

Hétérogénéité du paysage et diffusion des pullulations de campagnols terrestres

K. Berthier¹, J.-C. Foltête², P. Giraudoux³

Certaines populations de campagnol terrestre connaissent des variations cycliques de leurs effectifs. La désynchronisation dans l'espace de ces fluctuations peut conduire à l'émergence de "vagues voyageuses" d'abondance. L'hétérogénéité paysagère (qualité d'habitat et obstacles à la dispersion) est l'hypothèse la plus probable pour expliquer ce phénomène.

RÉSUMÉ

Dans le massif du Jura, l'analyse de données d'abondance du campagnol terrestre, collectées depuis 1989 dans les communes du Doubs, a révélé l'existence d'une vague d'abondance se propageant à la vitesse de 7 km/an le long d'un axe orienté nord-ouest / sud-est, perpendiculairement à l'un des obstacles majeurs à la dispersion. A une échelle plus locale, la vague est freinée par la présence de haies et de massifs boisés, milieux défavorables aux campagnols.

SUMMARY

The effect of landscape heterogeneity on the spread of water vole outbreaks

In cyclic populations, fluctuations in abundance may be spatially asynchronous. This asynchrony can lead to the emergence of complex patterns, such as travelling waves. At present, landscape heterogeneity (driven by factors such as habitat quality and physical dispersal limitations) is often considered to be instrumental in generating travelling waves. In this study, 15 years of town-level abundance data obtained from cyclic water vole populations in the Jura mountain range in France (Doubs Department) were analysed. The results of this analysis suggest the presence of a wave that is moving at a speed of 7.4 km/year and at a perpendicular angle to one of the major physical obstacles to vole dispersal. At the local scale, the wave's propagation is slowed by the presence of habitat that is unfavourable to water voles, such as hedgerow networks and forested areas.

De nombreuses populations naturelles présentent d'importantes variations de leurs effectifs pouvant parfois conduire à de véritables phénomènes de pullulations (KREBS, 2013). Lorsque les fluctuations d'abondance s'effectuent de manière pluriannuelle et périodique, on parle de populations cycliques (STENSETH, 1999). De nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer ces variations cycliques d'abondance, dont : les relations trophiques (proie - prédateur, hôte - pathogène, plante - herbivore) et les facteurs intrinsèques aux

populations (génétique, effet maternel, sénescence) (BOONSTRA *et al.*, 1998 ; TURCHIN, 2003). Bien que la dynamique temporelle des populations cycliques soit étudiée depuis le début des années 1900, avec notamment les travaux pionniers d'ELTON (1924) sur le lynx, les causes exactes des cycles restent méconnues pour beaucoup d'espèces. Il n'en reste pas moins qu'un consensus est établi sur le fait que la cyclicité ne peut s'établir que si un phénomène retardé dépendant de la densité des campagnols est impliqué, comme peuvent

AUTEURS

1 : INRA, UR Pathologie Végétale, Domaine Saint-Maurice, BP 94, F-84143 Montfavet cedex ; karine.berthier@avignon.inra.fr

2 : Laboratoire Théma - UMR 6049 CNRS, 32, rue Mégevand, F-25030 Besançon cedex

3 : Département Chrono-environnement UMR UFC/CNRS/INRA, Université de Franche-Comté et Institut Universitaire de France, Besançon

MOTS CLÉS : *Arvicola terrestris*, Auvergne, campagnol terrestre, dégât, déprédateur, Doubs, Franche-Comté, hétérogénéité spatiale, Jura, lutte raisonnée, modélisation, moyenne montagne, paysage, prairie, prairie permanente, répartition spatiale, système fourrager, variations interannuelles.

KEY-WORDS : *Arvicola terrestris*, Auvergne, damage, depredator, Doubs, forage system, Franche-Comté, grassland, integrated control, inter-annual variations, Jura, landscape, medium highland, modelling, permanent pasture, spatial distribution, spatial heterogeneity, water vole.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Berthier K., Foltête J.-C., Giraudoux P. (2014) : "Hétérogénéité du paysage et diffusion des pullulations de campagnols terrestres", *Fourrages*, 220, 319-326.

l'être par exemple les variations d'abondance des prédateurs ou des maladies, ou de sensibilité des campagnols aux stress, en fonction des variations de densités de campagnols (voir figure 3, TRUCHETET et COUVAL, 2014, ce numéro).

Plus récemment, et sans doute du fait de son importance en termes de gestion des populations et/ou d'anticipation des dégâts, **la composante spatiale des fluctuations d'abondance** est elle aussi devenue un enjeu majeur des études sur les populations cycliques. En effet, sur un territoire donné, les populations peuvent être plus ou moins synchronisées dans leurs fluctuations d'abondance. Certaines populations fluctuent en parfaite synchronie sur des milliers de km² (par ex. le lynx canadien, ELTON, 1924 ; LINDSTRÖM *et al.*, 2001) alors que pour d'autres les fluctuations temporelles s'effectuent avec un décalage spatial dans la phase du cycle, *i.e.* une **désynchronisation**. De nombreux travaux théoriques ont montré que cette désynchronisation peut se produire de façon organisée et ainsi **générer des patrons spatio-temporels de synchronie** relativement complexes **comme les « vagues voyageuses d'abondance »** (SHERRATT et SMITH, 2008). Il est aujourd'hui établi que ces vagues sont plus qu'une curiosité mathématique issue des modèles théoriques. Elles ont ainsi été décrites pour des populations cycliques de rongeurs, d'oiseaux, d'insectes ainsi que pour les pathogènes responsables, chez l'homme, de la dengue et de la rougeole (GIRAUDOUX *et al.*, 1997 ; LAMBIN *et al.*, 1998 ; MOSS *et al.*, 2000 ; MCKINNON *et al.*, 2001 ; GRENFELL *et al.*, 2001 ; BJØRNSTAD *et al.*, 2002 ; JOHNSON *et al.*, 2004 ; CUMMINGS *et al.*, 2004 ; TENOW *et al.*, 2013 ; BERTHIER *et al.*, 2014). La particularité de ces vagues d'abondance est d'émerger en l'absence de propagation nette des individus impliqués dans la dynamique cyclique. En d'autres termes, les pullulations diffusent dans l'espace sans que l'on puisse observer de déplacement en masse des animaux sur la même distance.

Des travaux théoriques récents ont permis de mettre en exergue **l'hétérogénéité paysagère** comme **un processus clé** pour l'émergence des vagues voyageuses d'abondance. **Deux grands types d'hétérogénéité** peuvent être distingués : **la présence d'obstacles physiques à la dispersion** (SHERRATT *et al.*, 2002, 2003) ou **l'existence de gradients dans la qualité de l'habitat** (JOHNSON *et al.*, 2004, 2006). Dans le premier cas, les vagues émergent à partir d'éléments paysagers de grande taille agissant comme des obstacles absorbants (les individus qui rencontrent ces obstacles disparaissent du système). Ces vagues diffusent alors perpendiculairement à ces obstacles. Dans le deuxième cas, les vagues émergent aux niveaux d'épicentres, correspondant à un habitat très favorable et très connecté où les populations augmentent en densité rapidement, puis, elles diffusent vers les zones adjacentes de qualité et de connectivité moindres.

Il apparaît évident ici que, quelle que soit la cause des cycles (prédateurs, pathogènes, *etc.*), les interactions entre la matrice paysagère et les processus démographiques intrinsèques aux populations, tels que le taux de

croissance et la dispersion, vont fortement dicter la dynamique spatiale des populations. Par conséquent, pour comprendre les phénomènes cycliques de pullulation de populations, il est nécessaire de décrire leur dynamique spatiale et de **déterminer quels sont les éléments paysagers favorisant, ou limitant, l'émergence et la diffusion des fortes densités**. Cette compréhension est un pré-requis à la mise en place de stratégies efficaces de gestion tant des populations que du paysage et des pratiques agricoles.

1. Dynamique de pullulation d'*A. terrestris* dans le massif du Jura : état des connaissances

Dans le massif du Jura, en France et en Suisse, la dynamique cyclique des populations de campagnols terrestres est caractérisée par une **période de 5 à 8 ans** (SAUCY, 1994 ; GIRAUDOUX *et al.*, 1997 ; BERTHIER *et al.*, 2014). Au cours d'un cycle, les densités des populations peuvent varier de moins d'un individu à l'hectare, en phase de faible densité, à plus de 500 individus à l'hectare lors des pics de pullulations.

Plusieurs études, dans le massif du Jura mais aussi en Auvergne, ont permis de mettre en évidence des relations entre les pullulations, les types de paysage et les pratiques agricoles (GIRAUDOUX *et al.*, 1997 ; FICHET-CALVET *et al.*, 2000). Dans les paysages hétérogènes où se mêlent cultures, prairies, haies et bosquets, on trouve des populations de campagnols stables en densité relativement faible. *A contrario*, les milieux très ouverts (dépourvus de haies, de bosquets ou de massifs forestiers) à forte dominante de prairies permanentes favorisent l'émergence de cycles de pullulations de fortes amplitudes (DUHAMEL *et al.*, 2000 ; MORILHAT *et al.*, 2008). Dans le massif du Jura, à la résolution communale et sur l'étendue d'un canton, **le risque de pullulation devient maximal quand le rapport surface toujours en herbe sur surface agricole utilisée dépasse 85 %** (GIRAUDOUX *et al.*, 1997). **Les pratiques agricoles ont aussi une influence** sur la dynamique de colonisation à l'échelle de la parcelle en facilitant, ou non, le développement des colonies de campagnols terrestres. MORILHAT *et al.* (2007) ont mis en évidence qu'un régime de production herbagère intensif favorise la croissance des populations de campagnols ; **le seuil atteint en phase de haute densité est d'autant plus élevé que les perturbations du sol** (piétinement dû au pâturage, travail du sol...) **sont faibles**. L'entrée en phase de **croissance des populations** est également **d'autant plus rapide que la prairie est productive et que la hauteur d'herbe est importante**, celle-ci assurant à la fois une ressource alimentaire et une protection contre les prédateurs. En Franche-Comté et en Auvergne, les zones de fauche apparaissent aussi favorables au développement des populations de campagnols alors qu'un maillage de pâtures intensives interrompant la continuité du milieu favorable semble limiter le risque de pullulation. Enfin, l'existence de réseaux de galeries de

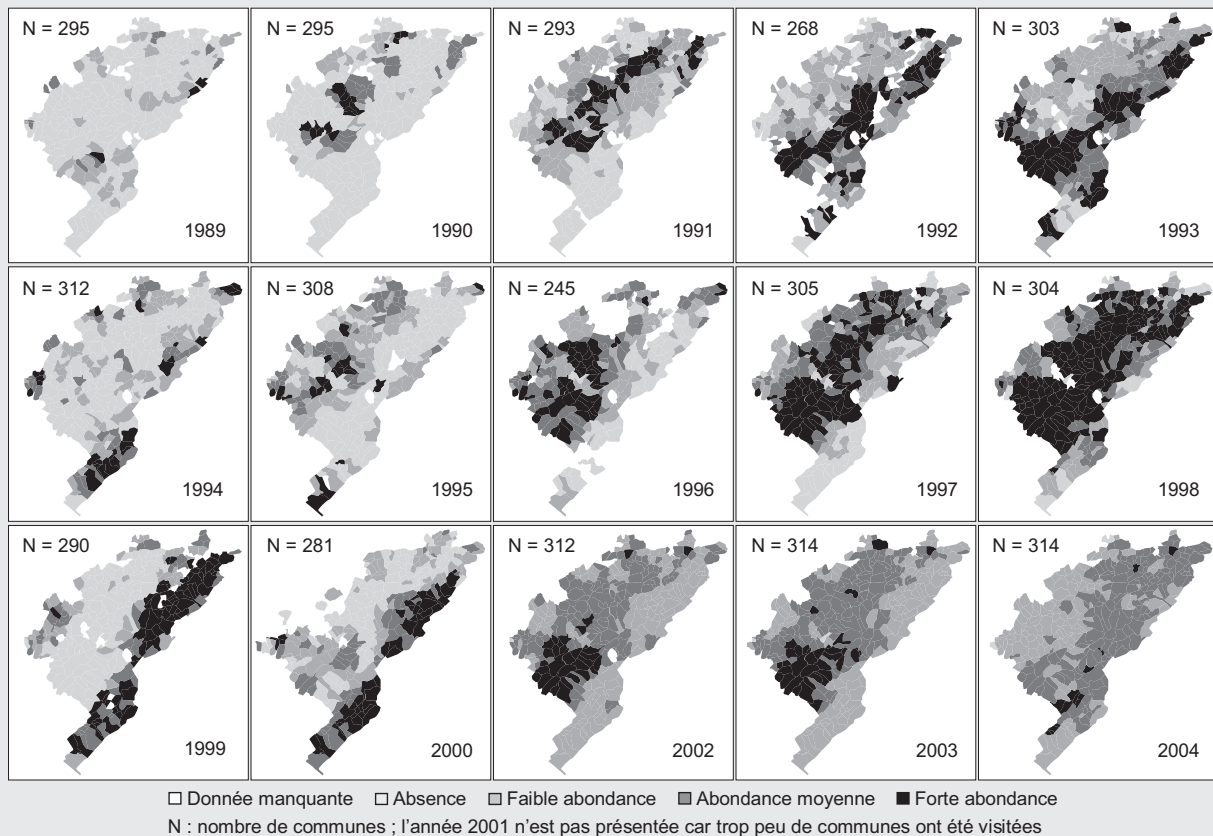


FIGURE 1 : Evolution de l'abondance des populations de campagnols terrestres dans les communes du Doubs entre 1989 and 2004 (Fredon).

FIGURE 1 : Changes in water vole population abundance across different towns in the Doubs between 1989 and 2004 (Fredon).

taupe d'Europe, *Talpa europea*, est un élément potentialisateur de la vitesse de colonisation de la parcelle par le campagnol terrestre (DELATTRE *et al.*, 2006).

En Franche-Comté, la **réalisation de suivis spatio-temporels de l'abondance des populations** de campagnols terrestres a permis d'étudier les modalités de diffusion des pullulations et de mettre en évidence l'importance de l'hétérogénéité paysagère dans cette propagation. A l'échelle régionale, et plus particulièrement dans le département du Doubs, ce type de suivi a été initié en 1989 par la FREDON (Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles) de Franche-Comté dans le but d'émettre des avertissements agricoles sur les risques de pullulation à l'échelle communale.

Ce suivi était basé sur une méthode, dite par score, qui consiste à **évaluer l'abondance des tumuli dans les prairies présentes sur le territoire communal**. Les observateurs parcourent ainsi la commune, aléatoirement et le plus exhaustivement possible, et affectent un score en fonction de la répartition et de l'importance de la surface couverte par les tumuli (DELATTRE et GIRAUDOUX, 2009, chapitre 19). Cette méthode fournit une information semi-quantitative suffisante pour caractériser et comparer les fluctuations temporelles d'abondance dans les différentes communes (figure 1). L'analyse cartographique des données d'abondance collectées par la FREDON

entre 1989 et 1994, soit un cycle de pullulation, suggéreraient que **les pullulations démarraient au niveau de foyers alignés le long d'un axe sud-ouest / nord-est** situé sur le premier plateau du Jura. A partir de ces épicentres, les pullulations **semblaient diffuser sous la forme d'une vague à une vitesse supérieure à 10 km/an** et sur une surface de plus de 2 500 km². Dans la même étude, une description précise des foyers de démarrage a révélé qu'ils correspondaient à des communes caractérisées par une forte proportion de prairies permanentes continues (GIRAUDOUX *et al.*, 1997). Par ailleurs, des travaux menés à l'échelle cantonale ont montré que **les haies et les lisières forestières constituent un frein important à la propagation des pullulations**. Ce ralentissement de la diffusion pourrait s'expliquer par une plus forte pression de prédation exercée sur le campagnol terrestre aux abords des structures arborées qui facilitent le déplacement des prédateurs généralistes (FOLTÈTE *et al.*, 2005, 2008).

2. Nouvelles approches

Les données et les connaissances acquises depuis plus de 30 ans sur le « système campagnol terrestre » dans le massif du Jura permettent aujourd'hui de mettre en œuvre de nouvelles méthodes d'analyse et d'évaluer la

pertinence des hypothèses théoriques quant au rôle de l'hétérogénéité paysagère dans la diffusion des pullulations à l'échelle régionale.

■ Analyse de la synchronie spatiale des fluctuations d'abondance

Entre 1984 et 2004, la FREDON a estimé l'abondance des populations d'*A. terrestris* dans 314 communes du Doubs (figure 1). Ces estimations semi-quantitatives distinguent **trois classes d'abondance** : 0 : pas de colonies de campagnols dans les prairies, 1 : quelques colonies isolées, 2 : des colonies présentes dans la plupart des prairies sur le domaine communal et 3 : de nombreuses colonies présentes et des dégâts importants sur les prairies. Ces **données, qui couvrent quasiment 3 cycles de pullulation**, ont permis d'analyser finement la synchronie spatiale des fluctuations d'abondance du campagnol terrestre sur une surface de plus de 2500 km² (BERTHIER et al., 2014).

En tout premier lieu, une analyse directionnelle de la relation entre la synchronie des fluctuations (la corrélation entre les séries temporelles d'abondance) et la

distance géographique séparant les communes surveillées, nous a permis de montrer que **la dynamique des populations de campagnols se désynchronisait plus rapidement dans la direction nord-ouest / sud-est** (figure 2). Ce signal de désynchronisation est attendu lorsque les pullulations diffusent sous la forme d'une vague voyageuse unidirectionnelle ; l'alternance spatiale de populations dans différentes phases du cycle créant l'effet de vague.

Cette désynchronisation observée à l'échelle régionale élimine la météorologie en tant que facteur synchronisateur des cycles (toutes les phases du cycle sont observables au même moment dans l'espace régional). Par ailleurs, le signal directionnel de diminution de la similarité démographique a aussi été observé d'un point de vue génétique. En d'autres termes, la ressemblance génétique (F_{ST}) diminuait plus rapidement entre les populations d'*A. terrestris* localisées le long d'un axe nord-ouest / sud-est (figure 2, BERTHIER et al., 2014). Cette **similarité entre structures démographique et génétique** suggère un **rôle clé de la dispersion** dans la synchronisation des fluctuations d'abondance.

Nous avons ensuite utilisé une **approche statistique** spécialement développée pour décrire des vagues voyageuses linéaires et unidirectionnelles (LAMBIN et al., 1998). Cette méthode repose sur la **confrontation de deux modèles** statistiques (Modèles Additifs Généralisés). Le premier modèle ne prend en compte que la composante de temps pour expliquer les fluctuations d'abondance alors que le deuxième modèle tient compte à la fois du temps et de l'espace ; ce dernier est représenté par deux paramètres : la direction et la vitesse de diffusion des fortes densités. L'application de cette méthode a permis de confirmer que, dans le département du Doubs, une vague d'abondance émerge à chaque cycle, à la limite entre le premier plateau herbeux du Jura et la plaine du Doubs, puis diffuse le long d'un axe orienté nord-ouest / sud-est à une vitesse de l'ordre de 7 à 8 km/an.

Finalement, nous avons évalué la pertinence des hypothèses théoriques quant au **rôle de l'hétérogénéité paysagère dans l'émergence et la diffusion de cette vague d'abondance**. La variabilité spatiale de l'habitat peut se décliner en termes de qualité, qui va influencer le taux de croissance des populations, ou en termes d'obstacle à la dispersion des individus. Dans le département du Doubs, deux facteurs peuvent faire varier fortement la qualité de l'habitat pour le campagnol. Tout d'abord, l'altitude, qui augmente de façon continue depuis la vallée du Doubs (250 m), jusqu'à la Haute-Chaine (>1400 m) à la frontière franco-suisse. Deuxièmement, le ratio de prairies permanentes, l'habitat préférentiel du campagnol terrestre, qui varie de 10 % à 70 % de la surface entre les différentes communes affectées par la vague d'abondance. Par ailleurs, la zone concernée est aussi riche en reliefs très escarpés (falaises, vallées profondes). Lors d'une précédente étude, l'analyse de données génétiques a montré que l'un de ces escarpements, la vallée de la Loue, constituait un obstacle à la dispersion du campagnol terrestre (BERTHIER et al., 2005). Pour évaluer le rôle

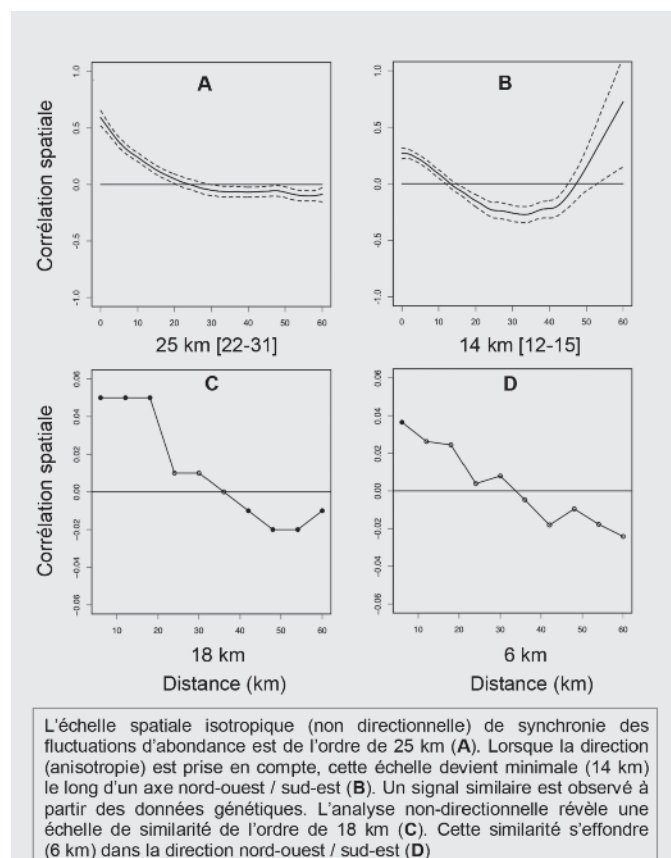


FIGURE 2 : Analyse d'autocorrélation spatiale des données démographiques et génétiques caractérisant les populations de campagnols terrestres dans le département du Doubs.

FIGURE 2 : Degree of spatial autocorrelation in demographic and genetic patterns in water vole populations in the Doubs Department.

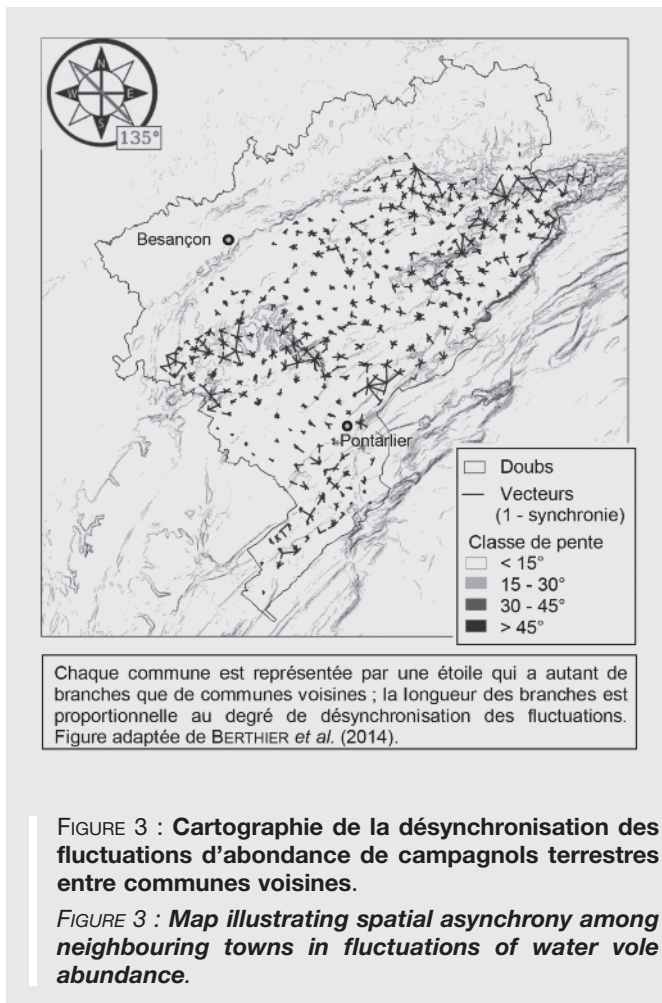


FIGURE 3 : Cartographie de la désynchronisation des fluctuations d'abondance de campagnols terrestres entre communes voisines.

FIGURE 3 : Map illustrating spatial asynchrony among neighbouring towns in fluctuations of water vole abundance.

relatif de ces facteurs en tant que mécanismes générateurs de la vague d'abondance observée, nous avons, premièrement, estimé et cartographié sous forme de vecteur le degré de désynchronisation des fluctuations de populations entre communes adjacentes (figure 3). Nous avons ensuite **analysé la corrélation entre désynchronisation et i) l'altitude moyenne, ii) le ratio de prairies permanentes et iii) la pente calculés entre les mêmes paires de communes adjacentes**. Seul le facteur pente était fortement corrélé au degré de désynchronisation. Cette analyse suggère que les obstacles physiques à la dispersion constituent la forme d'hétérogénéité paysagère ayant le plus d'influence sur la dynamique spatiale des populations de campagnol terrestres à grande échelle.

Les modèles théoriques d'émergence de vagues d'abondance à partir d'obstacles physiques révèlent une forte cohérence en termes d'échelle spatiale du phénomène et de l'élément générateur. En d'autres termes, pour qu'un obstacle physique puisse être considéré comme un bon candidat pour expliquer l'émergence d'une vague d'abondance, il doit parcourir une fraction importante de la zone sur laquelle cette vague est observée. Dans le cas présent, la transition entre la plaine du Doubs et le premier plateau du Jura, accentuée par la présence d'une rivière, le Doubs, constitue l'élément le plus vraisemblable pour expliquer l'émergence de la vague de pullulation observée. Reste maintenant à comprendre le détail des mécanismes biologiques et physiques qui règlent l'effet

des grandes variables paysagères détectées ici comme pertinentes à l'échelle régionale sur les processus écologiques locaux individuels qui expliquent la dynamique des populations.

■ Les graphes paysagers : des outils pour la gestion du paysage et des populations

Les analyses effectuées pour mieux comprendre la synchronie spatiale des populations de campagnols soulignent la complexité du phénomène. Cette complexité est un obstacle à la construction d'un modèle spatial destiné à orienter la lutte contre les pullulations, puisqu'il est difficile d'y intégrer simultanément tous les facteurs en jeu. Une autre approche consiste donc à envisager une représentation simplifiée des flux de diffusion à partir de l'hétérogénéité paysagère, dans l'objectif de fournir un appui opérationnel à des actions de terrain. Il s'agit d'utiliser un corps de méthodes appelé les graphes paysagers (ou réseaux d'habitats), développés depuis plusieurs années en écologie **pour modéliser les réseaux écologiques** (URBAN *et al.*, 2009 ; GALPERN *et al.*, 2011).

Un graphe paysager permet de caractériser la structure d'habitat d'une espèce donnée sous la forme d'un réseau. Dans ce réseau, les **taches d'habitat préférentiel** constituent les nœuds, **et les chemins** supposés **les « moins coûteux »** pour le déplacement des individus constituent les liens reliant les taches. La notion de « coût » englobe ici plusieurs facteurs ou processus biologiques tels que le coût énergétique de déplacement, le coût dû à la rarefaction des ressources ou encore celui lié à la prédation. Pour représenter l'hétérogénéité de la matrice paysagère entre les taches d'habitat, une valeur de coût est attribuée à chaque catégorie d'occupation du sol. Partant de ces éléments de base, taches et liens, ainsi que de plusieurs choix méthodologiques dépendant du cas d'étude, un graphe est défini pour représenter le réseau de déplacement potentiel de l'espèce considérée.

Dans le cas des campagnols, le graphe paysager se compose des taches de prairie (plusieurs milliers dans le département du Doubs), dont l'importance est proportionnelle à leur surface, et reliées par des liens de moindre coût (figure 4). Ce modèle représente de façon très simplifiée l'infrastructure de déplacement des populations de campagnols. Avant d'exploiter ce modèle, il convient toutefois de s'assurer de sa vraisemblance, notamment en cherchant à savoir si les coûts attribués aux catégories d'occupation du sol représentent correctement la difficulté de colonisation et la probabilité de dispersion de l'espèce. FOLTÈTE et GIRAUDOUX (2012) ont ainsi **mis en corrélation le coût total de chaque lien avec un indicateur de désynchronisation issu des données d'abondance** présentées dans la section précédente. En comparant plusieurs scénarios de coûts et en cherchant à maximiser la corrélation avec les données démographiques, ils ont pu vérifier le rôle plus ou moins perméable des éléments du paysage, notamment le rôle important de barrière joué par les massifs boisés en essences feuillues et par les surfaces en eau.

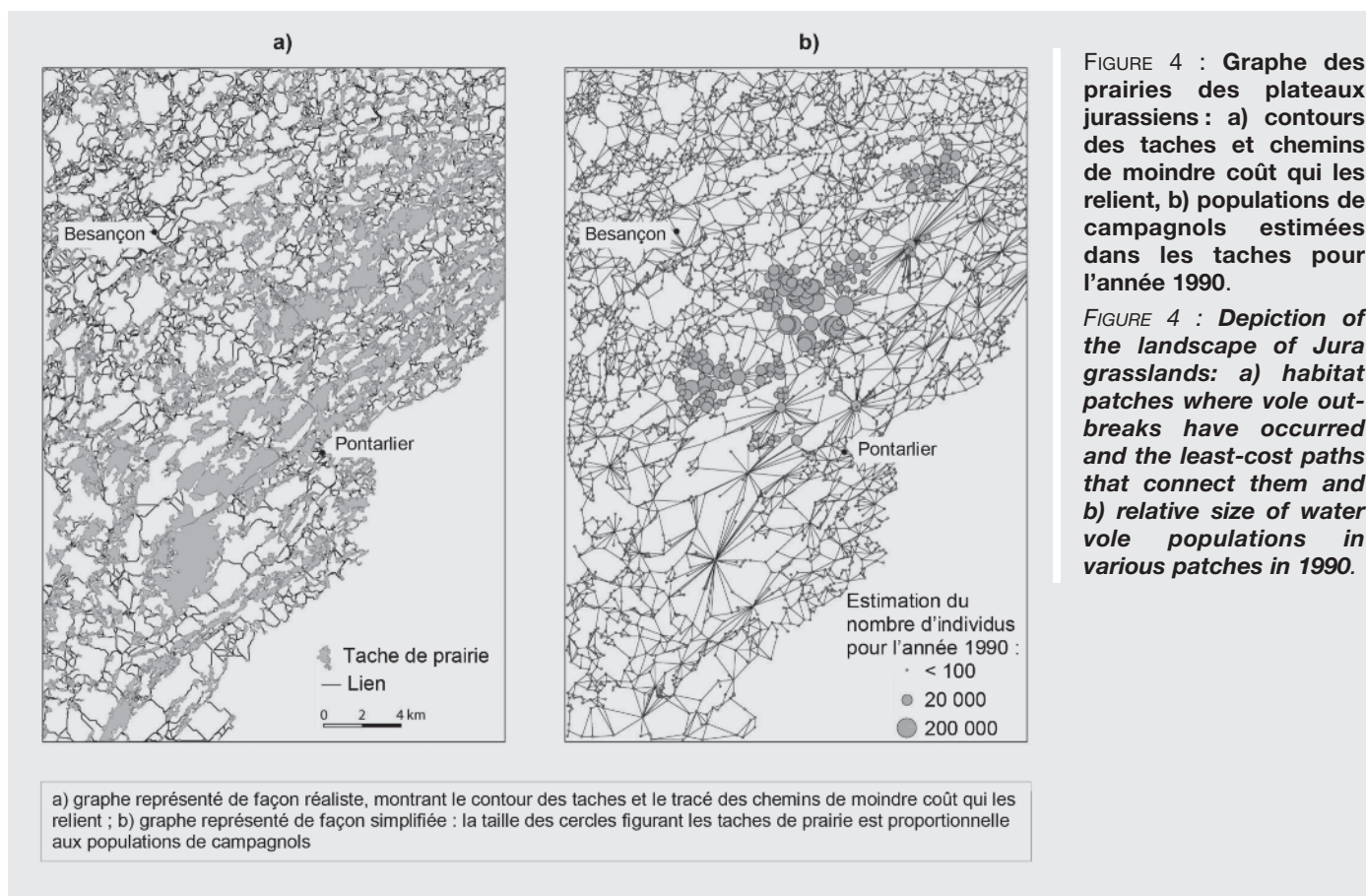


FIGURE 4 : Graphe des prairies des plateaux jurassiens : a) contours des taches et chemins de moindre coût qui les relient, b) populations de campagnols estimées dans les taches pour l'année 1990.

FIGURE 4 : *Depiction of the landscape of Jura grasslands: a) habitat patches where vole outbreaks have occurred and the least-cost paths that connect them and b) relative size of water vole populations in various patches in 1990.*

Une fois validé, **ce modèle présente l'avantage d'être un objet mathématique qu'on peut analyser à plusieurs niveaux**, pour proposer des éléments de compréhension sur l'écologie du campagnol et surtout pour répondre à des questions opérationnelles. Selon cette perspective et dans un contexte général, FOLTÈTE *et al.*, (2014) ont formalisé les principales pistes d'application des graphes paysagers pouvant fournir une aide à la décision en aménagement. Dans le contexte spécifique des campagnols, une de ces pistes consiste à **utiliser les graphes pour localiser des interventions de terrain** (gestion paysagère, pratiques agricoles) visant à limiter la diffusion des pullulations. En particulier, comme il est difficile de modifier profondément les taches de prairie sur le terrain, il est sans doute plus judicieux de chercher à fragiliser certains liens du réseau (perturbation du sol, pâturage, densification des haies, *etc.*), c'est-à-dire à modifier le paysage connectant deux taches de prairie et de se limiter éventuellement, en complément, aux taches identifiées comme nœuds essentiels. La méthode d'identification des liens les plus intéressants pour appliquer cette démarche consiste à simuler successivement la suppression de chaque lien ou nœud dans le modèle et à évaluer l'impact de cette suppression sur les potentiels flux de diffusion à large échelle. Cette démarche est actuellement en cours de réalisation ; elle est couplée avec une étude précise des configurations paysagères et s'effectue en partenariat avec les agriculteurs et les autres acteurs de terrain, notamment la FREDON de Franche-Comté.

Discussion - conclusion

Les efforts investis pour comprendre la dynamique de pullulation du campagnol terrestre dans le massif du Jura permettent aujourd'hui d'avoir un système quasi-modèle permettant à la fois de confronter les théories scientifiques à la réalité de terrain et de proposer des stratégies de lutte raisonnée adaptées.

L'ensemble des travaux réalisés montre clairement que, quelle que soit la cause proximale des cycles, l'hétérogénéité paysagère reste une composante essentielle à la compréhension de la dynamique spatiale de pullulation du campagnol terrestre. Cette hétérogénéité est cependant complexe de par sa multiplicité, tant dans la nature des éléments paysagers à prendre en compte que dans l'emboîtement d'échelles spatiales auxquelles ces différents éléments vont avoir une influence.

En tout premier lieu, **les pullulations de forte amplitude ne peuvent émerger que dans les zones où le milieu est extrêmement favorable au campagnol**. Dans le département du Doubs, les pullulations démarrent généralement sur le premier plateau du Jura au niveau de foyers majoritairement constitués de grandes prairies ouvertes (GIRAUDOUX *et al.*, 1997). Les obstacles physiques à la dispersion et à l'installation des campagnols vont ensuite jouer un rôle majeur dans la propagation des pullulations à grande échelle. L'obstacle majeur est ici la transition brutale entre le premier plateau du Jura, favorable au campagnol et, quelques

200 mètres en contrebas, la plaine du Doubs, un milieu où la proportion plus faible de prairies limite fortement le développement des populations. Cette transition quasi linéaire, orientée sud-ouest / nord-est et s'étendant sur plus de 50 km va générer au niveau du premier plateau un front de pullulation de la même dimension qui va alors diffuser vers la Haute-Chaine du Jura (frontière franco-suisse) à une vitesse de 7 à 8 km/an (BERTHIER *et al.*, 2014). Cette vague d'abondance, qui se propage sur plus de 2500 km² constitue le phénomène global. Plus localement, la diffusion des pullulations va être modulée par d'autres éléments paysagers. Les réseaux de haies, les massifs forestiers et les surfaces en eau vont notamment constituer des freins importants à la colonisation et donc à la propagation des fortes densités (FOLTÊTE *et al.*, 2005 2008 ; FOLTÊTE et GIRAUDOUX, 2012). L'hétérogénéité du paysage joue donc ici un rôle majeur ; en particulier lorsqu'elle intègre des milieux défavorables au campagnol, en termes soit de ressources, soit de prédation.

Les populations de campagnols terrestres ont une propension naturelle à être cycliques et difficile à contrôler sans prendre en compte les interactions entre la dynamique de ces populations et leur environnement. Sur ce point, les stratégies de lutte chimique basées sur l'utilisation d'anticoagulant ont clairement montré leurs limites. L'ampleur des cycles dans le massif du Jura est une conséquence des modifications paysagères qui ont conduit à la mise en herbe d'une grande partie du territoire et à l'arrachage des haies favorables aux prédateurs. **Dans l'optique d'une gestion durable, les leviers d'action pour limiter l'amplitude, la durée et la diffusion des pullulations se situent au niveau des éléments paysagers et des habitats** ayant une influence directe ou indirecte sur la croissance et la dispersion des populations de campagnols.

Accepté pour publication,
le 3 novembre 2014.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERTHIER K., GALAN M., FOLTÊTE J.C., CHARBONNEL N., COSSON J.F. (2005) : "Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): landscape and demographic influences", *Molecular Ecology*, 14, 2861-2871.
- BERTHIER K., PIRY S., COSSON J.F., GIRAUDOUX P., FOLTÊTE J.C., DEFAUT R., TRUCHETET D., LAMBIN X. (2014) : "Dispersal, landscape and travelling waves in cyclic vole populations", *Ecology Letters*, 17, 53-64.
- BJØRNSTAD O.N., PELTONEN M., LIEBHOLD A.M., BALTENSWEILER W. (2002) : "Waves of larch budmoth outbreaks in the European Alps", *Science*, 298, 1020-1023.
- BOONSTRA R., KREBS C., STENSETH N.C. (1998) : "Population cycles in small mammals: The problem of explaining the low phase", *Ecology*, 79, 1479-1488.
- CUMMINGS D.A., IRIZARRY R.A., HUANG N.E., ENDY T.P., NISALAK A., UNGCHUSAK K., BURKE D.S. (2004) : "Travelling waves in the occurrence of dengue haemorrhagic fever in Thailand", *Nature*, 427, 344-347.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P. coords. (2009) : *Le campagnol terrestre : prévention et contrôle des populations*, éditions Quae, 248 p.
- DELATTRE P., CLARAC R., MELIS J.P., PLEYDELL D.R.J., GIRAUDOUX P. (2006) : "How moles contribute to colonization success of water voles in grassland : implications for control", *J. Appl. Ecol.*, 43, 353-359.
- 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 scherman*)", *Landscape Ecology*, 15, 89-98.
- ELTON C.S. (1924) : "Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects", *British J. Experimental Biology*, 2, 119-163.
- 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 (6), 659-668.
- FOLTÊTE J.C., GIRAUDOUX P. (2012) : "A graph-based approach to investigating the influence of the landscape on population spread processes", *Ecological Indicators*, 18, 684-692.
- FOLTÊTE J.C., BERTHIER K., COSSON J.F. (2005) : "Paysage et pullulation animale : les facteurs paysagers de la vitesse de propagation des vagues de pullulations du campagnol terrestre", *Cybergeo : Revue européenne de géographie*, 306 ; <http://www.cybergeo.eu/index3273>
- FOLTÊTE J.C., BERTHIER K., COSSON J.F. (2008) : "Cost-distance defined by a topological function of landscape", *Ecological Modelling*, 210(1-2), 104-114.
- FOLTÊTE J.C., GIRARDET X., CLAUZEL C. (2014) : "A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning", *Landscape and Urban Planning*, 124, 140-150.
- GALPERN P., MANSEAU M., FALL A. (2011) : "Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation", *Biological Conservation*, 144, 44-55.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., HABERT M., QUÉRÉ J.P., DEBLAYA S., DEFAUT R., DUHAMEL R., MOISSENET M.F., SALVI D., TRUCHETET D. (1997) : "Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land use and landscape perspective", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 66, 47-60.
- GRENFELL B.T., BJØRNSTAD O.N., KAPPEY J. (2001) : "Travelling waves and spatial hierarchies in measles epidemics", *Nature*, 414, 716-723.
- JOHNSON D.M., BJØRNSTAD O.N., LIEBHOLD A.M. (2004) : "Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth", *Ecology Letters*, 7, 967-974.
- JOHNSON D.M., BJØRNSTAD O.N., LIEBHOLD A.M. (2006) : "Landscape mosaic induces travelling waves of insect outbreaks", *Oecologia*, 148, 51-60.
- KREBS C.J. (2013) : *Population fluctuations in rodents*, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- LAMBIN X., ELSTON D.A., PETTY S.J., MACKINNON J.L. (1998) : "Spatial asynchrony and periodic travelling waves in cyclic populations of field voles", *Proc. Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 265, 1491-1496.
- LINDSTRÖM J., RANTA E., KOKKO H., LUNDBERG P., KAITALA V. (2001) : "From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology", *Biological Reviews*, 76, 129-158.
- MACKINNON J.L., PETTY S.J., ELSTON D.A., THOMAS C.J., SHERRATT T.N., LAMBIN X. (2001) : "Scale invariant spatio-temporal patterns of field vole density", *J. Animal Ecology*, 70, 101-111.
- MORILHAT C., BERNARD N., BOURNAIS C., LAMBOLEY C., GIRAUDOUX P. *et al.* (2007) : "Responses of *Arvicola terrestris scherman* populations to agricultural practices, and to *Talpa europaea* abundance in eastern France", *Agriculture Ecosystems and Environment*, 122, 392-398.
- MORILHAT C., BERNARD N., FOLTÊTE J.C., GIRAUDOUX P. (2008) : "Neighbourhood landscape effect on population kinetics of the fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*)", *Landscape Ecology*, 23, 569-579.

- MOSS R., ELSTON D.A., WATSON A. (2000) : "Spatial asynchrony and demographic travelling waves during red grouse population cycles", *Ecology*, 81,981-989.
- SAUCY F. (1994) : "Density dependence in time series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris*", *Oikos*, 71, 381-392.
- SHERRATT J.A., SMITH M.J. (2008) : "Periodic travelling waves in cyclic populations: field studies and reaction-diffusion models", *J. Royal Society Interface*, 5, 483-505.
- SHERRATT J.A., LAMBIN X., THOMAS C.J., SHERRATT T.N. (2002) : "Generation of periodic waves by landscape features in cyclic predator-prey systems", *Proc. Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269, 327-334.
- SHERRATT J.A., LAMBIN X, SHERRATT T.N. (2003) : "The effects of the size and shape of landscape features on the formation of traveling waves in cyclic populations", *American Naturalist*, 162, 503-513.
- STENSETH N.C. (1999) : "Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world", *Oikos*, 87, 427-461.
- TENOW O., NILSSEN A.C., BYLUND H., PETTERSSON R., BATTISTI A., BOHN U., CAROULLE F. et al. (2013) : "Geometrid outbreak waves travel across Europe", *J. Animal Ecology*, 82, 84-95.
- TURCHIN P. (2003) : *Complex Population Dynamics: a Theoretical/ Empirical Synthesis*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- URBAN D.L., MINOR E.S., TREML E.A., SCHICK R.S. (2009) : "Graph models of land mosaics", *Ecology Letters*, 12, 260-273.



Association Française pour la Production Fourragère

La revue *Fourrages*

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

www.afpf-asso.org



AFPF – Centre Inra – Bât 9 – RD 10 – 78026 Versailles Cedex – France

Tél. : +33.01.30.21.99.59 – Fax : +33.01.30.83.34.49 – Mail : afpf.versailles@gmail.com

Association Française pour la Production Fourragère