Lutte chimique et rongeurs. Le Courrier de l'Environnement de l'INRA, 36.

Delattre, P., De Sousa, B., Fichet, E., Quéré, J.P., & Giraudoux, P. (1999c) Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. Landscape Ecol, 14, 401-412.

Delattre, P. (2002) Les causes des pullulations : bilan des connaissances scientifiques, solutions et voies de recherche. In Colloque Prairies d'altitude et pullulations de campagnols, pratiques de lutte et enjeux environnementaux. (Préfecture, U et CR Franche-Comté), Besançon (25), France.

Delattre, P., Giraudoux, P., Clarac, R., & Melis, J.P. (2003) Do interactions between mole (*Talpa europaea*), water vole (*Arvicola terrestris*) and landscape facilitate population outbreaks of water voles? In IALE (ed Cemagref), pp. 239-242, Gap (France).

Delattre, P., Clarac, R., Melis, J.P., Pleydell, D., & Giraudoux, P. (2005) Colonization of grassland by the Water Vole (*Arvicola terrestris*) and its interaction with the Mole (*Talpa europaea*). Journal of Applied Ecology, sous presse.

Delley, B. & Joseph, E. (1985) Prévention des pullulations de campagnols terrestres en prairies de montagne - acquis récents et perspectives de développement d'appâts rodenticides. Recherche agronomique en Suisse, 24, 121-178.

Duchaufour, P. (1995) Pédologie : sol, végétation et environnement. Masson, Paris.

Duhamel, R. (1994) Influence des caractéristiques paysagères sur la distribution spatiale et la cinétique des populations du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Mémoire de DEA, Université de Montpellier II.

Duhamel, R., Quéré, J.P., Delattre, P., & Giraudoux, P. (2000) Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris sherman*). Landscape Ecol, 15, 89-98.

Edge, W.D., Wolff, J.O., & Carey, R.L. (1995) Density-Dependent Responses of Gray-Tailed Voles to Mowing. J Wildlife Manage, 59, 245-251.

Edwards, G.R., Crawley, M.J., & Heard, M.S. (1999) Factors influencing molehill distribution in grassland : implications for controlling the damage caused by molehills. Journal of Applied Ecology, 36, 434 - 442.

Ekerholm, P., Oksanen, L., Oksanen, T., & Schneider, M. (2004) The impact of short-term predator removal on vole dynamic in an arctic-alpine landscape. Oikos, 107, 656.

Elton, C.S. (1924) Periodic fluctuations in the numbers of animals : their causes and effects. British Journal of Experimental Biology, 2, 119-163.

Fedoroff, E., Ponge, J.F., Dubs, F., Fernandez-Gonzalez, F., & Lavelle, P. (2005) Small-scale response of plant species to land-use intensification. Agriculture Ecosystems and Environment, 105, 283-290.

Fedriani, J.M., Delibes, M., Ferreras, P., & Roman, J. (2002) Local and landscape habitat determinants of water vole distribution in a patchy Mediterranean environment. Ecoscience, 9, 12-19.

Fichet-Clavet , E., Jomâa, I., Ben Ismail, R., & Ashord, R.W. (1999) Reproduction and abundance of the fat sand rat (*Psammomys obesus*) in relation to weather conditions in Tunisia. J. Zool. Lond., 248, 15-26.

Fichet-Calvet, E., Pradier, B., Quéré, J.P., Giraudoux, P., & Delattre, P. (2000) Landscape composition and vole outbreaks: evidence from an eight year study of *Arvicola terrestris scherman*. Ecography, 23, 659-668.

Foltête, J.C. & Robbez-Masson, J.M. (2005) Localising missing plants in squared-grid patterns of discontinuous crops from remotely sensed imagery. Computers & Geosciences, 31, 900-912.

Fournier-Chambrillon, C., Berny, P.J., Coiffier, O., Barbedienne, P., Dassé, B., Delas, G., Galineau, H., Mazet, A., Pouzenc, P., Rosoux, R., & Fournier, P. (2004) Evidence of secondary poisoning of free-ranging riparian mustelids by anticoagulant rodenticides in france: implications for conservation of European Mink (Mustela Lutreola). Journal of W!ildlife Diseases, 40, 688-695.

Freemark, K. (1995) Assessing effects of agriculture on terrestrial wildlife: developing a hierarchical approach for the US EPA. Lanscape and Urban Planning, 31, 99-115.

Fritschy, J.M. & Meylan, A. (1980) Occupation d'un même terrier par *Talpa europea L.* et *Arvicola terrestris scherman* (Shaw) (Mammalia). Revue suisse Zool., 87, 895-906.

Funmilayo, O. (1977) Distribution and abundance of moles (*Talpa europaea L.*) in relation to physical habitat and food supply. Oecologia, 30, 277-283.

Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003) Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. Science, 302, 866-868.

Giraudoux, P. (1991) Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*) : conséquences épidémiologiques. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne.

Giraudoux, P., Delattre, P., Quere, J.P., & Damange, J.P. (1994) Structure and kinetics of rodent populations in a region under agricultural land abandonment. Acta Oecologica, 15, 385-400.

Giraudoux, P., Pradier, B., Delattre, P., Deblay, S., Salvi, D., & Defaut, R. (1995) Estimation of water vole abundance by using surface indices. Acta Theriologica, 40, 77-96.

Giraudoux, P., Vuitton, D., Bresson-Hadni, S., Craig, P., Bartholomot, B., Barnish, G., Laplante, J.J., Zhong, S.D., Wang, Y.H., & Lenys, D. (1996). Mass screening and epidemiology of Alveolar echinococcosis in France, Western Europe, and in Gansu, Central China: from epidemiology towards transmission ecology. In Alveolar

echinococcosis: strategy for eradication of alveolar echinococcosis of the liver (eds J. Ito & N. Sato), pp. 197-211. Fuji Shoin, Sapporo 060, Japan.

Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quere, J.P., Deblay, S., Defaut, R., Duhamel, R., Moissenet, M.F., Salvi, D., & Truchetet, D. (1997) Population dynamics of fossorial water vole (Arvicola *terrestris scherman*): a land usage and landscape perpective. Agriculture Ecosystems and Environment, 66, 47-60.

Giraudoux, P., Craig, P.S., Delattre, P., Bao, G., Bartholomot, B., Harraga, S., Quéré, J.P., Raoul, F., Wang, Y., Shi, D., & Vuitton, D.A. (2003) Interaction between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmition. Parasitology, 127, S121-S123.

Gobat, J.M., Aragno, M., & Matthey, W. (1998) Le Sol Vivant - Bases de pédologie, Biologie des sols), Presses polytechniques romandes ed, 1015 Lausanne Switzerland.

Good, P. (1995) Permutation Tests. A pratical Guide to Resampling Methods for Testing Hypotheses., Springer edn., New York.

Grant, W.E., Birney, E.C., French, N.R., & Swift, D.M. (1982) Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. J. Mamm., 63, 248-260.

Gratz, N.G. (1994). Rodents as carriers of disease. In Rodent pests and their control (eds A.P. Buckle & R.H. Smith), pp. 85-108. CAB Internat., Wallingford (UK).

Gratz, N.G. (1997) The burden of rodent-borne diseases in Africa south of the Sahara. Belg J Zool, 127, 71-84.

Green, B.H. (1990) Agriculture intensification and the loss of habitat, species and anemity in British grasslands: a review of historical change and assessment of future prospects. Grass And Forage Science, 45, 365-372.

Grevilliot, P. & Muller, S. (1996) Etude de l'impact des changements des pratiques agricoles sur la biodiversité végétale dans les prairies inondables du Val de Meuse: présentation méthodologique et premiers résultats. Acta. Bot. Gallica, 143, 317-388.

Guretzky, J.A., Moore, K.J., Brummer, E.C., & Burras, C.L. (2005) Species diversity and functional composition of pastures that vary in landscape position and grazing management. Crop Science, 45, 1-8.

Gustafson, E.J. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? Ecosystems, 1, 143-156.

Haas, H. & Streibig, J.C. (1982). Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. In Herbicide Resistance in Plants (eds H.M. LeBaron & J. Gressel), pp. 57-59. John Wiley & Sons, New York.

Hald, A.B. (1999) The impact of changing the season in which cereals are sown on the diversity of the wild flora in rotational fields in Denmark. Journal of Applied Ecology, 36, 24-32.

Hambäck, P.A., Grellmann, D., & Hjalten, J. (2002) Winter herbivory by voles during a population peak: the importance of plant quality. Ecography, 25, 74-80.

Hanski, I. (1999) Metapopulation ecology Oxford University Press, Oxford.

Hansson, L. & Henttonen, H. (1988) Rodent dynamics as community processes. Trends in Ecology and Evolution, 3, 195-200.

Hansson, L. (1999) Intraspecific variation in dynamics : small rodents between food and predation in changing landscapes. Oikos, 86, 159-169.

Hansson, L. (2002) Cycles and travelling waves in rodent dynamics: a comparison. Acta Theriologica, 47 Suppl. 1, 9-22.

Harborne, J.B. (1991). The chemical basis of plant defense. In Plant Defenses Against Herbivory (eds R.T. Palo & C.T. Robbins), pp. 45-60. CRC Press, Boca raton, FL.

Harborne, J.B., Baxter, H., & Moss, J.P. (1999) Phytochemical Dictionary Taylor & Francis, Padstow, UK.

Haymard, J.F. & Phillipson, J. (1979). Community structure and functional role of small mammals in ecosystems. In Ecology of small mammals (ed D.M. Stoddart), pp. 131-211. Chapman & Hall, London.

Hedin, L., Kerguelen, M., & De Montard, F.X. (1972) Ecologie de la prairie permanente française. Masson, Paris.

Henttonen, H., Oksanen, T., Jortikka, A., & Haukisalmi, V. (1987) How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandia taiga? Oïkos, 50, 353-365.

Heymann, Y. (1993) CORINE Land-Cover, Guide technique. Commission des Communautés Européennes, Luxembourg.

Houin, R., Deniau, M., Liance, M., & Puel, F. (1982) *Arvicola terrestris* an intermediate host of Echinococcus multilocularis in France: Epidemiological consequences. International Journal For Parasitology, 12, 593-600.

Hudson, P.J. & Bjornstad, O.N. (2003) Vole stranglers and lemming cycles. Science, 302, 797-798.

Ihaka, R. & Gentleman, R. (1996) R : a language for data analysis and graphics. Journal of Computational and graphical statistics, 299-314.

Jacob, J. & Halle, S. (2001). The importance of land management for population parameters and spatial behaviour in common voles (*Microtus arvalis*). In Advances in vertebrate pest management II (eds H.J. Peltz, D.P. Cowan & e. al.), pp. 319-330, Finlander Fuerth.

Jacob, J. (2003) Short-term effects of farming practices on populations of common voles. Agriculture Ecosystems and Environment, 95, 321-325.

Jacob, J. & Hempel, N. (2003) Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. Journal of Ethology, 21, 45-50.

Jacob, J., Ylonen, H., Runcie, M.J., Jones, D.A., & Singleton, G.R. (2003) What affects bait uptake by house mice in Australian grain fields? Journal of Wildlife Management, 67, 341-351.

Jamagne, M., Bétrémi, R., Béjon, J.C., & Mori, A. (1977) Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. B.T.I., 324-325 et 627-641.

Jauffret, S. & Lavorel, S. (2003) Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? Journal of Vegetation Science, 14, 399-408.

Jeangros, B., Berther, V., & Scehovic, J. (1994) Plantes herbacées dicotylédones : une contribution à la biodiversité des prairies permanentes. Revue suisse Agric., 26 (3), 151-154 et 163-166.

Jedrzejewski, W. & Jedrzejewska, B. (1996) Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. Acta Theriol, 41, 1-34.

Jouany, C., Duru, M., & Ducrocq, H. (1998) Effet d'un apport de P sur la libération de N minéral au cours de l'incubation de sols de prairies permanentes. In XVIe Congrès Mondial de Sciences du Sol, Montpellier.

Klaus, M. (2003) The status, habitat and response to grazing of water vole populations in the Big Horn Mountains of Wyoming, U.S.A. Artic, Antartic and Alpine Research, 35, 100-109.

Klemola, T., Norrdahl, K., & Korpimaki, E. (2000) Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? Oikos, 90, 509-516.

Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R., & Van Groenendael, J. (1997). Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function.<http://www.butbn.cas.cz/klimes/>. In The ecology and evolution of clonal plants (eds H. De Kroon & J. Van Groenendael), pp. 1-29. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands.

Kohler, F., Gillet, F., Gobat, J.M., & Buttler, A. (2004) Seasonal vegetation changes in moutain pastures due to simulated effects of cattle grazing. Journal of Vegetation Science, 15, 143-150.

Kopp, R. (1988) Les choix alimentaires de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) : essais en terrarium. EPPO Bulletin, 18, 393-400.

Kopp, R. (1993) Etude de l'impact de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw), sur la végétation d'une prairie. Thèse de doctorat, Université de Lausanne.

Korpimaki, E. & Krebs, C.J. (1996) Predation and population cycles of small mammals - A reassessment of the predation hypothesis. Bioscience, 46, 754-764.

Korpimaki, E., Brown, P.R., Jacob, J., & Pech, R. (2004) The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? Bioscience, 54, 1071-1079.

Krebs, C.J. & Myers, J.H. (1974) Population cycles in small mammals. Advances in Ecological Research, 8, 267-399.

Krebs, C.J. (1985) Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals? In Behavioural Ecology : Ecological consequences of adaptative behavior. 25th Symposium of the British Ecological Society (eds R.M. Sibly & R.H. Smith), pp. 295-312. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Lambin, X., Elston, D., Petty, S., & Mackinnon, J.L. (1998) Spatial asynchrony and periodic travelling waves in cyclic populations of field voles. The Royal Society, 265, 1491-1496.

Lauber, K. & Wagner, G. (2000) Flora Helvetica Paul Haupt, Bern.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) Numerical Ecology Elsevier, Amsterdam.

Lemaire, G. & Gastal, F. (1997). N uptake and distribution in plant canopies. In Diagnosis of the nitrogen status in crops (ed G. Lemaire), pp. 3-43. Springer.

Lidicker, W.Z. (2000) A food web / landscape interaction model for microtine rodent density cycles. Oikos, 91, 435 - 445.

Lidicker, W.Z. (2002) From dispersal to landscapes: progress in the understanding of population dynamics. Acta Theriologica, 47 Suppl. 1, 23-37.

Lindström, J., Ranta, E., Kokko, H., Lundberg, P., & Kaitala, V. (2001) From arctic lemmings to adaptative dynamics : Charles Elton's legacy in population ecology. Biol Rev, 76, 129-158.

Loiseau, P. (2001) Impact des pratiques de fertilisation sur l'équilibre et l'évolution de la composition botanique des prairies. In Fertilisation organique et minérale des prairies de Montagne Humide. INRA Agronomie, Clermont-Ferrand.

Lopez-Hernandez, D., Araujo, Y., Lopez, A., Hernandez-Valencia, I., & Hernandez, C. (2004) Changes in soil properties and earthworm populations induced by long-term organic fertilization of a sandy soil in the Venezuelan Amazonia. Soil Sciences, 169, 188-194.

Lozet, J. & mathieu, C. (1990) Dictionnaire de Science du Sol Lavoisier, Paris.

Malizia, A.I., Kittlein, M.J., & Busch, C. (2000) Influence of the subterranean herbivorous rodent *Ctenomys talarum* on vegetation and soil. Zeitschrift Fur Saugetierkunde International Journal of Mammalian Biology, 65, 172-182.

Marquis, R.J. & Batzli, G.O. (1989) Influence of chemical factors on palatability of forage to voles. J. Mamm., 70, 503-511.

Marriott, C.A., Fothergill, M., Jeangros, B., Scotton, M., & Louault, F. (2004) Long-term impacts of extensification of grassland management on biodiversity and productivity in upland areas. A review. Agronomie, 24, 447-462.

McCafferty, D.J., Moncrieff, J.B., & Taylor, I.R. (2003) Winter microclimate of field voles (*Microtus agrestis*) in SW Scotland. Journal of Thermal Biology, 28, 397-401.

McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., & Ene, E. (2002) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html. Authors at the University of Massachusetts, Amherst.

Meerburg, B.G., Bonde, M., Brom, F.W.A., Endepols, S., Jensen, A.N., Leirs, H., Lodal, J., Singleton, G.R., Pelz, H.J., Rodenburg, T.B., & Kijlstra, A. (2004) Towards sustainable management of rodents in organic animal husbandry. NJAS, 52, 195-205.

Meuret, M. (1997) Préhensibilité des aliments chez les petits ruminants sur parcours en landes et sous-bois. INRA Productions Animales, 10, 391-401.

Meylan, A. & Airoldi, J.P. (1975) Reproduction hivernale chez *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). Revue suisse Zool., 82, 689-694.

Meylan, A. & Höhn, H. (1991) Taupe et Campagnol terrestre. In Revue suisse de viticulture, arboriculture et horticulture, Vol. 1, pp. 2.

Météo-France (2004) Données départementales. Météo France.

Michelat, D. & Giraudoux, P. (2005) Synchrony between small mammal population dynamics in marshes and adjacent grassland in a landscape of the Jura plateau, France: a ten year investigation. Acta theriologica, soumis pour publication.

Moissenet, M.F. (1994) Prairies et paysages dans le Doubs: recherche des variables de contrôle des populations de Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Mémoire de DESS "Gestion de la planète", Université de Nice Sophia Antipolis, 70 p.

Monnet, J.C. (1996) Caractérisation fonctionnelle d'unités cartographiques prairiales dans le massif du Jura. Application à la définition des terroirs du comté. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté, 137 p.

Myllymäki, A. (1977) Outbreaks and damages by the field vole *Microtus agrestis* (L.), since World War II in Europe. EPPO Bull., 7, 177-207.

Norini, M.-P. (2001) Cartographie morpho-fonctionnelle des sols d'une zone d'étude du campagnol terrestre.Mise en relation avec les pratiques culturales et la distribution des populations. Travail d'Etude et de recherche - Maitrise BPE, université de Franche-Comté – Besançon, 16 p.

Norrdahl, K. (1995) Population cycles in northern small mammals. Biol Rev Cambridge Phil Soc, 70, 621-637.

Nösberger, J. (1974). Einfluss der Umweltfaktoren af Wiesenbestände. SVIAL. Weiterbildungskurs "Naturfutterbau", 16 p.

Oksanen, T., Schneider, M., Rammul, U., Hambäck, P., & Aunapuu, M. (1999) Population fluctuations of voles in North Fennoscandian tundra : contrasting dynamics in adjacent areas with different habitat composition. Oikos (dispo bibliothèque LBE), 86, 463 - 478.

Ostfeld, R.S., Canham, C.D., & Pugh, S.R. (1993) Intrinsict density-dependent regulation of vole population. Nature, 366, 259-261.

Pavlu, V., Hejcman, M., Pavlu, L., & Gaisler, J. (2003) Effect of rotational and continuous grazing on vegetation of an upland grassland in the Jizerské Hory Mts., Czech Republic. Folia Geobotanica, 38, 21-34.

Pillar, V.D. (1999) On the indentification of optimal plant functional types. Journal of Vegetation Science, 10, 631-640.

Pillar, V.D. & Sosinski, E.E. (2003) An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. Journal of Vegetation Science, 14, 323-332.

Pitelka, F.A. (1964). The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction. In Grazing in Terrestrial and Marine Environments (ed D.J. Crisp), pp. 55-56. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Poiret, M. (2005) Des exploitations spécialisées et des pratiques plus intensives. http://europa.eu.int/comm/agriculture/envir/report/fr/expl_fr/report_fr.htm.

Potapov, M.A., Rogov, V.G., Ovchinnikova, L.E., Muzyka, V.Y., Potapova, O.F., Bragin, A.V., & Evsikov, V.I. (2004) The effect of winter food store stores on body mass and winter survival of water vole, *Arvicola terrestris*, in western Siberia: the implications for population dynamics. Folia Zoologica, 53, 37-46.

Pounds, C.J. (1978) Some radio-tracking work on stoats and weasels. In Carnivore Group Symposium. 28-29 septembre 1978.

Proulx, G. (1997) A northern pocket gopher border control srategy : promising approach. Crop Protection, 16, 279-284.

Pucek, Z., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., & Pucek, M. (1993) Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. Acta Theriologica, 38, 199-302.

Pusenius, J. & Schmidt, K.A. (2002) The effects of habitat manipulation on population distribution and foraging behavior in meadow voles. Oikos, 98, 251-262.

Putot, P. (1975) Les groupements herbacés de la région de Morez-Bois d'Amont (Jura). Etude phytosociologique et application à la détermination des valeurs pastorales. Université de Franche-Comté, Besançon, 232 p.

Quéré, J.P., Raoul, F., Giraudoux, P., & Delattre, P. (2000) An index method applicable at landscape scale to estimate relative population densities of the common vole (*Microtus arvalis*). Revue d'Écologie, Terre et Vie, 55, 25-32.

R-Development-Core-Team (2004) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rands, M.R.W. (1985) Pesticides use in cereal and the survival of grey partridge chicks: a field experiment. Journal of Applied Ecology, 22, 49-54.

Raoul, F. (2001) Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* chez le renard dans l'Est de la France: dépendance au paysage et à la relation proie-prédateur? Thèse de doctorat, université de Franche-Comté, Besançon, 180 p.

Raoul, F., Defaut, R., Michelat, D., Montadert, M., Pépin, D., Quéré, J.P., Tissot, B., Delattre, P., & Giraudoux, P. (2001) Landscape effects on the populations dynamics of small mammal communities: a preliminary analysis of prey-resource variations. Rev. Ecol. (Terre Vie), 56, 339-352.

Raoul, F., Michelat, D., Ordinaire, M., Decote, Y., Aubert, M., Delattre, P., Deplazes, P., & Giraudoux, P. (2003) Echinococcus multilocularis: secondary poisoning of fox population during a vole outbreak reduces environmental contamination in a high endemicity area. International Journal For Parasitology, 33, 945-954.

Raunkiaer, C. (1934) The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Clarendon Press, Oxford, 632 p.

Rausch, R.L. (1995). Life-cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus* species. In *Echinococcus* and hydatid disease (eds R.C.A. Thomson & A.J. Lymbery), pp. 89-134. CAB International, Wallingford - Oxon.

Robertson, J.R. & Berg, Å. (1992) Status and population changes of farmland birds in southern Sweden. Ornis Svecica, 2, 119-130.

Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology, 39, 157-176.

Rodriguez, C., Leoni, E., Lezama, F., & Altesor, A. (2003) Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. Journal of Vegetation Science, 14, 433-440.

Romain, C. (2001) Conséquence de la composition floristique des prairies sur la distribution des populations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*). Mémoire de DEA, université de Franche-Comté – Besançon, 30 p.

Roschewitz, I., Thies, C., & Tscharntke, T. (2005) Are landscape complexity and farm specialisation relates to land-use intensity of annual crop fields. Agriculture Ecosystems and Environment, 105, 87-99.

Rosenzweig, M.L. & Abramsky, Z. (1980) Microtine cycles : the role of habitat heterogeneity. Oikos, 34, 141-146.

Roy, J. & Bergeron, J.M. (1990) Role of phenolics of coniferous trees as deterrents against debarking behavior of meadow voles (*Microtus pennisylvanicus*). Journal of Chemical Ecology, 6, 801-808.

Saucy, F. (1988) Dynamique de population, dispersion et organisation sociale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 366 p.

Scherrer, B. (1984) Biostatistique, Gaëtan Morin Editeur, Boucherville, 850 p.

Schmidt, N.M. & Olsen, H. (2003) The response of small mammal communities to cattle grazing on a coastal meadow. Polish Journal of Ecology, 51, 79-84.

Siegel, S. & Castellan, N.J.J. (1988) Non parametric statistics for the behavioral sciences, Second Edition edn. McGraw-Hill International Editions, New York, 399 p.

Singleton, G.R., Krebs, C.J., Davies, S., Chambers, L., & Brown, P.R. (2001) Reproductive changes in fluctuating house mouse populations in southeastern Australia. Proceedings of the Royal Society London, 268, 1741-1748.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1998) Biometry : the principles and practice of statistics in biological research., Freeman, W.H. edn., New York (U.S.A.), 887 p.

Stenseth, N.C. (1983). Causes and consequences of dispersal of small mammals. In The Ecology of Animal Movement. (eds I.R. Swingland & P.J. Greenwood), pp. 64-101. Oxford University Press, London.

Taitt, J. & Krebs, C.J. (1985). Population dynamics and cycles. In Biology of New World Microtus (ed A.S.o. Mammalogy), pp. 567-620. Tamarin R.H., New-York.

Tattersall, F.H., Avundo, A.E., Manley, W.J., Hart, B.J., & Macdonald, D.W. (2000) Managing set-aside for field voles (*Microtus agrestis*). Biological Conservation, 96, 123-128.

Teivanen (1979) Vole damage to forest seedlings in reforested areas and fields in Finland in the years 1973-76. Folia forestalia, 387, 1-23.

Thioulouse, J., Dufour, A.B., & Chessel, D. (2004) Ade4: Analysis of Environmental Data : Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences. R package version 1.3-3. http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4.

Tilman, D. (1983) Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. Oecologia, 60, 285-292.

Triffe, J. (2001) Contribution à l'étude du campagnol des champs et du campagnol terrestre dans les régions montagneuses françaises, Université Claude Bernard, Lyon 1, 87 p.

Tucker, G.M. & Heath, M.F. (1994) Birds in Europe : Their conservation and status. Bird Life International, Cambridge (UK): Birdlife International (Conservation series N°3).

Viel, J.F., Giraudoux, P., Abrial, V., & Bresson-Hadni, S. (1999) Water vole (*Arvicola terrestris scherman*) density as risk factor for human alveolar echinococcosis. Am. J. Trop. Med. Hyg., 61, 559-565.

Vuitton, D., Bresson-Hadni, S., Liance, M., Meyer, J.P., Giraudoux, P., & Lenys, D. (1990) L'échinococcose alvéolaire humaine : hasard épidémiologique ou fatalité immunologique ? Gastroentérologie clinique et biologique, 14, 124-130.

White, J., Wilson, J., & Horskins, K. (1997) The role of adjacent habitats in rodent damage levels in Australian macadamia orchard systems. Crop Prot, 16, 727-732.

White, J., Horskins, K., & Wilson, J. (1998) The control of rodents damage in Australian macadamia orchards by manipulation of adjacent non-crop habitats. Crop Protection, 17, 353-357.

Ylönen, H., Jacob, J., Davies, M.J., & Singleton, G.R. (2002) Predation risk and habitat selection of Australian house mice *Mus domesticus* during an incipient plague: desperate behaviour due to food depletion. Oikos, 99, 284-289.

Yoccoz, N.G. & Mesnager, S. (1998) Are alpine bank voles larger and more dimorphic because adults survive better? Oikos, 82, 85-98.

11. ANNEXES

Liste des annexes

Annexe 1. Cartes des scores communaux *Arvicola terrestris* SRPV/FREDON au printemps 2001, en automne 2003 et 2004.

Annexe 2. Fiche technique de la méthode d'estimation des densités relatives de micromammifères.

Annexe 3. Fiches d'identification de *Arvicola terrestris*, *Talpa europaea* et *Microtus arvalis*.

Annexe 4. Contributions absolues des variables explicatives aux axes des ACP.

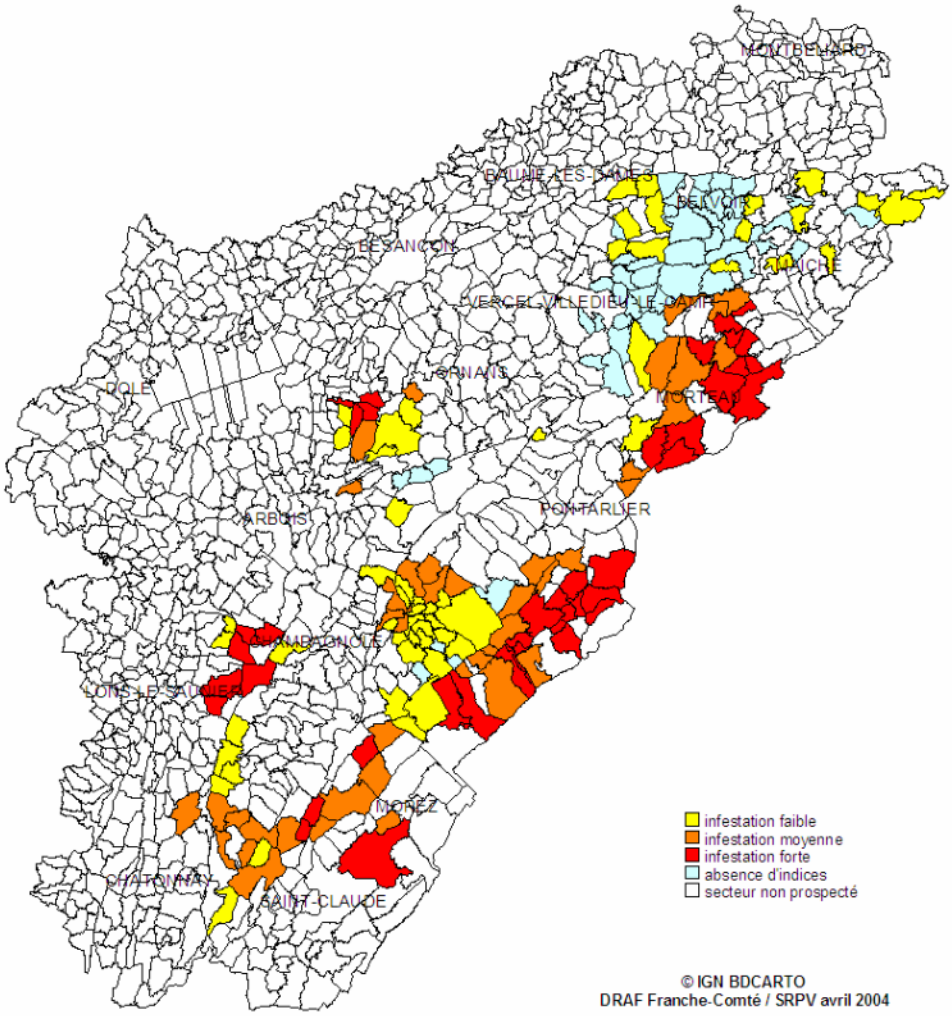
Annexe 5. Traits d'histoire de vie des espèces végétales rencontrées dans les parcelles d'étude.

Annexe 6. Commentaires des referees et réponse au *Journal of Applied Ecology*.

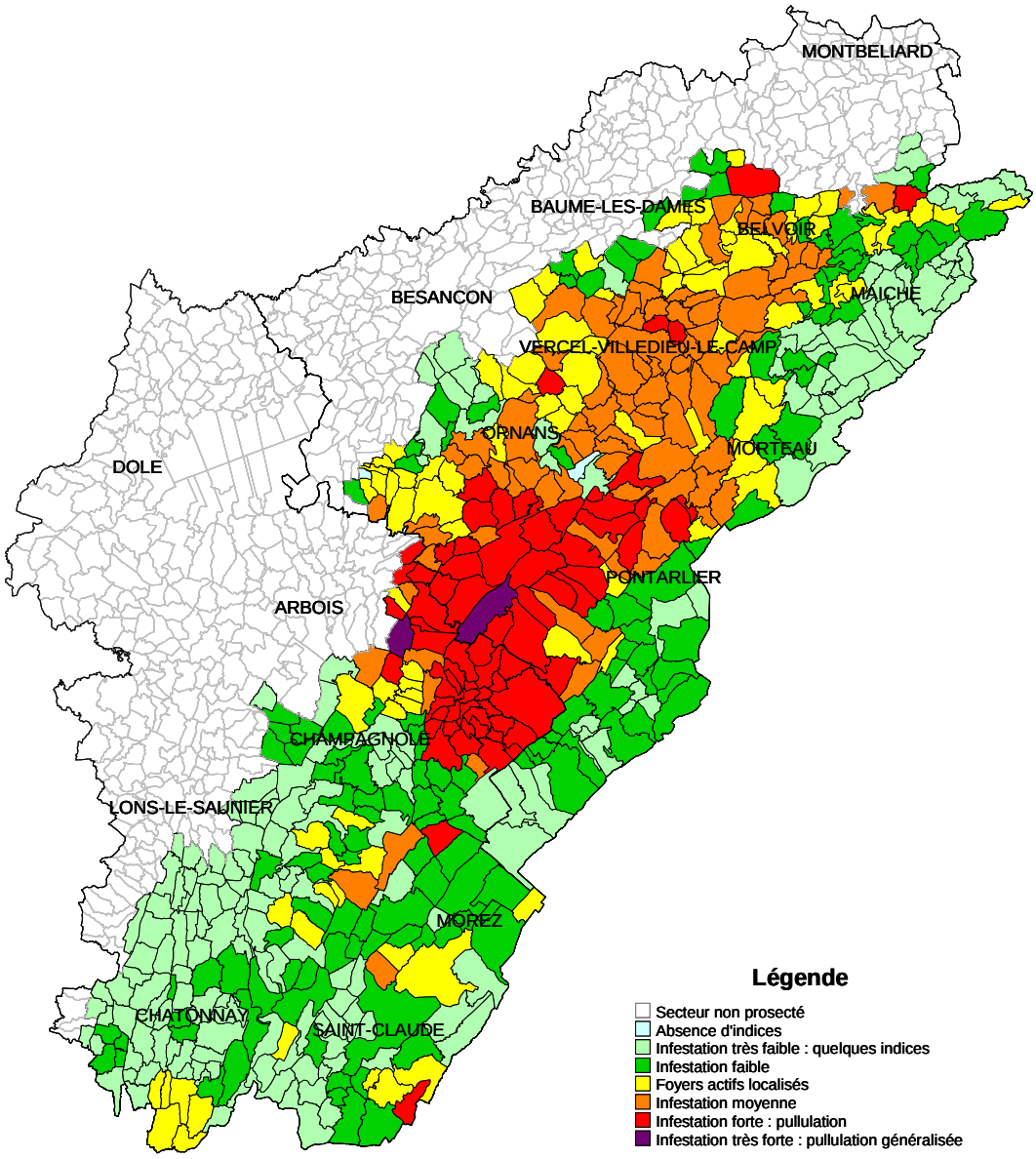
Annexe 7. Formulaire mis au point pour le recueil des données pratiques agricoles.

ANNEXE 1. Cartes des scores communaux de *Arvicola terrestris* SRPV/FREDON.

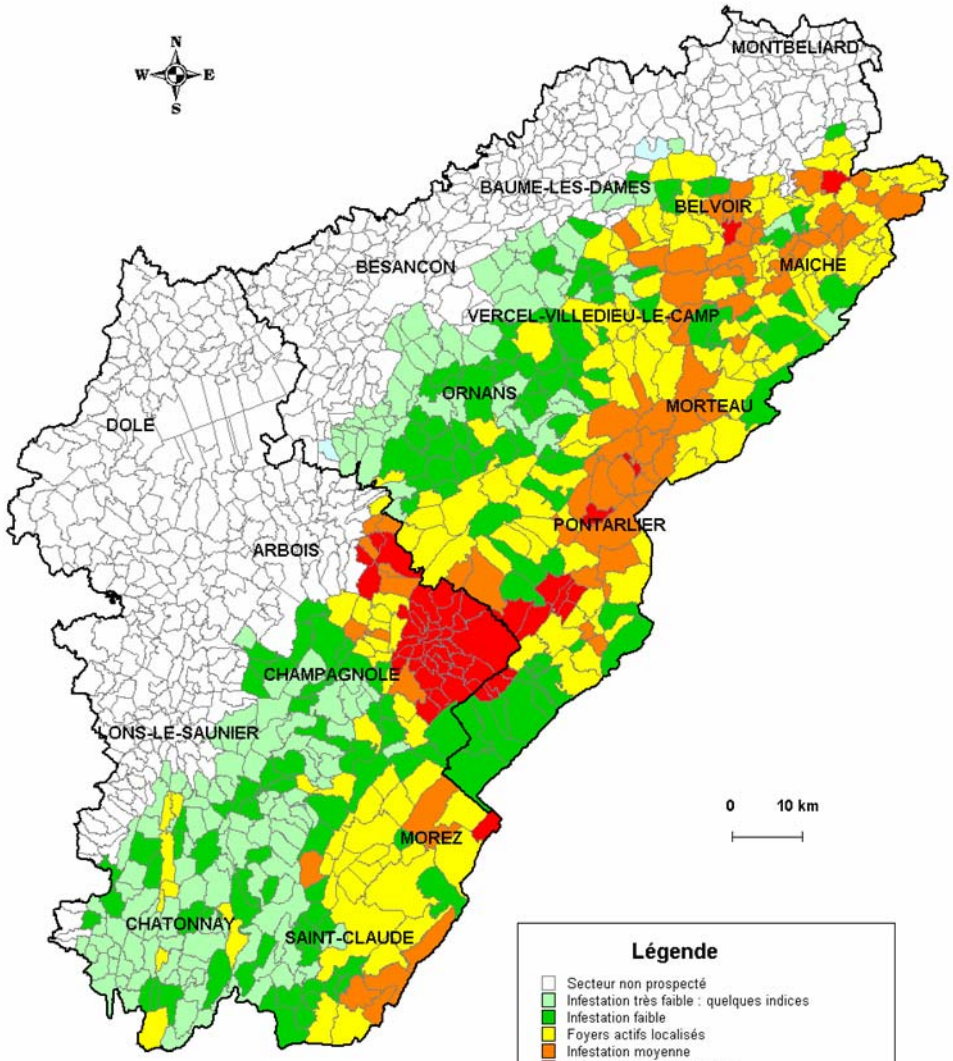
Printemps 2001



Automne 2003



Degré d'infestation communale par le Campagnol terrestre
Automne 2004



BD CARTO®
© IGN - Paris - 2002
DRAF/SRPV Franche-Comté, mai 2005
FREDON Franche-Comté
Reproduction interdite
Licence N° CUEF-02-006

ANNEXE 2. Fiche technique de la méthode d'estimation des densités relatives de micromammifères.

FICHE DIAGONALE

Date : ……
Parcelle (n° ou nom) : ……..

Nom observateur : ……..
Coordonnées géographiques :
Départ : Arrivée :
N : …… N : ……..
E : …… E : …….

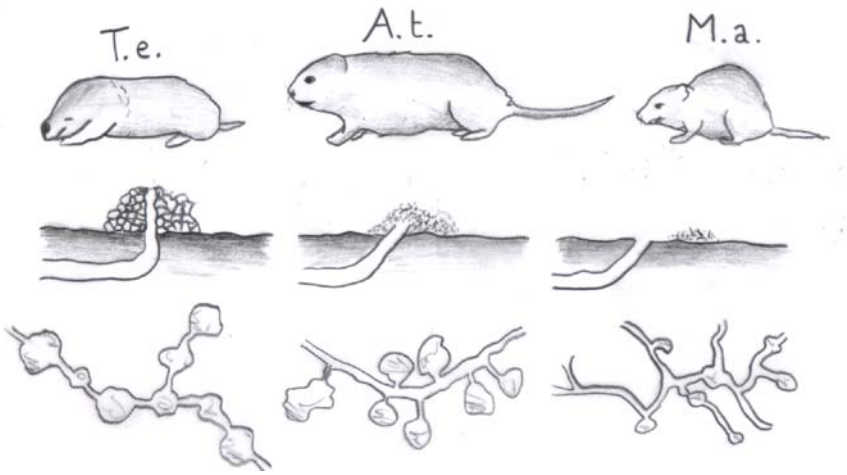
Nom et adresse de l'exploitant agricole de la parcelle :
……
……

0 Distance (en m)	Espèce(s) de micromammifère rencontrée(s)*	400 Distance (en m)	Espèce(s) de micromammifère rencontrée(s)*
50		450	
100		500	
150		550	
200		600	
250		650	
300		700	
350		850	

* At = *Arvicola terrestris* (campagnol terrestre) ; Te = *Talpa europeae* (taupe noire) ; Ma = *Microtus arvalis* (campagnol des champs)

ANNEXE 3. Fiches d'identité de *Arvicola terrestris, Talpa europaea* et *Microtus arvalis*.

Schémas des différentes galeries des trois espèces de micromammifère étudiées :



Talpa europaea (T.e.), *Arvicola terrestris* (A.t.), *Microtus arvalis* (M.a.) et les caractéristiques de leurs terriers respectifs : coupes des puits d'entrée et des galeries avec les réserves de nourriture (Bosch-Cano, 2005, adapté de Bünder Natur-Museum Chur, 1997).

D'après revue suisse vitic.arboric.hortic vol 29 (1) : 67-69, 1997

critères	Taupe européenne	Campagnol terrestre	Campagnol des champs
Systèmes de galeries	Vaste réseau de galeries souterraines	Galeries souterraines sans cesse réaménagées	Nombreux orifices reliés par des coulées semi-ouvertes
« Taupinières »	Grosses taupinières hémisphériques alignées	« taupinières » aplaties, distribuées irrégulièrement	Terre rejetée à l'orée des trous

Nom commun : **Campagnol terrestre**

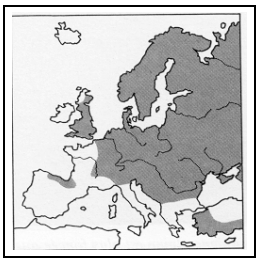
Nom latin : *Arvicola terrestris*

La campagnol terrestre ou **rat taupier** est un rongeur d'assez grande taille, bien que celle-ci puisse varier assez considérablement d'une région à l'autre. La tête est arrondie, avec un museau obtus d'où les incisives dépassent parfois. Les yeux sont petits et les oreilles, courtes, disparaissent presque entièrement dans le pelage qui est épais et brillant. La longueur de la queue est sensiblement égale à celle de la tête et du corps.

Fiche signalétique :

Longueur tête corps :	12 à 20 cm	*queue* : 6 à 11 cm
Poids :	80 à 180 g	
Pelage :	brun roussâtre à brun noirâtre dessus, passant progressivement au gris jaunâtre sur le ventre.	
Longévité :	2 à 3 ans	

Répartition géographique :



D'après « *les mammifères dans leur milieu* », Bordas, 1992.

Biologie :

Habitat : le campagnol terrestre peut se rencontrer dans deux biotopes différents : sur les berges à végétation dense des eaux calmes (mares, étangs, rivières à courant lent…) ou dans les prairies, les champs et les jardins. Dans le second cas, il peut s'élever jusqu'à 2 400 m d'altitude.

Gîte : l'animal creuse des galeries profondes et très ramifiées, signalées par de petits monticules de terre rejetés à la surface du sol. Le nid, tapissé d'herbes sèches, se trouve habituellement sous l'un d'eux. Cependant, sur les berges, le nid n'est pas obligatoirement souterrain et peut être édifié dans les broussailles et parfois même dans le nid d'un oiseau aquatique.

Alimentation : essentiellement herbacé, son régime se compose de graines, de bulbes et de racines. Se nourrissant souvent à la surface du sol, le campagnol terrestre peut provoquer d'importants dégâts aux cultures. Il fait des provisions, souvent considérables, qu'il stocke dans des « silos » souterrains.

Reproduction : la période de reproduction s'étend d'avril à octobre avec, généralement, 2 à 4 portées par an (4 à 8 petits par portée). La gestation dure environ trois semaines.

Comportement : le campagnol terrestre est actif de jour comme de nuit, surtout à l'aube et au crépuscule. Cependant, presque exclusivement souterrain, il est difficile à observer. Les tumulus de terre qu'il provoque lorsqu'il creuse ses galeries se distinguent des taupinières par la présence de trous aux alentours immédiats.

Dégâts et seuil de nuisibilité :

Prairies : il s'attaque essentiellement au capital de la prairie, peu à son usufruit. Les pertes à la récolte peuvent atteindre jusqu'à 6 tonnes de foin sec par hectare.

Cultures : cultures de céréales d'hiver : blé, orge, colza d'hiver.

Vergers : pommiers, pruniers. Les racines des arbres sont rongées, entraînant le dépérissement des jeunes sujets.
Forêts : chêne rouge, charme, merisier, frêne : dégâts sur les racines.
Ornement : troène, lilas, laurier, cèdre, peuplier, pin, groseillier, rosier…
Maraîchage : betteraves, carottes, asperges, pommes de terre, poireaux, laitues…
Ses manifestations extérieures :

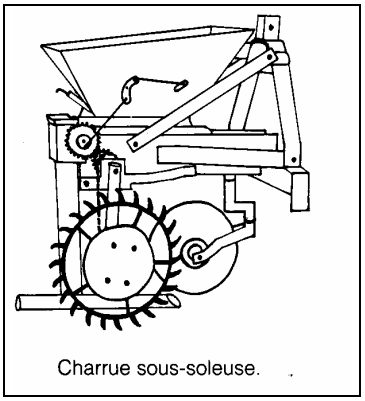
D'après la fiche phytosanitaire de la FRDEC de Franche-Comté, ACTA, INRA, 1990

Législation :

Espèce sans statut de protection et non gibier.
Espèce contre laquelle la lutte est possible à tout moment en tout lieu.

Mesures de lutte

Chimique : bromadiolone (arrêté préfectoral nécessaire), chlorophacinone
Mise en place des appâts : à l'aide d'une charrue sous-soleuse :



Charrue sous-soleuse.

D'après la fiche phytosanitaire de la FRDEC de Franche-Comté, ACTA, INRA, 1990

Mécanique : piégeage au moyen de pinces ou « fers à taupes » il peut donner de bons résultats sur de petites surfaces.
Moment propice pour traiter : dans la phase de croissance des populations, quand on dénombre de 100 à 200 individus par hectare. Traiter de préférence à l'automne ou à la rigueur au printemps sur des parcelles peu dégradées.

Nom commun : **Taupe**

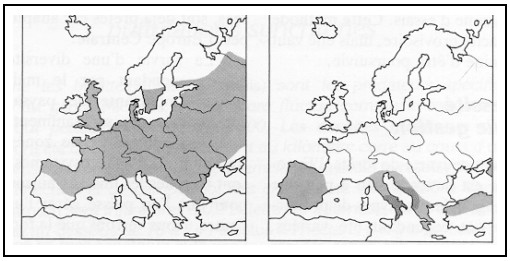
Nom latin : Talpa europaea

Chez cet animal fouisseur, tout est adapté à la vie souterraine. Le corps fusiforme, sans cou, est recouvert d'un pelage dont les poils ne sont pas orientés dans un sens défini, ce qui lui permet d'avancer ou de reculer avec la même aisance. Grâce à ses pattes antérieures extrêmement développées, terminées par de fortes griffes, la taupe peut creuser avec une grande rapidité. Les yeux, minuscules, sont enfouis dans la fourrure, de même que les oreilles.

Fiche signalétique :

Longueur tête corps :	11 à 16 cm	*queue* : 2 à 4 cm
Poids :	65 à 130 g	
Pelage :	épais, à l'aspect velouté, variant du gris foncé au noir, ventre souvent plus clair	
Signes particuliers :	pattes antérieures larges et robustes, queue courte, museau allongé, rose à l'extrémité	
Longévité :	3 à 4 ans	

Répartition géographique :



Taupe européenne Taupe aveugle (gris clair) taupe romaine (gris foncé)

Biologie : D'après « *les mammifères dans leur milieu* », Bordas, 1992.

Habitat : la taupe fréquente des habitats variés, sauf les sols très acides des forêts de conifères : les champs, les prairies, les forêts de feuillus, les parcs et les jardins. Bien que n'ayant pas de préférence pour un type de sol particulier, elle évite cependant les terres trop pierreuses, sableuses ou marécageuses. En montagne, on la trouve jusqu'à environ 2 000m. elle se rencontre aussi au bord de la mer et sur les rives des fleuves.

Gîte : le nid est situé à environ 50 cm sous terre, souvent à l'aplomb d'une grosse taupinière.

Alimentation : essentiellement composée de vers de terre (80% en général, 50% en été), mais aussi de larves, de myriapodes (mille-pattes, iules…), et, à l'occasion, de jeunes rongeurs et de limaces.

Reproduction : une ou éventuellement 2 portées par an, entre avril et juillet, comptant généralement 2 à 6 petits

Comportement : la vie de la taupe se passe presque exclusivement sous terre, bien qu'elle puisse faire de courtes apparitions à la surface du sol. Le réseau de galeries, long et complexe, se situe entre 5 et 60 cm de profondeur. Il est jalonné, par intervalles, de

taupinières caractéristiques. La taupe est active de jour comme de nuit, ainsi qu'en hiver où elle se constitue des réserves de vers de terre immobilisés par morsure.

Dégâts et seuil de nuisibilité :

Si la taupe s'avère être gênante pour certaines activités humaines, ce n'est pas à cause du nombre de taupes dans la parcelle, mais bien à cause des taupinières. Celles-ci constituent une gêne pour certaines cultures : dans les prairies fauchées, les récoltes de pois ou de soja, les outils sont usés rapidement, voire cassés, en maraîchage, des semis peuvent être détruits et des légumes déterrés.

1 – colonisation d'une parcelle de céréales par la taupe

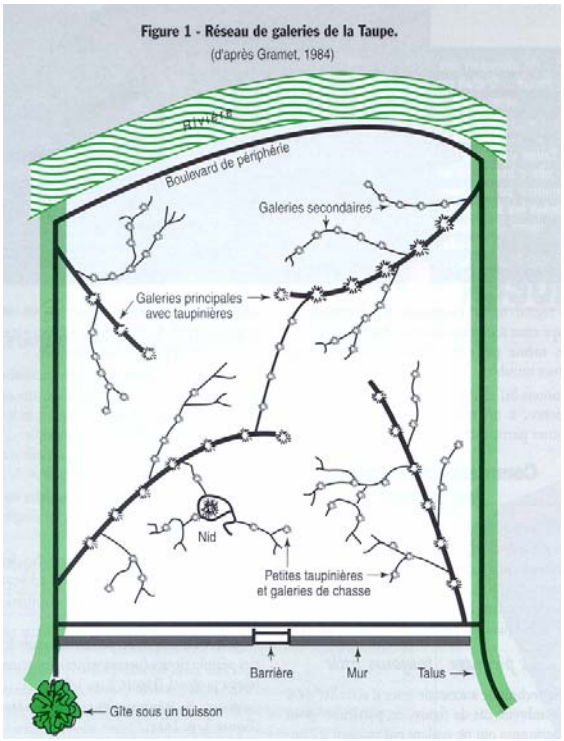
2 – colonisation d'une prairie

3 – les taupinières sont parfois très impressionnantes en taille et en volume : elles sont souvent le signe du rejet de déblais venant de galeries profondes

4 – la taupe colonise facilement les bordures, les lisières et autres endroits où elle sera en sécurité de façon permanente.

Extrait de *La défense des végétaux,* n°510 – novembre 1998, p.12. photos G.GUEDON, ACTA et FRDEC

Le réseau de galeries des taupes : Extrait de *La défense des végétaux,* n°510 – novembre 1998, p.11



Législation :

Espèce sans statut de protection et non gibier.

Espèce contre laquelle la lutte est possible à tout moment en tout lieu.

Mesures de lutte

Chimique : taupifuges (huile d'os, monochlorobenzène et éthanetiol, crésol, éthanol et méthanol, alcool, éthanol et méthanol) et taupicides (alphachloralose, phosphure d'aluminium, phosphure de calcium, …). Depuis le 30.06.98, la strychnine n'est plus utilisable chez les taupes.

Rq : l'empoisonnement au chloralose est adapté à la lutte collective (applicable sur de grandes surfaces, coût raisonnable, bonne efficacité), le gazage est adapté à la prestation de service (efficace, application sur de grandes surfaces, mais nécessite la certification de l'applicateur, un matériel spécifique, un produit onéreux et des contraintes administratives).

Mécanique : pinces-pièges ou pièges. Le piégeage est à réserver aux petites surfaces, car il nécessite beaucoup de temps. Méthode adaptée à la lutte individuelle.

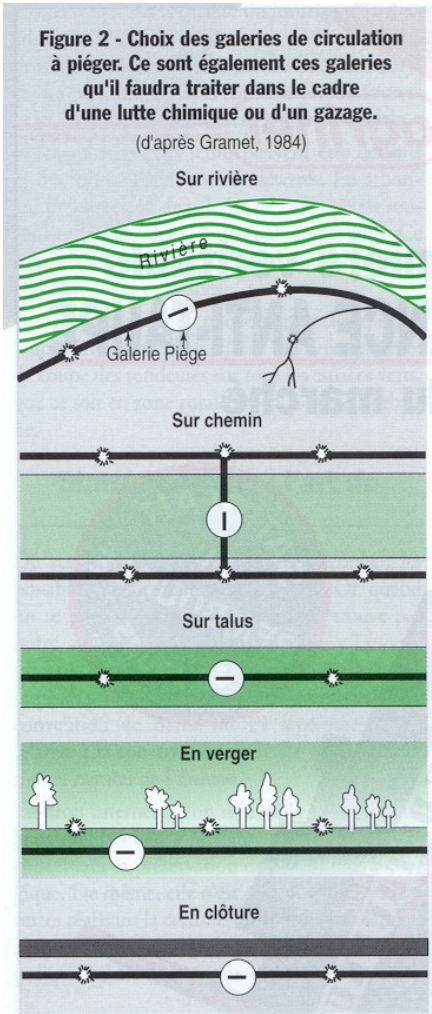


Figure 2 - Choix des galeries de circulation à piéger. Ce sont également ces galeries qu'il faudra traiter dans le cadre d'une lutte chimique ou d'un gazage.
(d'après Gramet, 1984)

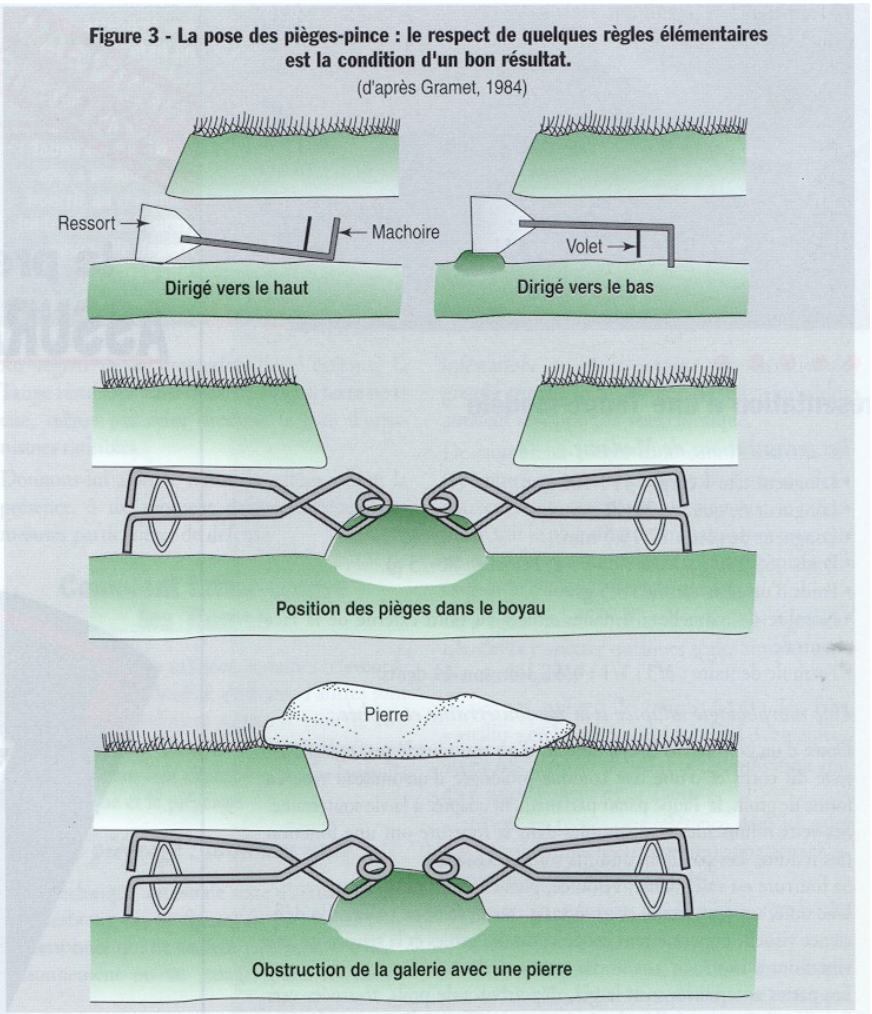


Figure 3 - La pose des pièges-pince : le respect de quelques règles élémentaires est la condition d'un bon résultat.
(d'après Gramet, 1984)

Nom commun :

Campagnol des champs

Nom latin :

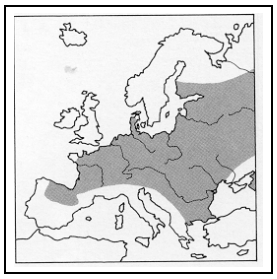
Microtus arvalis

Petit rongeur à la tête ronde, au corps trapu. Les oreilles, légèrement velues à l'intérieur, sont courtes mais émergent néanmoins du pelage. La longueur de la queue n'atteint pas la moitié de la longueur du corps.

Fiche signalétique :

Longueur tête corps :	9 à 12,5 cm	*queue* :	3 à 4,8 cm
Poids :	14 à 50 g		
Pelage :	dos brun jaunâtre à brun roussâtre. Ventre blanc grisâtre. Queue courte de coloration pratiquement uniforme		
Longévité :	1 à 2 ans		

Répartition géographique :



D'après « *les mammifères dans leur milieu* », Bordas, 1992.

Biologie :

Habitat : le campagnol des champs est fréquent dans les champs et les prairies à végétation rase, mais il se rencontre également dans les parcs, les forêts clairsemées, sur les accotements des chemins. En hiver, il peut s'installer dans les granges ou sous les meules de paille. On le trouve jusqu'à environ 2 000 m en montagne.

Gîte : la campagnol des champs creuse des galeries très ramifiées, pourvues de nombreuses issues reliées entre elles par des coulées bien visibles dans l'herbe. Le nid d'herbes sèches, en forme de boule, peut se trouver jusqu'à 50 cm sous terre.

Alimentation : graminées, pousses et racines, graines, bulbes. Le campagnol des champs accumule des provisions

Reproduction : une des reproductions les plus efficaces connues ! On compte jusqu'à 8 portées, de 4 à 12 petits, échelonnées en général de mars à octobre, voire toute l'année. les petits deviennent indépendants à trois semaines et peuvent se reproduire aussitôt. Une pullulation peut se présenter tous les 3 ou 4 ans.

Comportement : aussi bien diurne que nocturne, le campagnol des champs est surtout actif dans la pénombre, plus rarement en pleine journée. En hiver, il tresse des tunnels d'herbes sous la neige. Des variations de populations interviennent cycliquement, une brusque chute des effectifs faisant suite à une pullulation importante sans que l'on puisse en déterminer la cause réelle.

Dégâts et seuil de nuisibilité :

Il mange et gaspille environ 2 fois son poids en matière verte par jour. Une jeune luzerne peut être totalement détruite et, en céréales à paille, les pertes après épiaison peuvent atteindre 40 à 60%. De même, il occasionne des dégâts importants sur prairies, cultures porte-graines, jeunes colzas et jeunes céréales.

En verger, il peut ronger le collet des arbres fruitiers.

Il peut s'attaquer à l'écorce des arbres.

Seuil de nuisibilité : autour de 200 individus par hectare selon les cultures et les stades.

Terriers et dégâts :

D'après la fiche phytosanitaire de la FRDEC de France Comté, ACTA INRA, 1990

Législation :

Espèce sans statut de protection et non gibier.

Espèce contre laquelle la lutte est possible à tout moment en tout lieu.

Mesures de lutte

Biologique : les prédateurs (belette, hermine, renard, rapaces) jouent un rôle important dans la régulation des populations. Toutefois, en période de pullulation, ils ne peuvent, seuls, limiter les effectifs de campagnols à un niveau économiquement acceptable.

Préventive : rendre le milieu défavorable au développement des populations de campagnols : déchaumage, ramassage ou broyage des pailles, entretien des talus et bords de chemin, désherbage soigné des luzernières…

Chimique : chlorophacinone (grains de blé ou d'avoine enrobés de chlorophacinone, nombreuses spécialités en vente libre sous forme d'appâts prêts à l'emploi ou de concentrat huileux). Mise en place des appâts : manuellement, directement dans les trous ou sous des abris artificiels (drain, tuile, paillage plastique) à la dose de 5 à 15 kg / ha ou mécaniquement en lignes espacées de 3 à 5 m à la dose de 12 à 15 kg / ha. A proscrire : l'épandage à la volée (inefficace) , les tas (dangereux pour les autres espèces), les surdosages (inutiles et dangereux).

Mécanique : piégeage difficile

Epoques les plus favorables aux interventions pour empêcher le développement des populations et pour empêcher l'envahissement des cultures : fin de l'hiver et fin d'été, début d'automne.

ANNEXE 4. Contributions absolues des variables explicatives aux axes des ACP

ACP « métriques paysagères 1 km × parcelles d'étude »

	Axes de l'ACP « métriques paysagères 1 km × parcelles d'étude »		
	1	**2**	**3**
Métriques paysagères 1 km			
Fréquence de prairie	2544	225	271
Fréquence de bois	290	3607	440
Fréquence de thème autre que prairie et bois	1325	2242	20
Nombre de taches de prairie	806	60	1098
Nombre de taches de bois	8	112	3647
Taille des taches de prairie	2411	122	98
Densité de lisière de prairie	76	35	4327
Auto-adjacence de prairie	2134	98	84
Fréquence des contacts prairie-bois	406	3499	15

ACP « métriques paysagères 5 km × parcelles d'étude »

	Axes de l'ACP « métriques paysagères 5 km × parcelles d'étude »	
	1	**2**
Métriques paysagères 5 km		
Fréquence de prairie	1828	262
Fréquence de bois	1638	347
Fréquence de thème autre que prairie et bois	5	3285
Nombre de taches de prairie	55	2331
Nombre de taches de bois	620	1601
Taille des taches de prairie	1068	881
Taille des taches de bois	1538	380
Densité de lisière de prairie	1399	170
Auto-adjacence de prairie	1738	215
Fréquence des contacts prairie-bois	111	528

ACP « variables végétation × parcelles d'étude »

	Axes de l'ACP « variables végétation × parcelles d'étude »	
	1	**2**
Variables végétation		
Monocotylédones	762	2467
Dicotylédones	1468	437
Légumineuses	824	23
Type biologique	1848	39
Réserve	1837	12
Appétence	759	3622
H'	1525	420
VP	978	2979

ACP « pratiques agricoles × parcelles d'étude »

	Axes de l'ACP «pratiques agricoles × parcelles d'étude »			
	1	**2**	**3**	**4**
Variables pratiques agricoles				
Azote organique	1309	35	249	483
Labour	180	72	2834	397
Rendement	1614	202	49	76
Nombre de coupes	1249	715	64	1317
Pâture	401	1537	509	10
Pâture de printemps	898	1213	2	0
Pâture d'été	25	790	2136	81
Pâture d'automne	41	236	135	6120
Azote minéral	1299	491	81	142
Azote total	1757	146	107	495
Potassium	447	2173	1147	0
Phosphore	299	2360	828	60
Rodenticide	481	31	1859	820

ACP « caractéristiques pédologiques × parcelles d'étude »

	Axes de l'ACP « variables pédologiques × parcelles d'étude »			
	1	**2**	**3**	**4**
Variables sol				
Sable grossier	500	1	1545	555
Sable fin	194	2452	273	84
Sable	303	2181	530	172
Limon grossier	1088	158	331	563
Limon fin	1193	663	1	109
Limon	1536	520	104	38
Argile	639	258	2301	21
Matière Organique	822	356	2	1687
Carbone / Azote	100	390	3	1671
pH	844	767	11	582
Hydromorphie	3	0	2173	1923
Cailloux	218	1027	1130	94
Profondeur totale	405	269	35	7
Horizon A	4	116	228	1563
Vers de terre	231	312	65	65
Structure	197	463	1178	861

ANNEXE 5. Traits d'Histoire de Vie des espèces végétales rencontrées dans les parcelles d'étude.

Nom latin	Nom français	Groupe taxonomique	Réserve	Appétence	Type biologique
Achillea millefolium	Achillée millefeuille	dicotylédone	1	2	3
Agropyron repens	Chiendent rampant	monocotylédone	1	1	2
Agrostis canina	Agrostide canine	monocotylédone	1	1	3
Agrostis stolonifera	Agrostide stolonifère (ou blanche)	monocotylédone	1	3	3
Ajuga reptans	Bugle rampante	dicotylédone	1	0	3
Alchemilla xanthochlora	Alchémille vulgaire	dicotylédone	1	0	3
Anthoxanthum odoratum	Flouve odorante	monocotylédone	1	1	3
Arrhenatherum eliatus	Fromental	monocotylédone	1	3	3
Bellis perennis	Pâquerette	dicotylédone	1	0	3
Bromus hordeaceus	Brome mou	monocotylédone	0	1	1
Cardamine pratensis	Cardamine des prés	dicotylédone	1	0	3
Carum carvi	Cumin des prés	dicotylédone	0	2	1
Centaurea jacea	Centaurée jacée	dicotylédone	1	0	3
Cerastium arvense	Céraiste des champs	dicotylédone	1	0	4
Cynosorus cristatus	Crételle des prés	monocotylédone	1	2	3
Dactylis glomerata	Dactyle aggloméré	monocotylédone	1	5	3
Festuca pratensis	Fétuque des prés	monocotylédone	1	5	3
Festuca rubra	Fétuque rouge	monocotylédone	1	2	3
Geranium sylvaticum	Géranium des bois	dicotylédone	1	0	3
Helictotrichon pubescens	Avoine pubescente	monocotylédone	1	3	3
Heracleum sphondylium	Berce des prés	dicotylédone	1	0	3
Holcus lanatus	Houlque laineuse	monocotylédone	1	2	3
Lathyrus pratensis	Gesse des près	légumineuse	1	0	2
Leontodon hispidus	Liondent changeant	dicotylédone	1	0	3
Leucanthemum vulgare	Grande marguerite	dicotylédone	1	0	3
Lolium multiflorum	Raygrass italien	monocotylédone	0	5	3
Lotus corniculatus	Lotier corniculé	légumineuse	1	3	3
Medicago lupulina	Minette	légumineuse	1	3	1
Phleum pratense	Fléole des prés	monocotylédone	1	5	3
Plantago lanceolata	Plantain lancéolé	dicotylédone	1	2	3
Plantago major	Plantain majeur	dicotylédone	1	0	3
Poa pratensis	Paturin des prés	monocotylédone	1	4	3
Poa trivialis	Paturin commun	monocotylédone	1	4	3
Ranunculus acris	Renoncule âcre	dicotylédone	1	0	3
Ranunculus repens	Renoncule rampante	dicotylédone	1	0	3
Rhinantus angustifolius	Grande rhinante	dicotylédone	0	0	1
Rumex acetosa	Oseille des prés	dicotylédone	1	0	3
Rumex acetosella	Petite oseille	dicotylédone	1	0	3
Stellaria graminea	Stellaire graminée	dicotylédone	1	0	3
Taraxacum officinale	Pissenlit	dicotylédone	1	2	3
Tragopogon pratensis	Salsifis des prés	dicotylédone	0	1	3
Trifolium pratense	Trèfle violet	légumineuse	1	4	3
Trifolium repens	Trèfle blanc	légumineuse	1	4	3
Veronica chamaedrys	Véronique petit chêne	dicotylédone	1	0	2
Veronica serpyllifolia	Véronique à feuilles de serpolet	dicotylédone	1	0	2
Vicia sepium	Vesce des haies	légumineuse	1	3	3

ANNEXE 6. Commentaires des referees et réponse au *Journal of Applied Ecology*

Influence of farming practices on population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris scherman*) in Franche-Comté, France

C. MORILHAT, N. BERNARD, C. BOURNAIS, C. MEYER, C. LAMBOLEY and P. GIRAUDOUX

Here are our responses to the comments and queries of the editor and the 3 referees. All the comments and queries are quoted *in italics*) and followed by the responses.

Editor observations

1. At the moment your manuscript is not sufficiently generic and does not make the applied value of your work explicit.

The wider context and the applied significance of our work have been clarified: page 3, lines 60-69.

First, you need to ensure that the Summary sets the wider context for the work and emphasises its applied significance.

This section has been re-written accordingly: page 2, lines 25-27 and lines 48-55.

Secondly, the management implications should be made clear within the body of the discussion.

The section has been completed accordingly: page 15, lines 408-415. According to your and referee 1's request, the discussion has been synthetized and re-structured. This modification has more clearly stressed on management implications.

Thirdly, I think that the Discussion in particular could be more focused - I would like you to shorten it by around 20%.

This section has been synthetized. The current discussion is 1680 words long (versus 2099 words in the earlier version).

2. Finally, I should like you to look at some recent issues of the Journal of Applied Ecology and add citations to any relevant papers. This helps our authors by drawing

attention to their work, and also adds internal integrity to the Journal's themes. However I would like you to accomplish this whilst cutting back on the total number of references cited to around 50.
We have removed 17 references from the text. We also have replaced three of them with others from recent papers of the Journal of Applied Ecology.

Referees' comments

Referee 1

Comment 1 : *The discussion is too long and could be summarised more clearly. In particular, it would be helpful for the description of local farming practices (lines 324-335) to be placed earlier in the discussion. It is in this section that we discover that autumn grazing = more cutting. This means that factors that cause high max density (aut graz) and least delay (cutting) are linked and that areas managed to produce hay have the least delay and peak higher. This high peak in areas with low grazing is also shown independently by the high density study sites. Thus, the different parts of the study could be combined and summarised much more clearly.*

This section has been synthetized and re-structured.

Comment 2 : *In the summary it describes the study as covering the early increase phase, yet 4 years appears to cover the entire increase phase. Indeed declines can be seen in Figure 2.*

This is now taken into account. We considered *A. terrestris* relative densities from low density to the maximal value in order to obtain a study period which coincided with the increase phase of an *A. terrestris* population cycle. Then, to make the study period clearer for the reader, we replaced "the early stages of the increase phase" with simply "increase phase" in the entire manuscript.

Comment 3 : *On page 7, line 166 it states that parcels were selected where T. europaea was absent yet the T. europaea density was then monitored in these parcels (?)*

This section of the MM has been re-written accordingly: page 7, lines 178-184.

Comment 4 : *On page 7, line 169 'included' should be 'inclusive'*

This has been corrected: page 7, line 183.

Comment 5 : *Page 7, line 178 should be changed to '…. Selected to investigate either grass or soil distrubances'. At present it is difficult to understand the methodology for examination of the high density phase. Similarly table 2 could be made clearer by splitting the rows for 'grazing' from the rows for 'soil work'.*

The sentence has been modified (page 7, line 193) and table 2 (page 23) has been changed accordingly.

Comment 6 : *As the authors themselves point out, a considerable proportion of the variance in A. terrestris dynamics is not accounted for by the variables considered. Consideration of alternative potential factors should be given more prominence in the discussion.*
Complementary information is now added in the revised manuscript (pages 14, lines 386-392).

Referee 2

Comment 1 : *Only a small amount of the variation (< 30%) is explained by the four variables examined. Furthermore, it is uncertain whether the effect of grassland management and control of rodents on A. terrestris population dynamics significantly affect the crop damage. If data on crop yield of the parcels are available it would significantly improve the basis for the recommendations if crop yield was included in the analysis. Otherwise this uncertainty should be highlighted in the manuscript.*

Unfortunately, to date, no scientific studies have assessed the effects of rodents control on crop yield. This is however an important issue which is uneasily addressed due to the long duration of a small mammal cycle and heterogeneous damage and various impacts on farm types. Gross statistics on damage costs generally comes from professionals and the Ministry of Agriculture and are debatable. However, this information on the estimate of financial losses have been included in the revised manuscript (page 3, lines 64-67). They provide indication that grassland management could be cost-effective.

Comment 2 : *Two Arvicola terrestris population variables were analysed (maximum and delay; L 189). However, in 14 out of the 46 parcels examined it is questionable whether a true maximum of the population was obtained, since the so-called maximum was observed at the last data collection incidence in the study period (Fig 2).*

Indeed, some study parcels showed the "maximum" at the last data collection in the study period. We however think that, based on the theoretical duration of an entire cycle (5-6 years, the 4 year-study period coincided with the increase phase of an *A. terrestris* population cycle).

Comment 3 : *Interpretation of Fig 3 and Fig 4 are poorly (and insufficiently) explained in the text. Results will be much more clear to the reader if the authors in short explain how to read the important point of those two figures and thereby simultaneously clarify the basis for their conclusions e.g. :*
In Fig 3 by explaining the :
- meaning of lines pointing in the same vs. opposite direction,

- relationship between the length of the lines and the correlation strength between the bi-plot and the corresponding explanatory variable, etc.

In Fig 4 by explaining e.g. the meaning of :

- the different sizes and colours of the squared symbols,

Difference in size and in colours were 2 modes of representation and were redundant indeed in Figure 4. We have chosen to keep the colour difference of squared symbols.

- the placement o explanatory variables, arrows, broken part of arrows etc.

Following the recommandations of Legendre & Legendre (1998), details have been given in the figure legends: page 25, lines 640-646 and pages 25-26, lines 654-660.

Comment 4 : *I expect that it would improve the information from Fig 3 if samples (parcels) were plotted on the figure as well?*

Figure 3 and the legend have been modified accordingly in the revised manuscript.

Referee 3

Comment 1. *The axes should be labeled in Figure 3.*

We do not understand the query. We are however ready to modify Figure 3 if referee 3 gives us more precision and if the editor thinks it is still useful despite the other changes in figure legends.

ANNEXE 7.

Formulaire mis au point pour le recueil des données pratiques agricoles (Bournais, 2003).

Annexe 5 : Questionnaire pour l'enquête auprès des agriculteurs

Date : **Enquêteur :** **N° :** _____

2003 - Laboratoire de Biologie et Ecophysiologie Univer

Fiche signalétique

1. Nom exploitant ou exploitation

2. Département

3. Commune

4. Lieu dit

5. N° parcelle

6. Surface (en hectare)

Pratiques agricoles

7. Votre parcelle est elle une prairie temporaire (0 à 5 ans voire 0 à 10 ans aprés labour) ?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 9 pour les modalités marquées d'un ' * '*

8. Si oui quelle est l'année de son dernier labour ?

9. Comment qualifiez vous votre parcelle?

○ fauche ○ pâture ○ fauche et pâture

10. Avez-vous une bande enherbée autour de la parcelle de part et d'autre des clôtures?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 12 pour les modalités marquées d'un ' * '*

11. Si oui, effectuez-vous un entretien?

○ fauchage ○ écobuage ○ rien

12. Les parcelles voisines sont-elles des parcelles de :

☐ fauche ☐ pâture ☐ fauche et pâture

☐ céréales ☐ non concerné

Vous pouvez cocher plusieurs cases (3 au maximum).

13. Par rapport au mode d'exploitation de votre parcelle, les parcelles jouxtantes sont-elles en moyenne fauchés:

○ avant ○ à la même date ○ après ○ non concerné

14. Par rapport au mode d'exploitation de votre parcelle, les parcelles jouxtantes sont-elles en moyenne pâturées:

○ avant ○ à la même date ○ après ○ non concerné

Pratiques agricoles - Année 2003 - (jusqu'au mois de juillet)

15. Avez vous fauché cette parcelle ?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 19 pour les modalités marquées d'un ' * '*

16. Si oui combien de fois ?

○ 1 ○ 2

17. Indiquez le(s) rendement(s) (en T Matière Seche/ha) :

18. Indiquez le(s) mois de fauche :

☐ mai ☐ juin ☐ juillet

Vous pouvez cocher plusieurs cases (2 au maximum).

19. Votre parcelle a t-elle été paturée ?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 26 pour les modalités marquées d'un ' * '*

20. Si oui pendant combien de temps (en nbre de jours)?

21. Indiquez le(s) mois de pâture :

☐ avril ☐ mai ☐ juin ☐ juillet

Vous pouvez cocher plusieurs cases.

22. Indiquez la charge en bétail (nbre ugb/ha)

23. Indiquez le mode de pâturage :

○ libre ○ rationné (au fil)

24. Si pâturage, fauchez-vous les refus?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 26 pour les modalités marquées d'un ' * '*

25. Si oui, à quel(s) mois?

26. Votre parcelle a t-elle été labourée ?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 28 pour les modalités marquées d'un ' * '*

27. Si oui à quel mois ?

28. La parcelle a t-elle reçue un semis ?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 31 pour les modalités marquées d'un ' * '*

29. Si oui quel est le type de semis?

☐ céréales
☐ mélanges herbagères avec légumineuses
☐ mélanges hebagères sans légumineuses

Vous pouvez cocher plusieurs cases (2 au maximum).

30. Indiquez le mois de semis :

31. Cette parcelle a t-elle été desherbée?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 35 pour les modalités marquées d'un ' * '*

32. Si oui le désherbage s'est effectué :

○ à la tâche ○ sur toute la parcelle

33. Pour quelle(s) espèce(s) végétale(s) le desherbage était-il destiné?

34. Quel(s) produit(s) avez-vous utilisé?

35. La parcelle a-t-elle été chaulée?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 37 pour les modalités marquées d'un ' * '*

36. Si oui, quelle quantité avez-vous utilisé (kg/ha)?

37. La parcelle a-t-elle été fertilisée?

○ oui¹ ○ non*

*Aller à la question 48 pour les modalités marquées d'un ' * '*
Aller à la question 38 pour les modalités marquées d'un ' ¹ '

38. Si oui, avec quel(s) type(s) de fertilisant(s)?

○ organique* ○ minéral¹ ○ les deux

*Aller à la question 39 pour les modalités marquées d'un ' * '*
Aller à la question 45 pour les modalités marquées d'un ' ¹ '

39. Quelle est la quantité de fumier épandue (T/ha)?

40. Si concerné, quel est le type de fumier (espèce(s) animale(s) concernée(s), compostage)?

41. Quelle est la quantité de lisier épandue (T ou m3/ha)?

42. Si concerné, quel est le type de lisier (espèce(s) animale(s) concernée(s)?

43. Quelle est la quantité de purin épandue (T ou m3/ha)?

44. Si concerné, quel est le type de purin (espèce(s) animales concernée(s), dilution avec eau)

45. quelle est la quantité d'azote épandue (UN/ha)?

46. Quelle est la quantité de phosphore épandue (UP/ha)?

47. Quelle est la quantité de potassium épandue (UK/ha)?

48. Avez-vous traité la parcelle à la bromadiolone?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 51 pour les modalités marquées d'un ' * '*

49. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

50. A quel(s) mois?

51. Avez-vous traité la parcelle au pH3?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 54 pour les modalités marquées d'un ' * '*

52. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

53. A quel(s) mois?

54. Avez-vous fait du piègeage?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 59 pour les modalités marquées d'un ' * '*

55. Si oui, combien de fois êtes vous intervenu dans l'année?

56. A quel(s) mois?

57. Combien de temps passez vous par intervention (en heures)?

58. Utilisation des questions précédentes pour définir type piégage :
○ faible (1 fois par saison de piégage)
○ moyen (2 fois par saison de piégage)
○ intensif (+ de 2 fois par saison)

Pratiques agricoles - Année 2002 -

59. Avez vous fauché cette parcelle ?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 63 pour les modalités marquées d'un ' * '*

60. Si oui combien de fois ?
○ 1 ○ 2 ○ 3 ○ 4

61. Indiquez le(s) rendement(s) (en T Matière Seche/ha) :

62. Indiquez le(s) mois de fauche :
☐ mai ☐ juin ☐ juillet ☐ août
☐ septembre ☐ octobre
Vous pouvez cocher plusieurs cases (4 au maximum).

63. Votre parcelle a t-elle été paturée ?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 70 pour les modalités marquées d'un ' * '*

64. Si oui pendant combien de temps (en nbre de jours)?

65. Indiquez le(s) mois de pâture :
☐ avril ☐ mai ☐ juin ☐ juillet
☐ août ☐ septembre ☐ octobre ☐ novembre
Vous pouvez cocher plusieurs cases.

66. indiquez la charge en bétail ugb/ha

67. Indiquez le mode de pâturage :
○ libre ○ rationné

68. Si pâturage fauchez-vous les refus?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 70 pour les modalités marquées d'un ' * '*

69. Si oui, à quel(s) mois?

70. Votre parcelle a t-elle été labourée ?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 72 pour les modalités marquées d'un ' * '*

71. Si oui à quel mois ?

72. La parcelle a t-elle reçue un semis ?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 75 pour les modalités marquées d'un ' * '*

73. Si oui quel est le type de semis?
☐ céréales
☐ mélanges herbagères avec légumineuses
☐ mélanges hebagères sans légumineuses
Vous pouvez cocher plusieurs cases (2 au maximum).

74. Indiquez le mois de semis :

75. Cette parcelle a t-elle été desherbée?
○ oui ○ non*
*Aller à la question 79 pour les modalités marquées d'un ' * '*

76. Si oui le désherbage s'est effectué :
○ à la tâche ○ sur toute la parcelle

77. Pour quelle(s) espèce(s) végétale(s) le desherbage était-il destiné?

78. Quel(s) produit(s) avez-vous utilisé?

79. La parcelle a-t-elle été chaulée?
○ oui* ○ non
*Aller à la question 81 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

80. Si oui, quelle quantité avez-vous utilisé (kg/ha)?

81. La parcelle a-t-elle été fertilisée?

○ oui* ○ non

Aller à la question 92 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

82. Si oui, avec quel(s) type(s) de fertilisant(s)?

○ organique* ○ minéral' ○ les deux

Aller à la question 83 pour les modalités marquées d'un ' '*
Aller à la question 89 pour les modalités marquées d'un ' ' '

83. Quelle est la quantité de fumier épandue (T/ha)?

84. Si concerné, quel est le type de fumier (espèce(s) animale(s) concernée(s), compostage)?

85. Quelle est la quantité de lisier épandue (T ou m3/ha)?

86. Si concerné, quel est le type de lisier (espèce(s) animale(s) concernée(s)?

87. Quelle est la quantité de purin épandue (t ou m3/ha)?

88. Si concerné, quel est le type de purin (espèce(s) animales concernée(s), dilution avec eau)

89. quelle est la quantité d'azote épandue (UN/ha)?

90. Quelle est la quantité de phosphore épandue (UP/ha)?

91. Quelle est la quantité de potassium épandue (UK/ha)?

92. Avez-vous traité la parcelle à la bromadiolone?

○ oui* ○ non

Aller à la question 95 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

93. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

94. A quel(s) mois?

95. Avez-vous traité la parcelle au pH3?

○ oui* ○ non

Aller à la question 98 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

96. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

97. A quel(s) mois?

98. Avez-vous fait du piègeage?

○ oui* ○ non

Aller à la question 103 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

99. Si oui, combien de fois êtes vous intervenu dans l'année?

100. A quel(s) mois?

101. Combien de temps passez vous par intervention (en heures)?

102. Utilisation des questions précédentes pour définir type piégage :

○ faible (1 fois par saison de piégage)
○ moyen (2 fois par saison de piégage)
○ intensif (+ de 2 fois par saison)

Pratiques agricoles - Année 2001 -

103. Avez vous fauché cette parcelle ?

○ oui* ○ non

Aller à la question 107 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

104. Si oui combien de fois ?

○ 1 ○ 2 ○ 3 ○ 4

105. Indiquez le(s) rendement(s) (en T Matière Seche/ha) :

106. Indiquez le(s) mois de fauche :

☐ mai ☐ juin ☐ juillet ☐ août
☐ septembre ☐ octobre

Vous pouvez cocher plusieurs cases (4 au maximum).

107. Votre parcelle a t-elle été paturée ?

○ oui* ○ non

Aller à la question 114 sauf pour les modalités marquées d'un ' '*

108. Si oui pendant combien de temps (en nbre de jours)?

109. Indiquez le(s) mois de pâture :

☐ avril ☐ mai ☐ juin ☐ juillet
☐ août ☐ septembre ☐ octobre ☐ novembre

Vous pouvez cocher plusieurs cases.

110. indiquez la charge en bétail ugb/ha

111. Indiquez le mode de pâturage :

○ libre ○ rationné

112. Si pâturage fauchez-vous les refus?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 114 pour les modalités marquées d'un ' * '*

113. Si oui, à quel(s) mois?

114. Votre parcelle a t-elle été labourée ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 116 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

115. Si oui à quel mois ?

116. La parcelle a t-elle reçue un semis ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 119 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

117. Si oui quel est le type de semis?

☐ céréales
☐ mélanges herbagères avec légumineuses
☐ mélanges hebagères sans légumineuses

Vous pouvez cocher plusieurs cases (2 au maximum).

118. Indiquez le mois de semis :

119. Cette parcelle a t-elle été desherbée?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 123 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

120. Si oui le désherbage s'est effectué :

○ à la tâche ○ sur toute la parcelle

121. Pour quelle(s) espèce(s) végétale(s) le desherbage était-il destiné?

122. Quel(s) produit(s) avez-vous utilisé?

123. La parcelle a-t-elle été chaulée?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 125 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

124. Si oui, quelle quantité avez-vous utilisé (kg/ha)?

125. La parcelle a-t-elle été fertilisée?

○ oui*[1] ○ non

*Aller à la question 136 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*
Aller à la question 126 pour les modalités marquées d'un ' ! '

126. Si oui, avec quel(s) type(s) de fertilisant(s)?

○ organique* ○ minéral[1] ○ les deux

*Aller à la question 127 pour les modalités marquées d'un ' * '*
Aller à la question 133 pour les modalités marquées d'un ' ! '

127. Quelle est la quantité de fumier épandue (T/ha)?

128. Si concerné, quel est le type de fumier (espèce(s) animale(s) concernée(s), compostage)?

129. Quelle est la quantité de lisier épandue (T ou m3/ha)?

130. Si concerné, quel est le type de lisier (espèce(s) animale(s) concernée(s)?

131. Quelle est la quantité de purin épandue (T ou m3/ha)?

132. Si concerné, quel est le type de purin (espèce(s) animales concernée(s), dilution avec eau)

133. quelle est la quantité d'azote épandue (UN/ha)?

134. Quelle est la quantité de phosphore épandue (UP/ha)?

135. Quelle est la quantité de potassium épandue (UK/ha)?

136. Avez-vous traité la parcelle à la bromadiolone?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 139 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

137. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

138. A quel(s) mois?

139. Avez-vous traité la parcelle au pH3?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 142 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

140. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)
○ une partie de la parcelle (à la tâche)

141. A quel(s) mois?

142. Avez-vous fait du piègeage?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 147 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

143. Si oui, combien de fois êtes vous intervenu dans l'année?

144. A quel(s) mois?

145. Combien de temps passez vous par intervention (en heures)?

146. Utilisation des questions précédentes pour définir type piégage :

○ faible (1 fois par saison de piégage)
○ moyen (2 fois par saison de piégage)
○ intensif (+ de 2 fois par saison)

Pratiques agricoles - Année 2000 -

147. Avez vous fauché cette parcelle ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 151 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

148. Si oui combien de fois ?

○ 1 ○ 2 ○ 3 ○ 4

149. Indiquez le(s) rendement(s) (en T Matière Seche/ha) :

150. Indiquez le(s) mois de fauche :

☐ mai ☐ juin ☐ juillet ☐ août
☐ septembre ☐ octobre

Vous pouvez cocher plusieurs cases (4 au maximum).

151. Votre parcelle a t-elle été paturée ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 158 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

152. Si oui pendant combien de temps (en nbre de jours)?

153. Indiquez le(s) mois de pâture :

☐ avril ☐ mai ☐ juin ☐ juillet
☐ août ☐ septembre ☐ octobre ☐ novembre

Vous pouvez cocher plusieurs cases.

154. indiquez la charge en bétail ugb/ha

155. Indiquez le mode de pâturage :

○ libre ○ rationné

156. Si pâturage fauchez-vous les refus?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 158 pour les modalités marquées d'un ' * '*

157. Si oui, à quel(s) mois?

158. Votre parcelle a t-elle été labourée ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 160 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

159. Si oui à quel mois ?

160. La parcelle a t-elle reçue un semis ?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 163 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

161. Si oui quel est le type de semis?

☐ céréales
☐ mélanges herbagères avec légumineuses
☐ mélanges hebagères sans légumineuses

Vous pouvez cocher plusieurs cases (2 au maximum).

162. Indiquez le mois de semis :

163. Cette parcelle a t-elle été desherbée?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 167 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

164. Si oui le désherbage s'est effectué :

○ à la tâche ○ sur toute la parcelle

165. Pour quelle(s) espèce(s) végétale(s) le desherbage était-il destiné?

166. Quel(s) produit(s) avez-vous utilisé?

167. La parcelle a-t-elle été chaulée?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 169 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

168. Si oui, quelle quantité avez-vous utilisé (kg/ha)?

169. La parcelle a-t-elle été fertilisée?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 180 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

170. Si oui, avec quel(s) type(s) de fertilisant(s)?

○ organique ○ minéral* ○ les deux

*Aller à la question 177 pour les modalités marquées d'un ' * '*

171. Quelle est la quantité de fumier épandue (T/ha)?

172. Si concerné, quel est le type de fumier (espèce(s) animale(s) concernée(s), compostage)?

173. Quelle est la quantité de lisier épandue (T ou m3/ha)?

174. Si concerné, quel est le type de lisier (espèce(s) animale(s) concernée(s)?

175. quelle quantité de purin épandue (t ou m3/ha)?

176. Si concerné, quel est le type de purin (espèce(s) animales concernée(s), dilution avec eau)

177. quelle est la quantité d'azote épandue (UN/ha)?

178. Quelle est la quantité de phosphore épandue (UP/ha)?

179. Quelle est la quantité de potassium épandue (UK/ha)?

180. Avez-vous traité la parcelle à la bromadiolone?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 183 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

181. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)

○ une partie de la parcelle (à la tâche)

182. A quel(s) mois?

183. Avez-vous traité la parcelle au pH3?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 186 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

184. Si oui, le traitement a-t-il été fait sur:

○ la parcelle entière (en plein)

○ une partie de la parcelle (à la tâche)

185. A quel(s) mois?

186. Avez-vous fait du piègeage?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 191 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

187. Si oui, combien de fois êtes vous intervenu dans l'année?

188. A quel(s) mois?

189. Combien de temps passez vous par intervention (en heures)?

190. Utilisation des questions précédentes pour définir type piégage :

○ faible (1 fois par saison de piégage)

○ moyen (2 fois par saison de piégage)

○ intensif (+ de 2 fois par saison)

Caractéristiques de l'exploitation

191. Quel est le type d'activité de l'exploitation?

☐ production laitière ☐ production allaitante
☐ production céréalière ☐ autres

Vous pouvez cocher plusieurs cases (3 au maximum).

192. Quel est le cheptel de l'exploitation (en nombre VL/an et/ou UGB/an)?

193. Si concerné, quel est le quotat laitier (en litres)?

194. Surface agricole utile (en ha)?

195. Surface toujours en herbe (en ha)?

196. Prairie temporaire (0 à 10 ans)(en ha)?

197. Céréales (en ha)?

198. Effectuez-vous une rotation culturale?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 200 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

199. Si oui, de quel type?

200. Combien de personnes travaillent sur l'exploitation?

201. Quel est le statut juridique de l'exploitation?

○ GAEC ○ EARL ○ SARL
○ individuelle ○ autres

202. Quel âge avez-vous?

Perception des nuisances

203. Les pullulations vous posent elles des problèmes?

○ oui ○ non*

*Aller à la question 205 pour les modalités marquées d'un ' * '*

204. Si oui, lesquels?

☐ qualité fourrage ☐ quantité fourrage
☐ détérioration prairie ☐ usure mécanique
☐ autres (à préciser)

Vous pouvez cocher plusieurs cases.
Aller à la question 206 dans tous les cas

205. Si non, pourquoi?

206. Les pullulations vous ont elles conduit à des changements dans la conduite de votre exploitation?

○ oui* ○ non

*Aller à la question 208 sauf pour les modalités marquées d'un ' * '*

207. Si oui lesquels ?

☐ assolement ☐ déclaration PAC
☐ bâtiment ☐ stockage
☐ location de terres ☐ transhumance
☐ ventes de bêtes ☐ lutte spécifique
☐ achat foin ☐ autre (à préciser)

Vous pouvez cocher plusieurs cases.

208. Faites vous appel à des méthodes de lutte alternative (autre que chimique ou piégage)?

☐ perchoir ☐ labour ☐ plantation haies
☐ autre (à préciser) ☐ non

Vous pouvez cocher plusieurs cases (3 au maximum).

209. Considérez vous le campagnol comme un animal utile ?

○ oui ○ non

210. Lorsque vous luttez, recherchez vous?

○ une disparition à court et long terme du campagnol et/ou de la taupe
○ un niveau de présence n'altérant pas la quantité et/ou la quaité de la récolte

211. Seriez vous prêt à faire de la surveillance du campagnol sur vos parcelles (diagonale, transect, méthode visuelle)?

○ oui ○ non

212. Pourquoi?

213. Quelles connaissances nouvelles pourraient vous aider dans cette lutte?

214. Données pâturage ugb/ha/jour 2003

215. données pâturage ugb/ha/jour 2002

216. données pâturage ugb/ha/jour 2001

217. données pâturage ugb/ha/jour 2000

RÉSUMÉ

Morilhat C. - Influence du système sol – végétation - pratiques agricoles des prairies franc-comtoises sur la dynamique de population de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* Shaw, 1801) – 2005.

Les petits mammifères constituent les vertébrés responsables des dégâts les plus importants pour l'agriculture de l'Europe centrale. Dans les prairies de moyenne montagne, les populations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris sherman*) sont à l'origine de pullulations cycliques conséquentes depuis les années 70. En France, une des explications est que l'intensification de l'agriculture a conduit à l'ouverture des milieux agricoles et à la conversion de la majorité des terres en prairies toujours en herbe. Actuellement, le rôle de la structure et de la composition du paysage est établi aux échelles régionale et sectorielle mais on ne connaît pas le rôle des caractéristiques édaphiques des prairies sur les populations de *A. terrestris* à l'échelle parcellaire. L'objectif de ce travail de thèse était de déterminer, à l'échelle parcellaire, le rôle de la végétation des prairies, en relation avec le sol et le mode de conduite agricole, sur la dynamique des populations de *A. terrestris*.

Dans des parcelles agricoles situées en Franche-Comté, différentes phases d'un cycle de population de *A. terrestris* ont été étudiées de 2001 à 2004 : basse densité, croissance, haute densité. Dans chaque parcelle d'étude, le suivi des populations de *A. terrestris* a été effectué par une méthode indiciaire d'estimation des densités relatives. Les populations de taupe (*Talpa europaea*) et de campagnol des champs (*Microtus arvalis*) ont également été prises en compte, en raison de leurs interactions possibles avec *A. terrestris*. Dans chaque parcelle, la végétation a été étudiée par ses caractéristiques structurelles (mesures de hauteur – compacité du couvert végétal) et fonctionnelles (fréquences des traits d'histoire de vie des espèces végétales). Les propriétés du sol ont été évaluées par les caractéristiques morphologiques (profondeur, texture, structure) et physico-chimiques (matière organique, pH, hydromorphie). Les données de pratiques agricoles (fauche, pâture, fertilisation, labour) ont été recueillies par le biais d'enquêtes auprès des exploitants agricoles des parcelles d'étude.

Les principaux résultats montrent que les dynamiques de croissance des populations de *A. terrestris* sont favorisées par un régime agricole de production intensif, impliquant de nombreuses fauches et une forte fertilisation. Ce régime engendre une végétation à croissance rapide, caractérisée par une faible diversité spécifique et une forte valeur pastorale. Ponctuellement, en phase de haute densité, les populations de *A. terrestris* sont favorisées par un couvert végétal homogène, haut et dense et défavorisées par des pratiques telles que pâturage intensif et travail du sol. Le mode d'exploitation agricole influencerait les populations de *A. terrestris* en agissant sur la qualité et la disponibilité de la ressource nutritive végétale et sur la structure de l'habitat sol plante. De plus, à mode de conduite agricole constant, les caractéristiques pédologiques ne semblent pas exercer d'influence. Des résultats complémentaires indiquent que l'intensité de la colonisation des parcelles par *A. terrestris* est favorisée par les populations de *T. europaea* en phase de basse densité.

En conclusion, notre étude montre qu'un seul facteur explicatif n'est pas suffisant mais que c'est bien la configuration d'un ensemble de variables qui explique la dynamique de populations de *A. terrestris* à l'échelle parcellaire. La prise en compte de cette régulation multifactorielle dans les programmes de contrôle des populations de *A. terrestris* pourra en améliorer l'efficacité à long terme. Des expérimentations à l'interface entre les domaines de la recherche et de l'application sont nécessaires pour parvenir à un compromis acceptable entre préconisation de pratiques agricoles défavorables aux pullulations de *A. terrestris*, remplissage des cahiers des charges des productions d'AOC et respect de l'environnement.

Mots-clefs : dynamique de population, micromammifères, animaux fouisseurs, *Arvicola. terrestris*, *Talpa europaea*, *Microtus arvalis*, écologie du paysage, écosystèmes tempérés, agrosystèmes, prairie, sol, végétation, pratiques agricoles, régulation « bottom-up »

ABSTRACT

Morilhat C. – Influence of "soil-vegetation-farming practices" system on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris sherman*) in Franche-Comté, France.

Small mammals are the most important vertebrate pests in Central European agriculture. In French mid-altitude mountains, cyclic outbreaks of *Arvicola terrestris* populations have caused dramatic grassland damage since the 1970s. One possible explanation is that intensive agriculture has created homogeneous grassland ecosystems with a high risk of outbreaks. While the role of the landscape structure on *A. terrestris* outbreaks has been identified on a large scale, little is known about the quantitative effects of grassland management on a local scale. We aimed to investigate the impact, on a parcel scale, of soil, vegetation and farming practices on the *A. terrestris* population dynamics.

We examined different phases of an *A. terrestris* population cycle in agricultural parcels : low density, increase and high density. For each parcel, relative densities of *A. terrestris* were estimated by an index method. *Talpa europaea* and *Microtus arvalis* populations were also taken into account, because of their possible interactions with *A. terrestris*. Farmers were interviewed about their land-use practices related to fertilisation, mowing, soil work and grazing. We studied structural and functional characteristics of the vegetation (height-compactness, plant traits) and morphological and physico-chemical characteristics of the soil (depth, texture, structure, organic matter, pH, hydromorphy).

The principal results showed that intensive farming practices, such as organic fertilisation and mowing, stimulated an early and more rapid growth of the *A. terrestris* populations. This agricultural mode generated a vegetation characterized by a low specific diversity, a strong pastoral value and a homogeneous and dense cover. In contrast, disturbances such as grazing and soil work were unfavourable to the abundance level of the *A. terrestris* population at the high density phase. However, no effect of the soil could be shown. Grassland management practices could influence *A. terrestris* populations while acting on food supply and plant shelter. Complementary results indicate that the *A. terrestris* populations reached higher abundance levels during increase phase in the parcels where the relative densities of *T. europaea* were initially higher.

In conclusion, our study shows that only one explanatory factor is not sufficient but a configuration of many variables explains the population dynamics of *A. terrestris* on parcel scale. These findings can aid farmers and pest-control professionals in making management decisions for a long-term cost-effective control of rodents. More technical research is now needed to ensure economically acceptable compatibility between renewed practices, quality control on the entire chain of cheese production and the ecological framework provided with the results of this study.

Key-words: population dynamic, small mammal, fossorial animal, *Arvicola terrestris*, *Talpa europaea*, *Microtus arvalis*, temperate ecosystems, agrosystems, meadow, soil, vegetation, farming practices, bottom-up regulation, landscape ecology.