

Master 2 Science de l'Univers, Environnement, Evolution (SDUEE)

2017-2018 - Ecologie, Biodiversité et Evolution (EBE)

Biologie de la Conservation Recherche (BCR)

Structures des populations de
campagnols terrestres en lien avec la
végétation à la sortie de l'hiver



Encadrants :

Adrien PINOT
Etienne RAMADIER

Stagiaire :

Gaëlle Sobczyk-Moran

REMERCIEMENTS

Je remercie le Conseil Régional d'Auvergne et le FEDER qui ont financé l'étude ainsi que mon stage. Je remercie VetAgro-Sup et l'UREP pour m'avoir donné de bonnes conditions de travail afin de réaliser mes missions.

Je tiens à remercier mes deux maîtres de stage : Adrien Pinot et Etienne Ramadier. Je remercie également, Julien Bourdiol, Bastien Gironde et Maléna Boussard Parrou. Une superbe équipe de travail m'entourait, j'ai pu terminer mes études dans un cadre privilégié tant par l'ambiance de travail que par la qualité de la formation que j'ai reçue.

Tout d'abord, Adrien, pédagogue et bienveillant, merci d'avoir été toujours disponible pour m'expliquer des modèles statistiques, des théories, des concepts d'écologie. J'ai réellement progressé grâce à toi, je suis beaucoup plus à l'aise avec le maniement du logiciel R. Il n'y avait pas que le travail, tu as éveillé ma curiosité sur beaucoup de choses, merci pour les conversations que nous avons eues.

Etienne, merci pour l'intelligence de tes réflexions et tes conseils toujours justes et intéressants. Tu serais un très bon enseignant d'ailleurs. Je tiens à saluer ton humour, impossible de s'ennuyer et de ne pas rire avec toi malgré de longues journées de laboratoire. Je te remercie pour toutes les corrections sur mon rapport que tu m'as proposées.

Julien, merci de m'avoir aidé si tardivement pour ce rapport, tu m'as apporté précision, synthétisation et bonne humeur lors de cette fin d'écriture. Merci surtout pour les conseils sur les thèses, j'ai pu être certaine de ma décision grâce à toi et pourtant c'est rare que je le sois.

Merci à Marion, Stéphanie, Manon et Alizée, vous avez joué un rôle extrêmement important durant mon stage, vous le savez déjà.

Paul, toi aussi tu es dans mes remerciements, tu m'as beaucoup apporté, merci d'être présent chaque jour. Ton aide en statistiques, ton aide sur la végétation par vidéos, ton énergie communicative, étaient toutes devenues indispensables pour la réussite de mon stage.

Merci à Stéphane pour toute son aide et pour les informations sur la méthodologie à adopter pour étudier des plantes qu'il m'a apporté lorsque nous étions au laboratoire et pour sa gentillesse.

SOMMAIRE

Introduction.....	4
1. Présentation de l'écosystème prairial et de ses enjeux de conservation.....	4
2. Problématiques.....	4
3. Problèmes engendrés par le campagnol terrestre.....	5
4. Moyens de luttés actuels et conséquences.....	6
5. Ecologie du campagnol terrestre.....	7
6. Démographie.....	8
7. Facteurs potentiels de déclin.....	9
8. L'étude du facteur végétation.....	10
Matériel et Méthodes.....	11
1. Relevés de terrain.....	11
1.1 Etude des populations.....	11
1.2 Etude de la végétation.....	13
1.2.1 Végétation globale.....	13
1.2.2 Silos.....	13
1.2.3 Fleurs de pissenlits.....	14
2. Analyses de données.....	14
Résultats et Interprétation.....	15
Préambule.....	15
I. Impact des campagnols terrestres sur la végétation.....	15
1. Biomasse racinaire des parcelles.....	15
2. Comptage de pissenlits.....	16
3. Présence de pissenlits dans les tarières.....	17
4. Silos.....	17
II. Dynamiques de populations de campagnols terrestres.....	19
1. Condition corporelle selon la dynamique de populations.....	19
2. Reproduction selon la dynamique de populations.....	19
3. Potentiel reproducteur selon la dynamique de populations.....	20
III. Impact de la végétation sur les campagnols terrestres.....	21
1. Processus individuels.....	21
a) Condition corporelle.....	21
b) Reproduction.....	22
2. Processus populationnels.....	23
Potentiel reproducteur.....	23
Discussion.....	24
Bibliographie.....	31
Annexes.....	33

INTRODUCTION

1. Présentation de l'écosystème prairial et de ses enjeux de conservation

En France, il existe deux zones géographiques où les prairies permanentes dominent le paysage de moyenne montagne : la Franche-Comté qui représente 4.9 % des prairies françaises et le Massif central qui représente à lui seul 34 % des prairies françaises (AGRESTE 2010). Les écosystèmes prairiaux de plaine et de moyenne montagne sont issus d'anciens déboisements où la végétation a été modifiée. Ils datent de centaines, voire de milliers d'années (Muller 1996). En agriculture, une prairie est une surface dont les peuplements végétaux sont composés principalement de graminées et de légumineuses fourragères, utilisés pour l'alimentation des polygastriques tels que vaches, chèvres, moutons... (Mazoyer 2002). Les prairies permanentes présentent de la végétation toute l'année, ne sont jamais labourées et n'ont pas été semées depuis au moins 10 ans. Elles constituent les surfaces toujours en herbe (STH), en 1995 elles couvraient une surface de 13 millions d'hectares en France (Mazoyer 2002). Cet écosystème prairial est semi-naturel, en effet, le milieu sera maintenu ouvert par la pression anthropique (Muller 1996). Ces écosystèmes représentent une grande valeur patrimoniale, et sont menacés par leur perte en surface (Babillot 1996) et par leur artificialisation (Green 1990). Effectivement en 2010, on ne recensait plus que 7,8 millions d'hectares de prairies en France (soit une perte de 40% des surfaces en 15 ans, (AGRESTE 2010)).

2. Problématiques

En 1962 à la suite du vote de la Politique Agricole Commune (PAC), dont le but était d'assurer l'indépendance et la sécurité alimentaire de l'Europe, de promouvoir le développement et l'équilibre des territoires ruraux et de répondre aux enjeux climatiques tout en préservant les ressources naturelles (Chambres d'agriculture, 2018), le monde agricole s'est vu bouleversé.

On dénombre, depuis les années 70 en Auvergne, de moins en moins d'agriculteurs (AGRESTE 2010). En parallèle les exploitations se sont agrandies, les agriculteurs disposaient en moyenne de 14 hectares de terres dans les années 70, pour atteindre en 2010, une surface moyenne des exploitations de 30 hectares. Ce phénomène a été permis par une politique publique de réorganisation de l'espace à grande échelle. Ce remembrement visait à augmenter la surface des parcelles pour les adapter aux nouveaux outils motorisés (AGRESTE 2010). Pour regrouper les parcelles il a fallu démanteler une partie du bocage. Le paysage rural n'était ensuite plus

composé de parcelles encloses de haies vives (Mazoyer, 2002). Les haies étaient très utiles pour de nombreuses espèces animales, pour y chasser, s'y cacher, s'y déplacer en limitant le risque de prédation. En effet, ce sont des corridors écologiques permettant les connexions entre différents milieux (Bergès et al. 2010). Pour gérer de plus grandes exploitations, les pratiques agricoles se sont intensifiées. Dans les élevages dépendant de l'herbe en moyenne montagne, la fertilisation aussi s'est intensifiée (utilisation de lisier, engrais de synthèse) ce qui a modifié la flore et augmenté la production d'herbe. En réponse et grâce à au développement de nouvelles techniques de stockage de fourrage (enrubannage, ensilage, puis plus récemment le séchage en grange) les fauches sont de plus en plus précoces afin de maximiser le nombre de coupes de l'herbe. Pour une question de productivité, les rotations des cultures entre céréales, herbe et jachère ne sont plus mises en place, les régions se spécialisent et le massif central et la Franche-Comté deviennent les plus grandes prairies permanentes de France (Huyghe 2005). En Auvergne, les surfaces toujours en herbe augmentent (plus 27% de STH entre 1955 et 1970) (Mazoyer 2002). L'intensification des pratiques agricoles a pour résultat une perte de diversité floristique dans les prairies (Muller 1996). Ce sont quelques 300 espèces végétales inféodées au milieu prairial qui deviennent rares ou sont menacées (Delpech 1989). Avec l'augmentation de la fertilisation, la composition spécifique des prairies change, les graminées telle que la fétuque ovine ou le nard raide, adaptées aux terrains maigres sont remplacés par des graminées plus explicatrices de nutriments, telles que les ray grass anglais, dactyles et fétuques élevées (Natagora asb, 2017). Comme pour la productivité des vaches, certaines espèces de campagnols ont alors profité de ce changement, en effet, le milieu leurs devenaient plus favorable. Depuis la révolution agricole, les agriculteurs ont observé sur leurs prairies des dégâts de plus en plus considérables causés par des densités périodiquement très élevées de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris scherman*). Cependant, sous nos latitudes et en climat tempéré, des dynamiques de populations éruptives ne sont pas attendues en milieu naturel terrestre.

3. Problèmes engendrés par le campagnol terrestre

Ce rongeur colonise les milieux ouverts, des zones de pâturages entre 500 et 1200 m d'altitude (Delattre & Giraudoux 2009). Le campagnol terrestre avait toujours été présent dans ces prairies mais à des faibles densités et n'avait jamais été considéré comme un problème avant les années 70. Il vit sous terre et creuse des galeries notamment grâce à ses incisives. La terre creusée est évacuée en surface et forme des tumuli de terre fine et émietlée (Giraudoux et al. 1995). Il se nourrit de dicotylédones : racines et parties aériennes de pissenlit, trèfle et luzerne (Kopp 1988).

Un trop grand nombre de campagnols dans une parcelle agricole entrainera un ravage des prairies qui manqueront de végétation et présenteront de très nombreux monticules de terre. (Giraudoux et al. 1995, voir Photo 1).

Les prairies deviennent alors inutilisables à la fois pour la pâture par le bétail du fait de la diminution de l'appétence pour les troupeaux due à la présence de terre, mais également pour la fauche. Une faible présence de terre dans l'ensilage entraîne un pourrissement d'une importante partie de l'herbe ensilée, menant à la perte d'une partie du fourrage. De plus, ceci est accompagné de problèmes sanitaires importants dont les risques de transmissions de bactéries telluriques affectant la santé des vaches (sous-alimentation des troupeaux, lait de moins bonne qualité...) et pouvant être transmis à l'Homme via le lait. Les parcelles les plus touchées peuvent atteindre des rendements fourragers nuls où la terre est à nue et où plus aucune plante ne pousse.



Photo 1: Prairie très impactée par les campagnols terrestres. A Ceysnat, devant le Puy de Dôme. Avril 2018.

4. Moyens de luttés actuels et conséquences

Une molécule anticoagulante : la bromadiolone, a été et reste le principal outil utilisé pour lutter contre les campagnols terrestres. La molécule est enrobée autour de grains de blés colorés en bleu. Ces grains sont achetés par les agriculteurs qui les disséminent dans leurs champs en faisant des sillons à la charrue ou en les plaçant manuellement dans les terriers à l'aide d'outils spécialisés (canne, fusil à blé). Le blé empoisonné se retrouve à environ 15 cm de profondeur dans la zone de prospection de nourriture des campagnols terrestres (Delattre & Giraudoux 2009).

Lorsque ceux-ci ingèrent la molécule, des hémorragies internes se produisent et ils meurent dans les 3 jours à un mois selon la concentration de bromadiolone dans leur sang. Le succès à court terme est net, mais il est malgré tout possible et souvent fort probable que des campagnols survivent et que la parcelle soit recolonisée l'année suivante. Par ailleurs, leur comportement est affecté par l'ingestion de la molécule qui les déshydrate et les amène à remonter en surface pour trouver une source d'eau. Ils sont alors plus vulnérables aux prédateurs. En surface, lorsque l'herbe n'est pas haute, les campagnols sont très visibles et facilement capturables. Buses, milans noirs et royaux, renards, blaireaux mais aussi hérons et animaux domestiques

seront alors également impactés par la bromadiolone car le campagnol terrestre fait partie de leur régime alimentaire et que la molécule est résiliente (Coeurdassier et al. 2014). En effet, dans les tissus des rongeurs, la demi-vie de la bromadiolone est de 170 jours (McDonalds et al., 1998). L'accumulation de bromadiolone par la consommation importante de campagnols engendre des hémorragies létales chez les prédateurs. Ce moyen de lutte est controversé car dangereux pour la faune non cible et peut entraîner l'apparition de résistances des campagnols au produit lors d'utilisation sur des densités élevées. Enfin, la France héberge 12 % de la population mondiale de milans royaux (LPO, 2018) et l'Auvergne est la plus grande zone de reproduction française pour ces rapaces, entre 10 et 15 couples par kilomètre carré y sont recensés (Thiollay et al. 2004). L'empoisonnement de cette espèce à la bromadiolone est la deuxième cause de mortalité après sa perte d'habitat dans toute la France (Riols 2014). Entre 2002 et 2008, un déclin de 20% des effectifs français a été observé (Riols 2014) chez cette espèce classée vulnérable en 2008 par l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature).

La biologie du campagnol terrestre est assez bien documentée, mais son cycle démographique l'est beaucoup moins. La zone d'étude historique a, depuis l'origine du problème, été le Jura Français et la Suisse dans lesquelles l'échelle d'étude privilégiée était celle du paysage. Cependant, pour pouvoir lutter efficacement contre le campagnol terrestre il faut aussi étudier les mécanismes qui régissent la dynamique de leurs populations et ce à une échelle beaucoup plus fine, à l'échelle de la colonie, voire de l'individu. Ceci pour ne pas engager des moyens de lutte inutiles et afin de mettre en place des moyens de contrôle de la population efficaces et raisonnés, permettant de respecter l'environnement.

5. Ecologie du campagnol terrestre

Le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) est un micromammifère de la famille des rongeurs. Il vit principalement sous terre, en petites colonies de quelques individus composées la plupart du temps d'un mâle adulte, d'une à deux femelles adultes et de jeunes (Airoldi 1976, données de terrains collectées lors de ce stage). Les galeries qu'il creuse font environ 4.5 cm de diamètre et se trouvent entre 5 et 20 cm de profondeur pour sa recherche de nourriture (Airoldi 1976). Il se nourrit des racines et également des parties aériennes des plantes trouvées dans les prairies (Kopp 1988). Dans son expérience, Kopp (1988) avait installé des filets pour épargner les campagnols de la prédation, ceux-ci pouvaient donc manger sans risques les parties aériennes des plantes disponibles. Par ailleurs, Airoldi (1976) indique que l'on trouve des greniers à 40 cm de profondeur, dans lesquels les campagnols stockent jusqu'à 30 espèces

différentes de plantes. Nous appellerons les greniers : des silos, puisque les ressources ne sont pas stockées dans une chambre vide mais bien remplie de terre (facilitant probablement la conservation des racines à plus long terme – voir photo 2). Dans ces silos sont retrouvés préférentiellement des racines de pissenlits, de trèfles, de luzernes (Kopp 1988) et de *Crocus albiflorus* en montagne lorsque l'espèce est disponible (Airoldi, 1976). Un campagnol terrestre adulte mange l'équivalent de son poids en racine chaque jour (Delattre & Giraudoux 2009). En effet, l'animal ne boit pas et puise toute l'eau nécessaire à sa survie par l'intermédiaire de l'importante biomasse de racines qu'il mange chaque jour.



Photo 2 : Excavation d'un silo.
De grosses racines de pissenlits sont stockées
(mars 2017)

La maturité sexuelle est atteinte à 5 semaines. Une femelle peut avoir en moyenne 4 à 5 petits après 21 jours de gestation. Ils vivent 6 à 8 mois et font 12 à 18 cm de longueur (Delattre & Giraudoux 2009). La reproduction des campagnols terrestres s'étend de mi-mars à mi-novembre (Airoldi 1978), mais on observe quelques femelles gestantes à tout moment de l'année (Meylan & Airoldi 1975). Lorsque le milieu est favorable, les femelles peuvent faire jusqu'à 3 (Airoldi 1978) voir 4 (Ventura et al. 1991) portées d'affilées et la taille de population augmente alors très rapidement. Ce potentiel de reproduction en continue sur une longue période de l'année favorise les pullulations de campagnols.

6. Démographie

Les densités de populations de campagnols suivent un cycle sur plusieurs années. Celui-ci est caractérisé par 4 phases successives : basse densité, croissance, pic de pullulation et déclin (Krebs & Myers 1974). Pour le campagnol terrestre la phase de basse densité dure de 2 à 3 ans (Delattre & Giraudoux 2009), elle est suivie par une phase de croissance rapide au cours d'un printemps/été. Ensuite, le pic de pullulation durera également 2 à 3 ans avant d'observer la phase de déclin soudain qui conduit à une nouvelle phase de basse densité. Ce passage entre ces deux phases extrêmes s'observe à l'échelle d'une année seulement alors les phases en elles-mêmes durent chacune plusieurs années. Les taux de croissances selon les phases du cycle sont peu connus, on sait que le taux de croissance à haute densité (500 à 800 individus à l'hectare) est nul mais que le taux de croissance à faible densité (0 à 50 individus à l'hectare) est très variable (Delattre & Giraudoux 2009). Les études démographiques sont annuelles avec comme

période de référence pour recenser les populations : l'automne. En effet, c'est lors de cette saison que les individus sont les plus nombreux, à la fin supposée de la période de reproduction (Airoldi 1978).

Les équipes qui encadrent le programme au sein duquel je travaille ont fait l'analyse des données de dynamiques de populations de campagnols issues de nombreuses publications pour déterminer les variations de densités de campagnols en fonction des saisons (Pinot et al. en préparation). Ils ont trouvé une variation saisonnière importante de la densité des campagnols. Par exemple, lorsque la population de campagnols est supérieure à 200 individus à l'hectare au début de l'hiver (donc en phase de pic de pullulation), les populations de campagnols déclinent systématiquement entre novembre et mars. À la suite de ce déclin hivernal, au printemps soit la densité de campagnols se remet à augmenter, soit elle diminue malgré le fait que l'on soit dans la période de reproduction. Les circonstances et la raison de ce déclin printanier sont aujourd'hui inconnues. Nous souhaitons donc connaître les facteurs impactant le taux de croissance des campagnols à la sortie de l'hiver.

7. Facteurs potentiels de déclin

Contrairement à ce que l'on trouve dans des environnements du grand Nord qui présentent des chaînes trophiques simples (lynx-lièvres au Canada, campagnols-lemmings dans le nord de la péninsule fénoscandinave), il n'existe pas de cohorte de prédateurs en France et en Suisse pouvant engendrer des cycles loka-voltera, en effet, il existe un trop grand nombre d'espèces de prédateurs généralistes (Turchin & Hansi 1997, Graham & Lambin 2002). La prédation par les espèces citées précédemment ne peut donc probablement pas provoquer à elle seule le déclin de populations en phase de pullulation. À l'inverse, la prédation peut augmenter la densité de campagnols à l'hectare car en diminuant la dispersion, il y aura une saturation d'habitat (South 1999). La dispersion chez cette espèce est rare, les seuls cas documentés sont ceux des jeunes qui dispersent de nuit par temps pluvieux (Saucy & Schneiter 1997) certainement pour diminuer le risque de prédation.

Ensuite, d'autres facteurs comme les pathogènes pourraient impacter les campagnols et expliquer ces déclins. Peut-être qu'avec plus d'individus, il y aurait une concentration de maladies et une transmission de celles-ci facilitée. Pourtant, par exemple, à haute densité on n'observe pas d'effet des pathogènes sur le taux de croissance d'une population de campagnols roussâtres étudiée par Escutenaire et al. (2000). En effet, entre 1996 et 1997, un virus impactant cette population avait disparu alors que la densité des rongeurs était élevée. De plus, une thèse

qui est sur le point d'être soutenue (Petra Villette – Chrono-environnement, 28 Juin 2018) ne semble pas vérifier ce fait.

Nous avons vu que le contrôle top-down a fait l'objet de plusieurs études et ne montre pas aujourd'hui des résultats qui permettent d'expliquer les déclin. Nous nous posons la question d'un contrôle bottom-up des populations. En d'autres termes, est-ce que la disponibilité en ressource alimentaire peut expliquer les déclin des populations ? Les campagnols semblent dépendants de leurs ressources et en particulier des grosses racines charnues. Celles-ci ne semblent pas présentes dans les mêmes proportions et les mêmes biomasses dans toutes les prairies. De plus, des déclin de populations peuvent être observés dans des prairies où la végétation aérienne est verte et productive, peut-être que le déclin serait dû à la disponibilité de racines présentes sous ce couvert végétal.

D'autres facteurs méritent encore d'être étudiés. Le climat et les interactions entre individus (compétition, reproduction) ont probablement aussi un impact sur la démographie des campagnols.

8. L'étude du facteur végétation

Au vu des arguments énoncés ci-dessus, les facteurs prédation et pathogènes ont été écartés de l'étude pour se concentrer uniquement sur le facteur végétation, et comment il impacte les dynamiques de populations de campagnols.

Plusieurs axes d'études ont été identifiés lors de la mise en place de mon stage.

Pour expliquer le déclin observé certains printemps on peut émettre le postulat suivant : les campagnols mangent la ressource plus vite qu'elle ne pousse. Les plantes de prairies sont vivaces, leur croissance est arrêtée ou ralentie en hiver, ou bien sont annuelles, elles meurent l'hiver après avoir disséminé leurs graines (Suty 2014). En parallèle, les campagnols continuent de se reproduire en automne alors que les plantes de leur milieu ne sont plus dans une dynamique de croissance. Ce décalage entre densité de campagnols et densité de plantes prairiales s'ajoute peut-être chaque année jusqu'à atteindre un épuisement du stock de ressources. Ensuite, peut-être que le stock végétal aurait besoin de plusieurs années pour atteindre à nouveau un certain seuil favorable à une pullulation de campagnols. Cela pourrait expliquer le cycle alternant 2 à 3 ans de phases de basse densité de campagnols et 2 à 3 ans de phases de haute densité. Les périodes entre ces phases seraient peut-être déterminées par la croissance des plantes de prairies.

Cette réflexion à la base de ce stage, amène aux questions suivantes ;

Y-a-t-il une diminution de la densité de racines avec l'augmentation de la densité de campagnols ?

La densité de pissenlits, considéré comme plante d'intérêt pour le campagnol, a-t-elle un effet sur la dynamique de population des campagnols ?

Quelles plantes favorisent la prolifération des campagnols ? Quelles sont les plantes préférées par les campagnols pour le stockage et pour leur consommation ?

Comment la disponibilité des ressources des campagnols impacte les processus des dynamiques individuels des campagnols ?

Comment la disponibilité des ressources des campagnols impacte les processus de dynamique de populations de campagnols ?

MATERIEL ET METHODES

1. Relevés de terrain :

1.1 Etude des populations

La caractérisation des populations a été effectuée sur des parcelles considérées comme homogènes concernant les facteurs suivants : altitude (800-1100 m), traitement (parcelles de fauches afin d'éviter les biais dus au piétinement des animaux lors du pâturage), sans lutte contre les campagnols (ni mécanique, ni chimique), fertilisation (similaires en termes d'apports organiques et chimiques). Toutes les parcelles sont localisées dans la zone à l'Ouest de la chaîne des Puys du département du Puy-de-Dôme (63) sauf pour 5 parcelles suivies dans le Cantal (15). (Cf. figure 3) ; chaque point représente une parcelle, les couleurs représentent la densité (blanc : faible densité, noir : forte densité). Au total, 44 parcelles ont été échantillonnées.



Figure 3 : Carte de la zone d'échantillonnage des parcelles.

Pour des raisons de logistique de déplacement, les parcelles ont été échantillonnées par groupe de deux à cinq parcelles proches dans l'espace. Toutes les parcelles appartenant à un groupe ont été échantillonnées au cours d'une même journée.

Une fois dans la parcelle, des quadrats sont tracés à un minimum de 20 m de la délimitation de la parcelle afin de s'affranchir de l'effet bordure. Dans chaque quadrat sera posé 25 pièges (pièges létaux Topcat ®) quelle que soit la densité d'animaux estimée dans un premier temps via les indices en surfaces (tumuli de terre). Nous avons posé entre un et trois pièges par colonies en fonction de sa taille et de sa structure. Le nombre de pièges par zone à échantillonner étant fixe, le quadrat sera donc de surface variable et tracé à partir d'une base d'un carré de 20mx20m (400 m²). Par conséquent si le carré initial de 400 m² est trop petit pour accepter tous les pièges, la surface du quadrat sera agrandie afin de tous les poser. Pour une meilleure estimation possible de la population, nous avons pris soin d'essayer de capturer tous les animaux de chaque zone d'étude. Puisque l'activité des campagnols terrestres est assez importante (première capture dans les 15 minutes environ après la pose des pièges en moyenne), les pièges sont posés à la journée et relevés régulièrement pour capturer tous les individus présents dans les galeries dans ce laps de temps. La densité est estimée comme le nombre d'individus capturés sur la surface piégée.

Les phases du cycle de la population de campagnols ont été déterminées en comparant la densité de campagnols dans les parcelles à l'automne et la densité de campagnols dans ces mêmes parcelles au printemps où l'on avait compté les pissenlits. Si en automne, on observe dans une parcelle une faible densité de campagnols et qu'elle ne varie pas au printemps suivant, on sera en **phase de basse densité** (cf. figure 4). En revanche si la densité de campagnols augmente au printemps suivant, on sera en phase de croissance de la population.

Si la densité mesurée en automne dans une parcelle est élevée et qu'elle ne varie pas au printemps suivant, on sera **en phase de pic de pullulation**. Mais, si elle diminue au printemps suivant, on sera **en phase de déclin** (cf. figure 4).

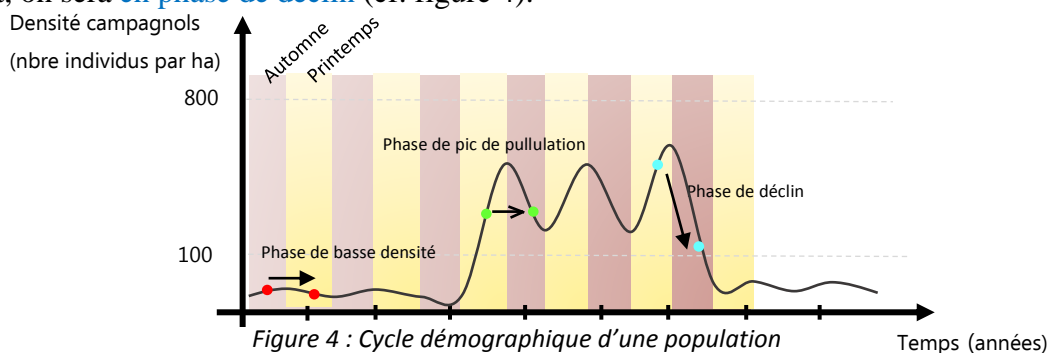


Figure 4 : Cycle démographique d'une population de campagnols selon les saisons : printemps-automne

Plusieurs mesures morphométriques sont faites sur chaque animal : la taille (l'animal est posé sur la règle, tiré par la queue et mesuré du museau et à la base de la queue), le poids, et une autre notation pour le sexe : taille des testicules pour les mâles et indications de reproduction externe pour les femelles (oestrus, lactation).

Afin de déterminer le statut reproducteur des femelles de manière plus fine ces dernières ont toutes été autopsiées. Ceci a permis d'observer l'engagement dans la reproduction passée (cicatrices placentaires témoignage d'anciens embryons) et actuelle en comptant le nombre d'embryons et en caractérisant leur stade de développement (poids, notation pour le stade, notation de la largeur des trompes)

1.2. Etude de la végétation

1.2.1 Végétation globale

Des prélèvements de carottes de terre ont été réalisés sur 30 parcelles échantillonnées. La littérature (Bengough et al. 2002) et des tests de variabilité ont permis de mettre en évidence un rapport coût/bénéfice de 10 carottes (tarière de 8 cm de diamètre et 12 cm de profondeur, ce qui correspond à la profondeur des galeries de recherche de nourriture des campagnols) par zone échantillonnée afin d'essayer de caractériser la végétation.

Pour ce faire, les carottes sont prélevées de manière aléatoire dans l'espace de la zone échantillonnée. Chacune des 10 carottes de chaque parcelle a été séparée en deux parties à l'aide d'un grand couteau : la partie aérienne et les racines. Afin d'enlever le substrat (terre, minéral) nous avons lavé ces deux parties séparément sur des tamis de maille 2 mm. Une fois dénuées de substrat la partie racinaire a été triée en différentes catégories d'intérêts (chevelu, dactyle, renoncule, pissenlit, trèfle et autres racines), les racines chevelues sont caractérisées par un diamètre inférieur au millimètre, et forment un amas racinaire non identifiable. Chaque espèce était également séparée selon son diamètre en catégories : grosses (supérieur à 2mm) et petites racines (inférieur à 2mm). Puis les parties aériennes et racinaires ont été mises à l'étuve pendant 48 h à 105°C permettant ainsi de retirer toute présence d'eau et d'avoir les poids en matière sèche. Ensuite, chaque partie a été pesée sur une balance de précision au centième de gramme.

1.2.2 Silos

Lors des séances d'échantillonnage, 6 silos de différents volumes et poids ont été trouvés de manière fortuite. Chacun d'entre eux ont été prélevés. Afin d'être sûr de récupérer tous les échantillons le composant, la terre a été creusée jusqu'à ce que plus aucune racine stockée ne

soit observée. Après conservation en chambre froide 2 à 3 jours, les fragments ont été pesés avec une balance de précision au centième de gramme, la longueur et le diamètre maximal étaient mesurés avec une précision au millimètre. Ce stockage apporte potentiellement aux campagnols des ressources pour les périodes où celles-ci sont moins importantes, moins disponibles et où la taille de l'herbe pour pâturer en surface ne permet pas une protection suffisante contre les prédateurs.

1.2.3 Fleurs de pissenlits

Une des plantes préférées selon Airoidi (1976) et Kopp (1988) du campagnol terrestre est *Taraxacum officinale* (le pissenlit dent-de-lion). On s'attend à ce qu'il y ait une corrélation entre le nombre de fleurs de pissenlit au printemps et le nombre de racines, ainsi, avec un comptage de fleur au printemps, on mesure un indice de l'effet de la densité de campagnols durant l'hiver sur la population de pissenlit (densité dépendance retardée). C'est-à-dire, que la densité de campagnols à un temps t , a un impact non immédiat sur la densité de fleurs de pissenlits, mais a un impact sur celles-ci au temps $t + 1$. Par conséquent, nous avons décidé de nous focaliser sur le pissenlit et d'avoir un proxy de la densité de cette espèce dans les parcelles en comptant le nombre de fleurs. Nous sommes retournés dans chaque parcelle échantillonnées lors de la période de floraison du pissenlit (première semaine de mai) et avons tracé dans la zone de capture des campagnols un quadrat de 10 m^2 localisé de manière aléatoire. Nous y avons compté le nombre de fleur de pissenlits.

2. Analyse des données

Toutes les analyses ont été faites à l'aide du logiciel R version 3.3.2, 64-bit. Les packages qui ont été utilisés sont les suivants : plyr et mixtools.

Les modèles statistiques testés sont des modèles linéaires simples, linéaires généralisés et de mélange. Lorsque plusieurs variables explicatives étaient testées, une procédure : forward step by step était effectuée avec une comparaison des meilleurs modèles selon leur AIC (Akaike 1987). L'AIC le plus faible correspond au modèle expliquant le mieux les données analysées. Une différence d'AIC inférieure à 2 entre des modèles indique qu'ils sont équivalents, le modèle le moins paramétré est alors choisi.

RESULTATS & INTERPRETATIONS

Préambule

Corrélation biomasse aérienne et biomasse racinaire

Pour savoir si l'importance des parties aériennes et racinaires d'une plante peuvent être représentatives l'une de l'autre, on a testé avec un modèle linéaire la corrélation entre celles-ci (cf. figure 5). Les résultats nous indiquent que la biomasse aérienne augmente avec la biomasse racinaire (coefficient biomasse racinaire = 0.53 ± 0.13 , $R^2 = 0.35$, p-value = 0.0004).

Regarder les plantes en surface comme proxy des racines ne fonctionne que partiellement, en effet, la droite tracée n'explique de 35% des variations observées. C'est pourtant ce qui a souvent été fait dans les publications antérieures (Morilhat 2005 ; Birney et al. 1976 ; Giraudoux et al. 1997 ; Oksanen et al. 1999). Cette espèce étant décrite comme mangeuse de racine, il paraît donc nécessaire d'étudier également la disponibilité des ressources sous terre.

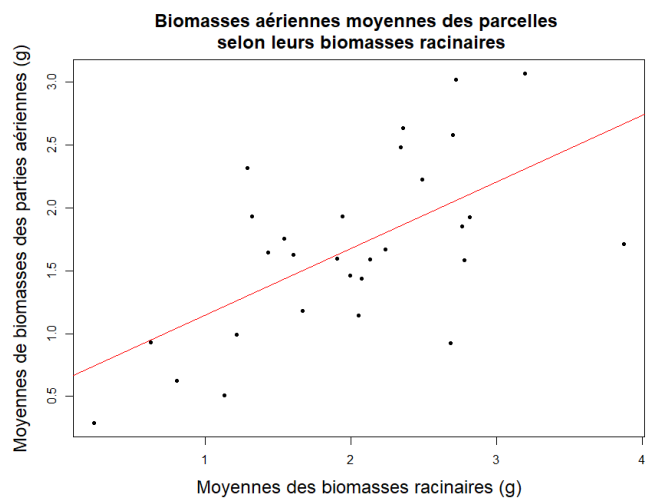


Figure 5 : Biomasses aériennes moyennes des parcelles (g) en fonction de leurs biomasses racinaires moyennes (g)

I. Impact des campagnols terrestres sur la végétation

1) Biomasse racinaire des parcelles

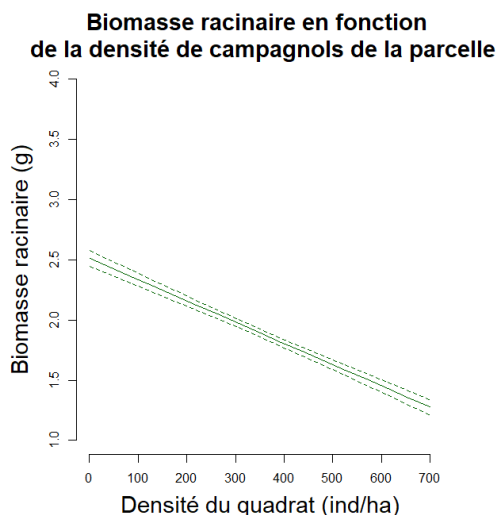


Figure 6 : Biomasse racinaire totale (g) d'une prairie en fonction de la densité de campagnols (nombre d'individus/ha) de celle-ci

Les campagnols consomment des racines. Nous souhaitons savoir si la biomasse racinaire (BR) diminue lorsque la densité d'individus à l'hectare (DENS) augmente. Trois modèles ont été testés ; BR ~1 (modèle nul, AIC = 825,37), BR ~DENS (AIC = 725,09), BR ~ log(DENS) (AIC = 760,53). Le meilleur modèle en termes d'AIC est le deuxième. Il montre que le nombre de campagnols dans une prairie a un impact négatif sur la biomasse racinaire (figure 6, coefficient densité = $-0,0017 \pm 0.0001$, p-value = 2.10^{-16}).

2) Comptage pissenlits

On a choisi de tester s'il y a une relation entre le nombre de fleurs de pissenlits comptées en mai dans la parcelle, et la phase du cycle de la population de campagnols observée au printemps précoce (mars-avril) dans la même parcelle.

Un modèle linéaire a été produit pour savoir si la phase du cycle avait un effet significatif sur le nombre fleurs de pissenlit sur 10 m². Ce modèle comporte un AIC plus faible que le modèle nul. L'ajout des 4 phases permet donc de mieux expliquer la variabilité du nombre de fleurs sur 10 m².

Figure 7 : Il n'y a pas de différence significative du nombre de pissenlits sur 10 m² entre les parcelles en phase de basse densité et en phase de croissance. On ne peut donc pas différencier les phases de basse densité et de croissance de populations de campagnols par l'observation du nombre de pissenlits sur 10m². On observe une différence significative du nombre de pissenlits sur 10 m² entre les parcelles en phase de basse densité et les parcelles en phase de plein cycle moyenne = 72 ± 65 , p-value = 0.03) et de déclin (moyenne = 22 ± 73 , p-value = 0.03).

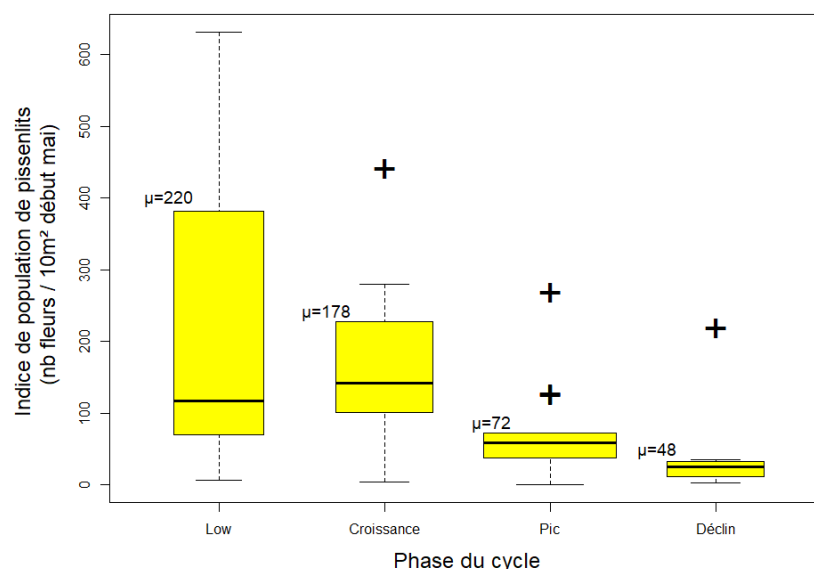


Figure 7 : Nombre de pissenlits sur 10 m² en fonction de la phase du cycle de la population de campagnols de la parcelle. (La largeur des box est proportionnelle au nombre de parcelles échantillonnées)

Il y a donc un lien entre la densité de pissenlits dans les parcelles et certaines phases du cycle dans lesquelles se trouve la population de campagnols.

Les phases de basse densité et de croissance ne sont pas différenciables par le nombre de fleurs de pissenlit au m², les phases de pic de pullulation et de déclin ne le sont pas non plus.

En revanche, les 2 premières phases présentent un nombre significativement différent de fleurs de pissenlit des deux phases suivantes (croissance-pic : p-value=0.03, croissance-déclin : p-value=0.02) (coefficients en annexe 1). Cela pourrait être le résultat d'un mécanisme de déplétion des racines lié au pâturage par les campagnols durant l'hiver, témoignant une densité dépendance retardée.

3) Présence de pissenlits dans les carottes

Dans 10 tarières racinaires, qui représentent 0.05 m² de surface échantillonnée on observait presque toujours des racines chevelues, de la partie aérienne, du dactyle alors que la présence de pissenlits, étaient un évènement rare. Pour avoir une racine de pissenlit par échantillon, il faudrait observer une densité de 200 000 pissenlits à l'hectare. La biomasse racinaire de cette espèce risquait donc d'être mal estimée. On a donc choisi de tester la probabilité de présence de pissenlits dans une tarière en fonction de la densité de campagnols dans la parcelle.

Les variables explicatives qui ont été testées indépendamment les unes des autres sont les suivantes : la densité, le logarithme de la densité, la densité avec une relation quadratique (DENS + DENS²), la phase de la population, l'interaction entre la phase de la population et la densité et enfin l'ajout de la densité et de la phase de la population. Le modèle testant la probabilité de présence de pissenlit selon le logarithme de la densité présente le plus faible AIC. La probabilité d'avoir du pissenlit dans une tarière diminue avec l'augmentation de la densité de campagnols (cf. figure 8).

(Coefficient densité = -0.41 ± 0.11, p-value = 0.0002, R² = 0.32).

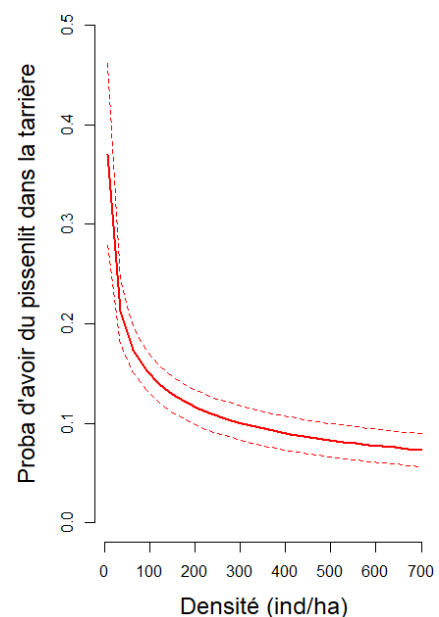


Figure 8 : Probabilité d'avoir du pissenlit dans une tarière en fonction de la densité de campagnols de la parcelle

4) Silos

Nous avons fait, dans un premier temps, l'inventaire des espèces de racines de plantes stockées dans les silos et calculé leur proportion relative. Afin de savoir si les campagnols effectuent un

choix dans le stockage des racines en fonction de la disponibilité des celles-ci dans la parcelle, nous avons comparé les espèces de racines de plantes disponibles dans la parcelle aux espèces stockées dans le silo. Les stocks de racines dans les silos sont très importants et maintenus durant l'hiver. (1,3 kg de racines dans le plus grand silo trouvé, soit 13 fois le poids d'un campagnol adulte).

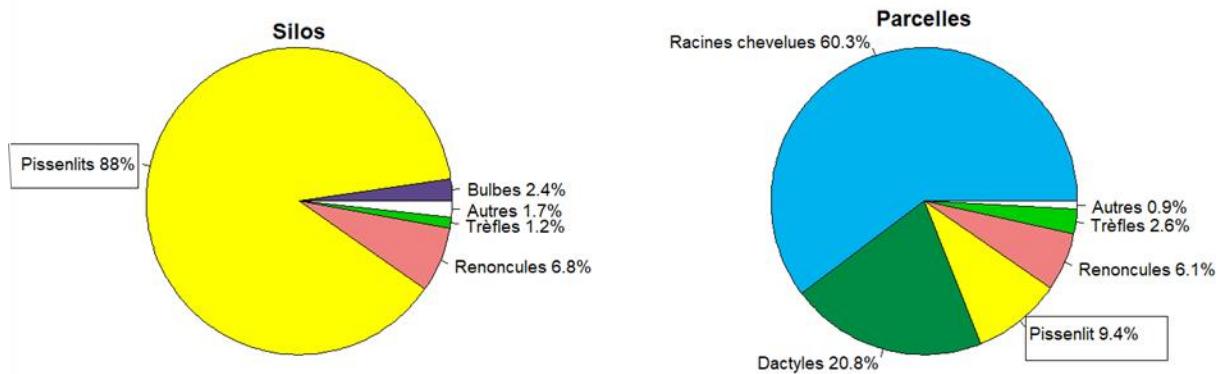


Figure 9 : (a) Moyennes des biomasses des espèces présentes dans les 6 silos. (b) Moyennes des biomasses des espèces présentes dans les 4 dernières parcelles où les silos ont été trouvés.

Les campagnols stockent à 88% des pissenlits, viennent ensuite les racines de renoncules (6,8%), des bulbes (2,4%), les racines de trèfles (1,2%) et d'autres racines (1,7%). (Cf. figure 9). On observe que les proportions de biomasse des racines qui sont disponibles dans une parcelle sont différentes de celles des silos. Un choix est certainement opéré par les campagnols. Ceci pourrait se traduire par une exploitation de leurs ressources de manière la plus efficace par le choix des racines de pissenlit. Elles font partie des plus grosses racines disponibles dans les prairies, et ont l'air de ne pas se dégrader lorsqu'elles sont conservées dans de bonnes conditions. Le choix du pissenlit révèle probablement un comportement d'approvisionnement optimal. Ils discriminent également les petites racines chevelues des autres. En effet, celles-ci ne possèdent pas de réserves et sont uniquement utilisées par la plante pour le transport de nutriments et non pour les stocker, plus une racine présente un diamètre élevé moins elle permet l'absorption de nutriment et plus elle permet le stockage (Roumet et al. 2006).

A retenir :

La ressource racinaire locale (parcelle), voire toute la végétation est déplétée par le nombre croissant de campagnols sur celle-ci.

Plus on est proche de la phase de déclin du cycle des campagnols, moins on observe de pissenlits dans la parcelle.

Le pissenlit est l'espèce préférée du campagnol (alimentation et stockage).

II. Dynamiques de population de campagnols terrestres

1) Condition corporelle selon la dynamique de populations

Pour connaître la corpulence et avoir un témoin de la bonne santé des individus d'une population on peut calculer leur condition corporelle (CC). Les résidus du modèle linéaire du poids des individus en fonction du logarithme de leur longueur permettent d'obtenir une valeur pour chaque individu. On comparera cette valeur à la condition corporelle moyenne de tous les individus de la population. Pour un poids donné, l'individu présentera une longueur inférieure ou supérieure à la population. Une valeur positive indiquera une bonne condition corporelle, une valeur négative indiquera une mauvaise condition corporelle. Les femelles portaient souvent des embryons, lors du calcul de leur condition corporelle le poids de ceux-ci était soustrait au poids de chaque femelle.

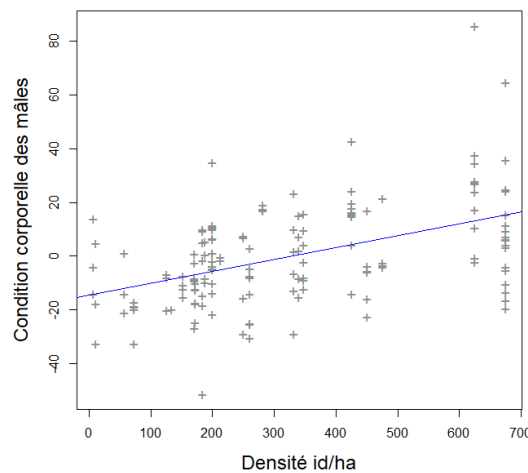


Figure 9 : Condition corporelle des mâles en fonction de la densité de la parcelle

La condition corporelle (CC) des mâles augmente significativement lorsque la densité augmente ($p\text{-value} = 8.97e-10$, $R^2 = 0.23$, $AIC = 1258,7$), la condition corporelle des femelles n'augmente pas significativement lorsque la densité augmente (cf. figure 10).

2) Reproduction selon la dynamique de populations

On a attribué à chaque femelle la présence ou l'absence d'embryons suivant une loi binomiale, correspondant au fait d'être gestante ou non. Nous souhaitons savoir ce qui déterminait le choix des femelles de se reproduire. (annexe 3 pour l'explication du choix du modèle).

On observe une augmentation du nombre femelles en reproduction avec l'augmentation de la densité, puis à partir de 300 individus à l'hectare et ce jusqu'à 400 individus à l'hectare un plateau est atteint avec plus de 80% des femelles étant gestantes, correspondant sûrement au

pic de croissance de la population. A partir de 400 individus à l'hectare le nombre de femelles gestantes diminue avec l'augmentation de la densité.

Dans la première partie de la courbe, il peut être supposé que les femelles soient moins gestantes à cause de la difficulté à trouver un partenaire pour la reproduction. La diminution de la reproduction en deuxième partie de courbe est peut-être due à la disponibilité en ressources, c'est ce que nous allons tester.

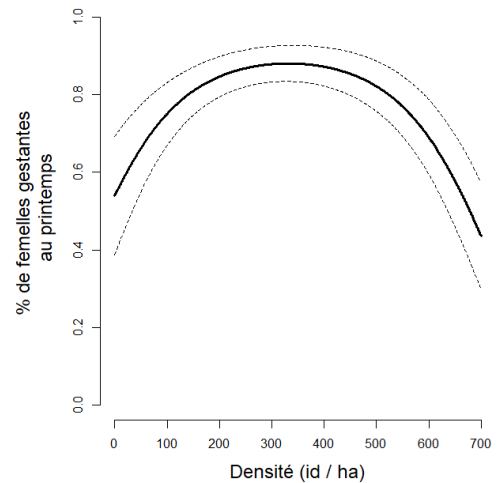


Figure 11 : Pourcentage de femelles gestantes en fonction de la densité (id/ha)

3) Potentiel reproducteur selon la dynamique de populations

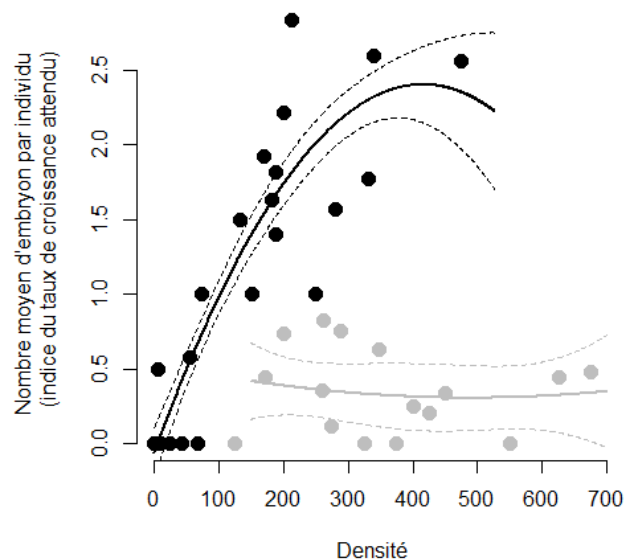


Figure 12 : Nombre moyen d'embryon par individu en fonction de la densité de la parcelle.

Un autre paramètre pour observer la dynamique de population à l'échelle des parcelles, est un indice du nombre d'embryons sur le nombre d'individus capturés dans la parcelle. Il permet de voir le potentiel reproducteur de la population de la parcelle échantillonnée, c'est-à-dire connaître le taux de croissance de chaque parcelle, (annexe 4 pour l'explication du choix du modèle). On sépare les parcelles en deux catégories : les parcelles avec un taux de croissance densité dépendant, les parcelles avec un taux de croissance nul à haute densité. Le modèle linéaire généralisé de ces taux de croissance en fonction de la densité est représenté en figure 12. Deux distributions se détachent, la première en noir montre une augmentation du nombre d'embryons par individus avec l'augmentation de la densité. Sachant que le nombre d'embryons par femelle gestante ne varie pas (cf. partie III.1b)), on observe donc une

augmentation du nombre de femelles gestantes avec la densité. La seconde distribution montre un nombre moyen d'embryons par femelles faible (0,5) et stagnant malgré l'augmentation de la densité. Puisque le nombre d'embryon par femelle ne varie pas avec la densité, on observe donc que de moins en moins de femelles se reproduisent lorsque la densité de campagnols augmente.

A retenir :

La condition corporelle des mâles augmente avec la densité, celle des femelles n'est pas fonction de la densité.

Le nombre de femelles gestantes dans une population répond à la densité de façon quadratique, peu sont gestantes à basse et haute densité, un plateau est atteint vers 400 individus à l'hectare, 80% des femelles sont alors gestantes.

Le potentiel reproducteur des populations est faible et stagne à haute densité pour les parcelles où la densité de campagnols est supérieure à 200 individus à l'hectare.

III. Impacts des prairies sur les campagnols terrestres

1) Processus individuels

a) Condition corporelle

On souhaite savoir si l'augmentation de la condition corporelle des individus avec la densité (DENS) s'explique par la disponibilité des ressources (biomasse racinaire ; BR) dans les parcelles. Pour les mâles, on produit le modèle suivant ($CC \sim DENS + BR$). Ce modèle présente un AIC de 1259,7 qui est plus élevé que le modèle avec uniquement la densité en variable explicative ($CC \sim DENS$, AIC=1258,7). De plus, dans ce modèle, la biomasse racinaire n'influence pas significativement (p-value = 0.31) la condition corporelle comparée à la densité (coefficient_{densité} = 0.05 ± 0.007 , p-value = $5,07 \cdot 10^{-9}$, $R^2=0.92$). La biomasse racinaire n'est donc pas un meilleur prédicteur de la condition corporelle que la densité. Pour les femelles, le modèle présentant l'AIC le plus bas est le suivant ($CC \sim BGR$) (AIC=1728,2), l'augmentation de la biomasse des grosses racines disponibles augmente la condition corporelle des femelles. (p-value=0,049, coefficient : $7,89 \pm 4$).

b) Reproduction

On a voulu savoir si la biomasse racinaire disponible impacterait le nombre d'embryons par femelle engagée dans la reproduction. Les femelles non gestantes n'ont pas été prises en compte dans le modèle. Le nombre moyen d'embryons ne varie pas selon la biomasse racinaire disponible (p-value = 0.25).

Il est intéressant de savoir si la densité pourrait avoir un impact sur le nombre d'embryons par femelle gestante. L'augmentation de la densité d'une parcelle n'a pas d'influence sur le nombre d'embryons par femelle de cette parcelle (p-value=0.64). Les femelles qui se reproduisent portent en moyenne 4 embryons quelle que soit la densité de la parcelle.

Nous pouvions nous y attendre, en effet les femelles ne choisissent pas le nombre d'embryons qu'elles portent, en revanche, il est possible qu'elles choisissent de se reproduire ou non selon les conditions du milieu et donc peut-être selon la disponibilité des ressources.

Les variables testées pouvant impacter cette diminution relative du nombre de femelles gestantes (PREG), étaient les suivantes : la longueur des animaux (LONG), le jour julien (JOUR) (l'avancée dans la saison de reproduction), la densité de campagnols dans la parcelle (DENS), la biomasse aérienne (BA), la biomasse racinaire totale (BR), la biomasse des grosses racines (BGR) et la biomasse des racines chevelues (BCH).

Plusieurs modèles ont été testés, les AIC ont été comparés pour connaître le modèle composé des variables expliquant le mieux les variations observées.

Le modèle expliquant le mieux les variations du nombre de femelles gestantes est le modèle 4 (AIC = 311,2171, annexe 2), avec comme variables explicatives : la longueur de la femelle, la biomasse des parties aériennes et le jour julien.

On a donc choisi de tester le modèle 4.3 : $\text{glm}(\text{PREG} \sim \text{LONG} + \text{JOUR} + \text{BA} + \text{BCH}, \text{family} = \text{"binomial"}, \text{data} = \text{D}[\text{D}\$\text{Sexe} == \text{"femelle"},])$, on observe alors que la probabilité pour les femelles d'être en reproduction augmente avec leur longueur (coefficient = 0.05 ± 0.016 , p-value = 0.0016), coefficient =), la biomasse aérienne (p-value = 0.0016, coefficient = $0,9 \pm 0,37$), le jour julien (coefficient = 0.04 ± 0.03 , p-value = 0.17), la biomasse de racines chevelues n'impacte pas significativement le fait d'être gestante. Le jour julien a été gardé car il avait un impact significatif dans les autres tests.

On peut se demander si la densité de campagnols a un impact sur les variables explicatives liées à la végétation choisies ci-dessus. On compare donc les modèles expliquant les variations du nombre de femelles gestantes par la longueur, le jour julien, la biomasse des parties aériennes en ajoutant la densité (annexe 2). On n'observe pas de diminution de l'AIC pour ce nouveau modèle. La densité explique donc moins bien les variations du nombre de femelles gestantes

que la biomasse aérienne. Il est donc possible que la densité impacte la biomasse aérienne qui à leur tour impacteront la probabilité qu'une femelle soit gestante. Or, l'augmentation de la densité impacte bien négativement la biomasse racinaire (cf. figure 1, coefficient_{densité} = $-0,0017 \pm 0.0001$, p-value = 2.10^{-16}), et la biomasse aérienne (coefficient_{densité} = -0.42 ± 0.03 , p-value = 2.10^{-16}).

2) Processus populationnels

Potentiel reproducteur

On peut donc se demander si la différence d'embryons par individu entre des parcelles à la même haute densité est due à la disponibilité des ressources végétales.

On a testé si la moyenne d'un paramètre de mesure de la végétation variait en fonction de la distribution. Les paramètres testés sont les suivants : la biomasse aérienne (BA), la biomasse des grosses racines (BGR), la biomasse de pissenlits (PIS), la biomasse de racines chevelues (BCH). Aucun test n'est significatif.

On a également testé l'effet des variables précédemment citées sur l'indice de potentiel reproducteur. (Nombre d'embryons par individus) Les tests ne sont pas significatifs.

A retenir :

La biomasse racinaire n'explique pas la condition corporelle des mâles comparée à la densité.

L'augmentation de la biomasse des grosses racines disponibles augmente la condition corporelle des femelles.

Le nombre d'embryons par femelle n'est pas influencé par la biomasse des racines.

La probabilité d'une femelle d'être gestante est influencée par la longueur de celle-ci et par la biomasse aérienne disponible.

Les processus populationnels ne sont pas influencés par la végétation.

Lors de mon entretien pour ce stage, il avait été prévu que les missions du stage ne pourraient être remplies dans une période de 4 mois. A la suite de la soutenance, je continue à travailler avec mon équipe durant l'été sous la couverture initiale de ma convention de stage. Je vais finaliser mes analyses et notamment produire un rapport détaillant les résultats obtenus à destination des agriculteurs.

DISCUSSION

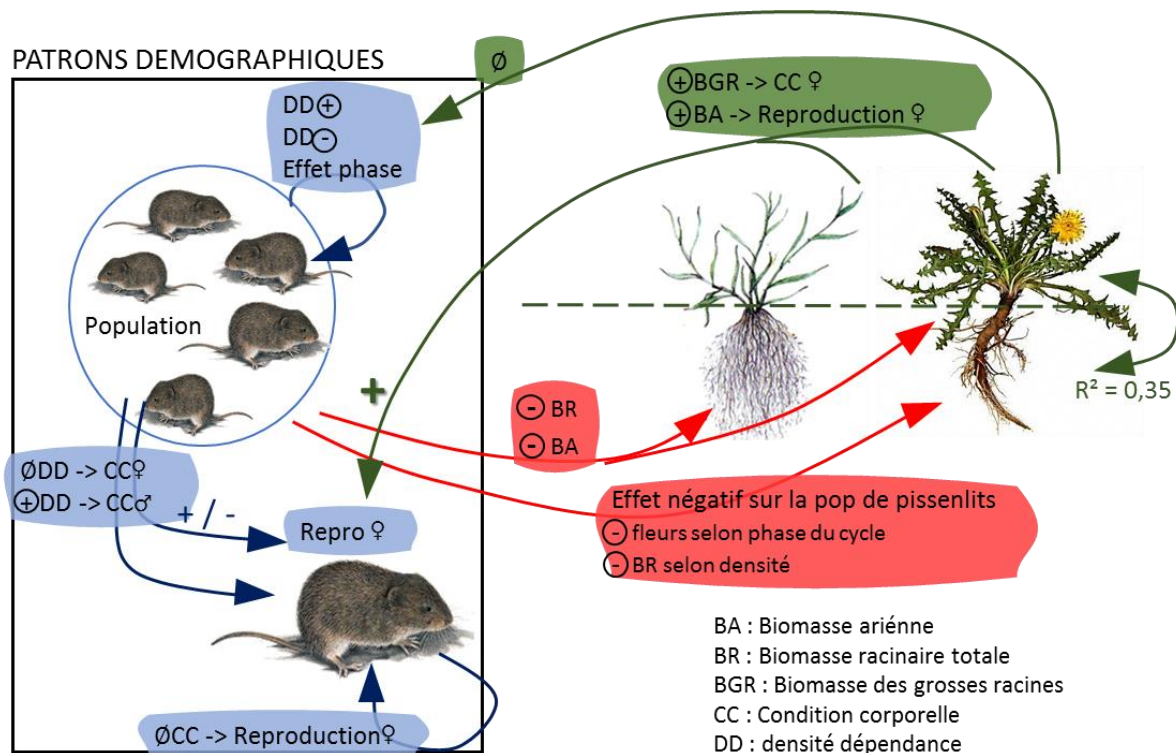


Figure 13 : Schéma récapitulatif des facteurs qui régissent la dynamique de population du campagnol terrestre

Les campagnols terrestres sont des animaux herbivores qui sont souvent décrits dans la littérature comme mangeant principalement des racines (Airoldi 1976, Delattre & Giraudoux 2009, Giraudoux et al. 1997). Cependant, la majorité des études s'intéressant aux interactions plantes-campagnols se sont focalisées sur les parties aériennes (Morilhat, 2005 ; Birney et al. 1976 ; Giraudoux et al. 1997, Oksanen et al. 1999). Or, nos résultats indiquent que les biomasses des parties aériennes et racinaires ne sont que partiellement corrélées, il subsiste une part majeure de variation de la biomasse aérienne non expliquée par la biomasse racinaire ($R^2 = 0.35$). Ainsi, quand on s'intéresse aux ressources disponibles pour les campagnols il est nécessaire d'étudier les racines et la végétation aérienne. Cela a été confirmé par Hédin (1972) qui, en étudiant les racines d'une prairie permanente, a noté que sa composition floristique était homogène alors que sa structure racinaire présentait une hétérogénéité marquée en termes de poids et de composition des racines.

Nous avons donc utilisé ces deux paramètres pour notre étude, nous avons mesuré que la biomasse racinaire des parcelles échantillonnées diminuait avec l'augmentation de la densité de campagnols terrestres. Esvikov & Ovchinnikova (dans Potapov et al. 2004) donnent la même conclusion pour une population différente de campagnols terrestres du plateau sibérien. Lors des pics de pullulations de campagnols terrestres, la biomasse de la végétation souterraine était

divisée par trois ou plus. Il est souligné également dans leur étude qu'il faut trois ans pour retrouver le niveau initial de biomasse de végétation souterraine dans le milieu, ce qui correspondrait à la durée des phases du cycle démographique des populations de campagnols observées et confirmerait le postulat proposé dans l'introduction : les campagnols mangent la ressource plus vite qu'elle ne pousse.

Nous avons aussi observé une déplétion sélective de certaines espèces végétales par le campagnol terrestre. En effet, on observe moins de pissenlits dans une parcelle lorsque l'on a passé la phase de pic et que l'on est proche de la phase de déclin de la population de campagnols. Cette information nouvelle peut être très intéressante pour avoir un indicateur de la phase du cycle. Malheureusement, on ne peut actuellement pas différencier la phase de croissance de la phase de basse densité. Les variations empêchant cette différenciation sont peut-être dues à des variations inter-prairies ou bien à l'historique de la parcelle. En effet, la phase de basse densité peut durer trois ans durant lesquels le stock racinaire se reconstituerait progressivement. Le nombre de pissenlit serait différent en début et en fin de phase. Effectuer un suivi pluriannuel des pissenlits dans les prairies permettrait de s'affranchir de ces variations et d'observer, pour chaque prairie, une densité de pissenlits spécifique à chaque phase du cycle de la population de campagnols installée dans cette prairie.

Les indices de surface traditionnellement utilisés pour déterminer le niveau d'infestation montrent leurs limites lorsque la densité de réseaux est déjà importante. Cela est dû au chevauchement des indices et à la difficulté de différenciation des réseaux (nombreuses taupes, densité élevée avant le déclin hivernal). De plus, l'activité et la densité des campagnols s'estiment généralement par la présence de tumuli de terre fraîche, ce qui amène à des erreurs importantes puisque les animaux sont alors présents mais les taupinières ne sont pas détectables. Ainsi, dans plusieurs cas, nous avons mesurés après captures, des densités non négligeables d'animaux (jusqu'à 250 individus à l'hectare) là où les professionnels et les agriculteurs nous annonçaient une absence d'animaux. Nous avons démontré que pour déterminer précisément la phase du cycle, il faut comparer (i.e. par piégeage) les densités de campagnols dans une même parcelle entre deux saisons. D'ailleurs, nous n'avons pas pu déterminer pour toutes les parcelles échantillonnées la phase du cycle avec cette méthode. En effet, en automne seulement 10 parcelles sur les 44 étudiées au printemps avaient déjà été échantillonnées et possédaient donc une valeur de densité automnale comparable à celle du printemps. Les phases des autres parcelles ont été déterminées grâce à l'expérience de terrain des membres de l'équipe et des agriculteurs pour estimer la population automnale (détection d'anciens indices de présence). Cette détermination est couteuse en temps et exigeante en compétences. Un indice simplifié,

par exemple, le nombre de fleurs de pissenlit par quadrat à une certaine période, pourrait être un indicateur d'une grande efficacité.

Nous avons montré par différentes observations indépendantes (excavation de silos, observations par capteur infra-rouge à détection de mouvement (résultats non présentés), comptage de fleurs de pissenlit, relevés de tarière) qu'il existe un lien indéniable entre les populations de campagnol et celles de pissenlits. De plus, au vu des diagrammes de comparaisons des proportions de biomasses des espèces disponibles dans les parcelles avec celles présentes dans les silos, on peut confirmer que le pissenlit est la plante de référence qui intéresse le plus les campagnols pour le stockage. Nos résultats sont soutenus par ceux de Kopp (1988) et Airoidi (1976) qui montrent que cette espèce est la plus attractive pour le campagnol. On peut aussi supposer que ce soit lié à sa forte capacité nutritive, et que c'est la raison de son choix. En effet, le pissenlit présente la digestibilité de matière organique (dMO) la plus élevée parmi 8 plantes courantes de prairies après deux semaines de pousse. Le critère de dMO permet d'évaluer la qualité des fourrages (Schubiger et al., 2001). Sur le long terme, même après une fauche, le pissenlit reste la plante avec la plus grande dMO, suivie du trèfle blanc, plante aussi appréciée des campagnols. Cela signifierait que le campagnol n'est pas opportuniste dans la recherche des racines à stocker mais qu'il opère bien un choix. Pour appuyer ce dernier argument, Airoidi (1976) indique, qu'en plaine (à 200 m d'altitude) c'est toujours le pissenlit qui domine nettement parmi les espèces stockées.

Des bulbes ont été retrouvés dans des silos alors qu'ils n'ont pas été retrouvés dans nos carottes de même que l'a observé Airoidi (1976) avec la présence de bulbe de crocus. Il est possible que ceux-ci soient plus en profondeur que la taille de la tarière racinaire utilisée. Cela signifierait également que les campagnols auraient accès à des ressources encore plus en profondeur que dans la zone sous terraine que nous avons échantillonnée. Selon Airoidi (1976), le réseau de galeries est compris entre 7 et 20 cm de profondeur (plus ou moins 12 cm), la zone de prospection s'étendrait donc plus en profondeur que celle étudiée par nos carottages. Cette explication reste néanmoins peu probable étant donné que la très large majorité des espèces prairiales se retrouve proche de la surface. L'absence de bulbes dans nos carottes pourrait être expliquée de la même manière que la difficulté d'échantillonner correctement les pissenlits, biaisant ainsi probablement nos indices. En effet, le fait que la probabilité d'avoir un pissenlit dans la tarière réponde au logarithme de la densité en atteignant un plateau à partir de 200 individus à l'hectare met en évidence l'effort d'échantillonnage nécessaire pour avoir de plus grandes chances d'observer un événement « rare » comme la présence de la racine de pissenlit

ou un bulbe dans la tarière. Augmenter le nombre de tarières par parcelle pour augmenter la précision de l'échantillonnage permettra de rectifier ce biais.

Sachant que l'on trouve au maximum 0,3 pissenlit par tarière, soit environ 1 pissenlit sur 150 cm². Pour remplir un silo moyen de printemps, contenant environ 400 pissenlits, il faudra au campagnol collecter tous les pissenlits sur 6 m². Il ne trouve certainement pas la totalité des pissenlits dans ces 6 m², il doit manger en parallèle et fait peut-être plusieurs silos. Les pissenlits pourraient donc être déplétés très rapidement dans une parcelle par les campagnols pour remplir leurs silos et se nourrir, sachant que leurs territoires font quelques 10^{aine} de mètres carrés (Airoldi 1978). La zone de prospection par individu s'étendrait donc sur une grande surface et pourrait entraîner une déplétion de la ressource à des densités importantes.

Par ailleurs, la comparaison des modèles statistiques montre que c'est l'effet de la densité qui augmente la condition corporelle des mâles et non les ressources disponibles. En parallèle, la condition corporelle des femelles n'est pas impactée par la densité de campagnols dans la population, mais positivement par la biomasse des grosses racines disponibles. Dans nos populations, nos observations réalisées au printemps sur la condition corporelle des femelles est confirmée par Potapov et al. (2004) qui avaient noté que le manque de ressources en hiver expliquait beaucoup les changements de poids des campagnols terrestres de l'ouest Sibérien. En revanche, dans notre étude, à haute densité les individus mâles sont plus gros qu'à basse densité. Cette observation n'était pas attendue, elle signifierait que les mâles ne manquent pas de ressources et continuent de croître malgré une augmentation de la densité donc une diminution de leur territoire de prospection alimentaire. On peut supposer qu'à densité élevée, une sélection s'opère surtout sur les plus gros mâles (la densité de mâles ne dépasse jamais 200 individus par hectare contre 400 individus à l'hectare pour les femelles, résultats non présentés). Et donc, la surface minimum de prospection, imposée par la densité de population, suffirait en termes de ressources.

En effet, le manque de ressources racinaires pourrait avoir un impact sur le comportement des individus qui chercheraient à étendre leur territoire pour garder leurs ressources disponibles constantes ou augmenterait l'énergie investie dans la défense des territoires. En effet, Ims (1987), a montré que lorsque les ressources étaient plus abondantes, les territoires des campagnols de Sundevall diminuaient. Il indique également qu'à haute densité les territoires des mâles se chevauchent. Peut-être que pour les campagnols terrestres, les mâles les plus maigres quittent la population, à cause de la compétition pour le territoire et pour les ressources avec les mâles plus gros qu'eux. Les gros mâles restants pourront s'approprier les femelles et se reproduire pour transmettre leurs gènes. Or, pour qu'une femelle se reproduise, il faut que

les conditions du milieu soient favorables. En effet, dans l'étude expérimentale de Ims (1987) le début et la synchronisation de la reproduction était plus précoce et meilleure pour les femelles disposant de stations de nourriture (silos) que pour les femelles n'en disposant pas.

Dans notre étude, nous avons observé que la probabilité qu'une femelle soit gestante est expliquée par sa longueur et la biomasse des parties aériennes disponibles. Plus une femelle est grande plus elle aura des chances d'avoir atteint sa maturité sexuelle et de la place pour accueillir des embryons. Plus la biomasse des parties aériennes est importante, plus elle aura de probabilités d'être gestante. Les femelles présentent aussi une condition corporelle significativement plus élevée lorsqu'elles ont des grosses racines à leur disposition. Cependant, il semble qu'elle ne se reproduiront pas plus du fait de la présence de ces racines (effet non retenu par la procédure de sélection de variable). Une importante biomasse de parties aériennes disponible traduit peut-être d'une richesse nutritive intrinsèque à la parcelle plus importante. Comme les campagnols se nourrissent aussi des parties aériennes en plus des racines, il est possible que la valeur nutritive des parties aériennes intéresse les femelles pour s'engager dans la reproduction. Cela pourrait par exemple expliquer pourquoi au nord de l'Espagne, dans les cantabriques, une autre sous-espèce de campagnol terrestre soit capable de se reproduire toute l'année (Somoano et al. 2017) alors que la sous-espèce de notre étude est saisonnée mais ne semble pas souffrir de sous-nutrition en hiver. Un couvert végétal élevé pourrait permettre une meilleure protection contre les prédateurs lors de leur recherche alimentaire (e.g. Jacob 2003). Ensuite, le sexe-ratio est biaisé en faveur des femelles lorsque la densité de population de campagnols augmente (résultat non présenté). Comme les femelles sont un facteur limitant pour la reproduction, cette pression se relâche lorsque la densité augmente et les taux de natalité et de croissance pourront alors être élevés. Cela devrait entraîner une observation d'une augmentation de femelles gestantes.

Or, le potentiel reproducteur n'augmente pas pour de nombreuses populations à haute densité. En effet, nous avons observé que de moins en moins de femelles se reproduisent avec la densité. Airolti (1978), a indiqué dans son étude en hiver que le sexe-ratio était biaisé également en faveur des femelles mais il n'indique pas si cette observation est dépendante de la densité.

En plus du refus possible des femelles de se reproduire, l'allocation d'énergie des mâles dans la défense d'un territoire est une autre explication possible de la diminution du potentiel reproducteur de la population observé lorsque la densité augmente. Les mâles auraient, par conséquent, un plus faible engagement dans la reproduction qui entraînerait une diminution du nombre de femelles fécondées.

Nous ne pouvons donc pas expliquer l'évolution du potentiel reproducteur par la biomasse de racines disponibles dans nos parcelles d'étude, alors que dans l'étude de Potapov et al. de 2004, il est observé que le manque de ressources hivernales est un facteur très important expliquant un changement du potentiel reproducteur des individus de campagnols terrestres de l'ouest Sibérien. Leur étude s'étant déroulée sur douze ans, les effets de la végétation aérienne ou racinaire sont peut-être attendus à long terme et ne sont pas décelables pour l'instant, il faut poursuivre l'analyse sur les saisons à venir.

Finalement, de nombreuses conclusions et observations semblent liées. La dynamique de population des campagnols est potentiellement régie par une cascade de facteurs qui interagissent entre eux et dépendent certainement les uns des autres (Figure 13). Pour le savoir, le schéma sera traduit prochainement en analyses statistiques, en effet, une Path analysis sera effectuée lors de la suite de mon stage, puis nous produiront un modèle mathématique pour tenter d'affirmer ou d'infirmer nos hypothèses (il a été construit au début du stage, il faut le paramétrer avec les nouvelles données).

L'étude a débuté en automne 2017, nous continuerons l'échantillonnage au cours des saisons à venir pour confirmer ou non le postulat de l'introduction proposant que les campagnols mangent leurs ressources plus vite qu'elles ne poussent. Les résultats pourraient être enrichis par une mesure plus complète des pissenlits comptés dans les parcelles (taille des rosettes, des racines, pesées). Effectuer des mesures expérimentales (apports de ressources durant l'hiver) sur des populations sauvages permettrait également de quantifier l'impact de la disponibilité en ressources sur la reproduction au printemps. Enfin, il serait intéressant de connaître les taux de survie des populations étudiées en effectuant des suivis de type capture-marquage-recapture (CMR). Ces travaux devraient aussi permettre de proposer des pistes d'amélioration de la gestion des pullulations de campagnol terrestres. Quelques premières pistes sont proposées dans la page suivante.

Plan d'action

Les connaissances accumulées sur les dynamiques de populations et sur l'écologie du campagnol terrestre, obtenues au cours de cette étude et présentes dans la littérature devraient permettre de proposer des solutions pour contrôler les populations de campagnols terrestres en respectant l'environnement, l'une d'entre elles serait de rendre l'écosystème prairial favorable aux animaux polygastriques et défavorable aux campagnols.

Diminuer la qualité de l'habitat

Tout d'abord, il faudrait maîtriser la densité de pissenlits, pour cela, repenser les pratiques de fertilisation pourrait être une des solutions. En effet, c'est une plante nitrophile qui profite du lisier qui est déversé sur les prairies permanentes pour se développer. Tilmann et al. (1999), ont montré que le pissenlit était une des plantes de prairie les plus limitée par le potassium et que plus il y a de potassium disponible plus la densité de pissenlits augmente. Or le lisier de bovins est composé de 45% d'apport de potassium, 36% d'azote et 18% de phosphore (Capdeville & Levasseur 2012). Le lisier est donc un potentiel stimulateur de la population de pissenlits.

Fragmenter l'habitat

Afin de réduire la connectivité entre les prairies mais également diminuer la densité à l'échelle du paysage, l'habitat devrait être plus fragmenté. Les parcelles pourraient être séparées par des haies, plutôt que par des clôtures, les prédateurs pourraient alors mieux se protéger et chasser plus efficacement le campagnol terrestre (Bergès et al. 2010).

Il serait intéressant de rajeunir les prairies permanentes, en labourant la terre et semant de nouvelles parcelles. Le stock de racines disponibles serait alors diminué. Cultiver des céréales serait également une solution, le stockage des racines pour l'hiver serait impossible pour les campagnols et sans réserve dans des silos, leur survie serait menacée (Potapov et al. 2004).

Identification des phases du cycle pour un traitement raisonné

Un des problèmes de la gestion des populations est que les acteurs de terrain se rendent compte qu'ils sont dans une zone de risque liée aux campagnols que lorsque leur abondance est déjà remarquable. Les moyens d'actions sur la population sont alors très réduits. Pour mieux savoir dans quelle phase du cycle on se situe, il serait potentiellement envisageable d'effectuer un suivi de la densité de pissenlits des parcelles à chaque saison pour identifier la phase de déclin, la méthodologie restant à affiner pour déterminer les phases de risque. On peut aussi s'intéresser aux variations du sex-ratio (idem). Cela permettrait de mieux cibler les traitements chimiques et physiques (début de la phase de croissance) et de ne pas traiter à la bromadiolone un champ où les individus meurent naturellement. Cela permettrait potentiellement d'engager des mesures de reconstructions de prairies (sur-semis) plus précocement.

BIBLIOGRAPHIE

- Airoldi, J. P. (1976). Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman Shaw* (Mammalia, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 41, 23-42.
- Airoldi, J. P. (1978). Etude par capture et recapture d'une population de campagnols terrestres, *Arvicola terrestris scherman Shaw* (Mammalia, Rodentia).
- Akaike, H. (1987). Factor analysis and AIC. In *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (pp. 371-386). Springer, New York, NY.
- AGRESTE, (2010). Recensement agricole 2010. [En ligne] <http://agreste.agriculture.gouv.fr/page-d-accueil/article/donnees-en-ligne> (consulté le 10 juin 2018)
- Babillot, P. (1996). Régression des milieux naturels. 25% des prairies on disparu depuis 1970. *Les données de l'environnement*, (25), 1-4.
- Bengough, A. G., Castrignano, A., Pages, L., & Van Noordwijk, M. (2000). Sampling strategies, scaling, and statistics. In *Root methods* (pp. 147-173). Springer, Berlin, Heidelberg. Mazoyer, M. (2002). Larousse agricole. Larousse.
- Bergès, L., Roche, P., & Avon, C. (2010). Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Sciences Eaux & Territoires*, (3), 34-39.
- Birney, E. C., Grant, W. E., & Baird, D. D. (1976). Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 57(5), 1043-1051.
- Capdeville, J., Levasseur, P., (2012) Elaboration d'un référentiel simple sur les capacités agronomiques de stockage des effluents d'élevage. Institut de l'élevage.
- Chambres d'Agriculture. (2018). Fondements de la PAC. [En ligne] <https://chambres-agriculture.fr/agriculteur-et-politiques/tout-savoir-sur-la-pac/fondements-de-la-pac/> (consulté le 26 février 2018).
- Coeurdassier, M., Riols, R., Decors, A., Mionnet, A., David, F., Quintaine, T., ... & Giraudoux, P. (2014). Unintentional wildlife poisoning and proposals for sustainable management of rodents. *Conservation biology*, 28(2), 315-321.
- Delattre, P., & Giraudoux, P. (2009). Le campagnol terrestre: prévention et contrôle des populations. *Quae*.
- Delpech, R. (1989). Effets d'une eutrophisation du sol sur la dynamique de populations végétales et la diversité spécifique de communautés herbacées. Résultats expérimentaux. In *Résultats expérimentaux. Vème colloque national, L'écologie en France, Des recherches aux applications: Vers de nouvelles perspectives* (pp. 151-170).
- Escutenaire, S., Chalon, P., Verhagen, R., Heyman, P., Thomas, I., Karelle-Bui, L., ... & Pastoret, P. P. (2000). Spatial and temporal dynamics of Puumala hantavirus infection in red bank vole (*Clethrionomys glareolus*) populations in Belgium. *Virus research*, 67(1), 91-107.
- 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(1), 77-96.
- Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quéré, J. P., Deblay, S., Defaut, R., ... & Truchetet, D. (1997). Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land use and landscape perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 66(1), 47-60.

- Graham, I. M., & Lambin, X. (2002). The impact of weasel predation on cyclic field- vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 946-956.
- Green, B. H. (1990). Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands: a review of historical change and assessment of future prospects. *Grass and Forage Science*, 45(4), 365-372.
- Hédin, L. (1972). Influence des racines sur la teneur de la matière organique du sol. *Fourrages*, 50, 83-96.
- Huyghe, C. (2005). Prairies et cultures fourragères en France: Entre logiques de production et enjeux territoriaux. Editions Quae.
- Ims, R. A. (1987). Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *The Journal of Animal Ecology*, 585-596.
- Kopp, R. (1988). Les choix alimentaires de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*): essais en terrarium. *EPPO Bulletin*, 18(3), 393-400.
- Jacob, J. (2003). Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agriculture, ecosystems & environment*, 95(1), 321-325.
- Krebs, C. J., & Myers, J. H. (1974). Population cycles in small mammals. In *Advances in ecological research* (Vol. 8, pp. 267-399). Academic Press.
- Kopp, R. (1988). Les choix alimentaires de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*): essais en terrarium. *EPPO Bulletin*, 18(3), 393-400.
- LPO. (2018). Le Milan Royal, Suivi et Conservation. [En ligne] <http://rapaces.lpo.fr/milan-royal/présentation-du-milan-royal> (consulté le 06 avril 2018)
- Mancuso, S. (Ed.). (2011). In : *Measuring roots: an updated approach*. Springer Science & Business Media.
- McDonald, R. A., Harris, S., Turnbull, G., Brown, P., & Fletcher, M. (1998). Anticoagulant rodenticides in stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in England. *Environmental Pollution*, 103(1), 17-23.
- Meylan, A., & Airoidi, J. P. (1975). Hibernant reproduction in *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia). *Revue suisse de zoologie; annales de la Societe zoologique suisse et du Museum d'histoire naturelle de Geneve*, 82(4), 689.
- Morilhat, C. (2005). Influence du systeme 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) (Doctoral dissertation, Université de Franche-Comté).
- Muller, S. (1996). Exposé introductif au colloque «Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux»: déterminisme et évolution de la biodiversité dans les écosystèmes prairiaux. *Acta botanica gallica*, 143(4-5), 233-238.
- Natagora asb (Ed.). (2017). Les prairies maigres de fauches, leur place dans l'agriculture et leur production fourragère. [brochure]. *Projet life prairies bocagères*, 16 p.
- Oksanen, T., Schneider, M., Rammul, Ü., Hambäck, P., & Aunapuu, M. (1999). Population fluctuations of voles in North Fennoscandian tundra: contrasting dynamics in adjacent areas with different habitat composition. *Oikos*, 463-478.
- Potapov, M. A., Rogov, V. G., Ovchinnikova, L. E., & Muzyka, V. Y. (2004). The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics. *Folia Zoologica*, 53(1), 37.

- R Development Core Team (2008). 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>.
- Riols, R. (2014). Bilan du programme d'étude et de conservation du Milan Royal en Auvergne (Période 2005-2013). Programme de conservation du Milan royal en Auvergne –Bilan 2013.
- Roumet, C., Urcelay, C., & Díaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New phytologist*, 170(2), 357-368.
- Saucy, F., & Schneider, B. (1997). Juvenile dispersal in the vole *Arvicola terrestris* during rainy nights: a preliminary report. *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles*, 84(4), 333-345.
- Schubiger, F. X., Lehmann, J., Daccord, R., Arrigo, Y., Jeangros, B., & Scephovic, J. (2001). Stations fédérales de Changins, Posieux et Reckenholz-Valeur nutritive des plantes des prairies. 5. Digestibilité de la matière organique. *Revue Suisse d'Agriculture*, 33(6), 275.
- South, A. (1999). Dispersal in spatially explicit population models. *Conservation Biology*, 13(5), 1039-1046.
- Somoano, A., Miñarro, M., & Ventura, J. (2017). Reproductive potential of a vole pest (*Arvicola scherman*) in Spanish apple orchards. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 14(4), 1008.
- Suty, L. (2014). Les végétaux: Les végétaux Les végétaux Évolution, développement et reproduction (Vol. 1). Editions Quae.
- Thiollay, J. M., Newton, I., & Bretagnolle, V. (2004). Rapaces nicheurs de France: distribution, effectifs et conservation. Delachaux et Niestlé.
- Tilman, E. A., Tilman, D., Crawley, M. J., & Johnston, A. E. (1999). Biological weed control via nutrient competition: potassium limitation of dandelions. *Ecological Applications*, 9(1), 103-111.
- Turchin, P., & Hanski, I. (1997). An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *The American Naturalist*, 149(5), 842-874.
- Ventura, J., Gosálbez, J., & LOPEZ-FUSTER, M. J. (1991). Structure de population d'*Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Rodentia, Arvicolidae) du Nord-Est Ibérique. *Mammalia*, 55(1), 85-90.

ANNEXE 1

Coefficients du meilleur modèle :

N=34 parcelles

```
glm(A$pissenlit ~ as.factor(round(A$JD)))
```

```
Coefficients: Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  220.50      53.91    4.090  0.0003 ***
Croissance   -42.79      73.47   -0.582  0.564827
Pic         -148.19      65.18   -2.274  0.030567 *
Déclin      -172.64      73.47   -2.350  0.025799 *
```

ANNEXE 2

```
MOD1 <- glm(preg ~ Longueur + Jour + BGR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD2 <- glm(preg ~ Longueur + Jour + BpR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD3 <- glm(preg ~ Longueur + Jour + BchR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD4 <- glm(preg ~ Longueur + Jour + aerien_mu, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD5 <- glm(preg ~ Longueur + Jour + Densité.quadrat, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

	df	AIC
MOD1	3	326.7449
MOD2	3	321.6852
MOD3	3	320.3854
MOD4	3	311.2171
MOD5	3	319.4930

```
MOD4.1 <- glm(preg ~ Longueur + aerien_mu + jour + BGR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD4.2 <- glm(preg ~ Longueur + aerien_mu + jour + BpR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD4.3 <- glm(preg ~ Longueur + aerien_mu + jour + BchR, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

```
MOD4.4 <- glm(preg ~ Longueur + aerien_mu + jour + Densité.quadrat, family="binomial", data=D[D$Sexe == "femelle",])
```

	df	AIC
MOD4.1	4	312.9948
MOD4.2	4	309.0361
MOD4.3	4	308.1342
MOD4.4	4	310.9476

ANNEXE 3

Modélisation de la probabilité d'une femelle d'être en gestation (0/1). Le modèle utilisé est un modèle binomial. Les viables explicatives sont la longueur, la densité et le jour julien depuis le 1^{er} janvier 2018. La procédure de sélection est une procédure forward step by step.

N = 288 femelles

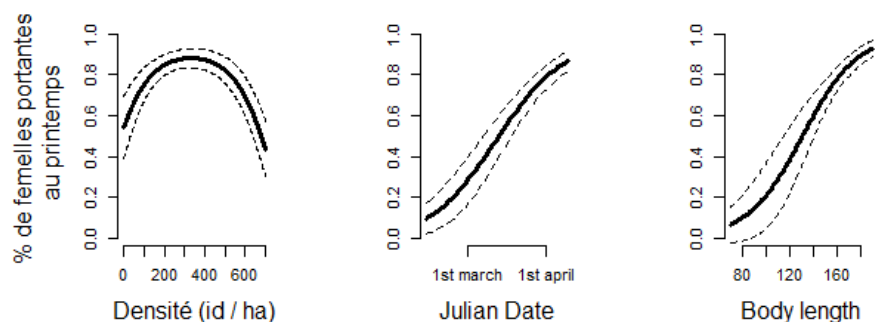


Table de sélection des modèles

ETAPE 1

modèle	var à expliquée	variables explicative	n par	AIC
1	Gestation	~ 1	1	390,5
2	Gestation	~ Longueur	2	378,2
3	Gestation	~ Densité	2	386,8
4	Gestation	~ Densité + densité ²	3	378,0
5	Gestation	~ Jour Julien	2	391,0
6	Gestation	~ Jour Julien + Jour Julien ²	3	378,3

ETAPE 2

4.1	Gestation	~ Densité + densité ²	3	378,0
4.2	Gestation	~ Densité + densité ² + Longueur	4	364,6
4.3	Gestation	~ Densité + densité ² + Jour Julien	4	379,1
4.4	Gestation	~ Densité + densité ² + Jour Julien + Jour Julien ²	5	363,3

ETAPE 3

4.4.1	Gestation	~ Densité + densité ² + Jour Julien + Jour Julien ²	5	363,3
4.4.2	Gestation	~ Densité + densité ² + Jour Julien + Jour Julien ² + Longueur	6	353,8

Coefficients et P-value du meilleur modèle (4.4.2)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Ordonnée à l'origine	-14,35522261	2,761036643	-5,199214813	1,3213E-09
Densité	0,009005001	0,003174267	2,836875504	0,00455574
Densité ²	-1,44E-05	4,17E-06	-3,450897311	0,00055873
Jour Julien	0,076604865	0,020470066	3,742287238	0,00018235
Jour Julien ²	-0,000142708	3,80E-05	-3,753159087	0,00017462
Longueur	0,045696165	0,014203213	3,21731175	0,00129398

ANNEXE 4

Modélisation du nombre d'embryon par individus adultes au sein de chaque parcelle. Le modèle utilisé est un modèle linéaire. Les variables explicatives sont la densité, et le Jour Julien. Comme nous avons observé des nombres d'embryons assez faibles sur certaines parcelles en dépit d'une densité importante et du fait que l'on soit dans la période de reproduction, nous avons testé dans le modèle un effet « taux de croissance dégradé » pour tester la réalité statistique de cette observation (voir figure 1).

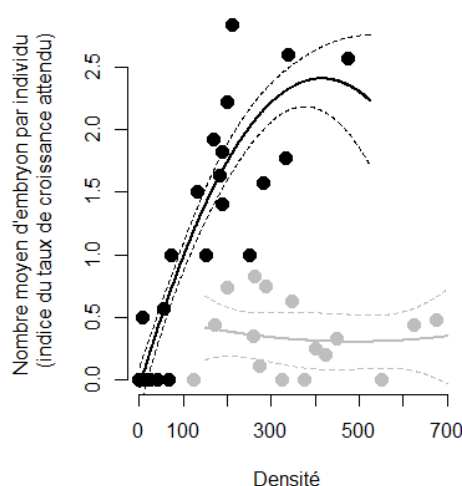


Figure 2: Nombre d'embryon moyen par individus en fonction de la densité au printemps. Les points représentent les valeurs des parcelles échantillonnées, les lignes, des estimations des modèles. En noir, les parcelles à fort taux de croissance potentiel, en gris, celles à faible taux de croissance potentiel

Table de sélection des modèles

ETAPE 1			
modèle	var à expliquée	variables explicative	n par AIC
1	# embryon/ id	~ 1	1 98,6
2	# embryon/ id	~ Densité	2 99,1
3	# embryon/ id	~ Jour Julien	2 99,9
4	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé	2 93,8
5	# embryon/ id	~ Densité + Densité ²	3 91,9
ETAPE 2			
4.1	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé	2 91,9
4.2	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité	3 79,4
4.3	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Jour Julien	3 93,7
4.4	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité + Densité ²	4 56,6
ETAPE 3			
4.4.1	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité + Densité ²	5 56,6
4.4.2	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité + Densité ² + Jour Julien	6 57,5
INTERACTIONS			
4.4.3	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité + Densité ²	6 56,6
4.4.4	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + TCD:Densité + TCD :Densité ²	8 49,4
4.4.5	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + TCD :Densité + Densité ²	7 56,8
4.4.6	# embryon/ id	~ Taux de croissance dégradé + Densité + TCD :Densité ²	7 52,6

Coefficients et P-value du meilleur modèle (4.4.4)

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Ordonnée à l'origine	0,53357423	0,644628428	0,827723705	0,413957525
TCD	-0,575447032	0,664501668	-0,865982825	0,39294619
TCD1:Densité	-0,000879416	0,003535744	-0,248721742	0,805165441
TCD2:Densité	0,011207545	0,001919901	5,837563589	1,74E-06
TCD1:Densité ²	8,80E-07	4,29E-06	0,204891478	0,838954636
TCD2:Densité ²	-1,29E-05	4,64E-06	-2,768457822	0,009289214

Résumé

Le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) est un rongeur souterrain se nourrissant principalement de racines. Ces pullulations ont des conséquences considérables sur les rendements agricoles et les moyens de lutte actuels ne permettent pas une gestion de ces pullulations à long terme respectant l'environnement. Le but de cette étude était d'étudier la relation entre les dynamiques de populations de campagnols terrestres et les ressources végétales disponibles dans son milieu naturel. Les résultats principaux sont les suivants : dans une parcelle la biomasse racinaire diminue lorsque la densité de campagnols augmente. Lorsqu'ils exploitent leurs ressources, les campagnols terrestres font preuve de sélectivité alimentaire, avec notamment une préférence marquée pour le pissenlit. L'augmentation de la biomasse racinaire et aérienne améliore respectivement la condition corporelle et le potentiel reproducteur des femelles. Ce n'est pas le cas de la condition corporelle des mâles qui augmente avec la densité de campagnols de la parcelle. Néanmoins ces résultats à l'échelle des individus et des parcelles et ne se reflètent pas à l'échelle des populations régionales. La mise en évidence de ces interactions entre les campagnols et la végétation des parcelles ouvre des pistes de réflexions sur les méthodes de luttés et la gestion à long terme des pullulations de campagnols terrestres et de l'écosystème prairial dont il fait partie.

Abstract

The fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*) is a subterranean rodent mostly feeding on roots. Their periodical outbreaks have significant consequences on agricultural yields and current ways of control do not allow a long-term, ecologically sustainable management of these outbreaks. The aim of this study was to understand the link between fossorial water voles' population dynamics and available vegetal resources. The main results are: in a given parcel, roots biomass decreases when voles' density increases. When exploiting the resources, voles engage dietary selectiveness, with a strong preference for dandelions. Indeed, increasing subterranean (roots) and aerial (leaves and flowers) biomasses respectively enhance females' body condition and reproductive potential. Alternatively, males' body condition significantly increases only with the parcel's population density. However, these results only appear at the individuals and parcels' scale and are not reflected on a regional scale. Demonstrating that these interactions between voles and parcels' vegetation is a first step towards the implementation of control methods and towards long-term management of voles' outbreaks and the surrounding meadow ecosystem.