



HAL
open science

Modèle d'interaction entre campagnols *Microtus arvalis* et prairie permanente

O. Yu, Y. Vergne, M. Gounot

► **To cite this version:**

O. Yu, Y. Vergne, M. Gounot. Modèle d'interaction entre campagnols *Microtus arvalis* et prairie permanente. *Revue d'Écologie*, 1980, 34 (3), pp.373-426. hal-03529302

HAL Id: hal-03529302

<https://hal.science/hal-03529302>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MODELE D'INTERACTION
ENTRE CAMPAGNOLS *MICROTUS ARVALIS*
ET PRAIRIE PERMANENTE

par O. YU, Y. VERGNE et M. GOUNOT

*Laboratoire d'Ecologie Végétale. Université de Strasbourg I **

Les populations de campagnols sont sujettes à des fluctuations démographiques saisonnières et pluriannuelles spectaculaires. La synthèse des nombreuses études consacrées à ce problème a été faite au cours de deux réunions récentes : la *Joint ESO/WHO/EPPO Conference on rodents of agricultural and public health concern*, en juin 1976 et le *Symposium on the population biology of the Field vole* *Microtus agrestis* (L) en mars 1976. Il en résulte que leur impact énergétique dans l'écosystème, en particulier sur les productions primaires, est parfois considérable, quantitativement et qualitativement, du fait des modifications floristiques consécutives à une consommation sélective des espèces.

Les causes de ces fluctuations sont diverses : écologiques et comportementales (Martinet, 1972 ; Spitz, 1972 ; Viitala, 1977), et aussi génétiques (Krebs *et al.*, 1969, 1973 ; Chitty, 1967 ; Stenseth, 1978 d).

Elles commencent à être assez bien connues pour se prêter à une tentative de modélisation. Celle-ci a plusieurs utilités. Elle permet de faire le point des connaissances acquises et met en évidence leurs lacunes, ce qui est un stimulant pour la recherche. Les simulations permettent de mieux saisir les paramètres importants et certaines difficultés de l'étude *in situ*. Enfin elles fournissent une base, encore incertaine et fragmentaire sans doute, pour l'évaluation des besoins énergétiques, donc de l'impact potentiel des campagnols sur la végétation. (L'impact réel dépendra de la capacité de la végétation à fournir les quantités demandées et du gaspillage).

Il existe d'assez nombreux travaux sur l'énergétique des populations de campagnols (Golley, 1960 ; Grodzinski, 1971 ; Grodzinski

(*) Adresse : 28, rue Goethe, F67083 Strasbourg Cedex.

et Wunder, 1975 ; Stenseth, 1978). Par contre il y a très peu de modèles. French *et al.* (1976) ont utilisé le bilan énergétique pour estimer la consommation journalière des petits rongeurs aux Etats-Unis. Ils tiennent compte des variables physiologiques (activité de l'animal, reproduction, hibernation, saison de reproduction), de la structure de la population (pourcentage de juvéniles, subadultes et adultes et poids moyen par catégories), ainsi que du climat (températures mensuelles). Ce travail ne tient que très imparfaitement compte de la structure par âges de la population.

Grodzinski *et al.* (1977) ont, de leur côté, évalué l'impact d'une population « artificielle » de campagnols à l'aide du bilan énergétique. Ils ne tiennent pas compte des variations physiologiques et climatiques.

Les chercheurs scandinaves ont élaboré de nombreux modèles relatifs au *Microtus agrestis*, dont une synthèse a été faite par Stenseth *et al.* (1977). Elle ne constitue pas un modèle opérationnel, mais un projet coordonnant une série de sous-modèles. L'approche se situe au niveau du potentiel de survie de l'individu et privilégie de ce point de vue le bilan nutritionnel. Le projet comporte des sous-modèles de réponse fonctionnelle de l'individu aux conditions d'alimentation (généralisation du modèle de Holling de prédation), de gaspillage, de prédation, de dispersion en rapport avec l'hétérogénéité du milieu. Nous reviendrons sur ce modèle, de loin le plus complet, dans la discussion. Il nous était impossible de nous en inspirer, les données indispensables manquant pour une grande part.

Nous avons pour cette raison adopté une approche au niveau des populations, voisine de celle de Golley, mais tenant compte des résultats récents acquis sur la démographie et la physiologie du *Microtus arvalis*, notamment en France. D'autre part, dans la mesure où nous sommes surtout intéressés par les interactions campagnol-prairie dans les deux sens (nourriture fournie par la prairie au campagnol, mais également impact du campagnol sur la productivité primaire de la prairie), nous avons tenté d'analyser plus en détail les mécanismes en jeu à ce niveau.

Notre analyse sera limitée, pour simplifier le problème, au cadre annuel et ne tiendra pas compte de la prédation et de l'hétérogénéité du tapis végétal.

Dans ce travail nous examinerons de façon plus large les principales interactions entre campagnols et prairie à l'échelle de temps d'une année (pour ne pas trop compliquer le problème) et la possibilité de les quantifier sous forme de modèles. Notre analyse comporte trois volets.

La combinaison d'un modèle de dynamique des populations de campagnols et des connaissances acquises sur la physiologie de la croissance et du développement permet d'évaluer les besoins

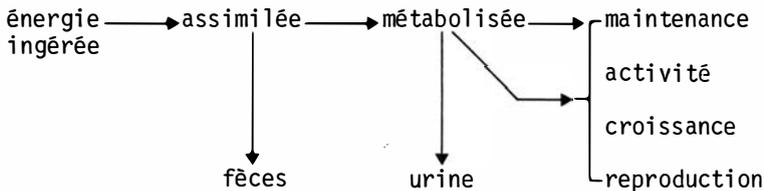
énergétiques potentiels (c'est-à-dire en supposant la nourriture non limitante) d'une population. La dynamique réelle dépendra de la nourriture effectivement disponible jour après jour. Elle sera fonction d'abord de la productivité primaire journalière de la prairie (compte tenu des conditions climatiques), et du comportement alimentaire du campagnol (gaspillage, préférences alimentaires).

L'ajustement entre l'offre et la demande quand la première est insuffisante ne peut se faire que par une réduction de la population. Mais il faudrait tenir compte en outre des modifications que la consommation et le gaspillage apportent au fonctionnement du tapis végétal.

L'idéal serait de pouvoir réaliser un modèle tenant compte de tous les aspects du problème. En pratique cela n'est pas possible. Le modèle que nous présentons calcule bien la consommation potentielle des campagnols, mais pas la productivité primaire, le gaspillage et les coefficients de préférence alimentaire qui doivent être mesurés (ou estimés) et introduits dans le modèle. Nous verrons que même ainsi limité, ce dernier permet d'étudier par simulation l'influence des facteurs sur la dynamique de la population et de définir un programme de recherches pour aboutir à un modèle plus général.

I. — *BESOINS ENERGETIQUES POTENTIELS D'UNE POPULATION DE CAMPAGNOLS*

L'équation énergétique pour un animal est la suivante (Southwood, 1966) :



Parallèlement, on peut écrire de telles équations énergétiques pour une population :

- quantité ingérée = quantité récoltée — gaspillage ;
- quantité totale assimilée $W(t)$ = quantité ingérée $W_i(t)$ — quantité non assimilée ou déchet $W_d(t)$;

$$W(t) = W_i(t) - W_d(t)$$

Dans la quantité assimilée on peut distinguer l'énergie nécessaire à la croissance $W_c(t)$ (production de matière vivante), à la

reproduction $W_r(t)$ et à l'entretien, $W_m(t)$ qui englobe les besoins du métabolisme et de l'activité

$$W(t) = W_c(t) + W_r(t) + W_m(t) \quad (1)$$

Si l'on suppose la nourriture non limitante, $W(t)$ ne dépend que des propriétés physiologiques de l'espèce. Nous parlerons dans ce cas de besoins énergétiques potentiels.

Dans ce chapitre, notre tâche essentielle sera d'évaluer les termes de l'équation (1) à la lumière des travaux physiologiques et écologiques récents, dans une perspective de dynamique des populations en conditions naturelles.

1.1. DÉPENSE DE CROISSANCE PAR MOIS : $W_c(t)$

C'est la dépense énergétique nécessaire à la croissance pondérale de l'animal. D'après Golley (1960), le gramme de carcasse de *Microtus* équivaut à 1,4 Kcal. On calcule cette énergie à partir de l'accroissement de matière vivante de la population qui est la somme du produit de l'accroissement individuel et du nombre d'individus de chaque cohorte, chez les mâles et chez les femelles.

$$W_c(t) = 1,4 \sum_{A=0}^{12} [dP N_{(A,t)}]$$

dP = l'accroissement corporel à l'âge A au temps t .

$N_{(A,t)}$ = le nombre d'animaux de la classe d'âge A au temps t .

La connaissance des lois de la croissance des individus et de la dynamique de la population sont donc nécessaires dans cette estimation.

La vitesse de croissance des campagnols mâles et femelles dépend de leur date de naissance (Martinet, 1972 ; Janeau, 1976). Les données de Spitz (1972) ne permettent pas de mettre en évidence des vitesses de croissance différentes en fonction du milieu où ont été piégés les campagnols : prairies de légumineuses, graminées, prairies naturelles ou prés salés à végétation halophile. En plus, d'une année à l'autre, on observe des variations importantes dans la croissance des animaux. Le ralentissement de la croissance à la fin de l'été semble un phénomène assez général chez les petits mammifères (Martinet, 1972 ; Spitz, 1972). Seule l'analyse expérimentale de l'influence des facteurs du milieu peut montrer leur déterminisme. Nous utilisons les résultats numériques obtenus par Martinet (1972) en conditions contrôlées pour déterminer la croissance des femelles et des mâles.

La courbe de la croissance pondérale individuelle est de type exponentiel :

$$P = P_{\max} (1 - \exp [-\alpha \cdot A]) \quad (2)$$

On en tire en différenciant :

$$dp = P_{\max} \cdot \alpha \cdot \exp (-\alpha \cdot A) \cdot dA + (1 - \exp [-\alpha \cdot A]) dP_{\max} \quad (3)$$

dans laquelle A représente l'âge et α un coefficient numérique.

1.1.1. Croissance individuelle chez les mâles

La modification de la durée d'éclairement (L) entraîne une accélération de la croissance hautement significative quand la durée du jour passe de 10 heures à 15 heures.

La croissance en poids est toujours plus faible chez les animaux nourris avec l'alimentation d'automne qu'avec celle du printemps. Il n'existe pas d'interaction entre les effets dus à l'alimentation et ceux dus à la photopériode : ils sont cumulatifs (Martinet, 1972). Pour simuler les effets dus à l'alimentation, on définit des indices moyens de la qualité de nourriture q , qui sont liés à la saison (tableau I, d'après Martinet, 1972). Les indices effectivement utilisés résultent d'une interpolation linéaire entre les indices moyens, qui fait apparaître le coefficient de qualité β (pente de la droite de régression).

TABLEAU I
Indices de qualité relative de l'alimentation q

Mars - Avril - Mai	Printemps I	0
Juin	Printemps II	1
Juillet - Août	Automne I	2
Septembre à Février	Automne II	4

On peut écrire :

$$P_{\max} = P_m(L) (1 - \beta q) \quad (4)$$

$P_m(L)$ est une fonction de la durée d'éclairement. On en tire en combinant (2) et (4) la fonction de croissance pour le mâle :

$$P = P_m(L) (1 - \beta q) (1 - \exp[-\alpha A]) \quad (5)$$

En utilisant les valeurs numériques fournies par Martinet (1972) on obtient :

$$P = (2L + 7) (1 - 0,1 q) (1 - \exp[-0,436 A])$$

— Premier cas : allongement de la durée d'éclairement de 10 h vers 15 h. En différenciant l'équation (2), on obtient :

$$dP = P_{\max}(L_0, q_0) \alpha \exp(-\alpha A) dA + (1 - \exp[-\alpha A_0]) dP_{\max}$$

avec :

$$dP_{\max} = P'_m(L) \cdot dL - \beta P_m(L) \cdot dq$$

— Autres cas :

$$dP = P_{\max}(L_0, q_0) \alpha \exp(-\alpha \cdot A_0) dA + (1 - \exp[-\alpha A_0]) P_m(L_0) (-\beta) dq$$

(indice $_0$ pour les états initiaux).

1.1.2. Croissance individuelle chez les femelles

Les poids corporels sont toujours plus élevés à 15 ou 20 h d'éclairement qu'à 10 ou 5 h et, pour une même photopériode, la croissance est maximale chez les animaux nourris avec l'alimentation de printemps et minimale chez ceux nourris avec l'alimentation d'automne. Mais, dans le régime printanier, la croissance est plus importante avec la photopériode courte (10 h) qu'avec la longue (15 h). L'effet d'une modification du régime alimentaire est identique à celui observé chez le mâle. D'où la fonction pondérale pour la femelle :

$$P = P_{\max} (L) (1 - \exp [-0,8 A])$$

$$P_{\max} = L + 12$$

L = durée d'éclairement
pour $10 \text{ h} \leq L \leq 15 \text{ h}$

Effets d'alimentation :

$$P_{\max} = (L + 12) (1 - \beta_2 q)$$

$$\beta_2 = 0,4$$

q = indice alimentaire

et si $i = 0$ et $L = 10 \text{ h}$, $P_{\max} = 30$ grammes (Martinet, 1972).

La croissance la plus rapide observée dans la nature, est celle des campagnols nés en mars-avril, car tous les facteurs sont favorables (jours longs, alimentation de printemps).

1.1.3. Démographie

Le renouvellement de la population est très rapide. Son évolution peut se caractériser par le taux de survie. Celui-ci diminue en cas de présence d'un grand nombre de mâles actifs (Kalela, 1957 ; Spitz, 1972 ; Viitala, 1977) et en cas de déficit alimentaire (Strecker, 1954 ; Strecker et Emlen, 1953 ; Marsh, 1962 ; Walkowa, 1969 ; Birney *et al.*, 1976 ; Grieger, 1977). On considérera séparément les taux de survie entre 0 et 1 mois et ceux supérieurs à 1 mois.

La survie de 0 à 1 mois. Elle est soumise aux conditions climatiques, extrêmement variables d'une année à l'autre (Martinet, 1967), et sans doute est-ce l'une des causes majeures de la fluctuation des populations (Gaines et Rose, 1976).

L'étude des facteurs de mortalité nous montre que la température est le facteur primordial : le froid diminue de manière considérable la survie des jeunes ; les effets de l'alimentation et du photopériodisme n'apparaissent pas constamment et jouent un rôle de modérateur.

La forte mortalité à 5°C a été signalée par de nombreux auteurs : chez la souris (Barnett et Manly, 1958 ; Barnett et Coleman, 1959) et chez le *Microtus arvalis* (Martinet, 1972 ; Spitz, 1972 ; Dakestse, 1974).

Nous utilisons les résultats de laboratoire obtenus par Dakestse (1974) concernant le taux de survie τ en fonction de la température et de la durée du jour, selon les deux grands régimes alimentaires.

$$\begin{aligned} \text{Mars - Juin} & \dots\dots\dots \tau = 2,34 \theta + 0,408 \dots L + 21,11 \\ \text{Juillet - Février} & \dots\dots \tau = 2,78 \theta - 0,325 \dots L + 9,15 \\ \text{avec} & \quad \theta = \text{température en degrés celsius} \\ & \quad L = \text{durée du jour en heures} \\ & \quad \tau = \text{taux de survie en pourcentage} \end{aligned}$$

La survie des adultes. La théorie de Chitty et ses dérivés (Chitty 1960, 1965, 1967 ; Krebs *et al.*, 1969, 1973 ; Stenseth, 1978 d) nous conduisent à penser que la durée de vie d'une cohorte est déterminée génétiquement ; elle diminue si le milieu est défavorable. Pour déterminer cette évolution d'une cohorte en fonction de l'âge et du sexe, nous utilisons les résultats démographiques concernant *Microtus arvalis* obtenus par Spitz (1972) en Vendée de 1959 à 1968. Nous adoptons la formule de Verhulst (1838) pour le calcul.

$$Ni(t) = \frac{2 Ni(1)}{1 + \exp(Bi + tAi)} \quad (6)$$

avec

A_i, B_i constantes de cohortes i (tableau II)

t en mois

$Ni(t)$ nombre d'individus d'une cohorte i au temps t

$Ni(1)$ nombre d'individus d'une cohorte i au temps $t = 1$ mois

$N_{(A, t)} = Ni(t)$ avec $i = t-A$

TABLEAU II
Constantes des cohortes.

Cohorte	Mâles		Femelles	
	B_i	A_i	B_i	A_i
mars	0,1497	0,5162	-0,394	0,5481
avril	-0,0417	0,6724	-9,9647	1,4495
mai	0,1792	0,7576	-0,2645	0,7745
juin	-0,3951	0,9360	-0,2907	0,8504
juillet	-0,4822	1,0788	-0,0223	0,8198
août	-1,85	1,7239	-0,0858	0,8382
septembre	-0,2941	0,876	0,0906	0,6974
oct. -déc.	-0,1355	0,6658	0,1672	0,4508

1.2. DÉPENSES DE MAINTENANCE PAR MOIS $W_m(t)$

L'évaluation des budgets quotidiens d'énergie (DEB) repose sur l'estimation des dépenses moyennes d'énergie par jour pour

un animal donné. Nous utilisons les résultats de l'école de Grodzinski (Grodzinski *et al.*, 1967, 1975 ; Grodzinski et Gorecki, 1967 ; Bienkowski et Marzlet, 1974).

$$DEB = (2,437 + F [2,3278 - 0,1164 \theta]) p^{-0,5} \quad (7)$$

avec

DEB : en kilocalories par gramme de poids du corps et par jour

p : le poids du corps en grammes

θ : la température ambiante en degrés Celsius

F : la fraction de temps passée à l'extérieur du nid

De nombreux travaux montrent que le DEB augmente chez les femelles gestantes ou lactantes ; nous utilisons un coefficient d'accroissement de 69 % (French *et al.*, 1976).

En ce qui concerne la fraction de temps passée hors du nid, les travaux réalisés par Davis (1933), Hatfield (1940), Durup (1956), Saint Girons (1959) et Grodzinski (1962) montrent que chez *Microtus* un rythme d'activité polycyclique s'adapte au rythme nyctéméral ; le schéma journalier de l'activité est lentement variable avec les saisons.

Une expérimentation a été réalisée au laboratoire et dans les prairies du Jura par Vergne (1976). Elle a donné les résultats suivants :

<i>Période considérée</i>	<i>Fraction de temps passée hors du nid</i>
25.III.75 au 9.V.75	4 h 30, soit 0,18
9.V.75 au 11.VII.75	5 h 00, soit 0,21
11.VII.75 au 17.IX.75	4 h 00, soit 0,16
17.IX.75 au 13.XI.75	3 h 30, soit 0,14

Nous pouvons écrire que l'énergie de maintenance $W_m(t)$ est la somme de l'énergie de maintenance de chaque individu qui compose la population pendant une période déterminée (un mois)

$$W_m(t) = 30 \text{ jours} \sum_{A=0}^{12} DEB \cdot P_{(A,t)} \cdot N_{(A,t)} \quad (8)$$

avec

$N_{(A,t)}$: le nombre d'animaux de la classe d'âge A au temps t

$P_{(A,t)}$: fonction de croissance individuelle à l'âge A au temps t

A : âge en mois, varie entre 0 et 12 mois.

1.3. DÉPENSES DE REPRODUCTION PAR MOIS $W_r(t)$

C'est la dépense énergétique nécessaire à la reproduction. Elle comporte deux termes : l'un correspondant à l'énergie contenue dans les nouveau-nés (nombre moyen de naissances par mois $Nem(t)$, poids moyen de naissance qui est de 2 g environ, valeur calorique des tissus de *Microtus*) et l'autre à la dépense énergétique

de femelles gestantes (1,69 fois de la dépense de maintenance des femelles non gestantes d'après French *et al.*, 1976).

$$W_r(t) = 1,4 \times 2 g \times \text{Nem}(t) + 1,69 \times 30 \text{ jours} \\ \times \sum_{A=0}^{12} \text{DEB. P}_{(A,t)} \text{NG}_{(A,t)}$$

$\text{NG}_{(A,t)}$: nombre de femelles gestantes de la classe d'âge A au temps t

$\text{Nem}(t)$: nombre moyen de naissances par mois au temps t.

Pour cela on évalue tout d'abord le nombre de mâles actifs, le nombre moyen d'embryons par femelle gestante, ainsi que la relation entre nombre de mâles actifs - nombre de femelles gestantes.

Le Campagnol est un des mammifères les plus prolifiques. D'une manière générale, chez les petits herbivores, il n'y a reproduction que s'il y a croissance de l'herbe (Marsh, 1962 ; Bernard, 1964 ; Spitz, 1968 ; Batzli et Pitelka, 1971). La relation entre croissance corporelle et puberté est une règle très générale (Leslie *et al.*, 1945 ; Perry, 1945 ; Aron *et al.*, 1967).

Depuis le premier travail de Bissonnette (1932), chez le Furet, d'innombrables travaux ont montré l'influence du photopériodisme sur l'établissement de la maturité sexuelle chez les mammifères des latitudes tempérées. On retrouve le même phénomène observé pour la croissance corporelle ; la croissance testiculaire est maximale sous 15 h et minimale sous 10 h de lumière par 24 h.

Il semble exister une durée optimale de la photopériode située entre 15 h et 20 h, permettant une fertilité maximum. De plus, chez le mâle préalablement soumis à une photorégulation optimale, il n'est pas possible de provoquer des régressions testiculaires complètes.

Si l'on compare les résultats obtenus au laboratoire avec les observations recueillies dans la nature, on constate que c'est d'avril à juin (c'est-à-dire en photopériode longue) que la fertilité est maximum (Martinet, 1967 ; Clarke, 1977).

Il y a inhibition de la maturation sexuelle chez les jeunes élevés sous conditions hivernales, soit 5°C et 10 h d'éclairage. Ce fait peut rendre compte de l'arrêt de maturation sexuelle observé dans la nature à partir d'octobre-novembre.

1.3.1. Nombre de mâles actifs

Les mâles ont été considérés en activité sexuelle lorsque le poids testiculaire moyen était au moins égal à 10 mg, poids qui correspond à des réserves épидidymaires suffisantes pour permettre la fécondation (Brambell et Hall, 1939 ; Martinet, 1972 ; Clarke, 1977).

Le poids testiculaire P_t en milligrammes en fonction du poids corporel en grammes (P) et de la durée du jour en heures (L) est donné par la relation :

$$P_t = 10 P + 4,4 L - 128 \text{ (d'après Martinet, 1972).}$$

Une fois connues les structures démographiques et pondérales de la population (voir paragraphe 2), on peut déterminer le poids testiculaire des mâles et en déduire le nombre de mâles actifs. Cependant la densité de mâles sur le terrain a une limite (Spitz, 1972 ; Viitala, 1977). On attribue celle-ci à un phénomène d'auto-régulation. Cependant l'injection de l'hormone mâle (testostérone) ne modifie pas le comportement agressif du Campagnol en laboratoire (Krebs *et al.*, 1977).

1.3.2. Nombre de femelles gestantes

La possibilité d'avoir une gestation est grande chez les femelles à ovulation provoquée par l'accouplement. Ceci semble bien confirmé par les résultats de Breed et Charlton (1968).

Chez *Microtus arvalis*, la durée de la gestation est de vingt et un jours. De plus, il n'y a ni anoestrus de lactation, ni allongement de la gestation provoqué par l'allaitement des jeunes.

La stimulation lumineuse transmise à l'hypophyse induit et stimule la sécrétion des hormones gonadotropes (Yeates, 1949) et le photopériodisme contrôle la gamétogenèse (Pelletier, 1971 ; Martinet, 1967).

D'après Spitz (1972), l'observation de terrain nous montre que l'augmentation du pourcentage de reproduction en mars est rigoureusement liée à celle de l'ensoleillement. De même, le passage des pourcentages moyens aux pourcentages très faibles de reproducteurs se fait parallèlement à la diminution de l'insolation.

A partir des résultats de Spitz (1965), nous estimons la proportion de femelles gestantes par la relation suivante :

$$Y = 24,78 \text{ Ln}(n) - 12$$

avec :

Y = pourcentage de femelles gestantes

n = pourcentage de mâles actifs dans la population si $n < 90$
et pour $n > 90$, nous avons cent pour cent de femelles gestantes.

Néanmoins, dans les travaux de Heikura (1977), l'influence climatique sur l'activité des femelles n'est pas clairement démontrée.

1.3.3. Nombre moyen mensuel d'embryons

L'évolution saisonnière du nombre moyen d'embryons par portée est d'une grande régularité dans la nature (Martinet, 1967 ;

Vergne, 1976). Cependant, la qualité de la végétation peut modifier ce nombre (Spitz, 1972).

Les résultats de Dakestse (1974) montrent que le nombre maximal peut être très élevé et atteindre dix lorsque trois conditions favorables sont réunies, c'est-à-dire : durée du jour de 15 heures, température de 21°C et alimentation printanière. Par modification d'un seul de ces facteurs, passage en régime alimentaire d'été ou passage à 5°C, le nombre d'embryons ne dépasse jamais huit. Si on modifie deux facteurs, le nombre n'atteint que sept.

On a adopté la formule suivante pour calculer le nombre moyen d'embryons :

$$Emy = 6,93 \text{ Ln}(L) - 12,2$$

avec :

Emy = nombre d'embryons et L = la durée du jour en heures.

1.3.4. *Le sex-ratio*

On admet généralement que le sex-ratio à la naissance est égal à un et on attribue les différences de sex-ratio observées dans la nature aux difficultés d'échantillonnage (Janeau, 1976). Cependant, d'après Adamczewska (1976), il y a davantage de femelles que de mâles au printemps, mais l'expérience de Redfield *et al.* (1978), montre qu'il n'y a pas de fluctuations démographiques quand on change de sex-ratio. Stenseth (1978 c) a proposé l'existence d'un sex-ratio en faveur des femelles lors de la naissance. Nous avons donc pensé utile d'introduire dans le modèle la possibilité (que l'on pourra ne pas utiliser) de faire varier ce sex-ratio de naissance. Ceci permettra, entre autres, d'explorer l'influence de ces variations comme mécanismes d'auto-régulation de la population, comme il a été suggéré par Williams (1966).

1.4. CONCLUSION

L'approche énergétique couplée à la dynamique des populations permet une estimation des besoins potentiels en nourriture au cours des saisons quand la nourriture n'est pas limitée. Il importe de pouvoir comparer ces besoins avec l'offre de nourriture, c'est-à-dire la productivité primaire saisonnière et d'ajuster, si besoin est, la demande à l'offre. C'est ce que nous examinerons au chapitre suivant.

II. — EVALUATION DES RESSOURCES DISPONIBLES

L'évaluation des ressources disponibles dans une prairie permanente plurispécifique pose des problèmes très difficiles dont

plusieurs ne sont pas résolus. Ils concernent l'estimation de la productivité primaire ($g/m^2/j$), en l'absence ou en présence d'animaux et en tenant compte des interventions humaines (coupe, fertilisation, irrigation) d'une part, le comportement alimentaire du Campagnol d'autre part. Nous examinerons également dans ce chapitre les effets du déficit alimentaire éventuel sur la dynamique de la population de campagnols.

2.1. EVALUATION DE LA PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

Nous examinerons rapidement ce problème que nous avons abordé de façon détaillée par ailleurs (Gounot et Yu, 1980).

La détermination de la productivité primaire aérienne (quantité de matière sèche épigée produite par unité de surface et de temps) d'une culture pure de graminée vivace en l'absence d'animaux pose déjà un gros problème. Du fait du renouvellement rapide des feuilles, les méthodes classiques d'évaluation, basées sur la variation de biomasse au cours du temps, donnent des résultats erronés. D'après Wiegert et Evans (1964) et Williamson (1976) la productivité réelle pourrait être jusqu'à cinq fois supérieure à celle obtenue par la méthode des différences saisonnières de biomasse ! Le problème est naturellement fort compliqué s'il y a plusieurs espèces végétales. En outre, pour aller au fond des choses, il ne suffirait pas de mesurer la productivité une année déterminée, ou une productivité moyenne. Il faudrait pouvoir calculer la productivité en fonction des conditions climatiques variables des différentes années, ce qui permettrait de calculer simultanément la productivité, la consommation et les interactions pour une année quelconque. Ceci ne serait réalisable qu'au moyen d'un modèle de productivité primaire qui n'existe pas actuellement, même si des progrès ont été réalisés en ce sens. Le problème se complique encore plus si l'on veut tenir compte de l'influence du pâturage ou de la coupe sur la productivité. L'effet des animaux (et pas seulement du Campagnol) ne peut en aucune façon se ramener au seul prélèvement d'une certaine biomasse. Ce prélèvement entraîne une modification de la structure de la végétation et le rajeunissement des tissus végétaux. Ces effets peuvent être suivant le cas favorables ou défavorables à la productivité (Gounot et Yu, 1980).

La construction de modèles de productivité primaire tenant compte de tous ces aspects constitue une tâche très difficile. Mais l'absence d'un tel modèle rend impossible la construction d'un modèle complet d'interactions tel que nous l'envisagions dans l'introduction. Nous serons donc obligés d'introduire la productivité dans le modèle comme une variable indépendante.

2.2. COMPORTEMENT DU CAMPAGNOL PAR RAPPORT A LA VÉGÉTATION

La petite taille du Campagnol par rapport à la végétation de la prairie et son faible rayon d'action font qu'il a une action sélec-

tive sur la végétation. Elle peut se ramener à deux aspects de son comportement :

- l'existence de préférences alimentaires se manifestant aussi bien au niveau du choix des espèces que des organes de ces dernières,
- une concentration de ses activités sur une partie du territoire disponible, ce qui aboutit à une utilisation inégale de l'espace.

2.2.1. *Choix des espèces consommées*

Il est bien connu que les animaux ont en général des préférences alimentaires et consomment plus volontiers certaines espèces que d'autres. Les préférences du Campagnol peuvent être déterminées par l'étude des contenus stomacaux. Vergne (1976) a montré qu'il était possible d'identifier par examens microscopiques les fragments d'épidermes végétaux dans les contenus stomacaux des campagnols. A partir d'expériences sur des individus nourris avec une seule espèce, il détermine le nombre de fragments observés dans les préparations microscopiques effectuées suivant une méthode standardisée. On en déduit des coefficients de conversion permettant de comparer quantitativement les effectifs de fragments et de calculer les pourcentages des différentes espèces dans l'alimentation. Pour passer à des estimations en valeur absolue, il faudrait connaître les rythmes d'alimentation et les vitesses de transit dans le tube digestif, ce qui compliquerait beaucoup le travail. La méthode n'a donc qu'une valeur relative et fournit les pourcentages des différentes espèces dans le bol alimentaire.

Mais si l'on connaît les biomasses des différentes espèces au même moment, on pourra en déduire des coefficients de préférence alimentaire. Plus précisément, il faudrait comparer les productivités primaires et les consommations journalières par espèce, ce qui nous fait retomber dans les difficultés déjà évoquées.

Il est bien évident, en outre, que ces préférences alimentaires sont relatives à la végétation pour laquelle elles ont été déterminées et pour une saison déterminée. En effet la consommation d'une espèce dépend non seulement de l'appétibilité et de l'abondance plus ou moins grande de cette espèce, mais également des appétibilités et abondances de toutes les autres. Une espèce peu appétée sera néanmoins consommée si les espèces préférées sont en quantité insuffisante.

2.2.2. *Structure verticale du couvert et gaspillage*

Comme de nombreux herbivores, les campagnols préfèrent les feuilles vertes jeunes aux tiges et aux feuilles sèches. Vu leur petite taille, ces organes ne leur sont pas toujours directement accessibles,

d'où un comportement de gaspillage qui dépend de la nature des espèces et de leur état de développement.

Dans le cas de la luzerne, Spitz (1968) a montré que le Campagnol sectionne les tiges de façon à pouvoir accéder aux folioles, ce qui entraîne un gaspillage considérable. Dans le cas d'une graminée comme le dactyle, le facteur essentiel est la hauteur de la végétation. Quand celle-ci est basse (2 à 10 cm) le Campagnol sectionne les feuilles, qui lui sont directement accessibles et les mange. Quand la végétation est plus haute (15 cm), il sectionne les talles à 3 cm du collet, de façon à mettre à sa portée les feuilles vertes du sommet. Enfin quand les talles ont monté, il sectionne les tiges, ne consommant que les deux dernières feuilles et l'épi. Dans le cas des prairies les dégâts sont plus limités que pour la luzerne car le nombre de tiges est beaucoup plus important et il y a toujours des possibilités de remplacement des talles sectionnées. Dans une expérimentation réalisée en 1973 (non publiée) et portant sur une quinzaine d'animaux, Vergne a montré que pour un peuplement de dactyle au stade végétatif bien développé ($H = 25$ cm), le gaspillage ne représente pas plus de 25 % des parties consommées.

Une autre forme de gaspillage est liée aux difficultés que rencontre le Campagnol pour sa circulation dans les prairies pâturées ou les prairies de fauche en début de végétation. Quand le couvert est haut et dense, cet animal est obligé d'aménager des galeries qui lui permettent de circuler aisément dans la végétation et à couvert. Une forte proportion des végétaux coupés ne sont pas consommés, ce qui constitue une source supplémentaire de gaspillage. La période d'aménagement des galeries peut durer de quinze jours à un mois, suivant que le réseau est déjà partiellement existant ou non. Les dégâts provoqués ne sont très importants que si le niveau de population est élevé (environ 800 animaux/ha) et si les colonies sont proches les unes des autres. De toute façon, comme le couvert végétal se referme au-dessus des galeries, on peut penser que l'effet sur la productivité ultérieure est négligeable, car la photosynthèse globale de la parcelle n'est pas affectée.

Un échantillonnage des galeries a été réalisé en automne 1973 à Etalans (Vergne, non publié) au moyen de 400 carrés de 1 m² répartis de façon systématique dans la prairie. La population de campagnols, recensée par la méthode d'amputation des doigts (Spitz *et al.*, 1974) était de 750 individus à l'hectare. La surface occupée par les galeries était de 400 m²/ha, soit 4 %, ce qui n'est pas tout à fait négligeable.

A ces deux formes principales de gaspillage, on peut ajouter les prélèvements pour construction du nid et le stockage de talles dans les « greniers » (dans la mesure où elles ne sont pas toujours consommées).

Le sectionnement des tiges par les campagnols a un effet important sur la structure du tapis végétal qui a bien été mis en évidence par Spitz (1968) dans le cas d'une luzernière et de populations encloses du *Microtus arvalis*. Il constate une réduction importante du nombre de tiges de luzerne au mètre carré dans les enclos occupés par les campagnols, par rapport aux témoins, pour une parcelle non fauchée. Le nombre moyen de tiges présentes varie de 37/m² dans les enclos occupés à 364/m² dans les témoins, en fin d'expérience. Le poids sec moyen des tiges varie de 1 g dans le premier cas à 0,4 dans le deuxième. Par ailleurs, lorsque les densités d'animaux sont faibles ou moyennes (300 > d > 150) Spitz a montré que l'action du Campagnol n'influe pas négativement sur la production de biomasse, mais au contraire agit positivement en induisant la production de nouvelles feuilles par éclaircissement du couvert. Ces modifications de la structure du tapis végétal par le Campagnol sont très importantes pour la dynamique ultérieure de la végétation. Elles sont malheureusement très mal connues.

En résumé, le gaspillage est étroitement lié à la structure de la végétation, en particulier sa taille. Le comportement du Campagnol entraîne un gaspillage croissant avec la taille des plantes.

L'introduction du gaspillage dans les modèles nécessiterait une étude plus poussée dans le cadre saisonnier et en tenant compte de ses répercussions sur la concurrence intra et interspécifique.

2.2.3. Utilisation différentielle de l'espace

Quand la végétation est basse, le Campagnol peut circuler facilement partout. Mais il n'est pas protégé de la vue des prédateurs et tend à limiter son champ d'action aux abords du terrier. Si la densité est faible, une partie plus ou moins importante de l'herbe est inexploitée, alors qu'il y a surexploitation autour des terriers.

Quand la végétation est haute, le Campagnol crée un réseau de galeries où il est à couvert, mais qui canalise ses déplacements et sa consommation aux abords des galeries, le reste du champ étant inexploité. Là aussi, il y a exploitation inégale. Mais elle est plus sélective, car le Campagnol peut orienter ses galeries vers les « gisements » de ses espèces préférées. Plus que la surface occupée par les galeries, le volume d'herbe qu'elles permettent d'exploiter est important. Il est probable que, sauf en cas de surpopulation, le Campagnol l'adapte à ses besoins et qu'il n'y a pas là un facteur limitant supplémentaire à sa consommation.

2.2.4. Destruction du couvert

L'impact du Campagnol sur la prairie est normalement modéré, car les mécanismes de régulation assurent une certaine

adaptation de ses effectifs aux possibilités. Ceci n'est plus vrai quand cet équilibre est rompu, soit par suite de conditions climatiques défavorables (froid ou chaleur excessive limitant la productivité de l'herbe et les déplacements des campagnols), soit d'une intervention de l'homme (fauchage trop ras, coupe suivie de surpâturage).

Dans le premier cas, les conditions climatiques étant défavorables, l'animal se déplace peu et se nourrit exclusivement aux alentours du nid. Le prélèvement de nourriture s'effectue sur les réserves de la plante et l'attaque est portée à la base des talles, ou au ras du sol. Les effets conjugués des conditions climatiques et du broutage ont pour résultat la destruction des végétaux situés dans ces zones. Un processus de désertification par taches se produit alors autour des nids et sur des colonies entières.

Dans le deuxième cas, une réduction brutale de nourriture nécessite une attaque des réserves comme précédemment. La dénudation du sol s'étend plus ou moins en fonction du niveau de population et des conditions climatiques, favorables ou non au redémarrage des plantes.

L'action de destruction est beaucoup plus brutale et ses effets plus durables que ceux du gaspillage.

On peut rapprocher de ce phénomène les dégâts causés aux racines par le creusement des nids et galeries souterraines. Mais ces actions ont sans doute un effet très limité.

2.3. DIGESTIBILITÉ, VALEUR ÉNERGÉTIQUE ET HUMIDITÉ

Les coefficients moyens saisonniers de digestibilité par les campagnols (dg_i) ont été mesurés par Drozd (1968) pour de nombreuses espèces. Ils sont proches de ceux obtenus pour le mouton par Demarquilly et Weiss (1970), ce qui permet d'obtenir des valeurs approchées pour d'autres espèces. Elles sont généralement comprises entre 0,7 et 0,8. De même, Demarquilly et Weiss (1970) fournissent le taux d'humidité (h_i) moyen et la valeur énergétique (V_c) de nombreuses espèces.

En réalité, digestibilité, humidité et valeur énergétique varient en fonction des organes et de l'état phénologique au moment considéré. C'est une raison supplémentaire pour inclure la phénologie dans les modèles de productivité primaire (Yu *et al.*, 1975 ; Waggoner, 1974).

En conclusion, on voit que la matière végétale disponible n'est que partiellement utilisable, voire très partiellement. Si les besoins énergétiques des campagnols sont généralement faibles par rapport à la productivité primaire, cela ne signifie pas qu'ils seront toujours couverts. De plus, la consommation différentielle des espèces influe sur la dynamique des populations végétales,

ainsi que le gaspillage. Ces interactions à double sens sont encore mal quantifiées et trop complexes pour être modélisables de façon réaliste.

2.4. ESTIMATION DE LA CONSOMMATION POTENTIELLE

Sur ces bases il est possible de calculer, en principe du moins, les besoins énergétiques d'une population de campagnols, connaissant la structure par espèce du couvert et les coefficients ci-dessus.

Si l'on désigne par $W(t)$ les besoins énergétiques normaux en temps t , la consommation Q_c (en poids frais) tend à les couvrir, et on peut écrire :

$$W(t) = Q_c \sum_{i=0}^n (dg_i \cdot (1 - h_i) \cdot V_{c_i} \cdot P_i) \quad (9)$$

avec :

Q_c = quantité totale d'herbe consommée en poids frais

dg_i = coefficient de digestibilité de l'espèce i (%)

h_i = taux d'humidité de l'espèce i (%)

V_{c_i} = valeur énergétique de l'espèce i (kcal)

P_i = pourcentage de l'espèce végétale i dans le poids frais consommé

On en déduit la consommation en poids frais de l'espèce i (en kg) :

$$C_i(t) = \frac{W(t) \cdot P_i(t)}{\sum_i [dg_i (1 - h_i) \cdot V_{c_i} \cdot P_i(t)]} \quad (10)$$

2.5. ESTIMATION DE LA QUANTITÉ RÉCOLTÉE

La quantité récoltée est la somme de la quantité consommée et du gaspillage :

$$Q_r(t) = Q_g(t) + Q_c(t) = \sum_i C_i(t) (1 + g_{s_i}) \quad (11)$$

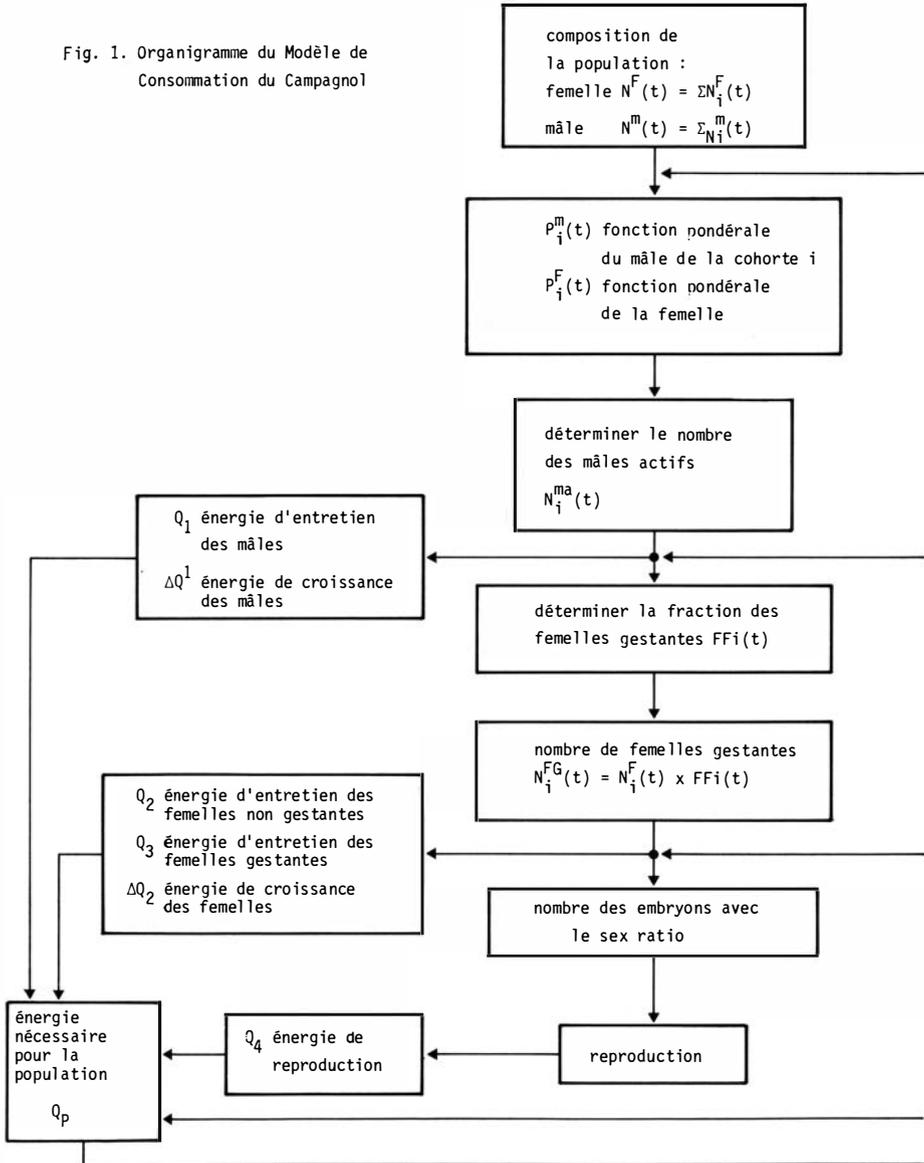
avec g_{s_i} : le coefficient de gaspillage de l'espèce i .

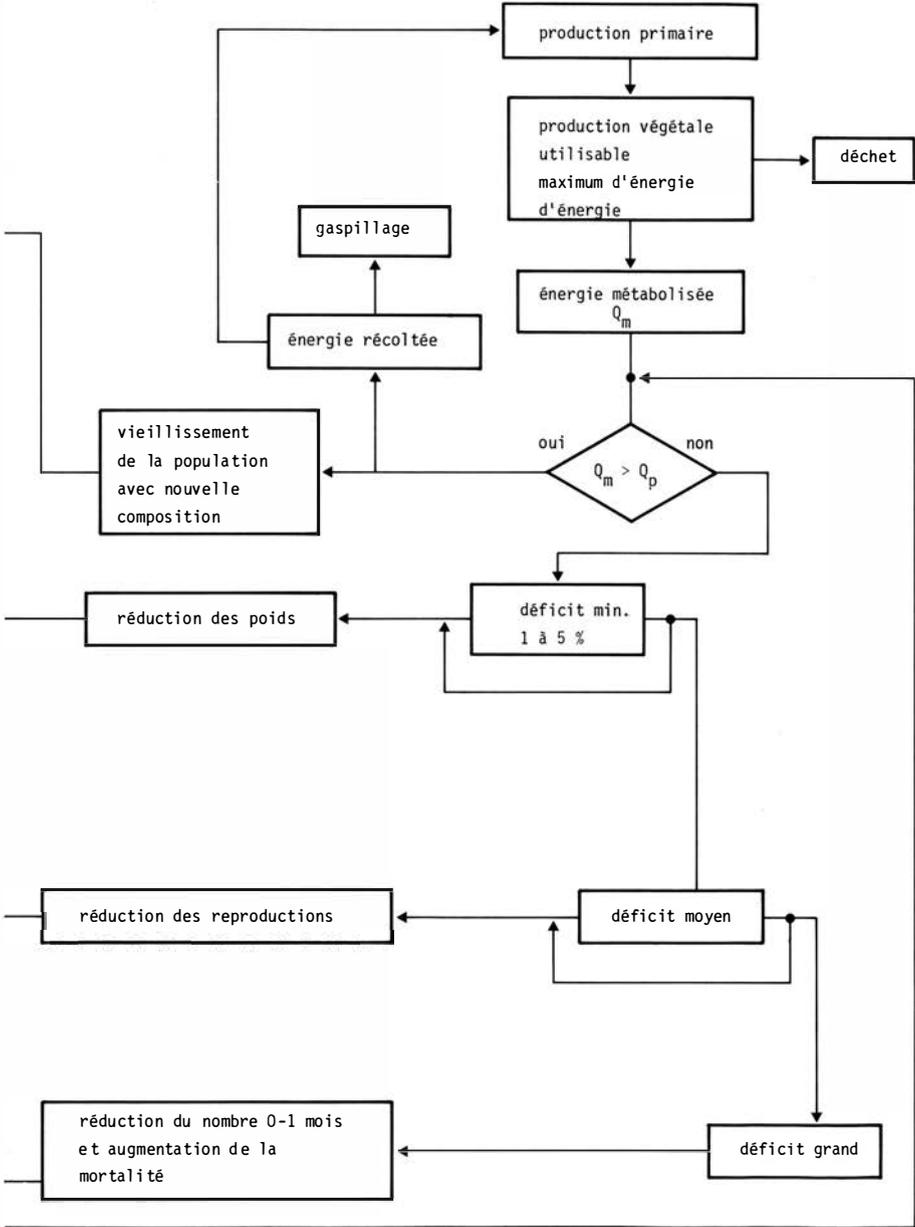
C'est la quantité récoltée $Q_r(t)$ qui a un impact réel sur la production primaire. Le broutage par les campagnols est l'équivalent d'un fauchage sélectif. Marsh (1962) a constaté la modification de la flore au bout de quelques années de présence du Campagnol.

2.6. AJUSTEMENT DE LA DEMANDE A L'OFFRE

Quand les besoins potentiels de récolte de la population de campagnols dépassent la production primaire, la consommation doit être limitée. On a admis qu'en cas de déficit léger, seul le poids des individus est affecté, ce qui diminue les dépenses de

Fig. 1. Organigramme du Modèle de Consommation du Campagnol





maintenance. Dans le cas d'un déficit accru, il y aurait réduction du taux de reproduction. Enfin si deux mécanismes sont incapables de rétablir l'équilibre, on admet une augmentation de la mortalité, d'abord dans la cohorte 0-1 mois, puis chez les adultes, jusqu'à ce que l'équilibre soit rétabli.

III. — DESCRIPTION DU MODELE

Les équations d'évaluation des besoins énergétiques potentiels du Campagnol élaborées permettent aisément de construire un modèle de consommation énergétique en supposant que la biomasse sur pied soit connue. La figure 1 présente l'organigramme du modèle : sa partie de gauche synthétise le calcul de l'évolution de la population et de ses besoins énergétiques potentiels. En l'absence d'un véritable sous-modèle d'évolution de la biomasse, la partie de droite de l'organigramme traduit seulement l'influence de cette biomasse, supposée connue, sur la dynamique du Campagnol.

Les données initiales du modèle sont la composition de la population par sexes et par classes d'âge d'un mois de l'année au début de la simulation ; les variables indépendantes sont les conditions climatiques de l'année, et les structures du couvert végétal. On doit y ajouter les paramètres nécessaires pour calculer la consommation : coefficient de digestibilité, taux d'humidité, valeur énergétique des espèces et pourcentage dans le poids frais consommé. Le modèle calcule d'abord les fonctions de croissance pondérale pour les mâles et les femelles des différentes cohortes. On en déduit le nombre de mâles actifs à l'aide de la relation entre la fertilité des mâles, le poids testiculaire et le poids corporel. On obtient l'énergie d'entretien des mâles et l'énergie de leurs croissances. On estime le nombre de femelles gestantes à partir des critères suivants :

- 1) la participation de jeunes femelles à la reproduction selon les conditions climatiques ;
- 2) le nombre de femelles gestantes qui est une fonction du pourcentage de mâles actifs, modulée par l'insolation.

Puis on détermine le nombre moyen d'embryons en fonction du photopériodisme ; on en déduit le nombre de naissances avec la répartition par sexes. On calcule alors l'énergie d'entretien des femelles non gestantes et gestantes, l'énergie de croissance des femelles ainsi que l'énergie de reproduction. On obtient les besoins énergétiques potentiels de la population. On en déduit la consommation et la quantité récoltée en poids frais selon l'espèce.

En comparant avec la quantité disponible on peut envisager les cas suivants :

- a) si la biomasse sur pied peut couvrir les besoins en énergie de la population, l'évolution de la population selon les cohortes est normale,
- b) si la biomasse sur pied est insuffisante, le mécanisme de compensation est déjà envisagé par Walkowa (1969) et par Stenseth (1977). Nous envisageons trois cas :
 - 1) déficit faible (1 à 5 %) : il y a simplement réduction du poids des individus dans une proportion suffisante pour que la réduction de l'énergie de maintenance ramène la consommation au niveau de l'offre de la biomasse végétale ;
 - 2) déficit moyen : il y a, en plus, réduction du taux de reproduction de façon à équilibrer l'offre et la demande ;
 - 3) grand déficit : il s'ajoute aux mécanismes précédents une augmentation de la mortalité, d'abord dans la cohorte 0-1 mois, puis chez les adultes jusqu'à ce que l'équilibre soit atteint.

On recommence le même calcul pour la population du mois suivant jusqu'à la fin de la période de simulation.

Le modèle fournit la composition et la consommation de la population mois par mois.

Ce modèle est évidemment fort imparfait. La partie concernant la démographie et l'évaluation des besoins potentiels peut être considérée comme relativement satisfaisante, malgré les incertitudes portant sur le rôle exact des facteurs climatiques dans la démographie. Ces défauts sont, en tout cas, mineurs face aux lacunes concernant la productivité primaire, qui n'est pas modélisée, et les coefficients de digestibilité et surtout de gaspillage qui sont très mal connus. La non-prise en considération de l'effet de la consommation sur la végétation et de l'évolution génétique des populations est moins gênante dans la mesure où les effets à l'échelle d'une saison de ces mécanismes sont nécessairement limités. Par contre, l'absence de la prédation constitue une lacune grave. Enfin, l'adaptation de la demande à l'offre est faite de façon formelle, sans justifications biologiques précises. Quels que soient ses lacunes et ses défauts, le modèle a néanmoins le mérite d'articuler de façon quantitative un nombre de relations très important. Il permet donc de pousser l'analyse quantitative du système beaucoup plus loin qu'une approche classique, qualitative ou basée sur un très petit nombre de relations, en utilisant les techniques de simulation sur ordinateur.

IV. — EXEMPLE D'UTILISATION DU MODELE

Le modèle nécessite, pour pouvoir fonctionner, la connaissance d'un grand nombre de variables, dont certaines difficiles à mesurer. C'est ainsi qu'il n'existe pas à notre connaissance de

séries de données sur la démographie, le climat et la végétation suffisantes pour alimenter complètement une simulation. Nous avons donc été amenés à illustrer le modèle à partir de données obtenues à Etalans (Doubs) concernant la démographie, le climat et les pourcentages des différentes espèces végétales dans le bol alimentaire au cours des saisons, en utilisant pour la productivité primaire par espèces des données très discutables faute de mesures correctes. Cette illustration, toute contestable qu'elle soit, a pour premier objectif de vérifier concrètement que le modèle fonctionne et donne des résultats raisonnables.

Elle peut servir en outre, et c'est là son intérêt majeur, de base pour des simulations faisant varier les valeurs des paramètres, ce qui constitue ce que nous avons appelé l'étude théorique du modèle (chap. V).

4.1. PARAMÈTRES ET DONNÉES MESURÉES

Les valeurs des paramètres démographiques utilisés ont été indiquées au chapitre II.

Les données climatiques sont celles d'Etalans en 1974 (Doubs), d'après Vergne (1976). La végétation a été étudiée par ce même auteur et comprend 26 espèces, dont la liste figure sur les tableaux III et IV.

L'humidité, la valeur énergétique et la digestibilité moyenne des espèces par mois ont été tirées de la bibliographie comme indiqué au paragraphe 2.3. Le gaspillage a été mesuré par Spitz (1968) pour une luzernière et par Vergne pour le dactyle. Pour les autres espèces, on s'est appuyé sur des observations qualitatives. Ces données ne sont pas reproduites ici, faute de place.

La démographie des campagnols a été étudiée par piégeages effectués sur trois zones d'environ 20 000 m² chacune. On a utilisé six à huit lignes de 150 mètres dans chaque zone, constituées de 51 pièges espacés de trois mètres. L'échantillonnage a été poursuivi d'août 1974 à octobre 1975. Une des zones, fortement perturbée par les vers blancs, n'est pas prise en compte ici et les chiffres présentés sont la moyenne des deux autres zones. Le coefficient de piégeage pour les adultes non gestants a été déterminé expérimentalement sur place. Ceux relatifs aux femelles gestantes (17,6) et aux jeunes de moins d'un mois (21) ont été tirés des travaux de Spitz en Vendée. Les résultats antérieurs à août 1974, trop fragmentaires, ont été omis. L'analyse des contenus stomacaux a permis d'évaluer les pourcentages des principales espèces végétales dans le bol alimentaire. Ces résultats sont en principe assez fiables, bien qu'il soit difficile de donner un intervalle de confiance.

4.2. PRODUCTIVITÉS PRIMAIRES

Malheureusement les zones de piégeage étaient très étendues et hétérogènes du point de vue végétation. De plus nous ne disposions que de mesures de biomasses saisonnières pour une seule zone et d'estimations de rendement recueillies auprès des agriculteurs. Sur cette base très imprécise, on a admis une productivité annuelle standard (notée S) de 5 700 kg de matière sèche par hectare et par an. Ceci correspond à l'ordre de grandeur admis généralement pour des prairies de productivité médiocre, ce qui est bien le cas ici. En fait, ces valeurs sont sans doute grossière-

TABLEAU III
Indices de productivité saisonnière
des principales espèces végétales pour les prairies d'Etalans
(kg/ha/mois).

	MOIS				
	DJF	MA	MJJ	AS	ON
Medicago sativa	-	-	15	20	2
Medicago lupulina	2,5	5,6	80	27	7,2
Trifolium pratense	-	-	45	45	16
Trifolium repens	32,2	32,2	90	88	22
Lolus corniculatus	-	-	46	92	1,25
Taraxacum vulgare	2,0	-	30	52	20
Lolium perenne	9,0	9,0	38	36	10
Anthoxanthum odoratum	13,5	13,5	38	36	10
Cynosurus cristatus	27,0	27,0	75	70	20
Lolium multiflorum	3,0	-	8	-	-
Lathyrus pratensis	-	-	8	35	7
Phleum pratense	13,1	13,1	23	20	9,5
Dactylis glomerata	9,0	14,5	50	-	15
Poa annua	3,0	-	-	-	-
Poa pratensis	43,5	43,5	75	-	20
Festuca ovina	21,8	21,8	38	38	15
Holcus lanatus	30,5	37,7	70	70	20
Bromus erectus	23,2	23,2	38	45	20
Bromus mollis	14,5	14,5	38	36	9,5
Lolium temulentum	3,0	-	-	-	-
Arrhenaterum elatius	3,0	-	8	-	-
Achillea millefolium	2,0	-	8	18	3
Plantago lanceolata	3,0	-	-	6	-
Leucanthemum vulgare	-	-	4	-	-
Daucus carota	-	-	-	6	-
Filipendula ulmaria	-	-	-	-	3
TOTAL	258,8	255,6	825	740	227,85

ment sous-estimées, car elles concernent la biomasse récoltable par fauche et non la productivité réelle qui est sans doute bien supérieure. Quoi qu'il en soit, comme un des buts de nos simulations est de faire varier la productivité pour voir quelles en sont les conséquences sur la dynamique des campagnols, cette impré-

TABLEAU IV
Pourcentage des principales espèces végétales dans le bol alimentaire.

	MOIS				
	DJF	MA	MJJ	AS	ON
Medicago sativa	"	"	2	<u>7</u>	<u>4</u>
Medicago lupulina	1	"	<u>33</u>	<u>7</u>	1
Trifolium pratense	"	1	<u>4</u>	2	4
Trifolium repens	"	"	<u>12</u>	<u>8</u>	2
Onobrychis sativa	"	"	"	2	"
Lotus corniculatus	"	"	1	<u>7</u>	"
Taraxacum vulgare	"	"	<u>17</u>	<u>30</u>	<u>21</u>
Lolium perenne	3	5	1	2	4
Anthoxanthum odor.	<u>11</u>	<u>8</u>	1	<u>6</u>	<u>9</u>
Cynosurus cristatus	<u>16</u>	<u>15</u>	1	1	<u>5</u>
Lolium multifl.	"	"	1	"	11
Lathyrus pratensis	"	1	"	<u>5</u>	<u>8</u>
Vicia cracca	"	"	"	"	<u>10</u>
Phleum pratense	<u>8</u>	<u>7</u>	"	"	"
Dactylis glomerata	"	4	"	"	"
Poa annua	2	2	"	"	<u>9</u>
Poa pratensis	"	"	2	1	1
Festuca ovina	<u>16</u>	<u>16</u>	<u>10</u>	2	2
Festuca pratensis	"	"	1	"	"
Holcus lanatus	<u>9</u>	<u>10</u>	"	"	<u>6</u>
Bromus erectus	<u>11</u>	<u>7</u>	<u>2</u>	4	<u>11</u>
Bromus mollis	3	2	"	5	3
Lolium temulentum	3	2	"	"	"
Arrhenat. elatius	<u>10</u>	<u>17</u>	"	1	"
Achillea millef.	"	"	1	1	"
Plantago lanceolata	"	"	2	2	"
Leucanthemum vulg.	"	"	"	2	"
Daucus carota	"	"	"	<u>5</u>	"
				100	100

cision très fâcheuse en principe n'empêche pas de pouvoir tester le modèle.

La répartition mensuelle (1) de la productivité a été faite proportionnellement aux données de Demarquilly et Weiss (1970) sur la productivité saisonnière moyenne d'une prairie permanente. On obtient ainsi les « Indices de productivité primaire » (sans coupe ni pâturage) suivants :

décembre à avril	255 kg/ha/mois
mai à juillet	825 kg/ha/mois
août et septembre	750 kg/ha/mois
octobre et novembre	230 kg/ha/mois

A partir de ces chiffres, on a calculé les productivités des différentes espèces en fonction de leur recouvrement saisonnier. Celui-ci a été estimé au cours de plusieurs séries de relevés saisonniers de végétation dans les différentes zones. Outre l'imprécision des estimations de recouvrement, ceci revient à admettre que la biomasse aérienne est proportionnelle au recouvrement, ce qui est évidemment inexact, et que la productivité est proportionnelle à la biomasse, ce qui l'est peut-être plus encore (bien que les constantes phyllochroniques des principales graminées ne semblent pas très différentes (voir Gounot et Yu, 1980).

Le tableau III résume les valeurs adoptées par espèces et par mois (la même valeur a été adoptée pour tous les mois d'une même saison).

Insistons sur le fait que ces valeurs sont sans doute grossièrement sous-estimées, par suite du renouvellement rapide de la biomasse foliaire. Par contre, la répartition par espèce et surtout les pourcentages des différentes espèces dans la consommation ont une base plus solide.

Les chiffres ci-dessus supposent qu'il n'y a ni pâturage par les animaux ni coupes, ce qui n'est évidemment pas le cas. Nous avons admis qu'il y avait deux coupes en juin et septembre. Ceci entraîne une exportation de matière sèche, et les quantités à la disposition des campagnols sont fortement réduites. Nous avons admis des valeurs de productivité de 200 kg/ha/mois en juillet et de 175 kg en septembre.

On peut sur ces bases calculer les pourcentages des principales espèces dans le bol alimentaire. En règle générale, sept à neuf espèces (variables suivant les saisons) constituent plus de 80 % de la biomasse ingérée. De décembre à avril, il s'agit exclusivement de graminées. De mai à novembre, les légumineuses dominent largement, à côté de quelques graminées et d'autres espèces parmi lesquelles le pissenlit (*Taraxacum vulgare*) joue un rôle

(1) Compte tenu de l'imprécision des indices de productivité, il a paru inutile de descendre à des périodes de temps plus courtes.

TABLEAU V

*Préférences alimentaires saisonnières
du Campagnol Microtus arvalis à Etalans : pourcentage de l'espèce
dans le bol alimentaire sur pourcentage de l'espèce
dans la production primaire.*

	ON		DJF		MA		MJJ		AS	
	♂+qng	♀g								
<i>Medicago sativa</i>	5,7	5,7	-	-	-	-	1,5	3,7	3,8	4,4
<i>Medicago lupulina</i>	0,3	1,1	1,0	2,4	1,0	2,4	3,5	4,2	0,9	2,3
<i>Trifolium hybridum</i>	0,7	1,3	-	-	-	-	4,0	2,8	0,9	0,9
<i>Trifolium repens</i>	0,3	0,3	1,0	2,4	1,0	2,4	1,5	1,1	0,6	1,1
<i>Lotus corniculatus</i>	1,0	1,0	-	-	-	-	0,6	0,6	0,2	1,2
<i>Taraxacum vulgare</i>	3,1	2,8	-	-	-	-	0,6	4,3	5,8	6,5
<i>Lolium perenne</i>	0,8	0,6	0,7	1,6	0,7	1,6	-	-	0,4	1,1
<i>Anthoxantum odoratum</i>	2,6	2,5	1,2	0,4	-	-	0,7	0,1	1,3	0,5
<i>Cynosurus cristatus</i>	0,3	0,8	1,7	0,8	-	-	0,4	-	0,1	0,1
<i>Phleum pratense</i>	0,3	0,3	2,1	1,0	2,1	1,0	0,3	0,3	0,3	0,3
<i>Dactylis glomerata</i>	-	-	0,4	1,1	0,4	1,1	-	-	-	-
<i>Poa pratensis</i>	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	-	-
<i>Festuca ovina</i>	0,6	0,1	2,8	1,9	2,8	1,9	1,8	1,8	0,2	0,1
<i>Holcus lanatus</i>	0,4	0,9	0,8	1,1	0,8	1,1	0,1	0,1	0,1	0,1
<i>Bromus arrectus</i>	1,4	1,0	1,2	0,1	1,2	0,1	0,1	0,1	0,5	0,5
<i>Bromus mollis</i>	-	-	0,7	0,1	0,7	0,1	-	-	-	-

♀g : femelles gestantes

qng : femelles non gestantes

essentiel, notamment en août-septembre, où il représente 30 % du bol alimentaire.

4.3. PRÉFÉRENCES ALIMENTAIRES

Ces chiffres comparés aux indices de productivité du tableau III permettent de calculer les préférences alimentaires saisonnières du Campagnol. Celles-ci sont égales pour chaque espèce végétale et pour chaque saison au rapport de son pourcentage dans le bol alimentaire à son pourcentage dans la productivité primaire. Les résultats sont regroupés dans le tableau V.

On voit que *Taraxacum vulgare* et les légumineuses sont consommés généralement de deux à six fois plus que leur part dans la végétation. Mais ces préférences disparaissent parfois à certaines saisons, vraisemblablement par suite de la présence d'espèces plus appréciées en quantité suffisante.

4.4. CONSOMMATIONS MENSUELLES

Connaissant les préférences alimentaires, le modèle permet alors de calculer les consommations mensuelles par catégories d'individus pour la population de campagnols. Les chiffres correspondants sont présentés dans le tableau VI. Ils confirment l'importance saisonnière des trèfles et du pissenlit, ainsi que l'importance

TABLEAU VI
*Consommations saisonnières calculées par espèce
(en kg de poids sec par mois).*

	MOIS				
	ON	DJF	MA	MJJ	AS
Medicago sativa	1,2	-	-	0,4	5,2
Medicago lupulina	0,3	0,2	0,1	8,5	4,7
Trifolium pratense	1,2	0,1	-	1,6	1,4
Trifolium repens	0,6	-	-	3,1	4,2
Onobrychis sativa	-	-	-	-	1,2
Lotus corniculatus	-	-	-	0,3	4,7
Taraxacum vulgare	6,8	-	-	4,4	20,7
Lolium perenne	1,2	0,7	0,5	0,4	1,6
Anthoxanthum odoratum	2,8	1,2	0,8	0,3	4,2
Cynosurus cristatus	1,5	2,2	1,0	0,3	0,4
Lolium multiflorum	0,1	-	-	0,2	0,3
Lathyrus pratensis	3,2	0,1	-	-	3,5
Vicia craca	3,3	-	-	-	-
Phleum pratense	-	1,1	0,7	-	-
Dactylis glomerata	-	0,5	0,3	-	0,1
Poa annua	3	0,4	0,1	-	0,1
Poa pratensis	0,4	-	-	0,7	0,4
Festuca ovina	0,8	2,2	1,5	3,1	1,5
Holcus lanatus	1,8	1,5	1,0	-	-
Bromus erectus	3,5	1,3	0,7	0,5	2,5
Bromus mollis	0,9	0,3	0,1	-	3,2
Lolium temulentum	-	0,3	0,1	-	0,3
Arrhenatherum elatius	-	2,1	1,6	-	0,6
Achillea millefolium	0,1	-	-	0,8	0,5
Plantago lanceolata	0,1	-	-	0,7	1,6
Leucanthemum vulgare	-	-	-	-	1,4
Daucus carota	-	-	-	-	2,0
	32,9	11,0	10,0	26,5	63,0

d'Anthoxanthum, de *Cynosurus*, de *Festuca ovina* et de *Bromus erectus*, surtout aux périodes creuses pour le premier groupe d'espèces.

4.5. IMPACTS SAISONNIERS

La comparaison des tableaux III et VI permet enfin de calculer l'impact saisonnier du Campagnol sur les différentes espèces de la prairie, c'est-à-dire le rapport biomasse consommée sur biomasse produite en pourcentage (tableau VII). On voit que certaines espèces sont soumises à une exploitation intense à la fin de l'été (*Daucus carota* 58 %, *Taraxacum* 40 %, *Medicago sativa* 26 %) et

TABLEAU VII
*Impact saisonnier par espèce :
biomasse consommée sur biomasse produite en %.*

	MOIS				
	ON	DJF	MA	MJJ	AS
<i>Medicago sativa</i>	62	-	-	3	26
<i>Medicago lupulina</i>	3	6	4	10	17
<i>Trifolium pratense</i>	8	-	-	2	3
<i>Trifolium repens</i>	2	-	-	3	6
<i>Lotus corniculatus</i>	-	-	-	1	5
<i>Taraxacum vulgare</i>	34	-	-	15	40
<i>Lolium perenne</i>	12	5	6	1	4
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	28	9	6	1	12
<i>Cynosurus cristatus</i>	7	7	5	-	1
<i>Lolium multiflorum</i>	-	-	-	4	-
<i>Lathyrus pratensis</i>	39	-	-	-	10
<i>Phleum pratense</i>	-	7	6	-	-
<i>Dactylis glomerata</i>	-	3	3	-	-
<i>Poa annua</i>	-	7	-	-	-
<i>Poa pratensis</i>	2	-	-	1	-
<i>Festuca ovina</i>	5	7	7	7	4
<i>Holcus lanatus</i>	9	2	3	-	-
<i>Bromus erectus</i>	17	5	3	1	6
<i>Bromus mollis</i>	9	2	1	-	9
<i>Lolium temulentum</i>	-	10	-	-	-
<i>Arrhenaterum elatius</i>	-	37	-	-	-
<i>Achillea millefolium</i>	4	-	-	9	3
<i>Plantago lanceolata</i>	-	-	-	-	26
<i>Leucanthemum vulgare</i>	-	-	-	1	-
<i>Daucus carota</i>	-	-	-	-	58

TABLEAU VIII
*Evolution démographique de la population
 de Campagnols des champs à Etalans (Doubs).*

	0-1 mois		Adultes		Total	
	Observée	Simulée	Observée	Simulée	Observée	Simulée
2 VIII 74	605	830	195	370	800	1 200
7 IV 75	55	118	65	12	120	130
9 VI 75	617	202	133	48	750	250
11 VIII 75	370	590	280	270	650	860
13 X 75	38	10	362	390	400	400

TABLEAU IX

*Effet du niveau des ressources disponibles sur la démographie
des campagnols en l'absence de fauche.*

Mois	2,5 S	1,5 S	S	0,85 S	0,70 S	0,55 S	0,40 S	0,25 S	0,10 S
III 65	76	76	176	76	76	76	76	76	76
IV 65	32	32	32	32	32	32	32	32	32
V 65	170	170	170	170	170	170	170	170	150
VI 65	150	150	150	150	150	150	150	150	61
VII 65	610	610	610	610	610	610	610	360	280
VIII 65	810	810	810	810	810	560 ?	470	700	91 ?
IX 65	2 300	2 300	2 300	2 300	2 000	2 100 ?	1 700	330	430 ?
X 65	2 700	2 700	1 400	1 200	1 000	730	530	370	130
XI 65	980	980	510	440	350	300	210	120	53
XII 65	450	450	190	160	130	120	84	43	20
I 66	310	310	75	60	48	47	32	22	6
II 66	440	440	230	190	150	140	91	13	19

TABLEAU X

*Effet du niveau des ressources disponibles sur la densité
du Campagnol des champs en présence de fauches (F),
en juillet et septembre.*

Mois	S	0,85 S	0,70 S	0,55 S	0,40 S	0,25 S
1965 III	76	76	76	76	76	76
IV	32	32	32	32	32	32
V	170	170	170	170	170	170
VI (F)	150	250	150	150	150	150
VII	620	620	620	380	320	230
VIII	810	810	810	740	670	540
IX (F)	1 600	1 300	1 000	430	230	150
X	1 400	1 200	2 000	810	590	370
XI	500	420	340	270	190	110
XII	180	150	120	96	67	38
1966 I	86	56	42	63	42	26
II	200	170	130	69	20	17

à l'automne (*Medicago sativa* 62 %, *Lathyrus pratensis* 39 %, *Taraxacum* 34 %, *Anthoxanthum* 28 %). En hiver et au printemps l'impact est très faible (sauf sur *Arrhenaterum*, 37 % en hiver). Si ces chiffres étaient exacts, ils indiqueraient une action sélective très intense du Campagnol sur la flore. Il est toutefois possible que la productivité primaire soit très supérieure à celle admise dans notre exemple.

Rappelons que des cas d'évolution de la flore sous l'influence de campagnols ont été rapportés dans la littérature (Marsh, 1962).

4.6. DÉMOGRAPHIE

Le modèle fournit des chiffres mensuels de densité de campagnols qui servent au calcul des consommations. Le tableau VIII compare les valeurs estimées par piégeage avec les valeurs calculées pour les mêmes dates. On a séparé les jeunes de 0-1 mois, pour lesquels les résultats des piégeages semblent sous-estimés, et les adultes.

On voit que les chiffres calculés et observés sont assez concordants à l'exception du 9 juin 1975 où les valeurs calculées ne sont que le tiers des valeurs estimées.

On peut donc dire que les résultats sont encourageants sans être excellents. Il est malheureusement impossible d'utiliser les données démographiques de Spitz, beaucoup plus abondantes, dans la mesure où la végétation comporte une forte proportion de cultures. Une véritable validation du modèle reste donc à faire. Ceci n'empêche pas d'analyser son comportement.

V. — ETUDE THEORIQUE DU MODELE

Il est en effet possible de tirer d'importants renseignements sur le comportement du modèle en faisant varier successivement les données et les principaux paramètres et en étudiant les résultats. Nous nous attacherons ici surtout à la démographie. Les données utilisées seront les mêmes que précédemment.

5.1. EFFET DU NIVEAU DES RESSOURCES DISPONIBLES

Des simulations ont été réalisées, en utilisant les productivités primaires standards (S) indiquées au tableau III et les productivités 2,5 S ; 2 S ; 1,5 S ; 0,85 S ; 0,70 S ; 0,55 S ; 0,40 S. Le tableau IX regroupe les résultats concernant les densités mensuelles de campagnols en fonction de la productivité primaire.

On voit que le nombre maximal de campagnols évolue saisonnièrement à partir de la population initiale de mars 1965, avec un minimum en avril (32) et un maximum en octobre, à condition

que la productivité soit au moins 1,5 fois supérieure à la productivité standard. Pour les productivités plus faibles, les restrictions de population apparaissent d'abord à l'automne (dès octobre), qui correspond à une très forte charge en campagnols pour une productivité en très forte diminution par rapport à l'été. Cette réduction de population est d'autant plus forte que la productivité diminue et se manifeste dès mai pour 0,1 S.

Dans la nature, on n'observe pas en général de densités aussi fortes que les maximums calculés pour 1,5 S. Une des causes en est évidemment l'influence des coupes.

L'évolution de la même population initiale, pendant la même période mais avec coupes en juillet et septembre, est donnée par le tableau X.

La fauche de juin, intervenant à une période où la densité est faible, n'a d'incidence démographique que pour les productivités 0,55 S et inférieures. Par contre, dès S la densité fléchit en septembre. Mais pour S la densité rejoint dès octobre celle obtenue sans fauche, alors que pour 0,85 S la réduction de densité se maintient les mois suivants, le phénomène s'accroissant très fortement avec la chute de productivité. Les densités calculées pour S sont de l'ordre de grandeur des maximums mesurés effectivement sur le terrain. La fauche (surtout celle de septembre) semble donc avoir un effet régulateur net.

Il ne faut pas oublier cependant qu'au moment de la coupe, il pourrait y avoir dans la nature des migrations de campagnols vers des parcelles non fauchées ou des parcours, ce qui atténuerait les fluctuations au niveau de la population globale.

En conclusion, le modèle montre que les ressources alimentaires constituent un facteur limitant pour les populations de campagnols, puisque les chiffres obtenus à forte productivité primaire sont très supérieurs aux valeurs observées. Ceci peut paraître étonnant dans la mesure où les besoins de 1 200 campagnols à l'hectare ne dépassent pas 63 kg et où les chiffres de productivité réelle sont vraisemblablement très supérieurs à S. Mais il ne faut pas oublier que le modèle ne tient pas compte de l'accessibilité et que les préférences alimentaires réduisent considérablement la productivité réellement utilisable, certaines espèces abondantes étant peu ou pas consommées.

L'effet limitant est dans tous les cas maximal à l'automne par suite du déséquilibre inévitable entre une population de campagnols qui ne demande qu'à croître et des ressources qui diminuent brutalement. Naturellement, il est beaucoup accru en cas de fauche.

5.2. EFFET DES PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

La simulation permet d'étudier l'influence des variations des paramètres du modèle sur la démographie. Parmi ceux-ci, nous en avons étudié trois.

TABLEAU XI

*Influence de la fertilité des mâles sur la démographie
des campagnols.*

— 406 —

	Années	POPULATION TOTALE (INDIVIDUS PAR HECTARE)											
		1965											1966
		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
Poids testicu- laires en mg													
80	76	32	170	150	610	810	1 600	1 400	480	170	84	240	
100	76	32	170	150	610	810	1 600	1 400	500	170	86	200	
120	76	32	170	150	730	1 200	1 100	1 400	500	190	72	180	

TABLEAU XII

*Influence des densités maximales des mâles actifs
sur la démographie.*

		POPULATION TOTALE (INDIVIDUS PAR HECTARE)											
Années	1965											1966	
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	
	Mâles actifs												
	50	76	32	150	140	460	630	1 600	1 400	510	190	73	220
	70	76	32	170	150	480	680	1 600	1 400	500	190	71	220
	150	76	32	170	150	560	760	1 600	1 400	500	180	69	210
	200	76	32	170	150	610	810	1 600	1 400	500	180	86	200
	250	76	32	170	150	660	860	1 600	1 400	500	180	86	200

TABLEAU XIII a

*Influence de la structure démographique initiale :
sex-ratio et nombre de campagnols à l'hectare.*

		CLASSES D'AGES (MOIS)						
		0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7
Population A		0	0	0	2	2	16	2
		0	0	0	0	0	14	2
Population B		0	0	0	0	0	14	2
		0	0	0	2	2	16	2
Population C		0	0	0	4	4	32	4
		0	0	0	0	0	28	4

POPULATIONS TOTALES PAR HECTARE													
		1965										1966	
Mois		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
Populations													
A		38	15	81	71	350	490	1 200	1 300	520	290	200	240
B		38	15	120	90	460	580	1 500	1 400	530	240	150	220
C		76	32	170	150	610	810	1 600	1 400	500	180	86	200

TABLEAU XIII b

*Influence de la structure démographique initiale :
âge des mâles et des femelles.*

Pyramide d'âge

Age en mois

Population		0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9
A1	♂	2	2	16	2	0	0	0	0	0
	♀	2	2	2	2	2	2	2	0	0
A2	♂	2	2	16	2	0	0	0	0	0
	♀	2	2	2	2	2	2	2	2	0
A3	♂	0	2	2	16	2	0	0	0	0
	♀	0	2	2	2	2	2	2	2	2
B1	♂	2	2	2	2	2	2	2	0	0
	♀	2	2	16	2	0	0	0	0	0
B2	♂	2	2	2	2	2	2	2	2	0
	♀	2	2	2	16	2	0	0	0	0
B3	♂	0	2	2	2	2	2	2	2	2
	♀	0	2	2	16	2	0	0	0	0

— 409 —

Population	1965										1966	
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II
A1	32	17	49	52	220	370	760	870	340	200	140	160
A2	34	17	59	57	260	420	870	1 000	390	230	170	180
A3	38	17	70	61	290	450	970	1 100	430	250	180	200
B1	32	19	89	89	420	550	1 400	1 400	530	250	160	200
B2	34	19	89	89	420	550	1 400	1 400	530	250	160	220
B3	38	17	100	88	460	570	1 400	1 400	540	250	160	220

5.2.1. Critère de fertilité des mâles

Les mâles ont été considérés en activité sexuelle lorsque le poids testiculaire moyen était au moins égal à 100 mg. Nous le faisons varier de plus ou moins 20 %, c'est-à-dire entre 120 mg et 80 mg. Nous voyons que la population ne change pas dans le cas de 80 mg. En diminuant le seuil d'activité du mâle, on ne contribue pas à l'augmentation de la densité. En augmentant le seuil à 120 mg on diminue le nombre de mâles actifs. Ceci avance le pic de septembre à août, mais diminue son intensité. En fin de

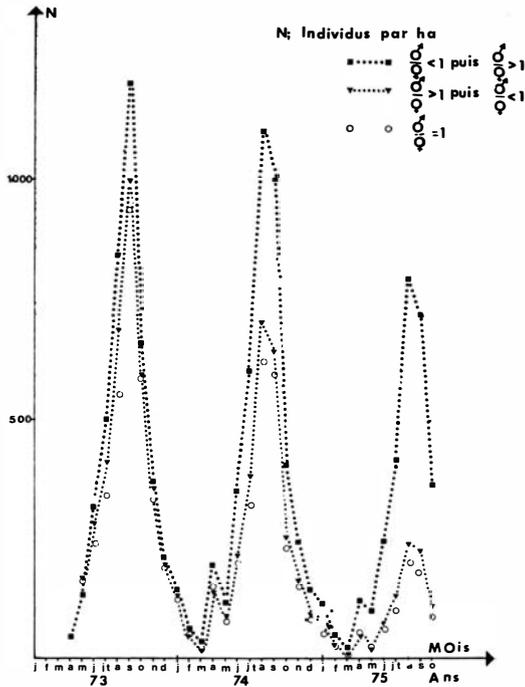


Figure 2. — Variation de la population en fonction du sex ratio.

période les effectifs sont peu différents dans les trois cas (tableau XI). L'influence du critère de fertilité dans le modèle est donc limitée.

5.2.2. Densité maximale des mâles actifs

L'existence d'une limite maximale pour la densité des mâles actifs est constatée dans la nature. Nous avons choisi les limites :

50, 70, 150, 200, 250 par hectare. Nous constatons que le pic de population reste inchangé, mais la population avant le pic (au mois d'août) varie avec cette limite et dans le même sens (tableau XII). La fluctuation de population dépend en très grande partie de la densité de femelles.

5.2.3. Effet du sex-ratio chez les nouveau-nés

La figure 2 montre l'effet du choix du sex-ratio sur les résultats des simulations. Seul le cas 1, avec le passage d'un sex-ratio inférieur à 1 ($\varphi > \delta$) de novembre à juin à un sex-ratio supérieur à 1 ($\varphi < \delta$) de juillet à octobre permet un grand développement du Campagnol à la belle saison. C'est le cas réalisé dans les conditions naturelles. Un sex-ratio de 1 (cas 2) ou inversé (cas 3) atténue considérablement les pics démographiques dès la troisième année.

5.3. RÔLE DE LA STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE INITIALE

Le sex-ratio, dont nous venons de voir l'importance, et la structure par âge de la population jouent un rôle que la simulation permet d'analyser.

TABLEAU XIV
Evolution de la structure démographique détaillée d'une population. Sex-ratio : cas 1, année 1974.

POPULATION MALE (individus/ha)

Age en mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
0-1	27	0	0	68	9	126	197	454	239	10	41	28
1-2	13	8	0	0	33	5	77	128	247	73	3	12
2-3	9	7	4	0	0	21	2	39	56	93	15	1
3-4	3	4	3	2	0	0	13	1	19	23	32	2
4-5	1	1	2	1	1	0	0	8	0	9	9	11
5-6	3	0	0	1	0	0	0	0	4	0	4	3
6-7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
7-8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
8-9	U	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

POPULATION FEMELLE (individus/ha)

Age en mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
0-1	36	0	0	109	14	161	202	341	190	7	54	37
1-2	17	11	0	0	54	7	98	131	186	58	2	16
2-3	15	12	7	0	0	36	2	51	63	90	27	1
3-4	3	10	8	4	0	0	22	0	25	28	41	12
4-5	16	1	6	5	2	0	0	13	0	11	12	18
5-6	6	6	0	3	3	1	0	0	7	0	5	5
6-7	1	2	2	0	1	1	0	0	0	4	0	2
7-8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
8-9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

On a comparé des populations initiales comprenant : 16 ♀♀ et 22 ♂♂ (tableau XIII a, population A), le même nombre d'individus mais avec sex-ratio inversé (population B), le double d'individus avec la même structure qu'en A (tableau XIII, population C). Les simulations ont été conduites avec les données climatiques de Vendée (mars 1965 - février 1966) et les données de végétation d'Étalans. Les résultats sont donnés dans le tableau XIII.

Comme on pouvait s'y attendre un sex-ratio à prédominance de ♀♀ (B) donne des populations maximales plus importantes que l'inverse (A), mais les densités finales sont très voisines. De même le doublement de la densité initiale (C) accroît le pic de septembre mais agit peu sur le résultat en février, plus faible que pour A et B).

Si l'on maintient la densité initiale constante, en augmentant l'âge moyen (tableau XIII b, populations A₁, A₂, A₃, avec ♂♂ dominants ; B₁, B₂, B₃ avec ♀♀ dominantes, on observe que la densité est augmentée dans les simulations B, mais pas dans les simulations A, ce qui rejoint les résultats précédents concernant la prépondérance des ♀♀ dans l'évolution démographique. La position du pic reste inchangée.

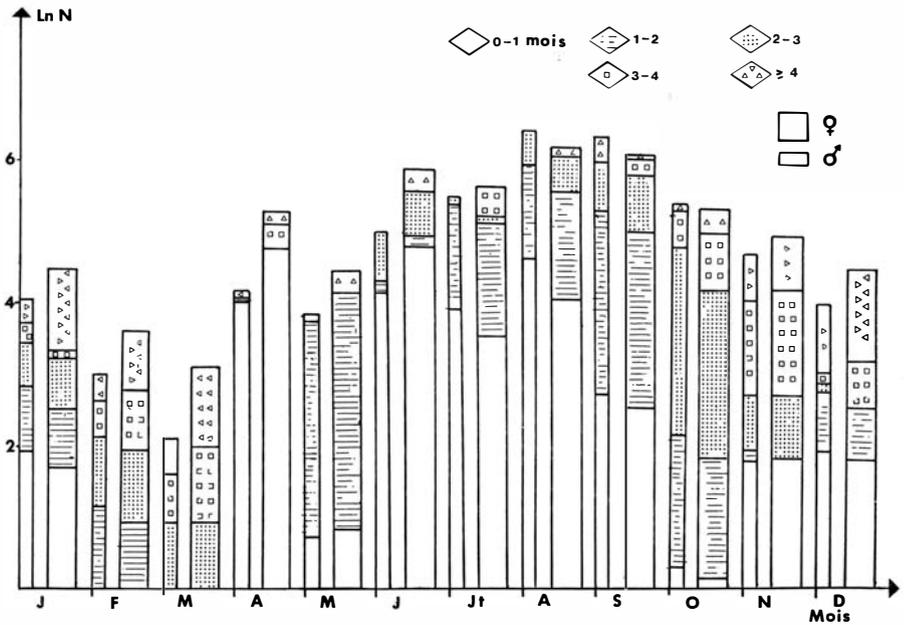


Figure 3. — Variations saisonnières de la structure de la population par âge en mois.

Au total, les simulations montrent un effet important du nombre des femelles, mais également de l'âge. Ces effets sont cependant transitoires et les effectifs l'hiver suivant sont très semblables.

5.4. EVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA STRUCTURE PAR AGES

Le modèle permet également d'étudier la structure par âges de la population au cours du temps. Le tableau XIV fournit à titre d'exemple les effectifs simulés par classes d'âges et par mois dans le cas où le sex-ratio est en faveur des femelles de novembre à juin et des mâles de juillet à octobre (cas 1 du paragraphe 5.3).

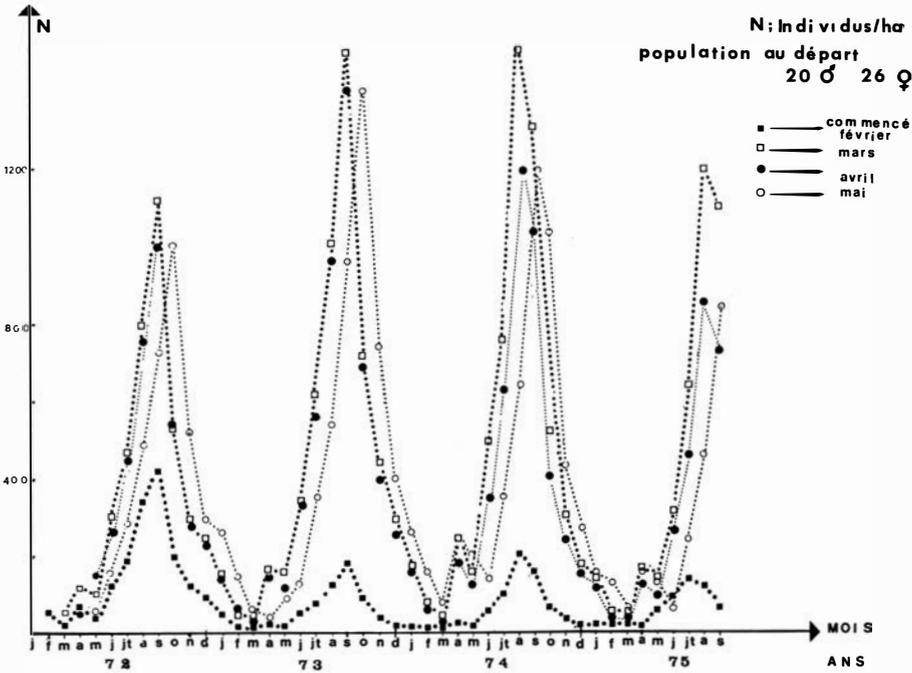


Figure 4. — Effet des conditions climatiques sur la population.

Les mois sont indiqués par leur initiale : D, J, F : Décembre, Janvier et Février, etc.

La somme des espèces soulignées dans une colonne représente plus de 80 % du bol alimentaire mensuel. Mêmes abréviations que dans le tableau précédent. Mêmes abréviations que dans les tableaux précédents.

Le critère de fertilité des mâles est fondé sur le poids des testicules.

En A, la population initiale était de 16 ♀♀ et de ♂♂, en B, de 22 ♀♀ et de 16 ♂♂ et en C, de 32 ♀♀ et de 44 ♂♂.

La figure 3 illustre ces résultats. Les histogrammes sont proportionnels aux logarithmes des effectifs ; chaque classe d'âge est affectée d'une trame et dans chaque « bâton » la surface affectée à la trame est proportionnelle au pourcentage de la classe d'âge dans la cohorte.

On voit que la classe d'âge 0-1 mois est presque toujours prépondérante, spécialement de juin à août pendant la période de très forte augmentation de population, mais aussi en janvier et avril. Ceci a pour conséquence que le manque de fiabilité des méthodes de piégeages en ce qui concerne cette classe d'âge se répercute très fortement sur l'ensemble des chiffres de population et contribue à les rendre très incertains.

5.5. EFFET DES CONDITIONS CLIMATIQUES

Le climat agit à la fois sur la productivité primaire et sur la démographie du Campagnol. Le modèle ne permet d'étudier que ce deuxième aspect de l'influence du climat. Il nous a paru inutile dans ces conditions de faire une étude détaillée de cette influence partielle. Nous avons illustré l'influence climatique en décalant les dates de départ des simulations en gardant la même population initiale et pour une même série de données climatiques. Ceci revient à modifier les conditions climatiques pour une même population initiale.

Les simulations utilisent les données climatiques d'Etalans pour la période 1972-1975 reconstituées à partir des données des stations météorologiques les plus proches.

La population initiale a la même structure : 20 mâles et 26 femelles. En débutant les simulations en février, mars et avril, on modifie les conditions climatiques au départ.

La figure 4 montre le résultat des simulations. On peut noter que :

- le caractère cyclique des fluctuations saisonnières et la position du pic sont bien reconstitués par les simulations ;
- les résultats des différentes simulations restent distincts même après plusieurs années ; l'effet des conditions initiales de la population est donc étonnamment durable ;
- la simulation la plus précoce aboutit à un effondrement relatif de la population (maximum 400 individus en 1972, 150 seulement par la suite) ;
- le caractère très accusé des pics (d'avril à octobre) pose certainement un problème pour l'échantillonnage correct des populations, car les nombres d'individus varient très vite à cette époque.

5.6. CONCLUSIONS

Les simulations effectuées mettent en évidence le caractère décisif d'un petit nombre de facteurs sur la démographie du Campagnol : tout d'abord le niveau de productivité saisonnier du

tapis végétal, ainsi que l'importance des fauches qui perturbent brutalement l'équilibre animaux-végétaux ; ensuite le climat qui a un double effet sur la productivité primaire et sur la reproduction du Campagnol ; enfin le sex-ratio. Par contre, le nombre de mâles actifs et la structure démographique n'ont qu'une influence plus limitée et plus transitoire.

Les nettes préférences alimentaires du Campagnol pour les légumineuses et le pissenlit peuvent éventuellement jouer un rôle sélectif sur la flore, notamment en été et en automne.

VI. — DISCUSSION

Le modèle proposé se situe dans la lignée des modèles de calcul de la consommation des campagnols sur une base bioénergétique au niveau des populations (Golley, 1960 ; French *et al.*, 1976 ; Grodzinski *et al.*, 1977). Il utilise cependant les travaux démographiques et physiologiques récents qui permettent d'affiner l'étude selon les classes d'âges (Martinet, 1972 ; Spitz, 1972 ; Vergne, 1976) et de l'adapter au cas de *Microtus arvalis* et aux conditions françaises. Il va plus loin dans l'analyse des problèmes de l'impact du Campagnol sur la végétation, sans fournir de ce point de vue un modèle complet.

La comparaison avec le projet de modèle scandinave est plus difficile dans la mesure où celui-ci se situe au niveau du comportement individuel, la population étant la somme de ces comportements obtenue de façon stochastique (méthode de Monte-Carlo) (Stenseth, 1977 a, b ; Stenseth *et al.*, 1978).

De ce fait, le modèle a un pouvoir explicatif plus grand et permet de prévoir un grand nombre de résultats de terrain sur la base des comportements individuels. Mais le modèle est nettement plus complexe et ne pourrait être transposé au cas français que moyennement de nombreuses études complémentaires. Il s'agit du reste, même en Scandinavie, d'un projet non entièrement réalisé.

Le modèle scandinave comporte une analyse du comportement alimentaire du Campagnol très intéressante dans la mesure où elle tente de tenir compte des caractéristiques physiologiques et comportementales de cet animal. Mais s'il paraît possible de définir une consommation maximale, l'hypothèse d'un comportement de sélection des espèces consommées visant à maximiser le gain d'énergie métabolisable nous paraît discutable, bien que séduisante a priori. De même le traitement du gaspillage paraît assez formel et l'estimation des paramètres nécessaires paraît difficile. D'autant plus que, comme Tertilt (1977), les auteurs utilisent pour mesurer la productivité primaire la différence de biomasse récoltable dans l'intervalle entre deux coupes, ce qui n'a que des rap-

ports lointains avec la productivité réelle, car on ne tient pas compte de la dynamique foliaire (Wiegert et Evans, 1964 ; Williamson, 1976 ; Gounot et Yu, 1980). Stenseth *et al.* (1977) comme ses prédécesseurs ne font pas une analyse précise des mécanismes de la productivité primaire et du rôle des facteurs du milieu physique et biotique qui la conditionne, qui soit le pendant de celle concernant le Campagnol.

De même, la prise en compte de la phénologie des espèces permettrait de calculer de façon plus correcte la valeur alimentaire des organes pour le Campagnol et surtout de tenir compte des différences de gaspillage dues à la structure même du tapis végétal.

D'une façon générale, le rôle des herbivores n'est pas entièrement élucidé (French *et al.*, 1976). Or de nombreux travaux (Negus *et al.*, 1961 ; Kalela, 1962 ; March, 1962 ; Watts, 1969 ; Tast et Kalela, 1971 ; Tast, 1972 ; Le Louarn et Schmitt, 1972 ; Viitala, 1977) ont montré que l'une des clés de la dynamique de population se trouve au niveau de la production primaire.

Comme le soulignent Stenseth *et al.* (1977), des incertitudes subsistent également sur d'autres points : influence réelle de la prédation, mécanisme de la dispersion, réalisme de certains aspects de l'analyse, de la réponse fonctionnelle. De toute évidence la réalisation de modèles satisfaisants des interactions campagnols-prairies pose encore beaucoup de problèmes.

Mais c'est un cas qui présente de nombreux avantages pour l'élucidation du problème trop négligé, bien que très fondamental et très important dans la pratique, des interrelations herbivores-herbes, par suite du faible encombrement, de la facilité de manipulation, du cycle court et de la « gratuité » du Campagnol qui facilitent l'expérimentation et permettent l'utilisation de l'analyse des contenus stomacaux. De même la prairie permanente a une diversité spécifique suffisante tout en restant accessible à l'expérimentation.

Pour progresser dans cette voie, nous pensons que l'approche adoptée dans ce travail constitue un bon compromis. Elle ne fournit pas une analyse aussi complète du comportement du Campagnol, mais elle ne nécessite pas des moyens aussi considérables et comporte moins d'hypothèses difficilement testables. Par contre, nous souhaitons développer l'analyse du fonctionnement du tapis végétal et du comportement alimentaire du Campagnol de façon à obtenir un modèle d'interaction dans les deux sens.

Fondamentalement, nous restons fidèles à un modèle à trois volets comprenant :

- 1) La détermination des besoins potentiels de consommation des campagnols, à partir de leur dynamique des popula-

tions, des besoins physiologiques des différentes catégories de campagnols et de leur comportement alimentaire (gaspillage, préférences alimentaires, digestibilité).

- 2) L'évaluation de la productivité primaire, soit par mesure directe, soit par calcul à partir des données climatiques et des proportions des différentes espèces.
- 3) L'ajustement de la consommation à la production primaire, avec ses conséquences éventuelles sur la structure démographique et génétique des populations de campagnols d'une part, sur la productivité future et la dynamique de la végétation, d'autre part.

Seul le premier aspect, mis à part le comportement alimentaire, a fait l'objet d'une modélisation complète, tenant compte des nombreux travaux démographiques et physiologiques des dernières années et intégrant en particulier la structure par âges. Il y a cependant dans la littérature des contradictions concernant certains points, comme le sex-ratio, et des lacunes surtout en ce qui concerne les aspects génétiques de la dynamique.

Le deuxième aspect a été discuté plus en détail ailleurs (Gounot et Yu, 1980). Il n'est à l'heure actuelle pas possible de modéliser la production primaire en se basant sur les mécanismes écophysiologiques (bilan hydrique, photosynthèse, nutrition minérale, température, phénologie), bien que des solutions partielles existent et que des progrès soient en vue. On ne dispose, à vrai dire, même pas de méthodes sûres et pratiques de mesure de la productivité primaire pour alimenter des modèles partiels et c'est là un des premiers obstacles à surmonter pour pouvoir réellement progresser dans la compréhension des interactions, qu'on ne saurait du reste limiter à la flore et aux animaux épigés. Le gaspillage et les plantes sénescentes non consommées alimentent en effet la faune du sol et la microflore. Une appréciation correcte des ressources disponibles à ce niveau est évidemment d'une importance capitale.

Enfin l'ajustement de l'offre et de la demande a été réalisé dans le modèle d'une façon certainement trop simpliste et qui nécessiterait en tout cas des confirmations expérimentales.

L'effort de modélisation entrepris n'a donc pu être mené à son terme et les résultats relativement bons de la seule validation réalisable ne doivent pas faire trop illusion. La principale utilité du travail entrepris et des simulations réalisées est de bien mettre en évidence les lacunes de nos connaissances et de suggérer un plan rationnel de recherches pour les combler.

L'amélioration des méthodes d'échantillonnage des campagnols paraît indispensable pour avoir des estimations de populations plus exactes. Un certain nombre de points de physiologie concernant notamment le déterminisme du sex-ratio devraient

être précisés (à cause de ses conséquences démographiques). Au niveau des comportements alimentaires, la quantification du gaspillage en rapport avec la phénologie des espèces et l'évaluation de l'accessibilité en fonction de la structure du couvert sont essentiels.

La construction de modèles de productivité primaire (et non de simple production de biomasse fauchable comme celui de Turc, 1972) est sans doute l'objectif à la fois le plus urgent et le plus difficile, qui conditionne tout développement de l'étude des interactions.

Il serait également indispensable d'être renseigné sur les conséquences de la défoliation par les campagnols sur le devenir des plantes concernées.

L'ajustement de l'offre et de la demande devrait être étudié au cours du temps (jour par jour à la limite) et non pas saisonnièrement ou mensuellement comme nous l'avons fait, pour tenir compte de ce que la consommation est un phénomène continu et également du fait que la production est sujette à des fluctuations considérables et rapides sous l'influence des conditions climatiques. Les modes d'ajustement devraient être étudiés expérimentalement et leurs conséquences analysées à la fois sur la démographie des campagnols et la productivité et la dynamique des espèces végétales.

Un tel programme déboucherait à terme sur le développement de modèles d'interactions réciproques entre producteurs primaires et herbivores qui aideraient à franchir une étape capitale dans la compréhension du fonctionnement de cette interface essentielle de l'écosystème. On peut en attendre entre autre une meilleure compréhension des mécanismes de régulation réciproque des populations animales et végétales. Sa réalisation suppose, et ce n'est pas la moindre difficulté à résoudre, une étroite collaboration entre écologistes animaux, végétaux et microbiens.

RESUME

Le modèle présenté a pour objectif de permettre l'analyse quantitative des interactions campagnols-prairie à l'échelle annuelle. Il comprend un modèle de dynamique des populations de campagnols en condition d'alimentation non limitante, tenant compte de l'influence du climat et des variations saisonnières de la nourriture. Connaissant les besoins énergétiques individuels normaux de croissance, de reproduction et d'entretien, on peut alors calculer les besoins énergétiques potentiels de la population. En regard, l'évaluation des ressources alimentaires disponibles dépend avant tout de la productivité primaire, qui n'est pas

actuellement modélisable (ni même mesurable avec exactitude, les méthodes usuelles aboutissant à une très forte sous-estimation). En outre, il faut tenir compte du comportement alimentaire du Campagnol (sélectivité dans le choix des espèces végétales consommées, gaspillage lié à la structure de la végétation, utilisation inégale de l'espace). Enfin la digestibilité de l'herbe varie suivant les espèces et avec leur état phénologique. Dans la mesure où l'on a pu déterminer les coefficients de digestibilité, de valeur énergétique et de sélectivité, on peut en déduire la quantité d'herbe qui doit être récoltée pour satisfaire les besoins énergétiques potentiels des campagnols. Si la productivité primaire est inférieure à la demande, les besoins potentiels ne peuvent être couverts. L'ajustement de la demande à l'offre est réalisé dans le modèle d'abord par réduction du poids individuel des campagnols puis, si nécessaire, par augmentation de la mortalité (dans la cohorte 0-1 mois d'abord, chez les adultes ensuite) jusqu'à rétablissement de l'équilibre.

Pour donner une idée concrète du fonctionnement du modèle, il n'existe pas de séries de données satisfaisantes. On a donc utilisé les données incomplètes obtenues à Etalans (Doubs) sur des prairies xérophiles, en comblant les lacunes le mieux possible. La démographie des campagnols a été étudiée sur le terrain par piégeage, ainsi que les pourcentages des différentes espèces végétales dans le bol alimentaire, par la méthode des contenus stomacaux. Les coefficients de digestibilité ont été tirés de la littérature, le gaspillage estimé empiriquement (sauf pour le dactyle pour lequel des mesures ont été effectuées). La productivité primaire a été estimée de façon très empirique et répartie entre les différentes espèces végétales en proportion de leur recouvrement saisonnier estimé, ce qui permet d'évaluer, très approximativement, leurs productivités saisonnières. Les coupes (juin et septembre) ont pour effet de réduire fortement la biomasse disponible des mois correspondants. Ces données et estimations permettent de calculer les indices de préférences alimentaires des campagnols. Le modèle permet alors de calculer les consommations mensuelles par espèces végétales et par catégories de campagnols ($\delta\delta$ et ♀♀ non gestantes, ♀♀ gestantes) dans la population. On en déduit l'impact saisonnier sur les espèces végétales. Ce dernier semble très important pour certaines espèces (*Daucus carota*, *Taraxacum officinale*, *Medicago sativa*, *Anthoxanthum odoratum*...). L'évolution démographique peut être calculée. Elle est en assez bon accord avec les résultats des piégeages.

L'étude théorique du modèle, c'est-à-dire l'étude de l'effet des variations des paramètres et des données sur les résultats permet de pallier dans une certaine mesure les insuffisances des données. On peut par exemple définir le seuil de productivité primaire à partir duquel l'alimentation est non limitante (avec

ou sans coupes) et mettre en évidence les périodes critiques. On a pu également mettre en valeur le rôle essentiel du sex-ratio sur la démographie.

Le modèle présenté n'est qu'une étape dans la construction de modèles d'interactions plus complets qui devraient inclure notamment un modèle de productivité primaire et de phénologie végétale, le gaspillage en rapport avec la structure du tapis végétal, l'effet exact du Campagnol sur la végétation. De tels modèles seraient un instrument incomparable pour l'étude des interactions herbivores-herbe.

SUMMARY

A mathematical model is proposed to quantify the interactions between a population of field voles *Microtus agrestis* and a meadow, on a yearly basis.

It includes a model of the population dynamics of the voles when food is not limited, the seasonal variations of climate and food quality being taken into consideration. The standard energy requirements of individual voles for growth, reproduction and maintenance being known, it becomes possible to estimate the potential energy requirements of the vole population. On the other hand, the assessment of the available food resources is dependent on a reliable estimate of the primary production of the meadow, which cannot be accurately measured (the usual methods commonly result in underestimates). Mathematical models are even less adequate. Furthermore, it would also be necessary to take into account the feeding behavior of the voles, their preference for certain plant species, the amount of food wasted by the animals and the variable use of space by voles. Digestibility of the plant material, which varies from one species to another, and also seasonally, must also be taken into account. However, when the coefficients of digestibility of the various food items, their calorific value and their selectivity coefficients are known, it becomes possible to estimate the amount of plant material necessary to balance the energy needs of the vole population. When food production does not meet the needs of the vole population, the adjustment of demand to supply is made by a decrease in the body weight of the voles and, when necessary, by a subsequent increase in their mortality rate (first the 0-1 month age cohort, and then the adults), until a new equilibrium is reached.

No comprehensive set of data being available to test our model, we had to make use of both the incomplete set of data resulting from our own field study on Etalans (Doubs, eastern France), and of data borrowed from the literature. The demographic parameters of the vole population are based upon our

trapping programme at Etalans. The percentage of the various food items consumed by the voles is based upon the analysis of their stomach contents. The digestibility coefficients are borrowed from the literature. Both the primary production and the amount of food wasted have been estimated empirically. The amount of plant material produced has been partitioned between plant species, in proportion to their seasonal cover percentage. Two vegetation clippings were made, one in June and the other in September, resulting in a reduction of the available plants biomass for the corresponding months.

On the basis of these data, we have calculated the monthly consumption of the various plant species by the voles (for males, non pregnant females and pregnant females separately). On this basis, the trophic impact of the vole population at various seasons has been estimated. This impact is very important for some species (e.g. *Daucus carota*, *Taraxacum officinale*, *Medicago sativa*, *Anthoxanthum odoratum*). A simulation of the population dynamics of the vole population has also been made ; it fits reasonably well with the results of our trapping programme in Etalans.

The proposed model can also be used to assess the threshold at which food is no longer a limiting factor for the vole population, and also to identify the critical periods of the yearly cycle. Sensibility analysis emphasizes the important role of the sex-ratio in influencing the dynamics of the vole population.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Spitz, Directeur du Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique qui nous a conseillés au cours de cette étude et a mis à notre disposition ses données démographiques sur les Campagnols en Vendée.

SYMBOLES UTILISES

α	$0,436 \text{ âge}^{-1}$
β	coefficient de l'indice de la qualité alimentaire $\beta = 0,1$; $\beta_2 = 0,4$
τ	taux de survie en pourcentage
θ	température en degrés celsius
A	âge en mois
Ai, Bi	constantes de la cohorte i
Ci	consommation en poids frais de l'espèce i en grammes
DEB	budget quotidien d'énergie en kilocalorie par gramme et par jour
dg _i	coefficient de digestibilité de l'espèce i (%)

dP	accroissement corporel en grammes par mois
E _{my}	nombre d'embryons
F	fraction de temps passée à l'extérieur du nid (%)
gs _i	coefficient de gaspillage de l'espèce i (%)
h _i	taux d'humidité de l'espèce i (%)
L	durée du jour (ou éclairement) en heures
n	pourcentage de mâles actifs dans la population
N	(A, t)	nombre d'individus de la classe d'âge A en temps t
Nem	(t) ..	nombre moyen de naissances par mois au temps t
Ni	nombre d'individus d'une cohorte i
NG	(A, t)	nombre de femelles gestantes de la classe d'âge A au temps t
P	poids corporel en grammes
Pi	pourcentage de l'espèce végétale i dans le poids frais consommé
Pm	poids corporel maximum en fonction de la durée du jour (en grammes)
Pt	poids testiculaire en mg
q	indice de qualité relative de l'alimentation (nombre entier)
Qc	quantité totale d'herbe consommée en poids frais (en grammes)
Qg	quantité gaspillée en poids frais (en grammes)
Qr	quantité récoltée en poids frais (en grammes)
t	temps en mois
Vc _i	valeur énergétique de l'espèce i en K cal.
W	dépense énergétique totale en K cal.
Wc	dépense de croissance en K cal.
Wm	dépense de maintenance en K cal.
Wr	dépense de reproduction en K cal.
Y	pourcentage de femelles gestantes.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMCZEWSKA ANDRZEJEWSKA, K.A. (1976). — Structure of fluctuating Field vole population. In : *Conference on rodents of agricultural and public health concern*. Geneva (Switzerland), pp. 15-18, June 1976. FAO/WHO/EPPO.
- ARON, C., ASCH, G., ROOS, M. (1967). — Influence du poids corporel sur le degré de la croissance folliculaire. *C.R. Soc. Biol.*, 161 : 2037-2040.
- BARNETT, S.A., COLEMAN, E.R. (1959). — The effects of low environment temperature on the reproductive cycle of female mice. *J. Endocrin.*, 19 : 232-240.
- BARNETT, S.A., MANLY, B.M. (1958). — Adaptation to cold in young mice. *Physiologia Bohemoslovenica*, 8 : 295-304.
- BATZLI, G.O., PITEKKA, F.A. (1971). — Condition and diet of cycling populations of the California Vole. *Microtus californicus*. *J. Mammal.*, 52 : 141-163.

- BERNARD, J. (1964). — Note préliminaire sur la reproduction chez le Campagnol des champs *Microtus arvalis* Pall. dans le sud de la Belgique. *Bull. Inst. Agron. Stat. Rech. Gembloux*, 32 : 275-289.
- BIENKOWSKI, P., MARZALEK, N. (1974). — Metabolism and energy budget in Snow Vole. *Acta Theriol.*, 19 : 55-69.
- BIRNEY, E.C., GRANT, W.E., BAIRD, D.D. (1976). — Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 57 : 1043-1051.
- BISSONNETTE, T.H. (1932). — Modification of mammalian sexual cycles reactions of ferrets (*Putorius vulgaris*) of both sexes to electric light added after dark in November and December. *Proc. Roy. Soc. London*, 110 : 322-336.
- BREED, W.G., CHARLTON, H.M. (1968). — The control of ovulation in the vole *Microtus agrestis*. *J. Physiol.*, 198 : 2-3.
- BRAMBELL, F.W.R., HALL, K. (1939). — Reproduction of the Field Vole, *Microtus agrestis*. *Proc. Zool. Soc. London*, 109 : 133-138.
- CHITTY, D. (1960). — Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canad. J. Zool.*, 38 : 99-113.
- CHITTY, D. (1965). — Qualitative changes within fluctuating populations, including genetic variability. *Proc. Int. Congr. Ent. XII. London, 1964* : 384-386.
- CHITTY, D. (1967). — The natural selection of self regulatory behavior in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Australia*, 2 : 51-78.
- CLARKE, J.R. (1977). — Long and short term changes in gonadal activity of field voles and bank voles. *Oikos*, 29 : 457-467.
- DAKESTSE, M.J. (1974). — *Etude expérimentale de l'action de la température sur la mortalité, la croissance et l'établissement de la puberté chez le Campagnol des champs, Microtus arvalis*. Thèse de 3^e cycle, Faculté des Sciences de Paris VI.
- DAVIS, D.H.S. (1933). — Rythmic activity in the Short-tailed Vole, *Microtus*. *J. Animal Ecol.*, 2 : 232-238.
- DEMARQUILLY, C., WEISS, Ph. (1970). — *Tableau de la valeur alimentaire des fourrages*. Institut National de la Recherche Agronomique. Service expérimentation et information Versailles, Etude 42.
- DROZDZ, A. (1968). — Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents. *Acta. Theriol.*, 13 : 367-389.
- DURUP, H. (1956). — Observations sur le rythme de l'activité du Campagnol des champs *Microtus arvalis*. *Mammalia*, 20 : 390-404.
- FRENCH, N.R., GRANT, W.E., GRODZINSKI, W., SWIFT, D.W. (1976). — Small mammal energetics in grassland ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 46 : 201-220 .
- GAINES, M.S., ROSE, R.K. (1976). — Population dynamics of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas. *Ecology*, 57 : 1145-1161.
- GIEGE, B. (1977). — Studies of variations in weight and volumes of internal organs of *Microtus agrestis* (L.) and their possible relation to fluctuation in population density. *EPPO. Bull.*, 7 : 359-370.
- GOLLEY, F.B. (1960). — Energy dynamics of a food chain of an old-field community. *Ecology*, 30 : 187-206.
- GOUNOT, M., YU O. (1980). — Recherches sur la productivité primaire épigée de graminées prairiales. *Æcol. plant.*, 15 : 81-102.
- GRODZINSKI, W. (1962). — Influence of food upon the diurnal activity of small rodents. *Symposium Theriologia* (Proc. Int. Symp. Meth. Mann. Invest. Brno, 1960), Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha, pp. 134-140.
- GRODZINSKI, W. (1971). — Energy flow through populations of small mammals in the Alaskan taiga forest. *Acta Theriol.*, 17 : 231-275.
- GRODZINSKI, W., GORECKI, A. (1967). — Daily energy budget of small rodents. In : Petruszewicz K. (ed.) *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Varsovie, I : 295-314.

- GRODZINSKI, W., MAKOMASLA, M., TERTIL, R., WEINER, J. (1977). — Bioenergetic and total impact of vole population. *Oikos*, 29 : 494-510.
- GRODZINSKI, W., WUNDER, B.A. (1975). — Ecological energetics of small mammals. In : Golley F.B., Petruszewicz K., Rysakowski L. (eds.) *Small mammals, their productivity and population dynamics*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 173-204.
- HATFIELD, D.M. (1940). — Activity and food consumption in *Microtus* and *Peromyscus*. *J. Mammal.*, 21 : 29-36.
- HEIKURA, K. (1977). — Effets of climatic factors on the Field Vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 29 : 607-615.
- JANEAU, G. (1976). — *Contribution à l'étude du peuplement micromammalien de l'étage alpin dans la région de Briançon*. Thèse d'Université, Université de Paris VI.
- KALELA, O. (1957). — Regulation of reproduction in subarctic population of the vole *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a lowland forest. *Zool. Listy*, 15 : 207-224.
- KALELA, O. (1962). — On the fluctuations in the number of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. *Ann. Acad. Sci. Fenni. Ser A IV Biol.*, 66 : 1-38.
- KREBS, Ch., GAINES, M.S., KELLER, B.L., MYERS, J.H., TAMARIN, R.H. (1973). — Population cycles in small rodents. *Science*, 179 : 35-41.
- KREBS, Ch. J., HALPIN, Z.T., SMITH, J.N. (1977). — Agression, testosterone and the spring decline in populations of the vole *Microtus townsendii*. *Can. J. Zool.*, 55 : 430-437.
- KREBS, Ch. J., KELLER, B.L., TAMARIN, R.H. (1969). — *Microtus* population biology : Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus* in Southern Indiana. *Ecology*, 50 : 587-607.
- LE LOUARN, H. (1977). — *Les micromammifères et les oiseaux des hautes Alpes. Adaptation à la vie en montagne*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes.
- LE LOUARN, H., SCHMITT, A. (1972). — Relations observées entre la production de faînes et la dynamique de population du Mulot, *Apodemus sylvanicus* L. en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. Forest.*, 30 : 205-214.
- LESLIE, P.H., PERRY, J.S., WATSON, J.S. (1945). — The determination of the median bodyweight at which female rats reach maturity. *Proc. Zool. Soc. London*, 115 : 473-488.
- MARSH, M.P. (1962). — *Food as a factor regulating the numbers of the California vole, Microtus californicus*. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., Berkeley.
- MARTINET, L. (1967). — Cycle saisonnier de reproduction du Campagnol des champs *Microtus arvalis*. *Ann. Biol. Anim., Bioch. Biophys.*, 7 : 245-259.
- MARTINET, L. (1972). — *Recherches sur les causes de la variation annuelle des populations du Campagnol des champs (Microtus arvalis)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI.
- NEGUS, N.C., GOULD, E., CHIPMAN, R.K. (1961). — Ecology of the Rice rat, *Oryzomys palustris* (Harlan), on Breton Island, Gulf of Mexico, with a critique of the social stress theory. *Tulane Studies Zool.*, 8 : 95-123.
- RAPPORT DE LA CONFÉRENCE CONJOINTE FAO/OMS/OEPP SUR LES RONGEURS IMPORTANTS EN AGRICULTURE ET POUR LA SANTÉ PUBLIQUE (Genève, Suisse, 15-18 juin 1976). *Bull. OEPP*, vol. 7, n° 2, nov. 1977.
- PELLETIER, J. (1971). — *Influence de photopériodisme et des androgènes sur la synthèse et la libération de LH chez le Bélier*. Thèse de Doctorat d'Etat, Faculté des Sciences, Paris.
- PERRY, J.S. (1945). — The reproduction of the wild Brown rat. *Proc. Zool. Soc. London*, 115 : 19-46.
- REDFIELD, J.A., TAITT, M.J., KREBS, C.J. (1978). — Experimental alteration of sex-ratios in populations of *Microtus townsendii*, a field vole. *Can. J. Zool.*, 55 : 17-27.

- SAINT-GIRONS, M. Ch. (1959). — Les caractéristiques du rythme nyctéméral d'activité de quelques petits mammifères. *Mammalia*, 33 : 46-276.
- SOUTHWICK, C.H. (1955). — Regulatory mechanisms of House Mouse population : social behaviour affecting litter survival. *Ecology*, 36 : 627-634.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966). — *Ecological methods*. Methuen, London.
- SPITZ, F. (1968). — Interactions entre la végétation épigée d'une luzernière et des populations encloses ou non encloses de *Microtus arvalis*, Pallas. *La Terre et la Vie*, 22 : 274-306.
- SPITZ, F. (1972). — *Démographie du Campagnol des champs en Vendée*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI.
- SPITZ, F., LE LOUARN, H., POULET, A., DASSONVILLE, B. (1974). — Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *La Terre et la Vie*, 28 : 564-578.
- STENSETH, N.C. (1977 a). — Modelling the population dynamics of voles : Models as research tools. *Oikos*, 29 : 449-456.
- STENSETH, N.C. (1977 b). — On the importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents : towards a theoretical foundation of rodent control. *Oikos*, 29 : 545-552.
- STENSETH, N.C. (1978 c). — Energy balance and the malthusian parameter m of grazing small rodents : A graphic model. *Öcologia*, 33 : 37-55.
- STENSETH, N.C. (1978 d). — Demographic strategies in fluctuating populations of small rodents. *Öcologia*, 33 : 149-172.
- STENSETH, N.C. (1978 e). — Is the female biased sex-ratio in Wood Lemming *Myopus schisticolor* maintained by cyclic inbreeding ? *Oikos*, 30 : 83-89.
- STENSETH, N.C., HANSSON, L., MYLLYMAKI, A. (1977 a). — Population dynamic of field voles (*Microtus agrestis*) : a model. *EPPO Bull.*, 7 : 371-384.
- STENSETH, N.C., HANSSON, L., MYLLYMAKI, A. (1977 b). — Food selection of the Field Vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 29 : 511-524.
- STENSETH, N.C., HANSSON, L., MYLLYMAKI, A., ANDRESON, M., KATILA, J. (1977). — General models for the population dynamics of the Field Vole *Microtus agrestis* in Central Scandinavia. *Oikos*, 29 : 616-642.
- STRECKER, R.L. (1954). — Regulatory mechanisms in house-mouse populations : the effect of limited food supply on an unconfined population. *Ecology*, 35 : 249-253.
- STRECKER, R.L., EMLÉN, J.T. F.R. (1953). — Regulatory mechanisms in House Mouse population : the effect of limited food supply on a confined population. *Ecology*, 34 : 375-385.
- SYMPOSIUM ON THE POPULATION BIOLOGY OF THE FIELD VOLE *MICROTUS AGRISTIS* (L) (Tvärminne, Finland, 22-26 mars 1976). — *Oikos*, vol. 29, n° 3, 1977.
- TAST, J. (1972). — Annual variations in the weights of wintering root voles, *Microtus œconomus*, in relation to their food conditions. *Ann. Zool. Fennici*, 9 : 116-119.
- TAST, J., KALELA, O. (1971). — Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser A IV, Biol.*, 186 : 1-4.
- TERTIL, R. (1977). — Impact of the Common Vole *Microtus arvalis* (Pallas) on winter wheat and alfalfa crops. *EPPO Bull.*, 7 : 317-339.
- TURC, L. (1972). — Indice climatique de potentialité agricole. *Science du Sol*, 2 : 81-102.
- VERGNE, Y. (1976). — *Etude du régime alimentaire du Campagnol des champs*. Mémoire D.E.S., Université de Strasbourg.
- VIITALA, J. (1977). — Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund) and *Microtus agrestis* (L.). *Ann. Zool. Fennici*, 14 : 53-93.

- WAGGONER, P.E. (1974). — Modeling seasonality. In : Lieth (Ed.) *Phenology and Seasonality Modeling*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg and New York, 301-327.
- WALKOWA, W. (1969). — Operation of compensation mechanism in exploited populations of white mice. In : Petursewicz K. and Ryszkowski L. (eds.) *Energy flow through small mammal populations*, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Varsovie, pp. 247-253.
- WATTS, C.H.S. (1969). — The regulation of Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus*) numbers in Wytham woods, Berkshire. *J. Animal Ecol.*, 38 : 285-304.
- WIEGERT, R.G., EVANS, F.C. (1964). — Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in South East Michigan. *Ecology*, 45 : 49-63.
- WILLIAMS, G.C. (1966). — *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- WILLIAMSON, P. (1976). — Above ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.*, 64 : 1059-1075.
- YEATES, N.T.W. (1949). — The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial means using light. *J. Agric. Sci.*, 39 : 1-43.
- YU, O., GINTZBURGER, G., GOUNOT, M. (1975). — Modèle de fonctionnement d'un peuplement de dactyle (*Dactylis glomerata* L) en phase végétative. Approche morphogénétique. *Æcol. Plant.*, 10 : 107-139.