

Impact du paysage sur les dynamiques de pullulations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris sherman*) dans le Massif central

P. Note¹, Y. Michelin²

Les liens entre structuration du paysage et pullulations sont essentiels à cerner pour identifier les habitats favorables au campagnol terrestre. Leur étude suppose de suivre sur un pas de temps relativement long l'organisation spatiale des territoires. L'utilisation des sols et la structure paysagère ont ainsi pu être prises en compte dans 2 départements auvergnats.

RÉSUMÉ

Suite aux suivis des populations de campagnol terrestre menés dans le Puy-de-Dôme et le Cantal de 1985 à 2001, 3 grands types de zones ont pu être identifiés et caractérisés par des dynamiques de pullulations de campagnol, des paysages et des occupations du sol particuliers : i) les zones à faible risque de pullulation, dominées par les grandes cultures ou une mosaïque de prairies et de cultures (ratio Surface Toujours en Herbe/Surface Agricole Utile < 0.75 %), ii) les zones intermédiaires à pullulations ponctuelles dominées par la prairie permanente avec des structures arborées importantes et iii) les zones à pullulations fréquentes et sévères fortement dominées par la prairie permanente dans des paysages ouverts. Ces résultats concordent avec ceux obtenus en Franche-Comté.

SUMMARY

Landscape effects on water vole (*Arvicola terrestris sherman*) outbreak dynamics in the Massif Central

In order to identify the habitat types that favour water vole outbreaks, it is important to characterise the links that exist between landscape composition, land use, and outbreak risk. Using data obtained during water vole population monitoring efforts carried out in the Puy-de-Dôme and Cantal departments from 1985 to 2001, 3 major classes of vole population dynamics were identified and characterised. They are the following: i) zones of low outbreak risk, which are dominated by fields of arable crops or mosaics of grasslands and croplands (ratio of land under permanent grass to usable agricultural area of < 0.75); ii) zones of intermediate outbreak risk (characterised by localised outbreaks), which are dominated by permanent grasslands associated with large forested areas; and iii) zones that experience frequent and severe outbreaks, which are almost entirely dominated by permanent grasslands located within open landscapes. These results match those found in Franche-Comté.

Comme la Franche-Comté, l'Auvergne est touchée par des pullulations cycliques de campagnols terrestres depuis le début des années 80. A la suite d'un épisode particulièrement important en 1982-1983, le Service de la Protection des Végétaux de la région Auvergne a mis en place un programme de prospection et d'évaluation des abondances de campagnol dans chacune des 730 communes de cette région. Une première analyse des données couvrant la période 1985-1993 a été réalisée par FICHET-CALVET *et al.* (2000). Elle met en évidence des **corrélations entre le risque de pullulation** des campagnols terrestres **et certaines utilisations du sol**, notamment les proportions de prairies permanentes

(corrélées positivement) et celles de prairies temporaires et de forêts (corrélées négativement). En Auvergne, il existe donc aussi des liens entre la composition des paysages et les pullulations. Ces liens peuvent être à présent analysés à partir des données collectées de 1985 à 2001, années pendant lesquelles trois pullulations de différentes ampleurs se sont succédées.

Plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques ont été évoqués pour expliquer les cycles de rongeurs tels que le campagnol des champs, *Microtus arvalis*, et le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* : le comportement social, les ressources alimentaires, les maladies, le parasitisme,

AUTEURS

1 : UE1296 UEMA, INRA, Unité Expérimentale des Monts d'Auvergne, Les Razats, F-63820 Laqueuille ; priscilla.note@clermont.inra.fr

2 : Clermont Université et UMR Metafort

MOTS CLÉS : *Arvicola terrestris*, Auvergne, campagnol terrestre, Cantal, déprédateur, haie, moyenne montagne, paysage, prairie, prairie permanente, Puy-de-Dôme, système de production, système fourrager, surface fourragère, typologie, variations interannuelles.

KEY-WORDS : *Arvicola terrestris*, Auvergne, Cantal, depredator, forage area, forage system, grassland, hedgerows, inter-annual variations, landscape, medium highland, permanent pasture, production system, Puy-de-Dôme, typology, water vole.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Note P., Michelin Y. (2014) : "Impact du paysage sur les dynamiques de pullulations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris sherman*) dans le Massif central", *Fourrages*, 220, 311-318.

la prédation, le climat, *etc.* Cependant, nombre de ces facteurs interagissent et compliquent à la fois la compréhension du phénomène (FRANK, 1957 ; KREBS et MYERS, 1974 ; HOLMES, 1995 ; BUTET et SPITZ, 2001) et la mise en place de stratégies de lutte durables.

La prise en compte de la dimension spatiale des processus biologiques, et en particulier leurs relations à la distribution des habitats, **apporte un éclairage important** pour l'élaboration des méthodes de lutte. L'organisation spatiale des habitats favorables, défavorables ou dits de transition (STENSETH, 1977 ; RYSZKOWSKI et MYLLYMÄKI, 1975), le type d'occupation des sols, le mode d'usage des terres agricoles (DELATTRE *et al.*, 1992 ; HUITU *et al.*, 2003) ainsi que les structures paysagères (DELATTRE *et al.*, 1996) forment des mosaïques influençant la répartition et la diffusion des populations de campagnols. En Franche-Comté, les densités restent généralement faibles en milieu bocager, contrairement à ce qui s'observe en milieu ouvert (situation de type *openfield*). De plus, à partir d'une certaine proportion de Surface Toujours en Herbe (STH) rapportée à la Surface Agricole Utile (SAU) d'une commune (50 % pour *Microtus arvalis* et 85 % pour *Arvicola terrestris*), le nombre de communes sinistrées augmente fortement (DELATTRE *et al.*, 1992 ; GIRAUDOUX *et al.* 1997). Un gradient de formes de dynamique a ainsi pu être associé à des organisations paysagères particulières allant de faibles variations de densité à des pullulations chroniques au fur et à mesure que l'habitat favorable au campagnol et la connectivité entre ses éléments augmentent (DELATTRE *et al.*, 1992 et 1999a).

A l'échelle régionale franc-comtoise, GIRAUDOUX *et al.* (1997) ont mis en évidence un phénomène de diffusion des pullulations du campagnol terrestre en distinguant trois types de situation : i) des épicycles, qui sont les points de départ des pullulations de campagnols ; ii) des zones de diffusion, où les pullulations se développent avec un temps de retard par rapport aux épicycles ; et iii) des zones indemnes de pullulation. A partir de cette classification, DUHAMEL *et al.* (2000) ont établi des relations entre paysages ouverts (de type *openfield* et caractérisant les épicycles) et milieux forestiers ou fractionnés par des haies et des bosquets (caractérisant les zones de diffusion).

En nous inspirant des travaux menés en Franche-Comté, l'objectif de cette étude est de mieux décrire et comprendre le phénomène spatial et temporel de pullulation de campagnols terrestres en Auvergne qui pose un problème pratique de prévision et de lutte. Pour cela, nous nous proposons d'identifier les différents types de dynamiques rencontrés en Auvergne et d'analyser leurs relations potentielles avec l'usage des terres agricoles en répondant aux trois questions suivantes :

- Au cours de la période d'étude, retrouve-t-on les mêmes relations entre les pullulations et l'utilisation des sols qu'en Franche-Comté ?
- Existe-t-il des liens entre structuration du paysage et pullulations ?
- Les pullulations de campagnols terrestres suivent-elles la même logique en Auvergne qu'en Franche-Comté ?

1. Outils et méthodes

■ Suivi des populations de campagnol terrestre dans le Puy-de-Dôme et le Cantal

Des prospections ont été menées durant 16 ans (1985-2001) dans chaque commune des deux départements d'Auvergne les plus touchés : le Cantal et le Puy-de-Dôme. Sur la base d'un socle hercynien aplani durant l'ère secondaire, se sont développés des systèmes volcaniques de type stratovolcan (massif du Cantal, plateau du Cézallier, Monts-Dore) ou de *rift* (chaîne des Puys). A l'exception de la chaîne des Puys, l'ensemble du relief a été profondément affecté durant la dernière glaciation, par des glaciers de montagne et d'*inlandsis* qui ont décapé les vallées, creusé des lacs, déposé des moraines et des blocs erratiques conduisant à des paysages très diversifiés, beaucoup plus complexes qu'en Franche-Comté. La zone inclut **730 communes** variant de 99 à 9239 ha de surface (moyenne : 1 889 ha ± 1 273).

Les relevés, effectués le long de transects de plusieurs kilomètres, fournissent, pour chaque commune, un **indice d'abondance relatif** (GIRAUDOUX *et al.*, 1995). Quatre niveaux d'abondance sont distingués : 1 : peu ou pas de foyers de campagnols ; 2 : moins de 200 individus par ha sur la commune ; 3 : plus de 200 individus par ha sur une partie de la commune ; 4 : plus de 200 individus par ha sur toute la commune. Au cours de cette période, l'ensemble des observations a été réalisé par deux techniciens seulement, ce qui évite le biais lié à l'observateur et assure une comparaison rigoureuse d'une année sur l'autre. A partir de 2002, la méthode de suivi a évolué, c'est pourquoi nous nous sommes restreints à la période 1985-2001.

■ Descripteurs de l'utilisation des sols

A l'échelle régionale et à la maille communale, nous disposons des données du **Recensement Général Agricole** (RGA) de 1955 à 2000 et des données de **Corine Land Cover** (IFEN, 1994) décrivant les différents milieux et habitats. **Deux variables synthétiques** ont été créées. Une première **caractérise l'évolution des systèmes d'exploitation agricole entre 1955 et 1988**. Elle est basée sur la part de Surface Toujours en Herbe (STH) dans la Surface Agricole Utile (SAU). Une deuxième variable **définit l'organisation spatiale et la diversité de l'occupation du sol**. Elle est basée sur le calcul d'un indice d'hétérogénéité prenant en compte le nombre de polygones (25 ha minimum) rencontrés sur la surface totale de la commune ainsi que, parmi eux, le nombre de polygones de natures différentes.

■ Descripteurs de la structure paysagère

A l'échelle régionale, nous ne disposons pas de données assez précises pour caractériser la structuration des paysages : éléments boisés (haies, bosquets, forêts), taille des *openfields*, *etc.* Nous avons donc créé des descripteurs à partir de **photographies aériennes** au 1/30 000^e de l'Institut Géographique National (mission de 1999).

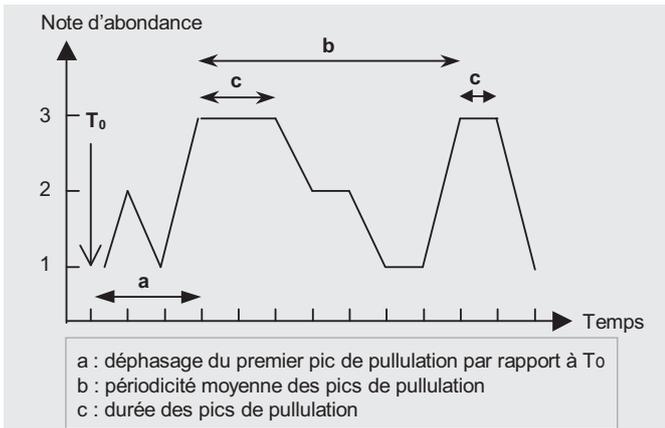


FIGURE 1 : Variables utilisées pour décrire les dynamiques de populations de campagnol terrestre.

FIGURE 1 : Descriptors of water vole population dynamics.

Pour cela, **49 communes** ont été échantillonnées par tirage au hasard sur le territoire du Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne (zone concernée par des pullulations de différentes ampleurs). Les trajets de prospection des techniciens ont été repérés sur des cartes au 1/50 000^e. Un **quadrillage géoréférencé d'une maille de 500x500 m** a été ensuite utilisé. Chaque carré traversé a été renseigné par photo-interprétation.

Pour caractériser les différents **éléments paysagers**, nous avons repris les variables utilisées par DELATTRE *et al.* (1996) soit : forêt ; bosquet ; haie ; *openfield* de prairie ; village. Ces variables ont été codifiées selon des degrés de

présence : 1 : absence ; 2 : faible ; 3 : moyen ; 4 : fréquent ; 5 : couvrir toute la surface. Nous avons ajouté à la liste une **variable quantitative caractérisant la connectivité du réseau bocager** : *i.e.* le nombre d'intersections des haies. Cette dernière a été codifiée de la façon suivante : 1 : 0 connexion ; 2 : 1 à 4 connexions ; 3 : 5 à 8 connexions ; 4 : plus de 9. Une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) a été ensuite réalisée afin d'identifier les grands types de paysages rencontrés.

■ Analyses des données

Dans un premier temps, nous avons caractérisé les différentes formes de dynamiques de population de campagnols terrestres rencontrées sur la zone étudiée. Pour cela, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les trois variables suivantes : le déphasage du premier pic d'abondance (a) à partir d'un instant T_0 (l'année 1986/1987), la périodicité moyenne des pics (b) et la durée de ces pics (c) (figure 1). Est considérée comme pic, toute densité dépassant le seuil de 200 individus/ha, correspondant au seuil de dégât sur la parcelle.

Afin de mettre en relation ces différentes formes de dynamique avec la composition du paysage, nous avons effectué une Analyse Factorielle Discriminante (AFD). Le tableau se présente de la façon suivante : en ligne, les communes (individus statistiques) et, en colonne, les variables extraites du RGA et de Corine Land Cover avec, comme variable à discriminer, les classes de dynamique de population de campagnol.

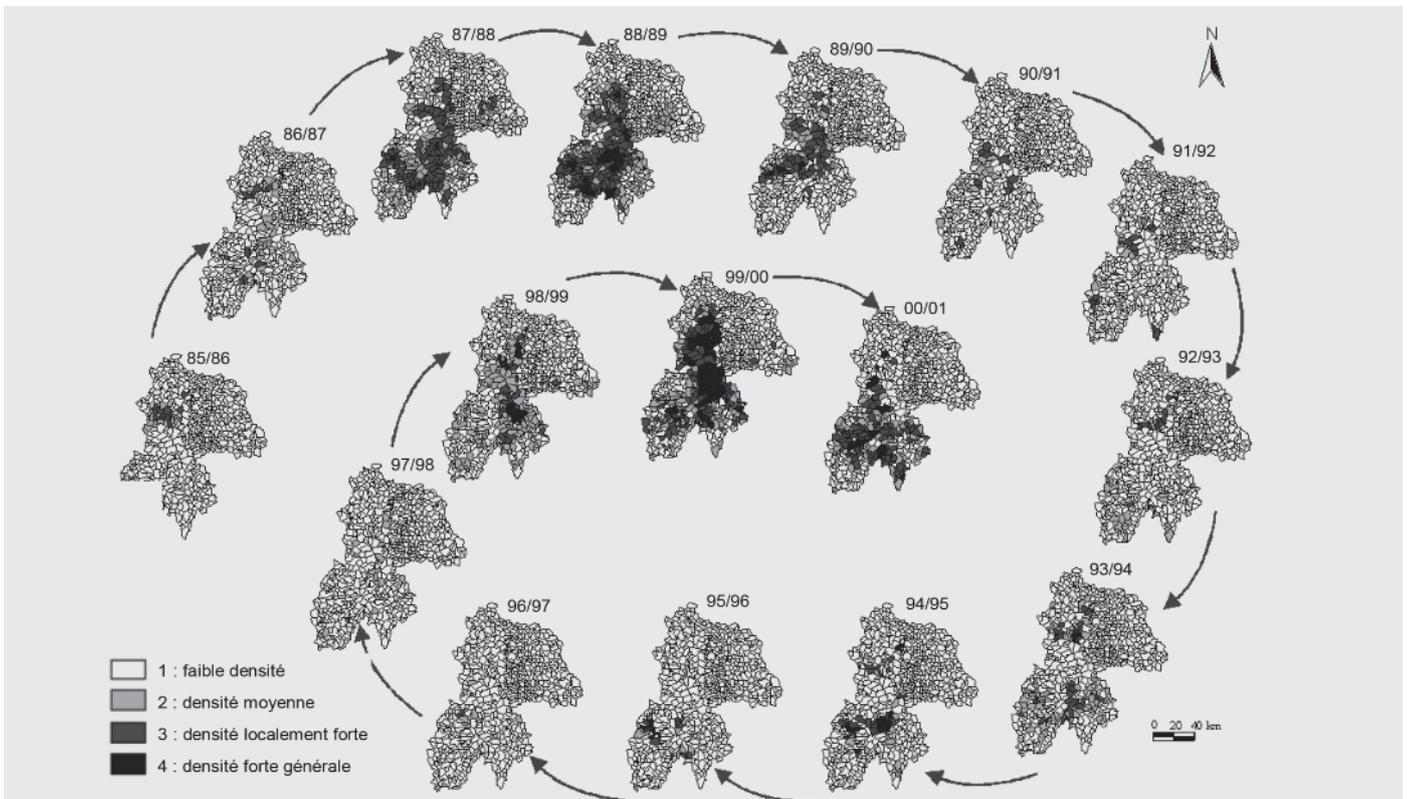


FIGURE 2 : Evolution des densités de population de campagnol terrestre dans le Puy-de-Dôme et le Cantal entre 1986 et 2001.

FIGURE 2 : Changes in water vole densities in Puy-de-Dôme and Cantal between 1986 and 2001.

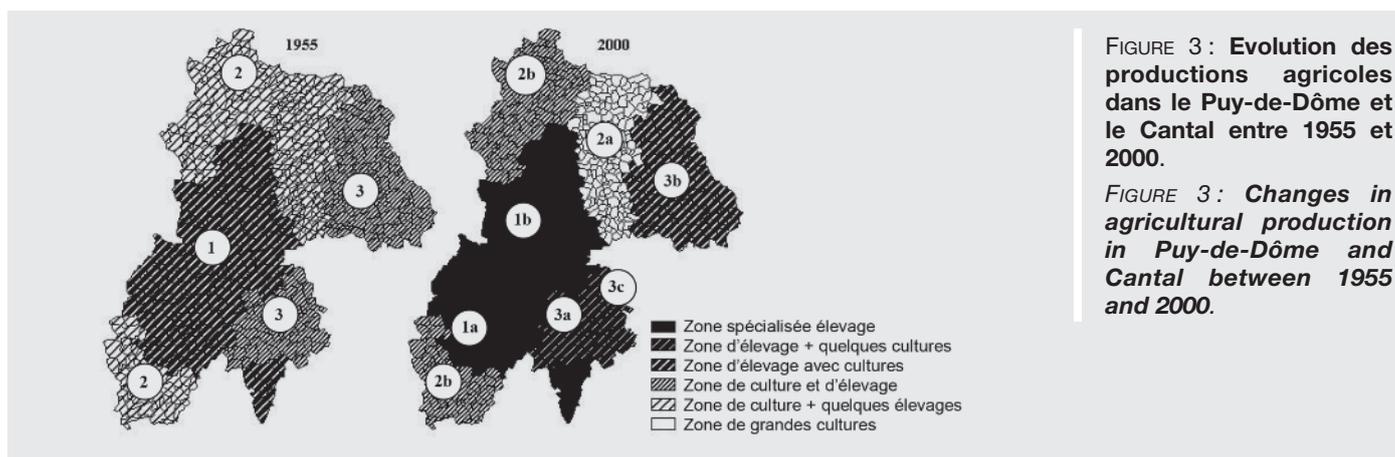


FIGURE 3 : Evolution des productions agricoles dans le Puy-de-Dôme et le Cantal entre 1955 et 2000.

FIGURE 3 : Changes in agricultural production in Puy-de-Dôme and Cantal between 1955 and 2000.

Les différents types de paysage ont été mis en relation avec les dynamiques grâce à un test de comparaison des fréquences similaire au test du Khi² (SAPORTA, 1990). Le tableau se présente de la façon suivante : en ligne, les différentes structures paysagères et, en colonne, les différentes formes de dynamique.

2. Résultats

■ Description des pullulations

Deux périodes de pullulations de forte amplitude peuvent être identifiées. Elles débutent respectivement en 1986/1987 et en 1997/1998 (figure 2). Dans les deux cas, les premiers foyers sont localisés en grande partie dans la petite région agricole du Cézallier et vers le nord de la périphérie des Dômes. Les années suivantes, des pullulations apparaissent sur les communes voisines des premiers foyers. La première pullulation s'achève vers 1991/1992. Entre ces deux pullulations de forte amplitude (de 1992 à 1997), quelques foyers ponctuels se développent de façon sporadique (figure 2). La **périodicité moyenne**, calculée sur les trois pullulations successives, est **proche de 6 ans**.

■ Evolution des productions agricoles vers une spécialisation géographique

Depuis 1955, les zones de montagne d'Auvergne se spécialisent vers l'élevage et sont caractérisées par une augmentation des surfaces en herbe et une diminution des cultures annuelles. Entre 1955 et 2000, le nombre d'exploitations a progressivement décroché, passant de 7 à 2 exploitations pour 100 ha de SAU.

En 1955, on pouvait identifier trois grandes zones agricoles (figure 3) qui ont évolué différemment ensuite : certaines vers une spécialisation accrue en élevage (zones 1a et 1b), avec des niveaux de chargement animal qui peuvent différer, et d'autres en grandes cultures (2a).

Dans l'ensemble, **les systèmes agricoles ont connu les plus forts changements entre 1955 et 1970, ce qui coïncide assez bien avec l'apparition des premières pullulations** en Auvergne.

■ Typologie des dynamiques de population

Suite à la CAH, 8 classes de dynamique de population ont été distinguées au niveau des communes, mais

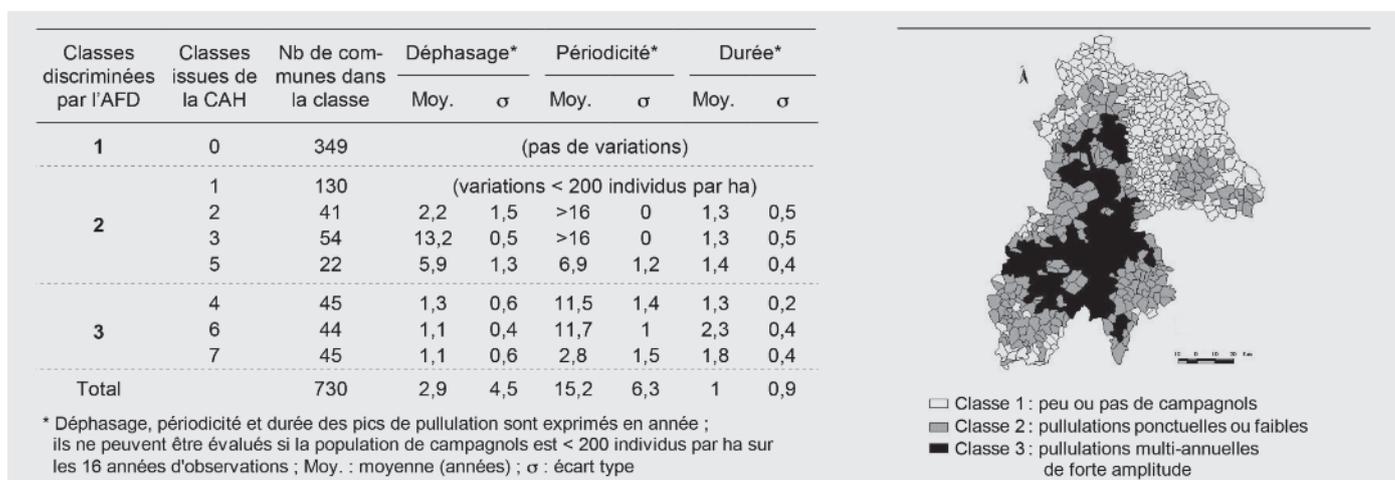


FIGURE 4 : Présentation des classes de dynamique des populations de campagnol terrestre dans le Cantal et le Puy-de-Dôme (classes établies par commune).

FIGURE 4 : Description of different classes of water vole population dynamics in Puy-de-Dôme and Cantal (classes were assessed at the town level).

Variables descriptives des communes*	Classe 1 : Peu ou pas de variations		Classe 2 : Variations faibles ou pullulations ponctuelles		Classe 3 : Pullulations fréquentes	
	Moy. (%)	σ	Moy. (%)	σ	Moy. (%)	σ
Herb/SAU	1,41	0,37	1,35	0,39	1,27	0,42
Exp/SAU	3,57	1,39	2,83	0,99	2,20	0,65
PT/SAU	14,60	10,80	8,58	10,82	2,69	3,59
TL/SAU	10,39	5,46	5,36	6,38	1,83	2,54
STH/SAU	74,86	14,78	85,76	16,17	95,38	5,92
ZAH/ST	20,42	11,90	15,04	9,96	8,87	6,65
Fo/ST	34,62	18,59	29,38	16,12	20,55	14,24
VL/ST	2,44	4,97	5,89	10,71	8,13	9,46
ZN/ST	0,00	0,00	0,10	0,41	0,16	0,52
ZH/ST	0,06	0,25	0,34	1,18	1,05	2,10
Indice d'hétérogénéité	13,70	5,59	12,52	5,61	10,12	4,20
Evolution de la STH/SAU	22,21	17,82	19,50	16,13	18,79	14,29

* ZAH : parcellaire complexe (cultures annuelles et permanentes et végétation naturelle) ; ST : surface totale de la commune ; Fo : Forêt ; VL : zones à végétation basse de type lande ; ZN : zones nues ; ZH : zones humides. σ : écart type

TABLEAU 1 : Caractérisation des classes de dynamiques de population selon l'occupation du sol.

TABLE 1 : Relationship between water vole population dynamics and land use.

l'AFD réalisée ensuite avec les données du RGA et de l'IFEN ne discrimine que **3 grandes classes** (figure 4) :

- des dynamiques très stables et de très faible amplitude : classe 1 ;
- des dynamiques de faible amplitude (<200 individus/ha) ou très ponctuelles voir tardives : classe 2 ;
- des pullulations fréquentes (2 ou 3 pics de pullulations en 15 ans) et de forte amplitude (>200 individus par ha) : classe 3.

■ Relation entre l'utilisation du sol et les différentes dynamiques de population

Suite à l'AFD, le premier axe extrait explique 62,5 % de la variance totale et semble opposer les milieux prairiaux homogènes aux milieux structurés par les forêts et associant cultures et prairies.

Le tableau 1 caractérise chaque classe de dynamique selon les variables utilisées pour les discriminer. La **classe 1** (populations faibles, avec peu de fluctuations) est la mieux discriminée (60 % de communes bien classées) et est caractérisée principalement par un **ratio STH/SAU de 73 % en moyenne et des systèmes agricoles assez intensifs** (Exp/SAU moyen : 3,6 exploitations pour 100 ha de SAU). Elle possède **les plus fortes densités de forêts et de zones agricoles hétérogènes**. La différence entre les classes 2 et 3 réside principalement

dans les proportions de forêts (respectivement : 29 % contre 21 %), de zones agricoles hétérogènes (15 % contre 9 %) et leur niveau d'intensification (2,8 % contre 2,2 %).

■ Relation entre l'ouverture des paysages et les différentes dynamiques de population

Pour affiner l'analyse, les paysages ont été étudiés à l'échelle d'une maille carrée de 500 m de côté sur un échantillon de 957 individus. Une ACM, suivie d'une CAH, permet de distinguer 10 degrés d'ouverture paysagère (figure 5).

Dans un premier temps, nous avons regroupé les différentes **structures paysagères en trois grands types** : i) ouvert ; ii) composé ; et iii) forestier. Le test du Khi² montre que les différences entre les classes de dynamiques de population ne résultent pas du hasard (Khi² = 109,12 ; ddl = 12 ; p ≤ 0,0001).

On observe une nette différence de structure paysagère entre les espaces présentant des pullulations de faible ou de forte amplitude (respectivement les classes 1, 2, 3 et les classes 6, 7 ; tableau 2). Le principal facteur de distinction est la **présence de paysages ouverts** (p = 0,0008). La classe 6 se distingue des autres classes par le plus faible pourcentage de carrés paysagers de type composé. La classe 7 est caractérisée par la plus faible fréquence de carrés paysagers de type forestier. Globalement, on observe une inversion des fréquences lorsqu'on passe d'un stade de faibles amplitudes où les types forestier et composé sont importants à un stade de fortes pullulations où le type *openfield* prédomine. Les classes 4 et 5 sont des classes intermédiaires.

En prenant en compte les types paysagers plus fins, le test du Khi² appliqué à l'ensemble des données montre que les différences entre les 7 classes de dynamique ne résultent pas du hasard (Khi² = 218,84 ; ddl = 54 ; p < 0,0001). Les critères qui ont le poids le plus important sont **les prairies de type openfield** (O), qui caractérisent les **classes de pullulations les plus sévères**. Les paysages de type bocage (haies) (H) et bosquet+haies (B+H) caractérisent les classes de faibles variations de densité.

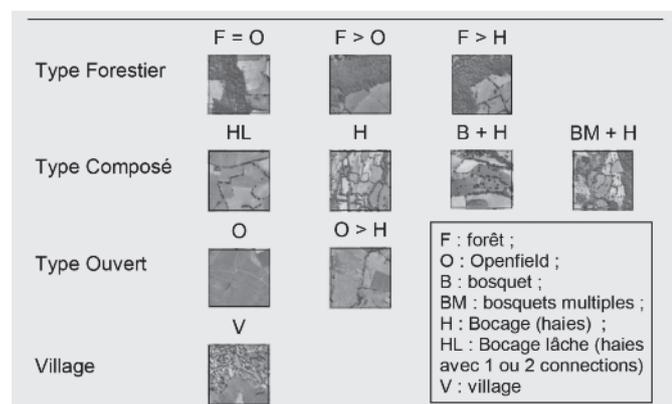


FIGURE 5 : Les différents types de paysages identifiés.

FIGURE 5 : Different landscape types identified.

Types de paysages	Classes des dynamiques de population issues de la CAH							Total
	1 	2 	3 	4 	5 	6 	7 	
Type forestier	18 (25%)	34 (26%)	40 (34%)	25 (26%)	16 (14%)	42 (23%)	22 (9%)	197
Type composé	36 (51%)	64 (48%)	62 (52%)	43 (45%)	39 (34%)	44 (24%)	92 (39%)	380
Type ouvert	17 (24%)	35 (26%)	17 (14%)	28 (29%)	60 (52%)	100 (54%)	123 (52%)	380
Total	71 (100%)	133 (100%)	119 (100%)	96 (100%)	115 (100%)	186 (100%)	237 (100%)	957

TABLEAU 2 : Répartition des carrés paysagers selon les grands types de paysage et les classes de dynamiques de population de campagnols (entre parenthèses : fréquence du type dans la classe).

TABLE 2 : Number of land parcels associated with different major landscape types and different classes of vole population dynamics; the relative representation of each landscape type within each vole dynamics class is provided in parentheses.

3. Discussion

■ Pertinence des données

L'indice d'abondance des populations de campagnols est calculé à l'échelle de la commune, mais les trajets de prospection réalisés par les techniciens ne couvrent parfois qu'une partie des communes. Les communes de cette région ont généralement une surface importante et sont souvent situées dans des bassins-versants à dénivelé important. Leur **hétérogénéité** se prête donc difficilement à un échantillonnage représentatif et la précision de l'indice d'abondance peut en être affectée. En prenant en compte les trajets de prospection des échantillonneurs pour décrire les structures paysagères, nous avons pu, en partie, nous affranchir de ce problème mais cela n'a pu être réalisé que pour une partie des échantillons.

A l'échelle régionale, l'approche spatiale du phénomène de pullulations est complexe à aborder. Le classement en communes dites « de démarrage et de diffusion » (GIRAUDOUX *et al.*, 1997) est en effet assez délicat à appliquer à l'Auvergne. Les limites des communes ne coïncident évidemment pas avec celles du phénomène écologique étudié (la diffusion des pullulations). Par ailleurs, l'organisation géomorphologique des massifs auvergnats est plus complexe que celle de la région Franche-Comté, organisée en trois plateaux. L'Auvergne se présente comme une succession de massifs découpés par des réseaux de vallées parfois profonds qui créent des barrières géographiques naturelles isolant les populations et modifiant probablement fortement leurs flux. Peut-être serait-il possible de trouver des communes de démarrage et de diffusion à des échelles plus fines correspondant à des ensembles paysagers cohérents mais nous ne disposons pas d'étude paysagère pour vérifier cette hypothèse.

■ Risque de pullulations en fonction de l'utilisation des sols

Cette étude confirme les premières observations faites par GIRAUDOUX *et al.* (1997) en Franche-Comté et

FICHET-CALVET *et al.* (2000) en Auvergne. Elle met en évidence que les pullulations et leur degré de sévérité sont corrélées avec l'utilisation des sols et en particulier les proportions de cultures annuelles et de surfaces toujours en herbe (STH). **Le risque de pullulation en Auvergne apparaît lorsque le ratio STH/SAU excède un seuil compris entre 70 et 75 %**. Il existe également une relation entre les pullulations et le niveau d'intensification des exploitations (évalué notamment par la charge de bovins par ha). Cependant, les données du RGA ne permettent pas d'évaluer le chargement réel en nombre de têtes de bétail par ha, particulièrement sur les estives où les animaux proviennent de communes voisines, voire d'autres régions. Or, ces zones d'estives sont souvent les premières à être touchées par les pullulations.

Malgré ces diverses contraintes, **trois grands types de zones ont pu être identifiés** grâce aux variables d'utilisation des sols :

- des zones où le risque de pullulation est très faible, caractérisées par des paysages composés quasi exclusivement de cultures annuelles ou par des mosaïques de prairies, de cultures et de forêts. Les systèmes agricoles sont relativement intensifs et la densité d'exploitations sur la SAU reste importante. La rotation rapide des cultures et le retournement fréquent des sols peuvent expliquer en grande partie l'absence ou la rareté des pullulations ;

- des zones où les pullulations sont sporadiques, caractérisées par des paysages intermédiaires où les prairies permanentes occupent une place importante et où le paysage est fortement fragmenté ;

- des zones où les pullulations sont sévères et fréquentes. Elles correspondent à des paysages essentiellement composés de prairies permanentes façonnées par des pratiques agricoles peu diversifiées et pauvres en éléments boisés.

■ Structuration paysagère et prédation

A l'échelle locale, **l'amplitude et la durée des pullulations diminuent avec l'hétérogénéité du paysage**. Les types paysagers les plus corrélés à cette régulation

sont les zones structurées par des haies fortement connectées et les mosaïques structurées par des bosquets associés à quelques haies. Les **fortes pullulations sont corrélées aux zones de prairies de type openfield**. L'hypothèse explicative la mieux acceptée s'appuie sur **deux modes d'action différents de la prédation** (HANSSON et NILSSON, 1975 ; LINDSTRÖM *et al.*, 1994 ; DELATTRE *et al.*, 1996).

La prédation exercée par **les prédateurs généralistes** (renard, chat, *etc.*) **aurait un effet stabilisateur sur les populations de rongeurs** (ERLINGE *et al.*, 1983). Les habitats fréquentés par ces espèces sont diversifiés. Elles utilisent intensément les milieux boisés : les éléments linéaires (haies) pour leurs déplacements et les surfaces boisées (bosquets, forêts) pour leurs gîtes et lieux de reproduction (JACQUOT *et al.*, 2013). Des paysages très structurés sont donc naturellement riches en prédateurs de ce type et exercent indirectement un rôle régulateur sur les populations de campagnols (HANSSON et NILSSON, 1975).

La prédation exercée par **les prédateurs spécialistes** (l'hermine, *Mustela erminea*, pour le campagnol terrestre, DELATTRE, 1984) aurait **un effet déstabilisateur sur les populations** de leur proie. Ces espèces sont étroitement associées aux populations de campagnols et sont capables de les exploiter intensivement dans les milieux les plus ouverts mais elles ne peuvent les réguler car elles se reproduisent moins et avec un temps de latence. Comme elles colonisent plus facilement les milieux de type *openfield* et que ces espaces sont aussi moins favorables aux prédateurs généralistes, la combinaison de ces deux facteurs pourrait expliquer la déstabilisation fréquente des populations de campagnols dans les paysages très ouverts.

Dans certains paysages homogènes tels que la toundra au Groenland et en Scandinavie, les dynamiques de population de certains rongeurs (lemmings et campagnols) présentent des pullulations pluriannuelles qui sont entièrement déterminées par la prédation (GILG *et al.*, 2003 ; HANSKI *et al.*, 2001). **Dans des régions hétérogènes, le paysage apparaît bien ainsi comme le filtre possible des relations proies / prédateurs**, qui régule ou amplifie les dynamiques de population (HANSSON, 1999 ; BUTET et LEROUX, 2001). DELATTRE *et al.* (1996, 1999a) ont montré l'impact régulateur de certains types paysagers sur les variations de densités des populations de *Microtus arvalis*, et GIRAUDOUX *et al.* (1997), DUHAMEL *et al.* (2000) et MORILHAT *et al.* (2008) sur *Arvicola terrestris*.

■ Hiérarchie des facteurs étudiés

On peut voir apparaître une certaine hiérarchie dans les facteurs. Notamment le **ratio STH/SAU** semble être le facteur majeur pour distinguer les communes touchées ou non par les pullulations (nos 3 classes décrites ci-dessus). A taux de STH/SAU équivalent, **d'autres facteurs** semblent intervenir tels que les structures paysagères. Cependant, ils ne suffisent pas encore à expliquer toutes les nuances. Les proportions de prairies de fauche et de pâture, l'intensification des pratiques (HANSSON et NILSSON, 1975 ; MORILHAT *et al.*, 2007) semblent être des éléments

importants à considérer au vu des analyses effectuées qui prennent déjà en compte le chargement du bétail et le nombre d'exploitants de la commune mais ces deux dernières variables restent trop peu précises. L'organisation de ces éléments paysagers entre eux (patches paysagers) (STENSETH, 1977 ; BUREL et BAUDRY, 1999) pour faire transparaître la connectivité des habitats favorables ou défavorables aux campagnols reste probablement un élément important dont l'indice d'hétérogénéité retenu ici dans les analyses n'a pas rendu compte, peut-être parce que trop approximatif et peu représentatif à cette échelle.

Conclusion et perspectives : Paysage, pratiques agricoles et campagnol à une échelle plus fine

Les pullulations de rongeurs impliquent des processus multifactoriels qui interagissent à des niveaux temporels et spatiaux variés. Il est donc difficile d'étudier et de comprendre ce phénomène par une simple entrée unifactorielle, par une seule méthode d'approche (HANSSON et NILSSON, 1975 ; HOLMES, 1995) et une seule échelle spatiale et temporelle d'analyse (MORILHAT *et al.*, 2007). Malgré ce caractère multifactoriel et une organisation spatiale complexe, difficile à analyser en Auvergne, **l'approche spatiale retenue a cependant permis de mettre en évidence différentes relations entre le paysage, les pratiques agricoles et les dynamiques de population**.

Afin d'améliorer notre compréhension du phénomène, il est important d'intégrer les influences de pratiques agricoles telles que le degré de fertilisation ou la proportion de fauche et de pâturage dans la conduite des prairies (JACOB et HALLE, 2001 ; JACOB, 2003) et plus particulièrement la hauteur d'herbe par rapport au risque de prédation (JACOB et HEMPEL, 2002), données qui ne sont accessibles qu'à une échelle plus restreinte. Mais l'échelle locale reste pertinente pour des petits mammifères dont les mouvements sont limités (SUAREZ-SEOANE et BAUDRY, 2002). De plus, au cours de l'année, les paysages agricoles changent avec les pratiques ; ainsi, la connectivité de l'habitat du campagnol et/ou le risque de prédation changent aussi (BAUDRY *et al.*, 2003).

Des zones d'étude à l'échelle communale ont été mises en place en Auvergne entre 2002 et 2009 en collaboration étroite avec les agriculteurs concernés (GAREL *et al.*, 2009 ; NOTE, 2005). Elles ont permis d'aborder i) les relations complexes entre pratiques agricoles, structuration paysagère et dynamiques de pullulations et ii) l'effet des modifications de milieu, comme d'autres études l'ont fait avec succès dans d'autres écosystèmes et pour d'autres types de rongeurs (HANSSON et NILSSON, 1975 ; MUNOZ et MURUA, 1990 ; DELATTRE et GIRAUDOUX, 2009 ; BENOIT *et al.*, 2007). A cette échelle agricole, il est possible de déterminer les parcelles ou groupes de parcelles à pullulation faible, sporadique ou fréquente, d'identifier les parcelles de démarrage et d'analyser les pratiques agricoles correspondantes, pour pouvoir les adapter. Mais le plein bénéfice de cet investissement, en termes de connaissances et d'application, nécessite un suivi de long terme incluant plusieurs

cycles, ce qui exige de développer des partenariats solides avec les partenaires locaux et les agriculteurs, suivi qui passe par un réseau d'observateurs pérennes qu'il est de plus en plus difficile de financer.

Accepté pour publication,
le 4 octobre 2014.

Remerciements : Les auteurs remercient chaleureusement Bernard Pradier et Christophe Chabalière qui ont produit les données et apporté de nombreuses informations pratiques concernant le comportement du campagnol.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUDRY J., BUREL F., AVIRON S., MARTIN M., QUIN A., PAIN G., THENAIL C. (2003) : "Temporal variability in agricultural landscapes: do farming activities help?", *Landscape Ecology*, 18, 303-314.
- BENOIT M., CRESPIN L., DELATTRE P., MEHAY V., QUÉRÉ J.P. (2007) : "Evaluation du risque d'abondance du campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en fonction du type de prairie", *Fourrages*, 191, 347-358.
- BUREL F., BAUDRY J. (1999) : *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications*, Tec&Doc, 65-117, 209-255.
- BUTET A., LEROUX A.B.A. (2001) : "Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands", *Biological Conservation*, 100, 298-295.
- BUTET A., SPITZ F. (2001) : "Campagnols cycliques : un demi-siècle de recherches", *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 56, 353-372.
- DELATTRE P. (1984) : "Influence de la pression de prédation exercée par une population de belettes (*Mustela nivalis* L.)", *Acta Oecologica*, 5, 285-300.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P. (2009) : *Le campagnol terrestre. Prévention et contrôle des pullulations*, éd. Quae, Versailles.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P., BAUDRY J., MUSARD P., TOUSSAINT M., TRUCHETET D., STAHL P., LAZARINE-POULE M., ARTOIS M., DAMANGE J.P., QUÉRÉ J.P. (1992) : "Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics", *Agriculture Ecosystem Environment*, 39, 153-169.
- DELATTRE P., GIRAUDOUX P., BAUDRY J., QUÉRÉ 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.
- DELATTRE P., DE SOUSA B., FICHET-CALVET E., QUÉRÉ J.P., GIRAUDOUX P. (1999a) : "Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*", *Landscape Ecology*, 14, 401-412.
- DELATTRE P., QUÉRÉ J.P., GIRAUDOUX P., GROLLEAU G., HABERT M., TRUCHETET D. (1999b) : "Lutte chimique et campagnol terrestre. Mise au point du réseau scientifique Populations et paysages", *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 36, 11-113.
- 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.
- ERLINGE S., GÖRANSSON G., NANSSON L., HÖGSTEDT G., LIBERG O., NILSSON I.N., NILSSON T., VON SCHANTZ T., SYLVEN M. (1983) : "Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden", *Oikos*, 40, 36-52.
- FICHET-CALVET E., PRADIER B., QUÉRÉ J.P., GIRAUDOUX P., DELATTRE P. (2000) : "Landscape composition and vole outbreak; evidence from an eight year study of *Arvicola terrestris*", *Echography*, 23, 6, 653-658.
- FRANK F. (1957) : "The causality of microtine cycles in Germany", *J. Wildlife Manag.*, 21, 113-21.
- GAREL et al. (2009) : "Chapitre 12 : expérimentations en Auvergne", Delattre et Giraudoux éd., *Le campagnol terrestre. Prévention et contrôle des pullulations*, éd. Quae, Versailles, 119-130.
- GILG O., HANSKI I., SITTNER B. (2003) : "Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community", *Science*, 302, 866-868.
- GIRAUDOUX P., PRADIER B., DELATTRE P., DEBLAY S., DEFAUT R. (1995) : "Estimation of water vole abundance by using surface indices", *Acta theologiae*, 40, 77-96.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., HABERT M., QUÉRÉ 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 use and landscape perspective", *Agriculture, Ecosystem, Environment*, 66, 47-60.
- HANSKI I., HENTTONEN H., KORPIMÄKI E., OKSANEN L., TURCHIN P. (2001) : "Small-rodent dynamics and predation", *Ecology (Durham)*, 82, 1505-1520.
- HANSSON L. (1999) : "Intraspecific variation in dynamics : small rodents between food and predation in changing landscapes", *Oikos*, 86, 159-169.
- HANSSON L., NILSSON B. (1975) : "Effects of habitat manipulation on small rodent populations", *Biocontrol of rodents, Ecological Bulletins*, n°19, Swedish Natural Science Research Council, Stockholm, 163-173.
- HOLMES J.C. (1995) : "Population regulation: a dynamic complex of interactions", *Wildlife Res.*, 22, 11-19.
- HUITU O., NORRDAHL K., KORPIMÄKI E. (2003) : "Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations", *Oecologia*, 135, 209-220.
- JACOB J. (2003) : "Short-term effects of farming practices on populations of common voles", *Agriculture, ecosystems, environment*, 95, 321-325.
- JACOB J., HALLE (2001) : "The importance of land management for population parameters and spatial behaviour in common voles (*Microtus arvalis*)", Peltz H.J., Cowan D.P. (eds), *Advances in vertebrate pest management II*, Finlander Fuerthpp, 319-330.
- JACOB J., HEMPEL N. (2003) : "Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles", *J. Ethol.*, 21, 45-50.
- JACQUOT M., COEURDASSIER M., COUVAL G., RENAUDE R., PLEYDELL D., TRUCHETET D., RAOUL F., GIRAUDOUX P. (2013) : "Using long-term monitoring of red fox populations to assess changes in rodent control practices", *J. Applied Ecology*, 50, 1406-1414.
- KREBS C.J., MYERS J.H. (1974) : "Population cycles in small mammals", *Advances in Ecological Res.*, 8, 267-399.
- LINDSTRÖM E.R., ANDREN H., ANGELSTAM P. (1994) : "Disease reveals the predator; sarcoptic mange, red fox predation and prey populations", *Ecology*, 75, 1042-9.
- MORILHAT C., BERNARD N., BOURNAIS C., MEYER C., LAMBOLEY C., GIRAUDOUX P. (2007) : "Responses of *Arvicola terrestris scherman* populations to agricultural practices, and to *Talpa europaea* abundance in eastern France", *Agriculture, Ecosystems, Environment*, 122, 392-398.
- MORILHAT C., BERNARD N., FOLTÈTE J., GIRAUDOUX P. (2008) : "Neighbourhood landscape effect on population kinetics of the fossorial water vole (*Arvicola terrestris* Scherman)", *Landscape Ecology*, 23, 569-579.
- MUNOZ A., MURUA, R. (1990) : "Control of small mammals in a pine plantation (Central Chile) by modification of the habitat of predators (*Tyto alba*, Strigiforme and Pseudalopex sp., Canidae)", *Acta Oecologica*, 11, 2-6.
- NOTE P. (2005) : *Influence des pratiques agricoles et des structures paysagères sur les pullulations de campagnol terrestre en Auvergne*, IALE France, Marseille, Novembre, 10 p.
- RYSZKOWSKI L., MYLLYMAKI A. (1975) : "Outbreaks of *Microtus arvalis* and microtine rodents in Central and Eastern Europe", *Ecol. Bull.*, 19, 57-64.
- SAPORTA G. (1990) : *Probabilités, analyses des données et statistiques*, Technip, Paris, 342-351, 403-428.
- STENSETH N.C. (1977) : "On the importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents: towards a theoretical foundation of rodent control", *Oikos*, 29, 545-552.
- SUAREZ-SEOANE S., BAUDRY J. (2002) : "Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: relationship with species' perception", *Ecography*, 25, 499-511



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