



HAL
open science

Interactions entre la végétation épigée d'une Luzernière et des populations enclose ou non enclose de *Microtus arvalis pallas*

F. Spitz

► **To cite this version:**

F. Spitz. Interactions entre la végétation épigée d'une Luzernière et des populations enclose ou non enclose de *Microtus arvalis pallas*. *Revue d'Écologie*, 1968, 3, pp.274-306. hal-03531534

HAL Id: hal-03531534

<https://hal.science/hal-03531534>

Submitted on 18 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.

INTERACTIONS ENTRE LA VEGETATION EPIGEE
D'UNE LUZERNIERE ET DES POPULATIONS ENCLOSE
OU NON ENCLOSE DE *MICROTUS ARVALIS* PALLAS

par F. SPITZ

Laboratoire des Petits Vertébrés, I.N.R.A., 78 - Jouy-en-Josas

L'étude dont il est question ici s'inscrit dans un programme de recherches sur le Campagnol des champs *Microtus arvalis* en cours d'achèvement au Laboratoire des Vertébrés de l'I.N.R.A. Concernant une expérimentation écologique particulière que nous ne pourrons pas reprendre avant 1969, malgré son intérêt il nous a paru logique de la détacher de l'ensemble des publications prévues à l'issue de notre programme général.

LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DE L'ETUDE

La luzernière objet de l'expérience se situe à Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée) sur des terres argileuses gagnées sur la mer à la fin du siècle dernier (voir carte de la figure 1). La parcelle, en forme de triangle évasé vers le nord, est bordée de petits canaux en eau très faiblement saumâtre garnis de Tamarix et de grands *Carex*. Ces canaux sont le domaine du Campagnol aquatique *Arvicola sapidus*, tandis que la luzernière elle-même possède la faune mammalienne typique des polders vendéens : Musaraigne carrelet *Sorex araneus* (type A de Meylan : 1965 et Comm. pers.), Musaraigne musette *Crocidura russula*, Campagnol des champs, et Mulot *Apodemus sylvaticus*. La Belette *Mustela nivalis* et le Lièvre *Lepus capensis*, présents également, avaient en 1966 une densité de peuplement extrêmement faible par rapport à celle des petites espèces.

A la fin de mai 1966 le peuplement végétal de la luzernière était très clairsemé à son extrémité sud et sur le bord ouest, assez abondant et homogène ailleurs ; il y avait toutefois un peu partout des repousses d'avoine cultivée, trace de la culture précédente. Sous l'effet du climat local (et surtout de la sécheresse estivale),

la végétation vivante après la coupe de juin se réduit pratiquement à la luzerne *Medicago sativa* ce qui simplifie les données écologiques du problème.

BUT DE L'EXPERIMENTATION

Notre expérimentation a été lancée avec deux intentions :

1) Nous désirions observer l'évolution d'une population de Campagnols vivant dans son milieu naturel mais « enfermée » dans un enclos relativement vaste.

2) Nous pensions pouvoir étudier l'effet sur la végétation de cette population d'herbivores, par comparaison avec un autre enclos totalement dépourvu de Campagnols.

En fait nous avons pu ajouter à ces deux sujets la comparaison entre la population de Campagnols de l'enclos et celles de milieux « ouverts » voisins, et l'étude générale des interactions entre la pousse de la végétation, la récolte par l'homme et le prélèvement effectué ou non par les Campagnols.

L'idée d'étudier une population de *Microtus* vivant en milieu clos nous avait été inspirée par un certain nombre d'expérimentations menées sur des populations confinées de cette espèce ou d'espèces voisines. Les recherches de Louch (1956) en terrarium d'intérieur, de même que celles de Franck (1953, 1954), de Clark (1955) et surtout de Van Wijngaarden (1960) en terrarium d'extérieur, nous avait quelque peu laissé sur notre faim car les Campagnols étaient introduits après construction de l'enclos et approvisionnés constamment en nourriture artificielle. En outre les populations étaient suivies jusqu'à des niveaux de densité sans commune mesure avec ce qui est rencontré dans la nature.

Beaucoup plus proches de nos intentions étaient les travaux de Marsh (1962) qui avait installé ses enclos directement sur une zone naturellement habitée par *Microtus californicus*, et ceux de Mme Martinet (Comm. pers.) qui étudie en terrarium extérieur des *M. arvalis* disposant seulement de la nourriture (luzerne) poussant sur leur terrain. Toutefois Marsh s'est surtout attaché à étudier l'effet sélectif des Campagnols sur la flore, alors que L. Martinet travaille sur des Campagnols introduits après coup dans l'enclos.

Nous avons donc tenté de réaliser une sorte de synthèse de ces deux derniers types d'expérience, en « enfermant » sur son propre terrain une population préexistante, avec pour seule alimentation une végétation monospécifique (luzerne).

METHODES ET TECHNIQUES D'ETUDE

Constitution des enclos. — Le tracé de deux enclos contigus (voir figures 1 et 2) a été établi sur le terrain en s'arrangeant pour que le plus grand d'entre eux (enclos B) se trouve enfermer une

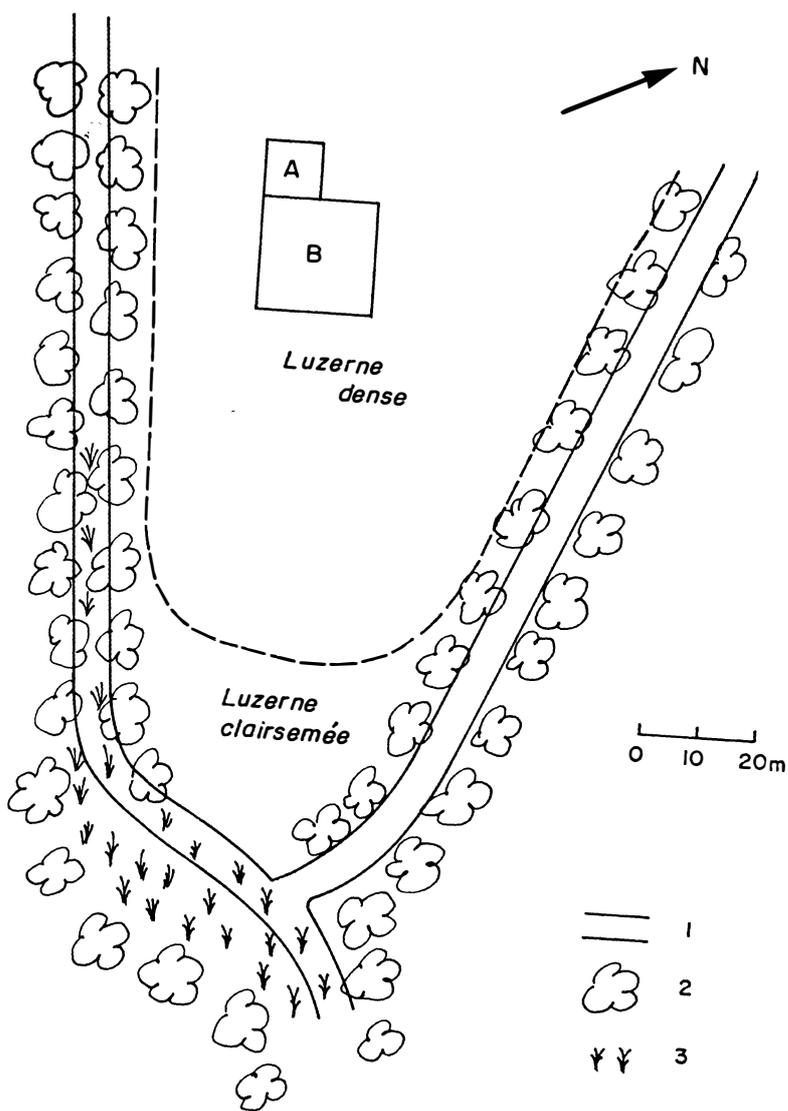


Fig. 1. — Carte schématique de la luzernière où sont implantés les enclos A et B.
 1 : canal. 2 : tamarix. 3 : carex.

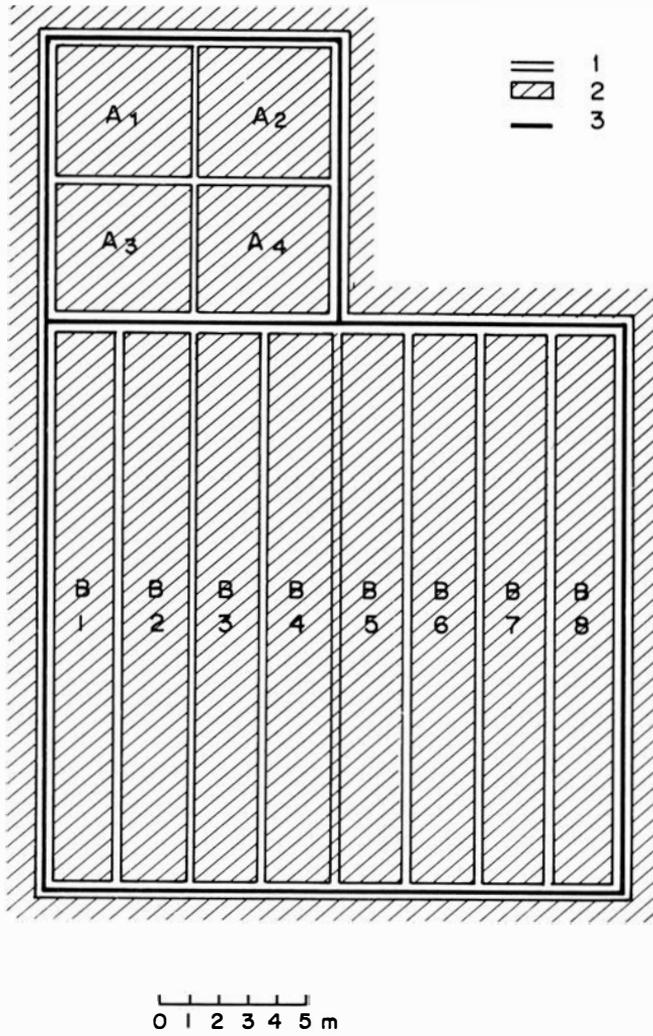


Fig. 2. — Plan détaillé des enclos A et B. 1 : allée dénudée. 2 : végétation.
3 : feuille d'aluminium.

petite colonie de Campagnols repérée par ses terriers et cheminements, et pour que le plus petit (enclos A) se situe sur une surface non parcourue par ces animaux.

Le long de ce tracé a été creusé (à la bêche et très difficilement du fait du sol argileux durci par la sécheresse) un fossé de 30 cm de large et 20 cm de profondeur. Une feuille d'aluminium de 0,25 mm d'épaisseur et 50 cm de large fut alors placée verticalement dans ce fossé. Au fur et à mesure, tous les blocs de terre précédemment retirés étaient broyés, remplacés de part et d'autre de la tôle, et tassés le mieux possible. Les périmètres des deux enclos totalisaient 110 m et la longueur de la feuille d'aluminium utilisée a été légèrement plus grande.

Pour permettre une circulation aisée dans les enclos et autour d'eux, sans risquer de détériorer la végétation en place de façon anarchique, des « allées » tondues à ras de 30 cm de large ont été entretenues selon le tracé indiqué sur la figure 2.

L'enfoncement de la feuille d'aluminium à 20 cm de profondeur seulement nous a été dicté non seulement par des impératifs techniques mais surtout par le fait qu'à l'époque et dans le milieu considérés les travaux souterrains de *Microtus arvalis* se font à faible profondeur. Tout risque d'évasion n'était cependant pas exclu. Aussi pendant les piégeages de juillet et de septembre avons-nous garni de pièges tout ce qui pouvait être un trou de sortie sur le côté externe de la tôle entourant l'enclos B : quelques captures d'individus marqués à l'intérieur furent faites, mais seulement dans les tout derniers jours du piégeage de septembre, ce qui nous permet de penser que ces évasions n'ont joué qu'un rôle limité et tardif dans la dynamique de la population de Campagnols de l'enclos B.

L'enclos A a été garni en permanence de pièges qui n'ont jamais procuré aucune capture, ce qui est une vérification indirecte qu'aucun passage ne s'était fait sous la feuille d'aluminium entre les deux enclos.

Etude de la végétation. — Nous nous sommes inspiré des techniques utilisées par Penfound (1964) : la végétation a été tondue à ras et les débris végétaux ramassés sur un certain nombre de surfaces de 0,1 m² matérialisées par un cadre de 31,6 x 31,6 cm jeté au hasard. Les poids *frais* furent estimés par pesée immédiate sur le terrain. Les poids *secs* furent obtenus en maintenant les échantillons prélevés à l'étuve jusqu'à parvenir à un poids constant. L'étuve était réglée à 70°. Seuls les poids secs seront examinés au cours de ce travail.

En outre des comptages de tiges vivantes par surface de 0,1 m² furent faites en octobre.

Etude des Campagnols. — Notre but était de capturer à chaque piégeage dans l'enclos B la quasi-totalité des individus piègeables

(c'est-à-dire circulant hors du terrier maternel) et ce en restant le moins possible sur le terrain. Nous avons donc été conduits à utiliser une haute densité de pièges : 16 par 100 m² en juin, 30 par 100 m² en juillet et septembre. Pour ne pas rester plus de 1 h à 1 h 1/2 de suite dans l'enclos, nous avons piégé en juillet et septembre les bandes délimitées par les allées à raison de deux bandes contiguës pendant deux jours consécutifs, les deux suivantes pendant les deux jours suivants, etc...

En fait nous avons eu, malgré la très forte densité des pièges, des captures d'animaux non marqués même en fin de piégeage mais l'activité reproductrice de cette population rendait probable l'apparition de 3 individus « nouveaux » par jour en juillet et 5 ou 6 en septembre !

Chaque individu capturé était marqué par amputation des doigts (Spitz, 1963) et son sexe était déterminé ; les mâles étaient divisés en reproductivement actifs, subactifs et inactifs sur des critères externes, les deux premières catégories renfermant en fait la totalité des individus fertiles. Pour les femelles on distinguait seulement les très jeunes femelles inactives et les allaitantes, le statut des autres ne pouvant être précisé. La gestation n'est, en effet, décelable par palpation que dans la 3^e semaine, et nous ne disposons pas encore de l'appareillage permettant le diagnostic par radiographie.

Le piège utilisé était celui décrit par Aubry (1950) et dont nous nous servons depuis de nombreuses années. Il était dans le cas présent complété par une boîte dortoir en bois garnie de litière et de nourriture (luzerne fraîche).

Ce même piège, sans dortoir, a été utilisé pour les piégeages exhaustifs en ligne (Spitz, 1968 a, c et 1969) qui nous ont permis d'échantillonner les milieux ouverts voisins. Durant ces piégeages, les animaux meurent dans les pièges ou sont sacrifiés à leur arrivée au laboratoire. Ils font alors l'objet de mensurations, sont autopsiés sommairement et les cristallins sont prélevés pour la détermination de l'âge (L. Martinet, 1966). Rappelons que dans ce type de piégeage la densité de population (en nombre d'individus par hectare) est estimée à 20 fois le nombre de captures faites en 48 heures (2 relevés à 24 heures d'intervalle) sur 100 mètres de ligne.

DEROULEMENT DU PROGRAMME EXPERIMENTAL

Le déroulement du programme expérimental est résumé dans le tableau I. On voit que l'ensemble des études a du être concentré entre la dernière coupe de fourrage (2 juin) et la coupe de luzerne en graine (10 octobre), soit à peine plus de quatre mois.

Il est évident que des recherches du même ordre mais portant sur une plus longue durée et dans des conditions culturales mieux

TABEAU 1
DÉROULEMENT DU PROGRAMME EXPÉRIMENTAL.

	Façons culturales	Piégeages	Prélève- ment de végétation	Divers
30 mai				Installation des enclos
1-4 juin 2 juin	Fauche du quart A ₁ et à l'extérieur	Enclos B	Enclos A, enclos B, extérieur	
19-20 juillet		A l'exté- rieur		
26 juillet- 2 août		Enclos B		
17-24 septembre		Enclos B		
4-8 octobre		A l'exté- rieur (piégeage annexe)		
10 octobre	Fauche à l'extérieur sur 1 m autour des enclos			
11-12 octobre			Enclos A, enclos B, extérieur	
13-15 octobre		A l'exté- rieur		

précisées seraient intéressantes. Nous pensons pouvoir le faire en 1969 sur des terrains de recherche fourragère de l'I.N.R.A.

L'ETUDE DU MILIEU VEGETAL

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, la luzerne formait à peu de choses près la totalité de la végétation vivante de juin à octobre ; les repousses d'avoine n'intervenaient que pour une faible part et seulement dans les portions appelées « végétation sèche sur pied » et « débris au sol ».

1) La situation en début d'expérience.

Cette situation nous est connue par les prélèvements du 2 juin. Le jour où le cultivateur fauchait sa luzerne, le quart A1 de l'enclos A a été tondu à ras (et non à 5 ou 6 cm comme la luzerne fauchée) ce qui explique les situations de départ légèrement différentes dans ces deux secteurs.

Le tableau II présente l'ensemble des résultats obtenus. Les fractions suivantes sont distinguées : débris au sol, végétation sèche sur pied (absente au début de juin), tiges vertes, feuilles (et bourgeons ou fleurs).

TABLEAU 2

SITUATION DES BIOMASSES VÉGÉTALES EN DÉBUT D'EXPÉRIENCE
EN GRAMMES DE MATIÈRE SÈCHE PAR M².

	Débris au sol	Végé- tation sèche sur pied	Tiges vertes	Feuilles et jeunes pousses	Total
Quart A ₁ .	20	0	0	0	20
Quarts A ₂ , A ₃ , A ₄ .	20	0	484	319	823
Enclos B .	20	0	402	247	669
Extérieur	20	0	40	10	70

L'analyse statistique des prélèvements faits dans l'enclos B et dans les quarts 2, 3 et 4 de l'enclos A montrent que les différences de biomasse moyenne entre ces deux secteurs ne sont pas significatives au seuil de probabilité de 5 %. Toutefois comme un examen détaillé sur le terrain montrait effectivement une différence de

structure de la végétation entre A et B (peut-être à cause de l'importance des repousses d'avoine dans B), nous considérerons par la suite comme distinctes les situations initiales de ces deux secteurs.

2) *La situation en fin d'expérience :*

a) *Les biomasses présentes.* — Le tableau III donne le détail des prélèvements effectués le 10 octobre et la figure 3 résume graphiquement l'évolution des biomasses dans chaque secteur entre

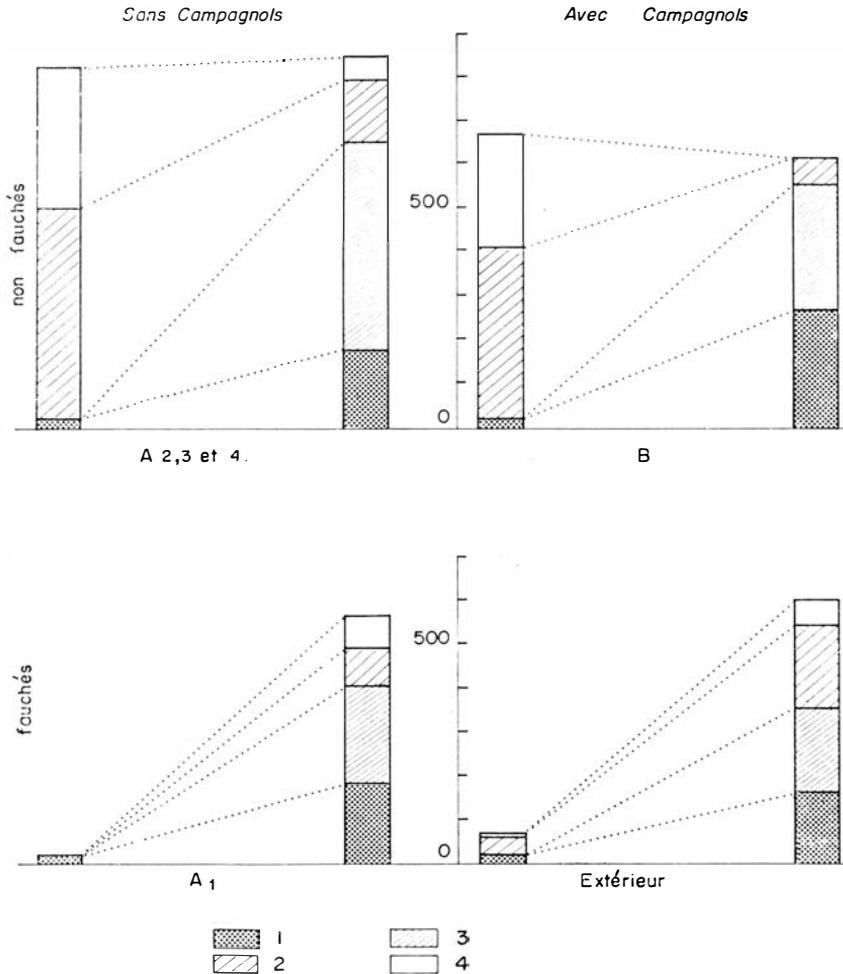


Fig. 3. — Variations des biomasses végétales au cours de l'expérience. Les échelles verticales sont graduées en grammes de matière sèche par m². Pour chaque secteur la situation initiale est représentée par la barre de gauche, la situation finale par la barre de droite. 1 : débris au sol. 2 : tiges vertes. 3 : végétation sèche sur pied. 4 : feuilles et jeunes pousses.

TABLEAU 3

SITUATION DES BIOMASSES VÉGÉTALES EN FIN D'EXPÉRIENCE
EN GRAMMES DE MATIÈRE SÈCHE PAR M².

	Débris au sol	Végéta- tion sèche sur pied	Tiges vertes			Feuilles	Total
			Nombre		Poids		
			Coupées	Non coupées			
Quart A ₁ (1 prélèvement)	186	224	0	250	84	70	564
Quarts A ₂ , A ₃ , A ₄ (3 prélèvements)	174	475	0	364	146	55	850
Enclos B (4 prélèvements)	264	288	210	37	70	0	622
Extérieur (4 prélèvements)	158	194	132	230	187	59	598

juin et octobre. Toutes les biomasses sont exprimées en nombre de grammes par m².

Pour parfaire ce travail, nous avons cherché la signification statistique des différences observées entre les secteurs pour les diverses portions de la végétation (le secteur A 1 n'a donné lieu qu'à un seul prélèvement et ne sera pas considéré ici). La figure 4 présente les résultats de ces tests de signification : on voit que des différences significatives à un seuil de probabilité égal ou inférieur à 5 % sont trouvées seulement dans quatre cas : pour les débris au sol entre l'enclos A et l'enclos B, pour les tiges vertes entre l'enclos B et la luzerne extérieure, pour les feuilles entre l'enclos B et l'enclos A, et entre l'enclos B et la luzerne extérieure. A des seuils de probabilité compris entre 5 et 20 % les différences entre B et l'extérieur pour les débris au sol, et entre A et l'extérieur pour la végétation sèche sur pied et les tiges vertes, seraient significatives.

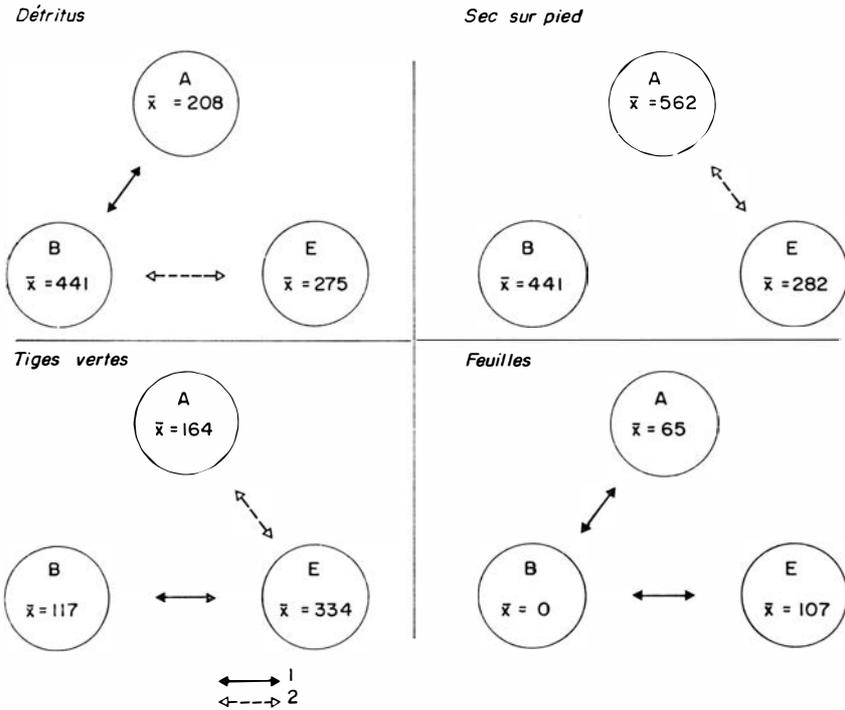


Fig. 4. — Signification des différences observées entre les divers secteurs pour chaque portion de la végétation épigée. Les tests sont effectués entre les biomasses partielles rapportées pour chaque secteur à un total fictif de 1 000 g/m². A : quarts A 2, A 3, A 4 de l'enclos A. B : enclos B. E : extérieur. 1 : différence significative au seuil de 5 %. 2 : différence significative à un seuil compris entre 5 et 20 %.

Devant ces difficultés statistiques inhérentes à la pauvreté de notre échantillonnage, nous nous sommes donc contentés de comparer les valeurs *observées*. Il conviendra de s'en souvenir, surtout pour le secteur A 1 où n'a été fait qu'un seul prélèvement. Evidemment nos sommes loin d'arriver à la précision obtenue par Penfound (1964) qui disposait chaque mois de 25 échantillons pour chaque secteur.

b) *Les nombres de tiges par m²*. — Les résultats de cette partie de notre étude figurent également sur le tableau III. On constate que le nombre de tiges *non coupées* par les Campagnols (c'est-à-dire les tiges entières et feuillées) est beaucoup plus élevé dans les quarts 2, 3 et 4 de l'enclos A que dans la luzerne extérieure, mais que le nombre *total* de tiges vertes (coupées ou non) est à peu près le même dans ces deux secteurs. Autre résultat curieux : pour un nombre de tiges non coupées légèrement supérieur à celui trouvé dans la luzerne extérieure, le quart A 1 montre une masse de tiges non coupées très nettement plus faible. Nous reviendrons sur ces points dans la discussion.

3) *Bilan des évolutions de biomasse.*

Ces évolutions sont représentées sur la figure 3. On remarque d'emblée que les deux secteurs fauchés le 2 juin montrent une considérable augmentation de la biomasse totale épigée au bout de quatre mois, ce qui n'est pas pour surprendre. En attendant d'entrer dans des considérations sur les interactions entre cette

TABLEAU 4

BILAN DES RÉCOLTES POTENTIELLES DANS CHAQUE SECTEUR
(EXPRIMÉES EN TONNES DE MATIÈRE SÈCHE PAR HECTARE)

	Végétation verte (tiges vertes et feuilles)				Végétation sur pied totale (sèche et verte)			
	A ₁	A ₂ A ₃ A ₄	B	Ext.	A ₁	A ₂ A ₃ A ₄	B	Ext.
Biomasse fauchée le 2 juin	8,03	0	0	7,53	8,03	0	0	7,53
Biomasse présente le 11 octobre ..	1,54	2,01	0,70	2,46	3,78	6,76	3,58	4,40
Récolte potentielle totale	9,57	2,01	0,70	9,99	11,81	6,76	3,58	11,93

végétation et les populations de consommateurs, nous pouvons dégager maintenant un bilan en quelque sorte économique de ce qui s'est passé dans cette luzerne, en calculant la *récolte potentielle*, c'est-à-dire la somme, pour chaque secteur, de ce qui a été récolté en juin et de ce qui a été ou aurait pu être récolté en octobre. Le tableau IV rassemble les résultats de ces calculs d'une part pour la totalité de la végétation sur pied, d'autre part pour les seules parties vertes (tiges vertes et feuilles). La comparaison est nettement à l'avantage des deux secteurs fauchés en juin (avec extrêmement peu de différences entre A 1 et l'extérieur), surtout quand on considère la végétation verte.

LES POPULATIONS DE CAMPAGNOLS

Nous avons comparé trois populations distinctes de *Microtus arvalis* : l'une était celle « enfermée » dans l'enclos B le 31 mai et composée alors de 6 individus ; l'autre était celle de la luzerne où était implanté l'enclos, formé au début de juin par des colonies espacées représentant une densité globale d'environ 25 individus par hectare (contre 150 par hectare à l'intérieur de l'enclos) ; la troisième population étudiée habitait une luzerne située non loin de là et a présenté la particularité de suivre jusqu'au mois de juillet une évolution très comparable à celle de l'enclos.

Insistons dès maintenant sur la différence *fondamentale* entre les situations initiales à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos : quoique celui-ci n'ait fait qu'entourer une colonie préexistante, tout à fait comparable aux autres colonies habitant la parcelle d'étude, cette petite population s'est trouvée bénéficier brutalement d'une surface d'expansion de 400 m² seulement contre 2 000 à 2 500 m² en moyenne pour les colonies de l' « extérieur ». Ceci montre bien la relativité des notions de « grandeur » et de « densité » de population.

Dans la suite de l'exposé la parcelle abritant la troisième population étudiée sera nommée « Luzerne témoin » ou « Corsives », du nom de la localité en question.

L'enclos a été étudié par piégeage du 1^{er} au 4 juin, puis du 26 juillet au 2 août, enfin du 17 au 24 septembre ; la luzerne extérieure a été prospectée à vue à la fin mai, et piégée par lignes standard de 100 m les 19 et 20 juillet, et les 14 et 15 octobre ; en outre un piégeage annexe a été installé au voisinage de l'enclos les 4 et 5 octobre. La luzerne « témoin » a été piégée par lignes standard les 15 et 16 mai, les 26 et 27 juillet et les 6 et 7 octobre.

Evolution des nombres d'individus piégeables. — Toutes nos méthodes de capture par pièges permettent seulement l'évaluation des nombres d'individus *piégeables* c'est-à-dire en pratique, dans le cas de *Microtus arvalis*, les individus de plus d'un mois et

une partie des individus de 15 jours à un mois d'âge. Malgré le caractère incomplet des captures d'individus de moins d'un mois, les nombres piégés et les évaluations de populations que l'on peut en déduire gardent tout leur intérêt puisque ce sont précisément les individus aptes à circuler régulièrement hors du terrier qui nous intéressent en tant que consommateurs primaires ; les autres pourraient être sans grand risque d'erreur considérés comme non encore sevrés totalement et vivant partiellement aux dépens du « gaspillage » des individus plus âgés.

La figure 5 montre l'évolution des nombres d'individus piégeables par hectare pour les trois populations envisagées ; le niveau de chacune de ces populations au cours du temps ne nous est connu que par deux ou trois points, et la courbe probable d'évolution a été tracée en tenant compte de deux séries de données : d'une part ce que nous savons des processus démographiques en milieu non clos chez les Campagnols des champs, d'autre part la situation de l'activité reproductrice observée à chaque piégeage, qui permet de savoir si la population est déjà, ou n'est pas encore, pas-

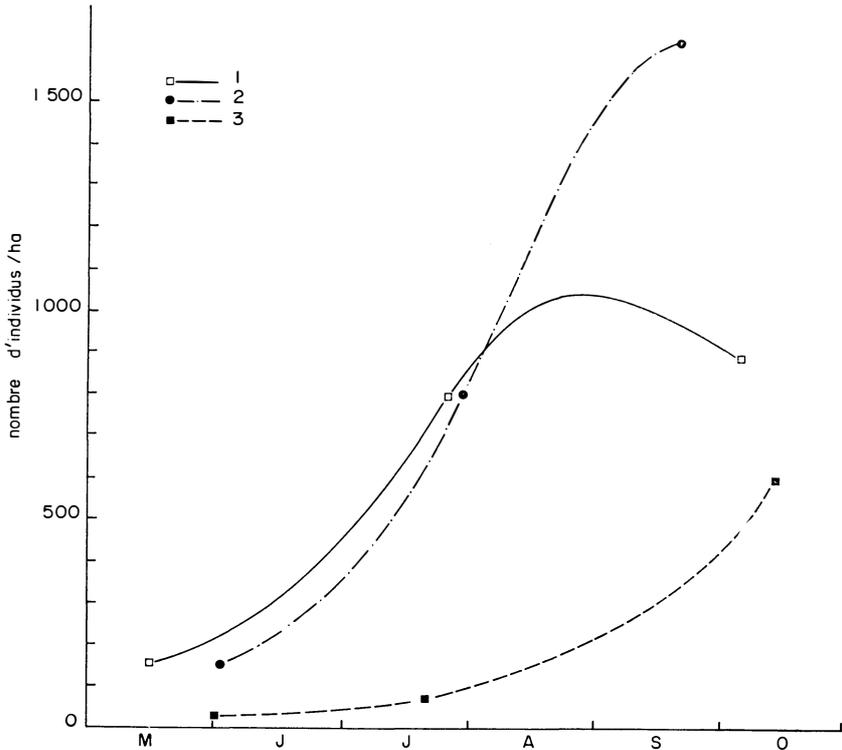


Fig. 5. — Evolution des nombres d'individus piégeables (nombres rapportés à un hectare). 1 : Luzerne témoin. 2 : Enclos. 3 : Luzerne extérieure à l'enclos. En abscisse le temps en mois.

sée par son maximum numérique, et sous quel délai (sur tous ces points voir Spitz, 1968 b). On voit d'après la figure 6 que les évolutions à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos sont difficilement comparables entre elles à cause des situations initiales fondamentalement différentes. Par contre on peut comparer les évolutions de la population de l'enclos et de celle de la luzerne témoin qui ont eu des situations initiales assez voisines : l'augmentation en nombre à l'intérieur de l'enclos paraît avoir été un peu plus rapide en juin-juillet que dans l'autre parcelle, mais c'est surtout pendant le mois de septembre que les deux évolutions ont divergé ; en effet l'examen de l'activité sexuelle en octobre dans la luzerne témoin indique que les dernières naissances s'étaient produites en cet endroit dans la deuxième quinzaine de septembre et que par conséquent le maximum numérique avait eu lieu vers la mi-septembre. On peut en déduire d'après les processus démographiques en milieu ouvert que la courbe d'augmentation avait commencé à s'infléchir vers la fin août et que l'effectif de la population avait été légèrement diminué lors du piégeage d'octobre. Au contraire, nous observons dans l'enclos un accroissement régulier et presque linéaire de la population, et l'intensité de la reproduction lors du piégeage de fin septembre permet d'affirmer que cette augmentation a encore continué pendant quelque temps.

Evolution de la structure des populations et de la reproduction. — Une des grandes difficultés que nous avons rencontrées jusqu'à ces derniers temps dans l'étude des structures de population chez *M. arvalis* est la même que pour tout Micromammifère étudié par piégeage : dans quel intervalle allons-nous établir cette structure ? Pour tous les individus à partir de la naissance ? Ou seulement à partir du sevrage, ou d'un âge plus élevé encore ? Nous considérons, par exemple, (voir plus haut) que seuls les animaux d'un mois et plus ont la même probabilité de capture, et que celle-ci est beaucoup plus faible pour les individus de moins d'un mois. Il nous est maintenant possible de donner avec une certaine précision l'effectif de chaque cohorte à partir de l'âge 0 (naissance).

En effet, à une date donnée, le nombre de femelles allaitantes par unité de surface, multiplié par le nombre moyen de petits par femelle (que nous connaissons, voir Spitz, 1965 et L. Martinet, 1967) indique le nombre de jeunes de 0 à 15 jours (durée de l'allaitement) présents sur l'unité de surface considérée.

C'est pour la cohorte 15-30 jours que la démarche est la plus délicate : il faut en effet pouvoir déterminer quel est le pourcentage d'individus piégeables dans cette cohorte. L'analyse des données concernant ce problème n'est pas encore terminée, mais nous pouvons indiquer que ce pourcentage se situe probablement entre 50 et 75 %. Nous tablerons ici sur un chiffre de 50 qui risque donc de nous donner des effectifs un peu supérieurs à la réalité.

Pour les autres catégories d'âge, nous pouvions nous fier aux *recaptures* faites dans l'enclos et sur les *poids des cristallins* dans le cas des individus piégés morts. Les intervalles entre piégeages dans l'enclos permettent de distinguer les animaux de plus de 75 jours et de moins de 75 jours.

Finalement les quatre cohortes suivantes ont été définies : 0-15 jours, 15-30 jours, 30-75 jours, plus de 75 jours.

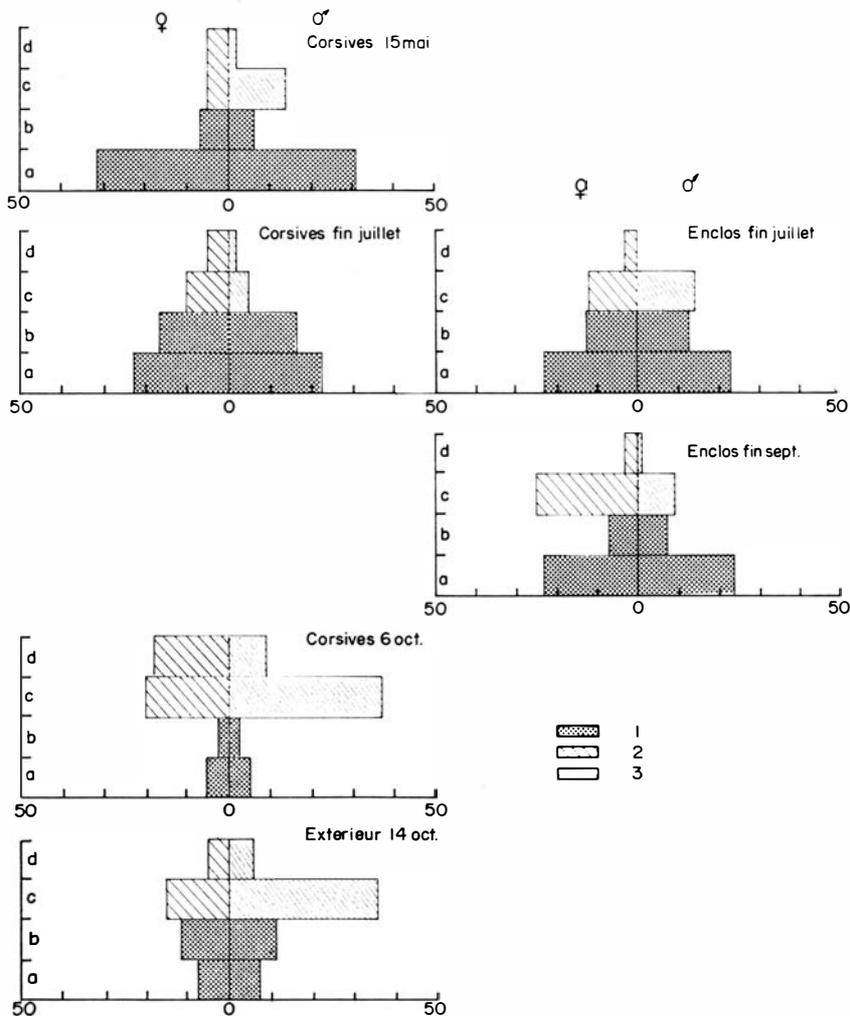


Fig. 6. — Structure des populations étudiées. Chaque classe d'âge est représentée par son pourcentage dans la population totale. a : classe 0-15 jours. b : classe 15-30 jours. c : classe 30-75 jours. d : classe plus de 75 jours. 1 : individus de moins de 30 jours répartis arbitrairement par moitié dans chaque sexe. 2 : femelles. 3 : mâles.

Les histogrammes de la figure 6 montrent l'importance respective (en pour cent du total) de chaque cohorte pour chaque échantillonnage. Les différences entre la population de l'enclos et les autres sont peu marquées fin juillet : à densité égale, la luzerne « corsives » compte un peu plus d'individus de 15 à 30 jours, et nettement moins de mâles de plus de 30 jours. Par contre en septembre-octobre, à 12 jours d'écart, l'enclos et la luzerne témoin présentent des structures dont les différences sont incompatibles avec l'évolution possible en un si court laps de temps.

En fait ces différences plus ou moins marquées sont toutes le reflet de discordances fondamentales existant entre les populations encloses et non encloses. Nous les remarquerons mieux encore en analysant les densités réelles des diverses catégories d'individus reproducteurs ou non. C'est l'objet de la figure 7 : Les barres verticales indiquent la densité de chaque catégorie de mâles ou de femelles, tandis que les points reliés par des lignes de tirets représentent les densités totales de chaque sexe. Les comparaisons sont faites sur ces graphiques entre l'enclos et la luzerne « corsives »,

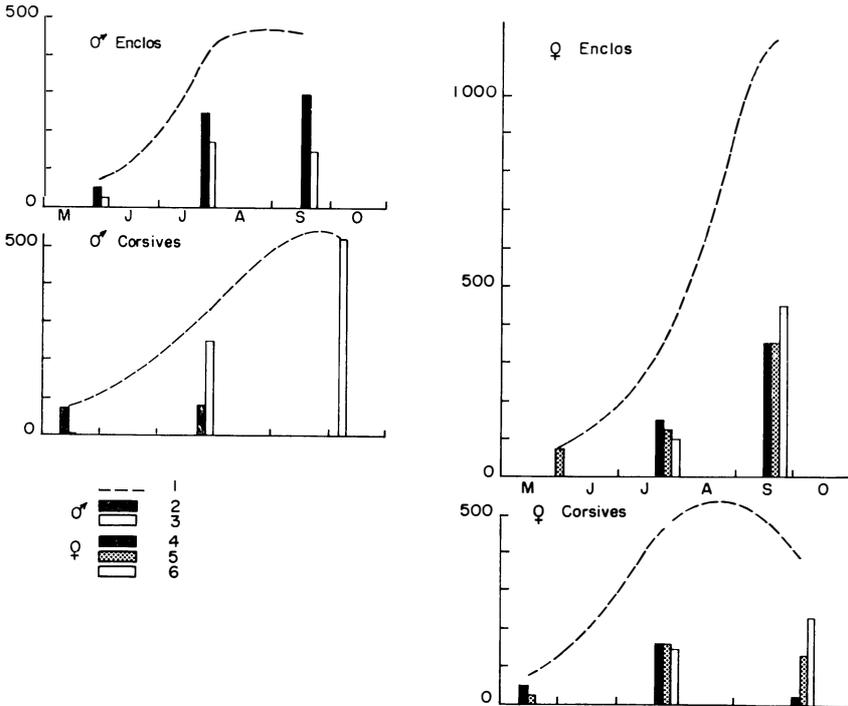


Fig. 7. — Evolution de la structure par activité reproductrice. 1 : évolution de l'effectif total de chaque sexe. 2 : mâles actifs. 3 : mâles inactifs. 4 : femelles allaitantes. 5 : femelles ni allaitantes ni très jeunes inactives. 6 : très jeunes inactives. En ordonnée les nombres d'individus par hectare. En abscisse le temps en mois.

avec trois échantillonnages pour chaque localité. Il apparaît au premier coup d'œil que malgré une densité globale identique à la fin de juillet, les populations de ces deux secteurs ont eu des évolutions bien différentes. L'ensemble des différences peut être synthétisé de la façon suivante :

1) La densité totale de mâles augmente régulièrement dans la luzerne « corsives » de mai à octobre, tandis que dans l'enclos une croissance très rapide du 1^{er} juin à la fin juillet est suivie d'une augmentation très lente jusqu'à fin septembre.

2) La densité de mâles fertiles augmente constamment dans l'enclos et reste toujours plus élevée que celle des mâles inactifs. Par contre dans la luzerne témoin la densité de mâles actifs ne dépasse jamais 100 par hectare, et est inférieure à celle des mâles inactifs déjà à la fin de juillet. Les mâles inactifs sont seuls présents au début d'octobre.

3) La densité totale de femelles évolue presque de la même façon au début dans les deux secteurs : mais ensuite l'augmentation est énorme jusqu'à fin septembre dans l'enclos, tandis que dans la luzerne témoin la densité de femelles diminue (sans doute après être passée par un maximum en août-septembre).

4) La structure des échantillons de femelles par catégorie de fertilité est à peu près la même en juillet dans les deux localités, mais au 3^e échantillonnage les différences sont flagrantes. On pourrait se demander, à la rigueur, si la population de femelles de la luzerne témoin peut être passée 15 jours plus tôt par un stade comparable à ce qui a été trouvé dans l'enclos. Une telle évolution paraît déjà impensable sur le plan numérique (de 1 150/ha à 380/ha en 15 jours !) et se confirme dans l'analyse détaillée de la structure âge-reproduction.

En conclusion, la *population de l'enclos* se distingue par les phénomènes suivants :

— La densité de mâles actifs s'est maintenue à partir de la fin juillet à un niveau *très élevé* (pratiquement jamais observé dans les conditions naturelles) mais la densité totale de mâles augmente de plus en plus lentement en fonction du temps ; les mâles inactifs montrent même une certaine diminution au 3^e échantillonnage. Tout ceci peut être mis au compte de phénomènes d'élimination mutuelle sous l'action des mâles actifs.

— En concordance avec cette densité très élevée de mâles fertiles nous observons une intense activité sexuelle des femelles (traduite par le nombre d'allaitantes) ; ceci vérifie la relation trouvée précédemment (Spitz, 1965) entre la densité de mâles actifs et le pourcentage de femelles participant à la reproduction.

— Malgré cette potentialité reproductrice très grande, le nombre de jeunes de la cohorte 15-30 jours paraît relativement faible dans l'enclos aussi bien fin juillet que fin septembre : respectivement 54 et 30 % de la cohorte 0-15 jours, contre 73 % de

cette même cohorte dans la luzerne « corsives » fin juillet. Il y a là une contradiction qui ne peut s'expliquer que si l'on admet une considérable élimination des jeunes vers le sevrage ou peu après ; là encore on est obligé d'incriminer la forte densité de mâles actifs (car en juillet la densité de population globale est la même que dans la luzerne témoin) comme facteur direct ou indirect (par le biais du dérangement des femelles allaitantes) de cette élimination.

Finalement ces comparaisons sont fructueuses, car elles nous montrent que dans les conditions naturelles (milieu non clos) la densité de mâles actifs n'est jamais très élevée et tend peu à peu vers zéro en fin de saison ; en concordance avec cette limitation, la potentialité reproductrice de la population de femelles est elle aussi limitée. L'ensemble constitue donc un système de régulation naturelle précoce qui évite sans doute, dans la majeure partie des cas, que la population dépasse le seuil d'équilibre avec son milieu végétal. Inversement l'enclos a empêché toute dispersion et particulièrement l'« évitement mutuel » des mâles actifs ; leur densité a donc atteint un niveau très élevé et le pourcentage de femelles gestantes ou allaitantes s'est accru lui aussi de façon anormale compte tenu de la densité totale de la population. En somme le premier système régulateur ne fonctionnait plus. Il s'y est substitué un second système : l'élimination partielle des jeunes autour du sevrage, mais ce processus présentait l'inconvénient de jouer *après* la parturition (sans empêcher que d'autres gestations aient lieu) et d'éliminer des « petits consommateurs » au profit de « gros consommateurs ». Il s'en est suivi finalement une destruction de son milieu par la population, comme nous le verrons dans la dernière partie.

La population « extérieure » de la luzerne de l'enclos a commencé son évolution dans des conditions très différentes de densité et nous n'avons pas jugé utile de la comparer ici en détail avec les populations des deux autres secteurs.

INTERACTIONS ENTRE LES POPULATIONS DE CAMPAGNOLS ET LA VÉGÉTATION

Evaluation de la consommation et de la récolte de luzerne par les Campagnols.

Le processus de notre calcul sera le suivant : établir la fonction du temps à laquelle correspond la biomasse de la population dans chaque secteur, puis intégrer cette fonction pour l'intervalle de temps considéré et multiplier le résultat par la consommation par gramme de poids vif. Comme dans une précédente publication (Spitz, 1967) nous admettrons que cette consommation unitaire est de 1 calorie par jour et par gramme de poids vif, soit 0,25 gramme de feuille en matière sèche, valeur

approchée dont nous trouvons confirmation dans Johanningsmeier (1966) pour *Microtus pennsylvanicus*. Seules les feuilles sont consommées.

La récolte comprend :

— La masse de feuilles consommées.
— La masse de tiges non consommées récoltées en même temps que les feuilles : elle est en matière sèche, à peu près égale à celle des feuilles.

— Le gaspillage vrai (tiges délaissées avec leurs feuilles) dont la masse peut être estimée au tiers de la somme des deux précédentes (c'est-à-dire au quart de la récolte totale).

1) *Consommation et récolte par la population de l'enclos.* A chaque échantillonnage les biomasses sont établies en faisant le bilan des poids individuels de tous les individus sevrés. Pour ceux

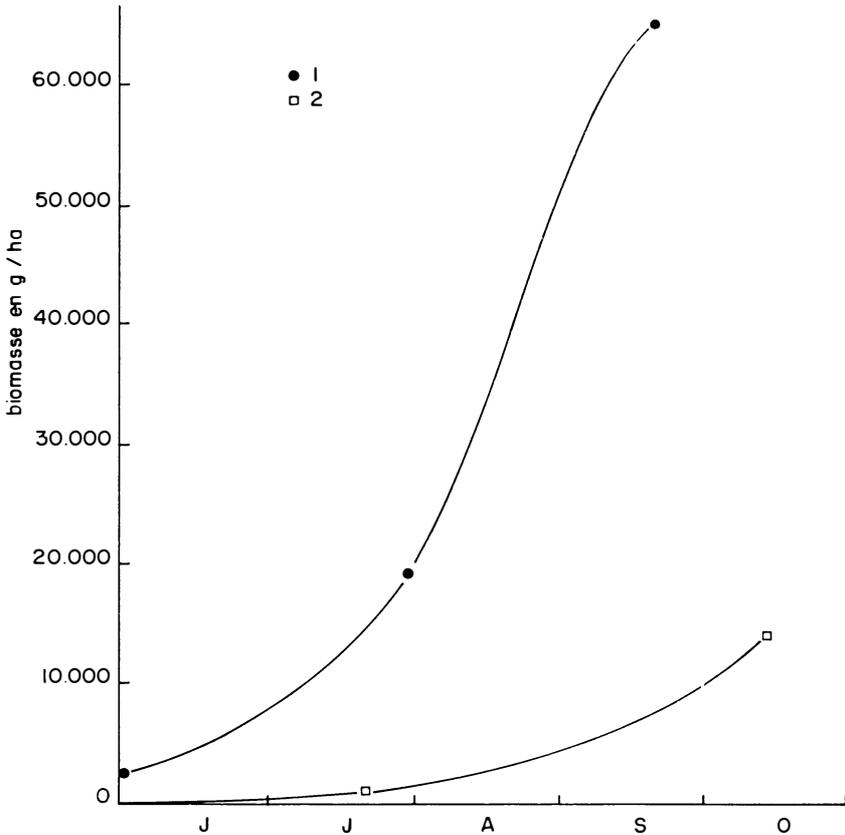


Fig. 8. — Evolution des biomasses d'individus émancipés (piégeables et non piégeables.) 1. évolution dans l'enclos. 2 : évolution à l'extérieur. En abscisse le temps en mois.

de 15 à 30 jours, on fait la correction signalée dans les pages précédentes, et on affecte aux jeunes non piégeables le poids moyen individuel de 10 grammes. La biomasse totale augmente semble-t-il selon une fonction logistique, mais sur le graphique de la figure 9 on voit que l'on peut sans inconvénient ramener cette évolution à la succession de deux accroissements linéaires, dont le deuxième peut être extrapolé jusqu'au 11 octobre, date des prélèvements végétaux.

On arrive ainsi à une consommation d'environ 150 000 g par ha pour le premier tronçon et 750 000 g par ha pour le second, soit 900 000 grammes par hectare du 1^{er} juin au 11 octobre. Il faut y ajouter (voir Spitz, 1967) la consommation supplémentaire nécessaire aux femelles allaitantes. Pour l'ensemble de la période envisagée le nombre moyen de petits par femelle peut être estimé à 5,5 et le nombre moyen de femelles en lactation présentes à 200 environ pour un hectare. Le supplément « lactation » est d'environ 4,6 Calories par jour et par petit, soit 25 Calories par jour et par femelle, soit encore 6,25 grammes de feuilles (matière sèche). Pour 130 jours et 200 femelles cette consommation supplémentaire s'élève donc au total à 160 000 grammes environ.

Nous obtenons donc les résultats suivants :

— Consommation totale : $900\ 000 + 160\ 000 = 1\ 060\ 000$ g/ha.

— Récolte de tiges correspondante : 1 060 000 g/ha.

— Gaspillage vrai : $1/3 (1\ 060\ 000 + 1\ 060\ 000) = 700\ 000$ g/ha environ.

Exprimé en grammes par mètre carré, nous aurons :

— Consommation totale : 106 g/m².

— Masse de tiges correspondante : 106 g/m².

— Gaspillage vrai : 70 g/m².

D'où nous obtenons l'estimation de la *récolte totale* :

$$106 + 106 + 70 = 282 \text{ g/m}^2 ;$$

l'estimation de la *récolte de feuilles* :

$$106 + 70/2 = 151 \text{ g/m}^2 ;$$

et celle de la *biomasse délaissée totale* :

$$106 + 70 = 176 \text{ g/m}^2.$$

2) *Consommation et récolte par la population extérieure à l'enclos.* En démographie normale d'été, une population de *Microtus arvalis* double environ tous les mois, c'est-à-dire que la densité de population D est une fonction du temps de la forme :

$D = D_0 \cdot 2^t$ où D_0 est la densité initiale et t le temps en mois.

C'est une évolution de cet ordre qui s'est produite dans la luzerne autour de l'enclos. Une densité initiale (au 1^{er} juin) de 25 individus par hectare nous amène effectivement à 600/ha au 15 octobre en passant par 75/ha vers le 20 juillet (voir figure 5). Après correction pour tenir compte des individus mobiles non

piégeables, et intégration dans l'intervalle de 4,3 mois considéré, puis multiplication par la valeur moyenne de la consommation par gramme de poids vif et par jour, nous obtenons la masse de matière sèche consommée, soit 160 000 g par hectare environ. En outre il nous faut tenir compte de la consommation supplémentaire nécessaire aux femelles allaitantes : leur nombre peut être estimé très approximativement à 30 par hectare en moyenne pour l'ensemble de la période. Les autres paramètres sont les mêmes que dans le calcul précédent, et le supplément « lactation » s'élève au total à 25 000 g/hectare environ.

Comme précédemment nous obtenons donc les résultats suivants :

- Consommation totale : $160\ 000 + 25\ 000 = 185\ 000$ g/ha.
- Récolte de tiges correspondante : 185 000 g/ha.
- Gaspillage vrai : $1/3 (185\ 000 + 185\ 000) = 125\ 000$ g/ha environ.

Exprimé en grammes par mètre carré, nous aurons :

- Consommation totale : 18,5 g/m².
- Masse de tiges correspondante : 18,5 g/m².
- Gaspillage vrai : 12,5 g/m².

D'où nous tirons l'estimation de la *récolte totale* :

$$18,5 + 18,5 + 12,5 = 49,5 \text{ g/m}^2 ;$$

l'estimation de la *récolte de feuilles* :

$$18,5 + 12,5/2 = 24,75 \text{ g/m}^2 ;$$

et celle de la *biomasse délaissée totale* :

$$18,5 + 12,5 = 31 \text{ g/m}^2.$$

Evaluation de la production végétale dans les divers secteurs étudiés.

Dans l'estimation des productions végétales, nous devons tenir compte de la prédation affectuée non seulement par les Campagnols mais aussi par les autres animaux herbivores. Par observation directe, diurne ou nocturne, nous avons pu noter l'abondance de petites Limaces pendant la nuit, en train de brouter le bord des limbes foliaires, causant ainsi des dégâts caractéristiques ; ces dégâts sont les seuls que nous ayons repéré sur les feuilles et nous en avons conclu, peut-être hâtivement, que seules ces limaces représentaient des consommateurs non négligeables vis-à-vis des Campagnols. En nous basant sur les plants de luzerne les plus âgés, nous avons pu estimer que les Limaces avaient consommé au bout du délai expérimental environ 5 % de la biomasse de feuilles présente en juin ; celle-ci était en moyenne de 275 g/m² pour l'ensemble des secteurs, ce qui permet d'estimer très approximativement la consommation par les Limaces à 14 g/m² pendant la période envisagée.

Ce facteur correctif étant établi et supposé constant sur l'en-

semble des terrains expérimentaux, nous pouvons passer au calcul des productions végétales.

Ce calcul est basé sur une égalité simple et quelques hypothèses.

— Nous pouvons écrire que la biomasse initiale totale augmentée de la production est égale à la biomasse finale augmentée de la consommation effectuée par les herbivores.

— Ceci n'est vrai que s'il n'y a eu aucune autre cause de diminution de biomasse, soit par transfert de la partie épigée à la partie hypogée des plantes, soit par dégradation des plantes flétries tombées au sol, soit par l'effet de consommateurs non repérés. La première hypothèse peut être négligée même si elle est fautive, car la production n'est finalement que le *bilan* de ces transferts de matériaux. Nous avons examiné la troisième précédemment. Reste la seconde hypothèse : en raison du climat sec de toute la période envisagée, et compte tenu de nos observations sur le terrain, on peut considérer comme négligeable les dégradations de matière organique dans la litière durant l'expérience.

Ainsi l'égalité proposée peut être utilisée sans grand risque d'erreur.

1) *La production végétale dans les quarts A 2, A 3 et A 4 de l'enclos A (sans Campagnols)*. L'égalité proposée s'écrit ainsi :

$$823 + \text{Production totale} = 14 + 850, \\ \text{d'où Production totale} = 41 \text{ g/m}^2.$$

La part de la production de feuilles dans cette production totale a dû être très faible car en l'absence de fauche les plantes se sont sans doute accrues uniquement par épaissement des tiges et secondairement par floraison et formation des graines.

2) *Production végétale dans le quart A 1 de l'enclos A (sans Campagnols)*. Nous pouvons écrire :

$$20 + \text{Production totale} = 14 + 564, \\ \text{d'où Production totale} = 558 \text{ g/m}^2.$$

Dans le cas présent, après la coupe à ras du 2 juin, la production de feuilles a dû représenter dans ce total environ le même pourcentage que dans la biomasse totale en plantes jeunes avant la coupe, soit 40 %. La *production de feuilles* peut donc être estimée à 220 g/m^2 environ.

3) *Production végétale dans l'enclos B (avec Campagnols)*. Nous pouvons écrire :

$$669 + \text{Production totale} = 14 + 116 + 622 \\ \text{d'où Production totale} = 83 \text{ g/m}^2.$$

Tout en étant très faible, cette production est quand même deux fois plus élevée que celle observée dans la partie non fauchée de l'enclos A. Il est permis de supposer que le « supplément » noté

ici est dû à de nouvelles pousses survenues dans les vides créés par les Campagnols. Dans ces nouvelles pousses le pourcentage de feuilles devait être celui indiqué plus haut, soit 40 %. Donc on peut admettre qu'il y a eu dans cet enclos une *production de feuilles de 16 g/m² environ*.

4) *Production végétale dans la luzerne extérieure*. Nous pouvons écrire :

$$70 + \text{Production totale} = 14 + 18,5 + 598$$

d'où *Production totale = 560 g/m² environ*.

Comme dans le cas du quart A 1, la *production de feuilles* a dû être sensiblement égale à 40 % de la production totale, soit *220 g/m² environ*.

Bilan général. Interactions quantitatives et qualitatives entre les Campagnols et la luzerne.

Le tableau V présente un bilan chiffré des estimations précédentes. Il permet de voir d'un seul coup d'œil que la récolte par les Campagnols a été largement supérieure à la production de luzerne dans l'enclos, et largement inférieure à celle-ci à l'extérieur.

TABLEAU 5

TOUS LES POIDS EN GRAMMES DE MATIÈRE SÈCHE PAR M²,

	Production		Consommation par les Campagnols	Récolte par les Campagnols		
	Totale	Feuilles		Totale	Feuilles	Total gaspillé
A ₁	558	220				
A ₂ , A ₃ , A ₄ .	41	±				
B	83	16	106	282	151	176
Extérieur	560	220	18,5	49,5	25	31

Mais les comparaisons plus instructives peuvent être faites en revenant à certains des tableaux précédents. Ainsi dans le tableau III figurent à la fois les nombres de tiges vertes au 11 octobre et la masse correspondante. Nous pouvons en déduire le poids moyen d'une tige pour chacun des secteurs, ainsi que le résume le tableau

ci-dessous (le poids total des tronçons laissés par les Campagnols est estimé à 30 g dans l'enclos B et 20 g à l'extérieur, pour 1 m²) :

Secteur	Nombre de tiges entières	Poids total	Poids moyen d'une tige
A 2-4 (rien)	364	146	0,4 environ
A 1 (fauché)	250	84	0,3 »
B { non fauché avec Campagnols	37	40	1 »
Extérieur { fauché avec Campagnols .	230	167	0,7 »

On voit par ce tableau qu'en l'absence de Campagnols, les tiges dans un secteur non fauché le 2 juin sont en octobre légèrement plus lourdes que celles d'un secteur fauché, et que la même différence se retrouve, en valeur relative, entre les secteurs fauchés et non fauchés où existaient aussi des Campagnols. Mais on voit aussi que, toujours en valeur relative, la présence des Campagnols s'accompagne d'une variation de poids des tiges beaucoup plus forte que celle occasionnée par la fauche. A notre avis ce phénomène provient d'une sélection effectuée par les *Microtus* aux dépens des plantes les plus jeunes et les plus tendres, qui disparaissent peu à peu des surfaces qu'ils occupent. Un premier effet qualitatif de la récolte effectuée par les Campagnols est donc de laisser en place (ou de permettre le développement) de plantes en moyenne plus grosses.

Si l'on examine maintenant sur le tableau VI le rapport feuilles/tiges (couramment utilisé en agronomie) et le rapport sec sur pied/total sur pied, on voit qu'il est beaucoup plus difficile d'y séparer les actions respectives de la fauche et des Campagnols. Pour le rapport F/T il est clair que l'absence de fauche (secteur A 2-4) a eu à peu près le même effet que la seule présence des rongeurs (extérieur). Par le rapport S/P, on se rend compte que la conjonction de la fauche et des Campagnols permet d'obtenir la plus faible proportion de plantes flétries dans la récolte sur pied ; en l'absence de Campagnols cette proportion est plus élevée, et plus grande encore si en outre la fauche n'a pas été faite. L'enclos B constitue un cas particulier : on y trouve la plus forte proportion de plantes séchées sur pied, ce qui doit être attribué à l'action mécanique des *Microtus* sur les racines des plantes : le creusement des terriers par des animaux à très forte densité amène

la destruction de nombreux systèmes radiculaires et la mort sur pied des plantes correspondantes.

TABLEAU 6
SITUATION QUALITATIVE AU 11 OCTOBRE.

	Rapport F/T	Rapport S/P	Matières azotées (g/m ²)	Matières azotées en % de P
A ₁	0,83	0,59	26,5	7 %
A ₂ , A ₃ , A ₄ .	0,38	0,70	27,9	4,1 %
B	0	0,80	6,3	1,8 %
Extérieur .	0,32	0,44	32,7	7,4 %

- F : Biomasse des feuilles (matière sèche).
- T : Biomasse des tiges vertes (matière sèche).
- S : Biomasse des plantes sèches sur pied (matière sèche).
- P : Biomasse totale des plantes sur pied (matière sèche).

La seconde action qualitative des Campagnols est donc sans doute une conséquence de la première : par leur éclaircissement partiel mais régulier de la végétation ils évitent dans une certaine mesure le flétrissement des plantes sur pied. Toutefois le rapport F/T dans les plantes préservées est nettement inférieur à ce qu'il est dans un secteur sans Campagnols. Enfin une population excessive de Rongeurs amène la mort de nombreuses plantes, sans doute par simple action mécanique sur les racines.

En conclusion, l'action des *Microtus arvalis* au cours des quatre mois de l'expérience peut-être résumée de la façon suivante :

— Dans les secteurs fauchés le 2 juin, l'action généralisée des Campagnols a été de courte durée : en effet on peut considérer qu'elle commence avec la densité de 200/ha qui n'a été réalisée qu'à partir du 1^{er} septembre environ. Cette action s'est traduite par un éclaircissement régulier de la végétation, avec pour conséquence la venue à bien de nouvelles pousses (puisque finalement le nombre de tiges vivantes est à peine plus petit à l'extérieur que dans A 1) et le développement plus important des tiges. Ce dernier phénomène peut être dû à la conjonction de deux facteurs : d'une part une meilleure ramification des tiges restantes, d'autre part le maintien en vie plus longue d'un plus grand nombre de tiges —

ces deux facteurs étant eux-mêmes une conséquence de l'éclaircissement. Il s'en est suivi une nette détérioration du rapport F/T mais aussi une nette diminution de la végétation sèche sur pied (ce qui est important pour l'utilisation du fourrage).

— *Dans les secteurs non fauchés le 2 juin*, l'action des Campagnols là où ils étaient présents (enclos B) a été de longue durée : près de 4 mois à partir du niveau de 200 individus par ha. La totalité de la biomasse de feuilles présente et de la production de feuilles s'est flétrie ou a été consommée, ce qui amène le rapport F/T à zéro, et la proportion de plantes sèches sur pied a finalement atteint une valeur plus élevée qu'en l'absence de *Microtus*, par action de leurs travaux souterrains sur les racines.

Tant du point de vue biologique que du point de vue agronomique il était intéressant de reprendre les résultats quantitatifs de cette étude en ce qui concerne les *matières azotées*. Nous avons utilisé pour cela les résultats de Fauconneau et Jarrige (1957) cités par Pfitzenmeyer (1963). Ces auteurs donnent des teneurs en matières azotées totales (azote total $\times 6,25$) dans les diverses parties de la luzerne et à divers stades végétatifs. Les teneurs utilisées ici seront les suivantes :

— Pour les récoltes fauchées le 2 juin nous prenons les valeurs moyennes, soit 30 % pour les feuilles et 12 % pour les tiges.

— Pour les biomasses présentes au 11 octobre nous considérons les valeurs les plus faibles citées, soit 27 % pour les feuilles et 9 % pour les tiges. (Ces teneurs sont confirmées par quelques analyses faites sur la luzerne des enclos).

Les deux dernières colonnes du tableau VI donnent les quantités totales de matières azotées présentes dans chaque secteur au 11 octobre et ces mêmes quantités en pourcentage de la biomasse sur pied totale. Si l'on excepte l'enclos B, la quantité de matières azotées est du même ordre partout, mais en pour cent de P elle est beaucoup plus élevée à l'extérieur et dans A 1 ; ceci s'explique puisque nous avons négligé les matières azotées peu utilisables existant dans les plantes séchées sur pied.

CONCLUSION

En présence d'une production végétale élevée à la suite d'une coupe, une population de Campagnols passant régulièrement de 25 individus par hectare à 600 individus par hectare a prélevé une biomasse végétale presque négligeable (moins de 10 % de la production). Par contre cette population a eu une action sélective certaine : elle a provoqué le maintien de plantes plus grosses et à rapport F/T plus faible que celles trouvées dans un enclos fauché lui aussi mais dépourvu de Campagnols. Toutefois ces différences qualitatives ne se traduisent pas par des différences dans les quantités de matières azotées exportées par l'intermédiaire des récoltes

de fourrage vert. Dans les deux secteurs enclos non soumis à une coupe, la production végétale au cours des quatre mois de l'expérience a été très faible comme il fallait s'y attendre. L'enclos à Campagnols a abrité finalement une population très dense par rapport aux normes courantes ; cette population a détruit la totalité de la biomasse de feuilles et une bonne partie des tiges vivantes ; le calcul permet toutefois de déceler dans cet enclos une production végétale un peu plus élevée que dans celui sans Campagnols, sans doute par action éclaircissante de ceux-ci en début d'expérience.

L'analyse des structures de populations de *Microtus* et de leur activité reproductrice montre qu'en milieu ouvert la densité de mâles fertiles décroît régulièrement au cours de l'été ce qui constitue un facteur limitant très efficace pour éviter tout déséquilibre avec les possibilités alimentaires du milieu, du moins dans des conditions climatiques moyennes. En enclos le nombre de mâles actifs reste élevé et la multiplication n'est pas freinée assez pré-

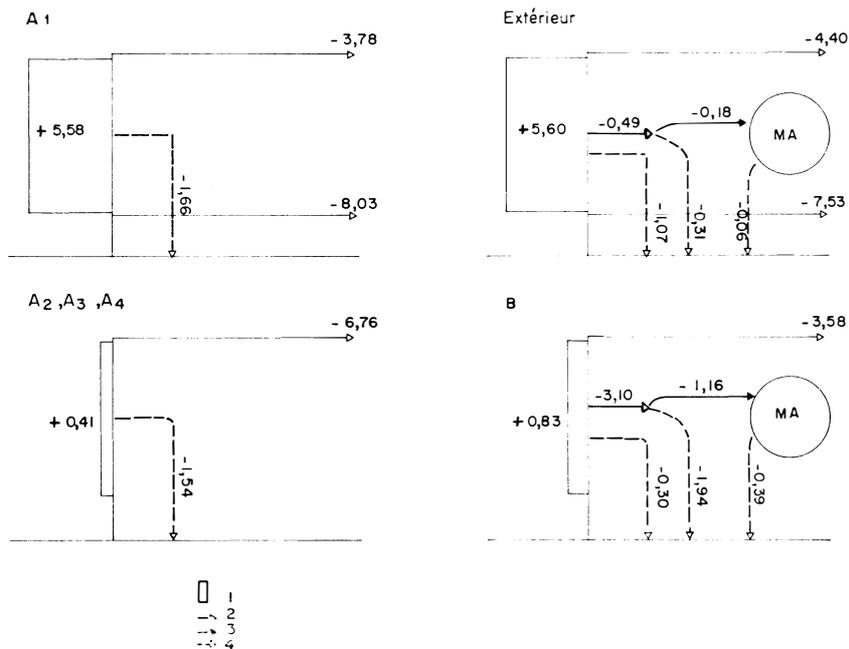


Fig. 9. — Schéma des bilans de matière au-dessus du sol dans les divers secteurs. Tous les nombres représentent des tonnes de matière sèche par hectare. Ceux affectés du signe + concernent les productions et ceux affectés du signe — les pertes subies par la végétation *sur pied*. 1 : rectangle schématisant la production. 2 : pertes par récolte (Homme ou Campagnols). 3 : consommation par les Campagnols. 4 : matières végétales tombées au sol par flétrissement ou par les excréments. MA symbolise la population de Campagnols. La ligne horizontale symbolise le sol. L'axe vertical symbolise la végétation *sur pied*.

cocement pour empêcher la destruction des ressources du milieu. La figure 9 schématise les bilans de l'expérience dans les quatre secteurs étudiés.

Il est difficile de discuter ces résultats en fonction d'autres travaux portant sur des interactions du même genre, car de tels travaux sont rarissimes : nous avons cité celui de Marsh (1962), très riche en enseignements, mais qui traite surtout de la sélection floristique réalisée par les Campagnols. Si l'on élargit le débat à l'ensemble des grands Herbivores, nous remarquerons avec Hédin et Duval (1967) qu'outre une action de sélection floristique, les Bovins domestiques au pâturage ont surtout pour caractéristique de rendre à l'écosystème une partie des éléments (Azote, Phosphore, Potassium) qui en sont exportés dans le cas de l'exploitation par fauche.

En poursuivant cette idée de « retour à l'écosystème » il peut être intéressant de voir quelle quantité de matières azotées a été rendue sous forme d'excréments et de carcasses par la population de l'enclos B. Utilisons pour cela les résultats de l'exemple que j'ai traité dans l'ouvrage « Problèmes de productivité biologique » (Lamotte et Bourlière, 1967).

Une population de Campagnols consommant sur un hectare 900 000 Calories en utilise 50 000 pour fabriquer 36 500 g de viande de Campagnols. Nous savons, entre autres par Rérat et al. (1964), qu'un Rongeur contient environ 19 % de matières azotées ; par conséquent 7 000 g de matières azotées sont passées dans la « viande ». Or les matières végétales ingérées (feuilles) contenaient dans leur matière sèche 30 % de matières azotées, soit 270 000 g dans l'exemple choisi. La fraction organique est donc *minime* par rapport au total absorbé. Inversement on peut considérer que la quasi-totalité des matières azotées consommées se retrouvent dans les excréments solides ou liquides, où elles représentent d'ailleurs au moins 80 % de la matière sèche.

Dans le cas de la population de l'enclos B le calcul (que nous ne développerons pas ici) montre qu'entre le début et la fin de l'expérience, l'équivalent de 16 000 g/ha de matières azotées ont été rendus à l'écosystème sous forme de cadavres, tandis que 334 000 g/ha l'ont été dans les excréments et 110 000 g/ha dans le gaspillage.

Finalement on voit que le bilan des transferts de matières azotées à travers une population de Campagnols est équilibré, et qu'il le serait presque même si toute la population émigrerait en fin de reproduction pour s'installer dans un autre écosystème.

On peut penser qu'il en est de même pour tous les Mammifères qui, comme le Campagnol des champs, sont de mauvais utilisateurs des matières azotées végétales, y compris ceux qui effectuent des transhumances saisonnières, par exemple les Lem-

mings (voir Kalela, 1961) et sans doute aussi les Micro-mammifères de haute montagne, même quand ils exploitent une végétation herbacée plus pauvre en azote que la Luzerne.

RESUME

L'expérimentation traitée dans cet article avait pour but d'une part l'étude de l'évolution d'une population naturelle de *Microtus arvalis* isolée dans son propre milieu par une clôture métallique, et d'autre part l'examen des interactions entre la végétation et les Campagnols. L'ensemble du travail a été réalisé dans les polders du sud de la Vendée entre le 1^{er} juin et le 15 octobre 1966.

Le milieu végétal a été étudié quantitativement par la méthode des quadrats tondus à ras. Quatre secteurs différents étaient considérés : A 1, fauché en début d'expérience et à l'abri des Campagnols, A 2, A 3 et A 4, également à l'abri des Campagnols et non fauchés en début d'expérience, B, constitué par l'enclos avec Campagnols, également non fauché, et enfin la luzernière extérieure à l'enclos fauchée en début d'expérience. L'évolution des biomasses végétales est présentée à la figure 3 (voir aussi tableaux 2 et 3). On voit que les secteurs fauchés présentent une très forte augmentation de biomasse et non les autres. En outre les proportions des diverses parties de la végétation et les nombres de tiges vivantes par m² sont très variables d'un secteur à l'autre.

Au début de l'expérience, il y avait 6 Campagnols sur les 400 m² de l'enclos B, soit l'équivalent de 150 individus par hectare, alors qu'à l'extérieur la densité initiale était environ de 25 par ha. Les comparaisons de densité et de structure ont donc été faites de préférence entre la population de l'enclos et celle d'une autre luzernière où la densité au 1^{er} juin était également de 150 par ha. La figure 5 montre l'évolution des densités : l'augmentation, entre juillet et octobre, a été nettement plus rapide dans l'enclos, ce qui est logique puisque la population était « enfermée ». Mais c'est surtout la *structure* de la population enclose qui présente des caractères intéressants (voir figures 6 et 7) : la structure par sexe montre que le nombre de mâles sexuellement actifs tend à atteindre, dans l'enclos, une limite supérieure qui correspond aux plus fortes densités de mâles actifs jamais constatées dans les conditions naturelles. Mais le nombre de mâles inactifs est lui maintenu à un niveau relativement faible, même en fin d'expérience, alors que ce nombre est constamment croissant dans les populations non encloses. Ceci fait supposer un processus d'élimination mutuelle des mâles jouant surtout au détriment des jeunes. D'ailleurs, malgré l'intensité reproductrice amenée par la forte densité des mâles actifs, l'élevage des jeunes paraît avoir un

succès moindre dans l'enclos, sans doute par suite du dérangement des femelles allaitantes par les mâles.

Les interactions entre la végétation et les populations de Campagnols sont étudiées après calcul de la *production végétale* ainsi que de la *récolte* et la *consommation* de végétaux par les Campagnols dans chaque secteur. Le tableau 5 rassemble ces résultats et permet de juger de l'*impact quantitatif* global de chaque population de Campagnols sur son milieu végétal. Celui-ci peut être considéré comme très faible dans la luzerne extérieure, car la récolte totale effectuée par les Campagnols y est bien inférieure à la production totale et ne paraît pas l'avoir influencée notablement, puisqu'un secteur lui aussi fauché mais sans Campagnols montre la même production totale. Par contre, dans l'enclos avec Campagnols l'impact quantitatif est catastrophique car une population en augmentation excessive, privée de ses facteurs limitants normaux, s'est trouvée en face d'une production végétale très faible — ce qui fait qu'elle a largement attaqué le « capital », c'est-à-dire la biomasse initiale. Dans les conditions naturelles, même en l'absence d'un effet quantitatif notable, il y a un très important *effet qualitatif* des populations de Campagnols sur leur milieu : c'est ce que montre l'étude de la structure de la végétation dans les différents secteurs. En présence de Campagnols on trouve des tiges vivantes *moins nombreuses* et *plus lourdes* mais caractérisées par un rapport feuilles/tiges *plus faible* que là où ils sont absents. En pratique cela revient à dire que les Campagnols, par leurs récoltes, finissent par laisser en place uniquement les tiges les plus grosses, les plus rameuses et les moins feuillées. Ils empêchent aussi le flétrissement sur pied d'une partie de cette végétation, ce qui constitue une « compensation fourragère » non négligeable. Une population excessive comme celle de l'enclos pousse à l'extrême le « vieillissement » de la population végétale, peut détruire totalement la biomasse de feuilles et amène en outre la mort sur pied d'un grand nombre de plantes, sans doute par action des creusements multiples de terriers sur les appareils radiculaires de la luzerne. Dans la nature une action aussi poussée n'est observée que dans des conditions de grande sécheresse et de très forte pullulation (sur tous ces points, voir le tableau 6).

Enfin on s'aperçoit que les Campagnols sont de très mauvais utilisateurs des matières azotées végétales : sur 350 000 g/ha consommés par les Campagnols de l'enclos B en quatre mois, 322 000 g/ha ont été rendus à l'écosystème par les excréments et seulement 16 000 g/ha par les cadavres, tandis que 12 000 g/ha se trouvaient stockés dans les Campagnols vivant en fin d'expérience.

La figure 9 résume les bilans de matière au cours de l'expérience dans les quatre secteurs.

SUMMARY

From June 1st to October 15, 1966 the net alfalfa production and the densities and structures of two natural populations of Common Voles have been studied in Vendée, Western France. The areas compared, all located in the same area, were : (1) an enclosed alfalfa field harboring a vole population whose density was 150 voles/ha at the beginning of the experiment, and (2) a second open alfalfa field where a vole population of the same density lived. Another field (A1-4) free of voles was used as a control area.

The increase in population density was greater in the enclosed quadrat than in the non-enclosed field, due to emigration impediment. In the enclosure the seasonal increase of sexually active males was much greater than in the control area, while sexually inactive males remained much scarcer. Similarly, the number of lactating females increased continuously in the enclosure, whereas their numbers dropped in early autumn in the control field. However the production of young voles remained smaller in the enclosure than in the control area throughout the summer. The causes of this reproductive failure are discussed.

The trophic impact of the vole population upon the alfalfa production is small in the non-enclosed field — as shown by the comparison of the standing crop biomasses with those of the vole-free enclosures. But the voles exert a strong influence on the quality of the vegetation : when present the alfalfa stems are less numerous but thicker, and the ratio leaves/stems is smaller.

The ecological efficiency of the Common vole is poor. Out of 350.000 g/ha of alfalfa eaten during 4 months within the enclosure, only 12.000 g/ha were « invested » into the vole population at the end of the experiment.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRY, J. (1950). — Deux pièges pour la capture de petits Rongeurs vivants. *Mammalia*, 14 : 174-177.
- CLARKE, J.R. (1955). — Influence of numbers on reproduction and survival in two experimental vole populations. *Proc. Roy. Soc. B*, 144 : 68-85.
- FAUCONNEAU, G. et JARRIGE, R. (1957). — Composition chimique et valeur nutritive de l'herbe. *Bull. Techn. Information*, 118 : 173-214.
- FRANK, F. (1953). — Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen (*Microtus arvalis* Pallas). *Zool. Jb. (Syst)*, 81 : 95-136.
- FRANK, F. (1954). — Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas. Teil 1 : Gehegeversuche. *Zool. Jb (Syst)*, 82 : 113-121.
- HEDIN, L. et DUVAL, E. (1967). — Intérêt de l'étude de la production primaire en écologie prairiale. In : Lamotte, M. et Bourlière, F. (1967), *Problèmes de Productivité Biologique* : 93-112.

- JOHANNINGSMEIER, A.G. (1966). — *Studies on energy and materials utilization in M. pennsylvanicus*. Ph. D. Thesis Purdue University.
- KALELA, O. (1961). — Seasonal change of habitat in the norwegian Lemming, *Lemmus lemmus* (L.). *Ann. Acad. Sc. Fenn. IV Biologica*, 55 : 72 pages.
- LOUCH, C.D. (1956). — Adrenocortical activity in relation to the density and dynamics of three confined populations of *Microtus pennsylvanicus*. *Ecology*, 37 : 701-713.
- MARSH, P. (1962). — *Food as a factor regulating the number of the California vole, Microtus californicus*. Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley. 201 p.
- MARTINET, L. (1966). — Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pallas) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, 30 : 425-430.
- MARTINET, L. (1967). — Cycle saisonnier de reproduction du Campagnol des champs *Microtus arvalis*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Bioph.*, 7 : 245-259.
- MEYLAN, A. (1965). — Répartition géographique des races chromosomiques de « *Sorex araneus* » L. en Europe. *Revue suisse de Zoologie*, 72 : 636-646.
- PENFOUND, W.T. (1964). — Effects of denudation on the productivity of grassland. *Ecology*, 45 : 838-845.
- PFITZENMEYER, C. (1963). — *La Luzerne. Culture et fertilisation*. Seda, édit. Paris.
- RERAT, A., FEVRIER, C., HENRY, Y., LOUGNON, J. (1964). — Evolution de la composition corporelle chez le Rat blanc en croissance. *Ann. Biol. anim. Bioch. Bioph.*, 4 : 35-47.
- SPITZ, F. (1963 et 1964). — Etude des densités de population de *Microtus arvalis* Pallas à Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). *Mammalia*, 27 : 497-531 et 28 : 40-75.
- SPITZ, F. (1965). — Facteurs du milieu agissant sur la multiplication de *Microtus arvalis* Pallas (résumé de communication). *Ann. Epiphyties*, 16 : 399-400
- SPITZ, F. (1967). — La productivité des Micromammifères consommateurs primaires. In : Lamotte, M. et Bourlière, F. *Problèmes de productivité biologique* : 159-181.
- SPITZ, F. (1968 a). — *Méthodes d'étude des populations de Rongeurs vivant en milieu herbacé*. Rapport établi pour le Rodent Working Group du Programme Biologique International, c/o Pr Petruszewicz, Varsovie.
- SPITZ, F. (1968 b). — *Démographie et Productivité chez Microtus arvalis Pallas en Vendée*. Thèse d'Etat, Université de Paris.
- SPITZ, F. (1968 c). — L'échantillonnage des populations de Micromammifères. In : Lamotte, M. et Bourlière, F. *Méthodes d'échantillonnage des populations animales*.
- SPITZ, F. (1969). — Bilan des recherches concernant le domaine vital et l'évaluation des populations chez *Microtus arvalis*. *La Terre et la Vie*, 1969, sous presse.
- VAN WIJNGAARDEN, A. (1960). — The population dynamics of four confined populations of the continental vole *Microtus arvalis*. Pallas. *R.I.V.O.N. Mededeling*, n° 84.