

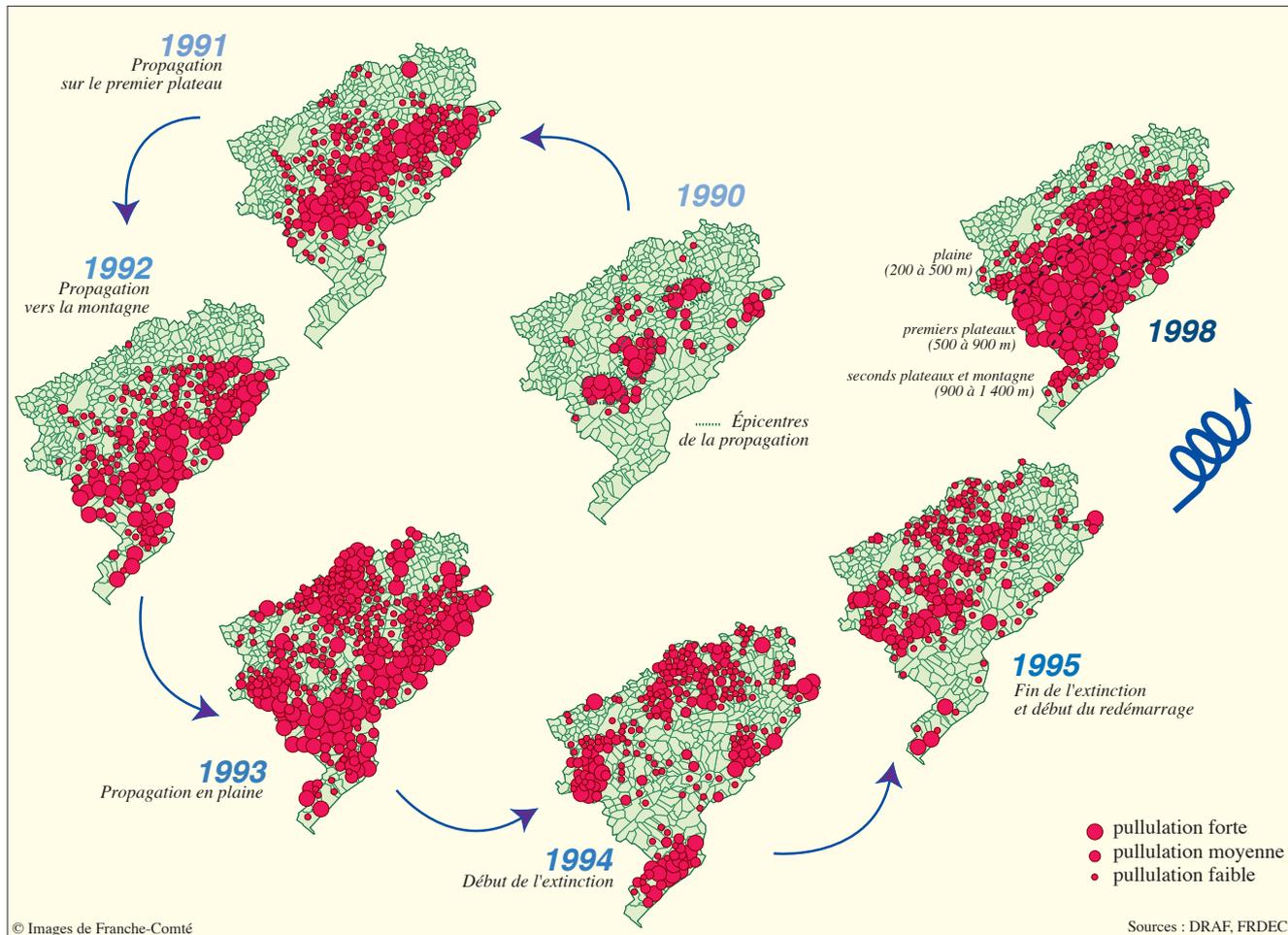
Les « vagues voyageuses » du campagnol terrestre en Franche-Comté

P. GIRAUDOUX¹, P. DELATTRE², J.-C. FOLTETE³, D. JOSSELINE³, R. DEFAUT⁴, D. TRUCHETET⁵

Dans les prairies d'altitude, les dégâts provoqués par le campagnol terrestre posent un problème économique et agricole récurrent depuis le début des années 70. Dans la lutte contre cette peste agricole, l'utilisation croissante d'un anticoagulant rodenticide, la bromadiolone, a en plus considérablement augmenté la mortalité de nombreuses espèces animales, notamment de rapaces (légalement protégés), de renards et de sangliers. Dès le début du siècle, les recherches sur les variations de populations de rongeurs ont montré que la densité de certaines espèces de petits mammifères (lemmings, campagnols, etc.) fluctue de manière plus ou moins cyclique. Ce n'est que très récemment que les notions de

composition et de structure des paysages, à diverses échelles spatiales, ont été intégrées parmi les facteurs explicatifs de cette cyclicité. L'exemple des fluctuations d'abondance du campagnol terrestre en Franche-Comté est à cet égard très illustratif de l'interaction entre le phénomène de pullulation et l'utilisation du sol. La figure 1 récapitule des variations d'abondance de l'espèce dans le Doubs, de 1989 à 1998. L'année 1989 marque la fin du cycle précédent (fig. 1). Des foyers discontinus de forte densité (épices) apparaissent sur un axe Levier – Valdahon – Pierrefontaine-les-Varans – Trévillers en 1990, marquant le début d'un cycle. Ces fortes densités se propagent sur l'ensemble de la partie haute du

Fig. 1 - Cycle de pullulation du campagnol terrestre dans le Doubs



premier plateau en 1991, puis, en 1992, envahissent l'ensemble des plateaux jurassiens. La propagation est anisotrope et n'atteint que plus tardivement les parties basses du département, en 1993 et 1994.

Enfin, en 1995, des épices sont à nouveau visibles, situés globalement aux mêmes endroits qu'en 1990, alors que les densités des zones distales continuent à diminuer. Un cycle de six ans recommence, dont les caractéristiques temporelles et spatiales sont très similaires à celles du cycle précédent.

Ce phénomène de diffusion spatiale d'une phase de haute densité d'une population de petits mammifères porte le nom de « vague voyageuse ». Son origine commence à être de mieux en mieux connue, même si le détail des processus qui la génèrent reste encore obscur.

La figure n°2 montre le lien entre la composition de l'espace à échelle communale et le risque de pullulation. On voit que celui-ci est d'autant plus élevé que la proportion de prairie permanente est élevée. En fait, l'effet « composition » est d'autant plus fort qu'il est considéré à l'échelle d'agrégats de communes. La relation entre composition du paysage et risque de pullulation n'est pas linéaire, et on constate que le risque est accru de façon très forte quand le rapport surface toujours en herbe sur surface agricole utilisée dépasse 85 %, ce qui est le cas maintenant de la plupart des communes du Haut-Doubs.

La figure n°3 montre que cette situation est le résultat d'une évolution historique amorcée dans le courant des années 70, consécutivement à la spécialisation de l'agriculture de montagne dans la filière lait.

Les caractéristiques générales de composition des zones de moyenne altitude du département sont assez semblables. Cependant, la structure paysagère des épices est significativement diffé-

Fig. 2 - Lien entre surface en herbe et pullulation

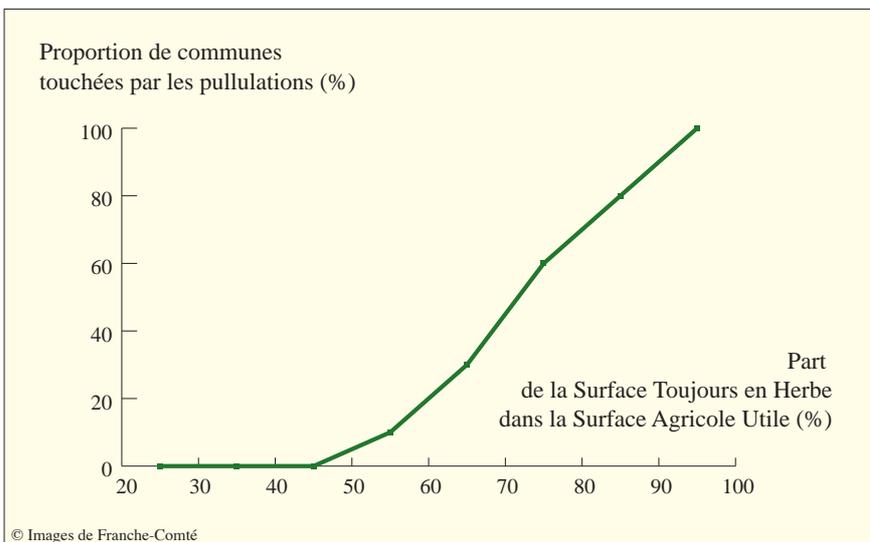
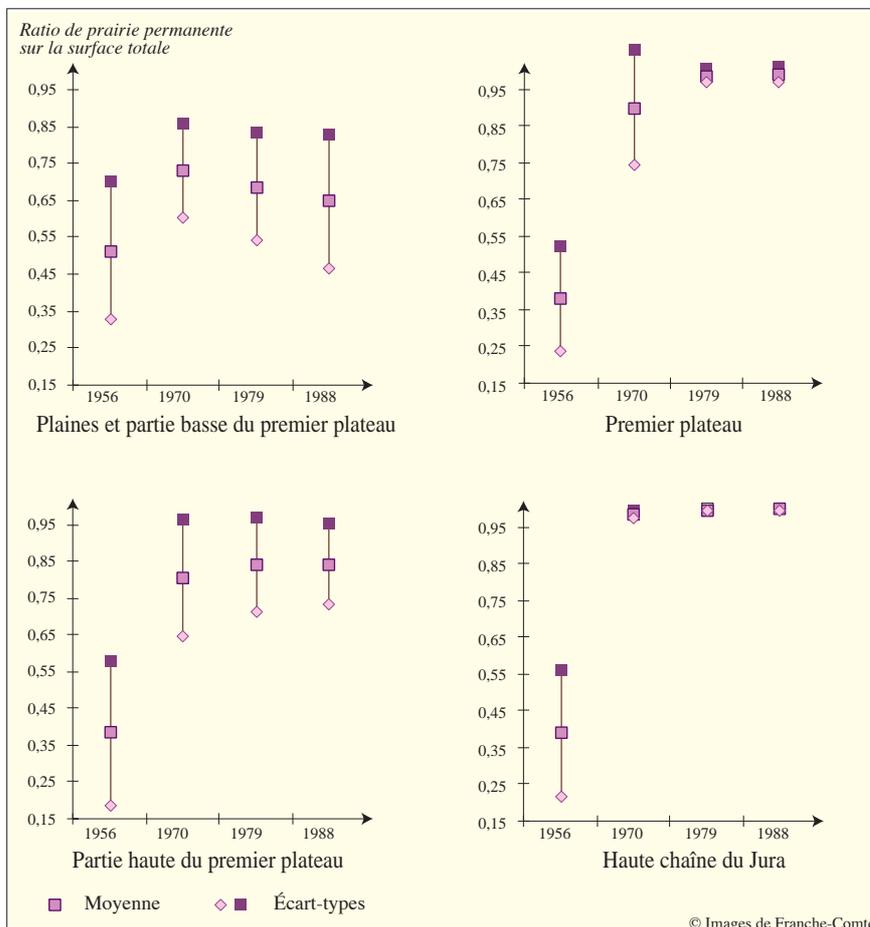
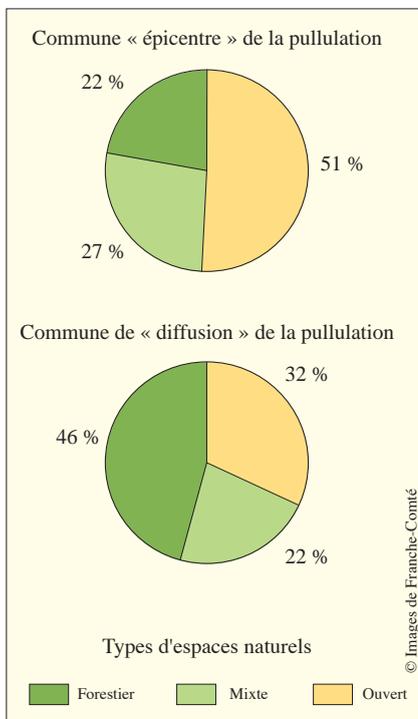


Fig. 3 - Évolution de la prairie permanente dans les communes du Doubs de 1956 à 1988



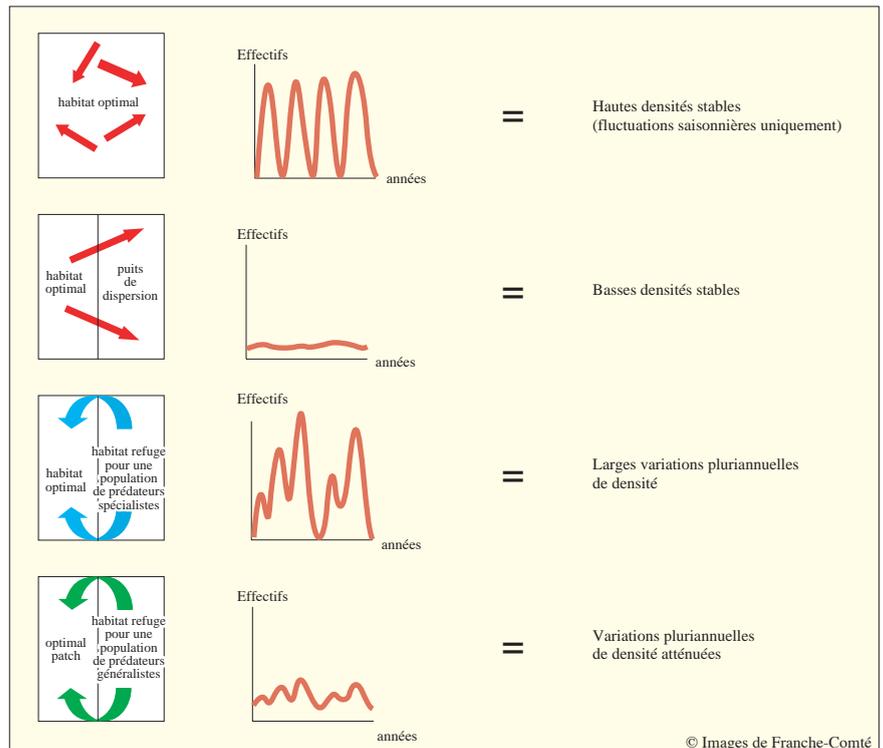
rente de celle des zones où la pullulation diffuse ultérieurement (fig. 4). Les épïcêtres sont caractérisés notamment par une plus forte proportion d'espace prairial ouvert (dépourvu de haies ou de bosquets) et une moins forte proportion d'espaces forestiers.

Fig. 4 - Différence de composition entre communes « épïcêtre » et communes de « diffusion »



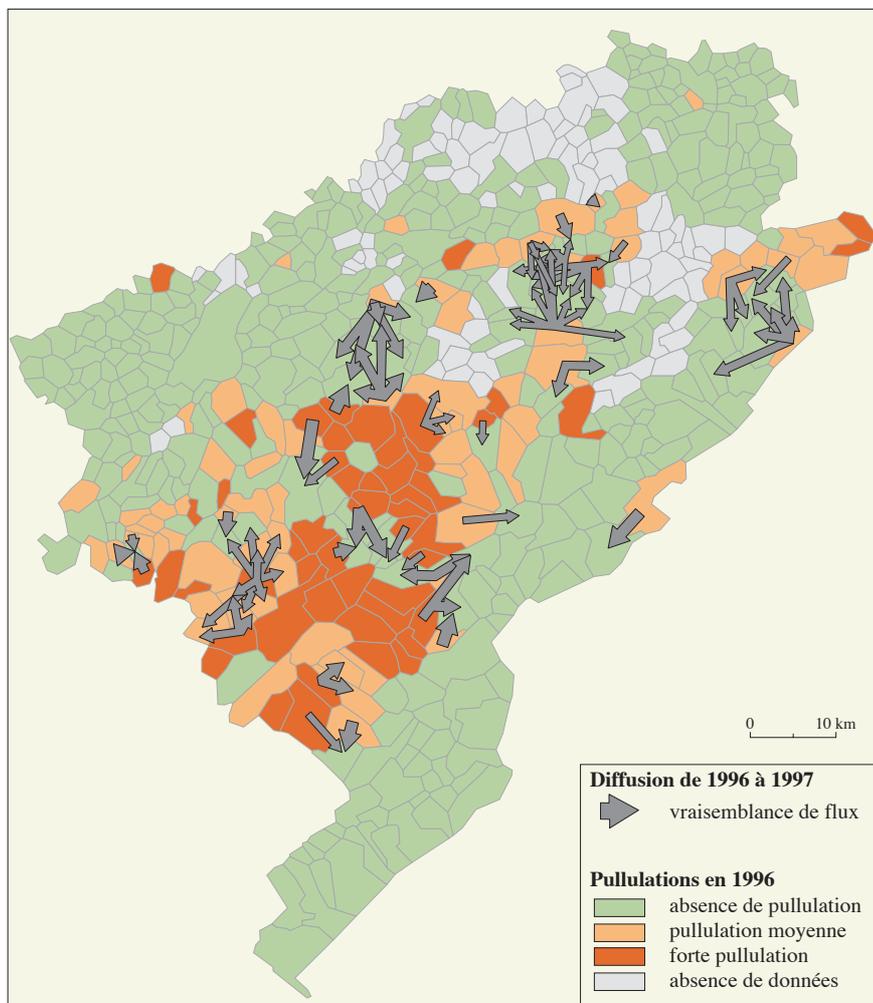
L'étude des mécanismes conduisant de la modification des structures paysagères de l'espace régional à la modification des caractéristiques démographiques du campagnol terrestre est en cours. La vitesse de diffusion de la vague de pullulation peut dépasser 20 à 30 km par an. Celle-ci excède la capacité de déplacement individuel, qui est de l'ordre de quelques centaines de mètres : on peut donc suspecter qu'à échelle régionale, c'est bien le déplacement des facteurs écologiques contrôlant la démographie de populations locales qui explique le déplacement de la vague de pullulation, et non le déplacement des individus. Quels peuvent

Fig. 5 - Continuité d'habitat et dynamique de population



Les schémas ci-dessus résument les bases du modèle ROMPA de Lidicker, et illustrent, en montrant des positions extrêmes et simplifiées, en quoi un arrangement spatial paysager pourrait interférer avec des processus écologiques comme la prédation et la dispersion individuelle. Dans le premier cas, l'espace n'est constitué que de milieux favorables au campagnol terrestre (comme certains types de prairies). L'augmentation des densités ne peut alors pas être compensée par l'émigration et cette situation conduit à une pullulation chronique (seule des variations saisonnières sont notées, dues à l'arrêt de la reproduction et à la mortalité en hiver). Dans le deuxième cas, une surface importante de milieux défavorables (ex. : labours) existe à proximité des milieux favorables (ex. : prairie). L'augmentation de densité dans l'habitat favorable est compensée par l'émigration, et les variations démographiques pluriannuelles sont de faible amplitude. Dans le troisième cas, les milieux favorables sont bordés par des milieux refuges pour un prédateur spécialiste (ex. : les haies ou les murgers et l'hermine). Ce prédateur, du fait de sa taille (toutes les galeries lui sont accessibles), de son régime alimentaire spécialisé et de sa démographie, à la particularité de pouvoir conduire les populations de campagnol terrestre à s'éteindre localement. Les prédateurs ont donc déserté la zone quand le milieu est colonisé à nouveau par quelques campagnols. La population peut alors se développer de manière exponentielle. Dans ce cas, le système est extrêmement déstabilisé avec des périodes de très forte densité et des périodes d'extinction virtuelle. Dans le quatrième cas, les milieux favorables sont bordés par des milieux refuges pour un prédateur généraliste (ex. : espaces boisés et renards). Ce type de prédateur ne peut pas amener le campagnol terrestre à extinction. Il ne peut, en effet, accéder que difficilement et très localement aux terriers. Il est cependant capable d'utiliser d'autres ressources de nourriture (fruits, autres espèces de petits mammifères, etc.) quand sa proie préférée atteint des densités trop faibles. Une population de prédateurs généralistes est donc toujours présente dans la zone quand les densités de campagnol augmentent à nouveau en prairie. L'amplitude des fluctuations pluriannuelles est donc modérée, avec des pics jamais très hauts et des phases de faibles densités jamais très basses.

Fig. 6 - Propagation intercommunale de la pullulation de campagnols



être ces facteurs ? La vague voyageuse, dans son mode de propagation, n'a rien à voir avec la météorologie... Par ailleurs, on a constaté l'effet du voisinage d'habitats forestiers dans lesquels le campagnol ne peut pas prospérer. On pense donc que les prédateurs qui y trouvent refuge et ressources complémentaires jouent un rôle déterminant dans la régulation des populations de campagnols terrestres, notamment à basse densité. Enfin, l'effet de composition peut être interprété comme dû aux interactions entre des milieux « sources » (certaines prairies productrices nettes de campagnols susceptibles de coloniser les parcelles voi-

sines) et des milieux « puits », comme les labours, les espaces forestiers, où l'espèce ne peut pas prospérer durablement. L'existence de nombreux puits, où se perdent les animaux qui arrivent, compense la tendance des milieux sources à augmenter la densité générale de la population, stabilisant ainsi les variations démographiques. En fait, l'effet de la composition et de la structure du paysage sur la régulation des populations de petits mammifères a été conceptualisée sous le nom d'hypothèse « ROMPA » par William Lidicker, professeur à l'université de Berkeley (voir encadré et fig. 5). La Franche-Comté, à cet égard, fournit un des pre-

miers exemples appuyant la réalité du modèle.

La complexité des interactions évoquées ci-dessus est cependant considérable. Une analyse encore préliminaire de la propagation intercommunale de la vague de pullulation laisse suspecter, par exemple, l'existence probable de sous-ensembles géographiques différenciés (fig. 6). Leurs liens fonctionnels mutuels sont en cours d'exploration. De plus, la synergie d'autres facteurs de régulation comme les parasites (bactéries, virus, protozoaires, vers, etc.), encore très mal connue, dépend de la densité de l'espèce et de ses prédateurs, et est vraisemblablement impliquée dans la hiérarchie de facteurs évoqués plus haut. Les réseaux de galeries creusées par les taupes pourraient également jouer un rôle facilitant important dans la colonisation des parcelles. Il n'en reste pas moins que les recherches en écologie du paysage conduites jusqu'ici donnent prise à une intervention raisonnée visant un contrôle des populations plus respectueux de l'environnement, et fournissent un cadre adéquat pour expliquer plus avant les causes biologiques du phénomène de pullulation.

Dans la réalité, le mode de variation d'abondance des populations de campagnols est la résultante de ces forces (ratio d'habitat optimal, communautés complexes de prédateurs), ainsi que d'autres qui interfèrent avec elles

Les recherches qui ont rendu possible cet article ont fait l'objet d'un soutien financier du Conseil Régional de Franche-Comté, du Ministère de l'Agriculture, du Ministère de l'Environnement ainsi que de leurs directions régionales ■

1. Laboratoire de Biologie et Écophysiologie, Institut des sciences et techniques de l'environnement, Université de Franche-Comté – INRA, 25030 Besançon Cedex, Patrick.Giraudoux@univ-fcomte.fr
2. Centre de Biologie et Gestion des Populations – INRA, CS 30016 34988 Montferrier/Lez Cedex
3. Laboratoire THÉMA, Université de Franche-Comté – CNRS, 25030 Besançon Cedex
4. Fédération Régionale de Défense contre les Ennemis des Cultures de Franche-Comté, Immeuble Orion, 25043 Besançon, Cedex
5. Direction régionale à l'agriculture et à la forêt, Immeuble Orion, 25043 Besançon, Cedex