

Les petits mammifères dans l'écosystème du bocage

Marie-Charlotte SAINT GIRONS (1).

La faune des petits mammifères du bocage n'est pas particulièrement originale, du moins dans sa composition. On y retrouve les animaux des champs ouverts aussi bien que ceux des bois environnants. Aucune espèce ne peut être considérée comme caractéristique de cet écosystème. Tous les petits rongeurs et petits insectivores sont présents. Toutefois, les espèces strictement forestières font défaut : Chats sauvages et Martres pour la moyenne faune des carnivores, Cerfs parmi les Ongulés. Le Chevreuil et sans doute aussi le Sanglier pourraient y vivre et leur absence n'est due qu'à l'action humaine, en particulier la pression de chasse.

I – PEUPLEMENT DES DIVERS HABITATS.

L'originalité de la faune des petits mammifères est ailleurs. Elle réside en particulier dans la répartition des espèces dans les divers habitats. Dans nul autre biotope on n'observe la coexistence d'espèces aussi variées. Cette richesse est due à la présence des talus plantés, prolongement de la forêt, qui multiplient les effets de lisière particulièrement favorables à la faune des petits vertébrés.

Les espèces «sylvicoles» (*Apodemus sylvaticus*, le Mulot et *Clethrionomys glareolus*, le Campagnol roussâtre) ont une répartition linéaire le long des talus plantés et fréquentent peu les champs nus. C'est ainsi que dans une parcelle cultivée en plantes sarclées (betteraves), en septembre, mois où les populations sont denses, un piégeage en grille a permis de calculer des indices de fréquence du Mulot. Ces indices, établis pour

100 Nuits-Pièges, se sont élevés à 5,77 sur le talus planté, 2,69 dans une bordure de 10 mètres et 0 au-delà (Marie-Charlotte SAINT-GIRONS, 1955). Les talus sont également fréquentés par de nombreux insectivores, en particulier la Musaraigne carrelée, *Sorex araneus*.

Inversement, les petits mammifères des champs ouverts appartenant aux genres *Microtus* et *Pitymys* ne se rencontrent qu'exceptionnellement dans les talus plantés. On ne les capture qu'à une certaine distance, en général une dizaine de mètres et plus. Il ne faudrait toutefois pas penser que les populations vivant en plein champ se trouvent isolées les unes des autres par la barrière écologique des talus. Les piégeages montrent qu'il existe des échanges d'abord par dispersion des jeunes, puis par déplacements à relativement grande distance de quelques adultes et aussi par émigration d'un champ labouré à un autre encore intact. Les insectivores sont surtout représentés par le genre *Crocodyrus* : *C. russula*, la Musaraigne musette et *C. leucodon*, la Crocodyrus leucode

II – DÉPLACEMENTS SAISONNIERS DE LA FAUNE.

Les déplacements saisonniers des populations de rongeurs d'un habitat à l'autre sont une conséquence de l'hétérogénéité du biotope et des pratiques culturales. Elles ne se produisent pas dans les zones de monoculture en dehors, bien entendu, de la dispersion des jeunes. Il convient de distinguer, de ce point de vue, trois habitats différents : les talus plantés, les champs labourés, les prés.

(1) Museum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château 91800 BRUNOY

La végétation des talus se modifie peu au cours de l'année et les populations y sont stables et sédentaires. L'épaississement de la végétation au printemps crée des refuges plus nombreux dont bénéficient toutes les espèces, y compris les prédateurs (petits carnivores, rapaces, vipères), mais le réseau des terriers est permanent. La pousse vernale dans les champs cultivés favorise également toutes les espèces, aussi bien celles des champs ouverts (Campagnols du genre *Microtus*) que celles des talus (Mulots). On assiste à une migration très nette d'une partie de la population des petits mammifères des talus en direction des champs. Les prédateurs les suivent, tout en conservant leurs refuges principaux dans les talus, tandis que les petits rongeurs sylvoles peuvent creuser leurs terriers en plein champ ou même se contenter d'un nid rudimentaire en surface. Cette situation se maintient jusqu'à la moisson. Les chaumes sont désertés par les espèces des talus après la coupe, surtout depuis qu'a été abandonnée la pratique de laisser sécher les gerbes en moyettes sur les champs. On n'y trouve plus que les Campagnols d'openfield. Des pièges placés dans un chaume récent d'avoine ont fourni un indice égal à 0,68 pour 100 Nuits-Pièges de Mulots et à 2,04 pour les Campagnols, alors que dans les céréales restées sur pied à quelques mètres, l'indice des Mulots atteignait 7,5. En bouleversant les terriers superficiels, les labours mettent à jour de nombreuses portées et favorisent au cours des heures qui suivent la prédation par les Carnassiers sédentaires (Belettes, Rapaces divers) ou venus d'ailleurs (rassemblements de Corvidés et de Laridés derrière les charrues). Tous les rongeurs souterrains doivent quitter les parcelles. Les sylvoles trouvent plus ou moins aisément refuge dans les talus quittés quelques semaines plus tôt ; au contraire, les espèces des champs ouverts les occupent rarement et se dirigent vers les parcelles voisines encore intactes qui, suivant les principes de la polyculture, ne sont pas toutes labourées en même temps.

Le cas des prairies est différent. La terre ne subit pas de labours dans les prairies permanentes ou n'est bouleversée qu'à de longs intervalles dans les prairies artificielles. La pousse vernale de l'herbe favorise, comme dans les champs, l'arrivée des espèces des talus. Elles les quittent à la fauchaison mais les espèces des champs y demeurent toute l'année et peuvent y atteindre une forte densité, leurs terriers n'y étant jamais bouleversés. Si les prairies naturelles ne sont pas fauchées mais soumises continuellement à la pâture, les espèces sylvoles n'y pénètrent pratiquement pas. Au mois de juin, période où les populations sont faibles, les indices pour 100 Nuits-Pièges ont été de 1,48 pour *Apodemus sylvaticus* et 0,55 pour *Clethrionomys glareolus* sur un talus épais, tandis que les pièges disposés dans la parcelle pâturée n'en capturaient pas.

Les déplacements à courtes distances dépendent donc non seulement du maillage des talus mais aussi des

façons culturales ; la pratique de la polyculture, en favorisant l'hétérogénéité du biotope, augmente aussi les déplacements.

III — BIOMASSE

On doit tenir compte des différences dans l'habitat pour les calculs d'évaluation de la biomasse. Les talus abritent des rongeurs à densité assez élevée (10 à 100 à l'hectare) et relativement stable, pourvus d'un domaine vital étendu. On admet en général que le domaine vital d'un Mulot est d'environ 2 000 m² tandis que celui d'un Campagnol roussâtre serait inférieur à 1 000 m². Toutefois, ces données ont été calculées dans les bois et les observations effectuées dans les talus plantés montrent que les surfaces des domaines vitaux y sont plus faibles. Les Campagnols des champs (genres *Pitymys* et surtout *Microtus*) sont au contraire caractérisés par des densités variables (allant jusqu'à 1 000 à l'hectare) pouvant montrer des pullulations plus ou moins cycliques. Leurs domaines vitaux sont de dimensions très faibles et souvent n'excèdent pas quelques dizaines de m² (Marie-Charlotte SAINT-GIRONS, 1973). On voit immédiatement les difficultés qui en résultent pour l'évaluation de la biomasse. Celle-ci peut atteindre au centre d'une luzernière des valeurs décuplées de celles des talus plantés qui la bordent.

La dynamique des populations, tout au moins de celles des rongeurs, découle des données exposées ci-dessus. Toutes les espèces ont une vie courte (un an environ) et une saison de reproduction très étendue qui peut englober toute l'année dans les bocages de l'Ouest au climat particulièrement océanique. Les femelles mettent bas plusieurs portées successives et celles nées au printemps peuvent se reproduire dès l'automne suivant. Les populations des talus sont très stables ; les pullulations de Mulots comme de Campagnols roussâtres y sont inconnues alors qu'on en a quelques exemples dans des forêts homogènes. Cette stabilité est en relation avec le grand nombre et la diversité des prédateurs sédentaires qui gîtent dans les talus et jugulent dès son apparition une augmentation de densité. Il est très difficile d'évaluer la pression de prédation de telle ou telle espèce et d'ailleurs la plupart des auteurs ont tendance à minimiser l'influence de la prédation dans la régulation des populations de proies (BLONDEL, 1967). Toutefois, il est indéniable que la présence permanente de prédateurs variés contribue fortement à limiter les fluctuations des rongeurs. L'abondance et la permanence des refuges contribuent en revanche à maintenir les densités de rongeurs à un niveau assez élevé et la biomasse des talus est importante. On peut trouver 10 à 20 couples de petits rongeurs sur 100 mètres de talus.

Les populations des parcelles cultivées sont également relativement stables. Les prédateurs terrestres éta-

blis dans les talus y chassent lorsque la végétation est haute. En outre, les bouleversements du sol apportés par les labours contribuent à limiter les densités, d'une part par effet mécanique, d'autre part en favorisant la prédation, particulièrement celle des oiseaux. Les pullulations spectaculaires de Campagnols n'ont que rarement leur siège dans les champs labourés. Au contraire, les prairies artificielles, les prés permanents qui ne sont pas trop humides, les friches laissées en pâture au bétail abritent des populations plus instables. Toutefois, les amorces de pullulations sont rapidement jugulées et ne s'étendent pas, contrairement à ce qui se passe dans des biotopes homogènes, par exemple les polders du sud de la Vendée (SPITZ, 1974).

L'étude de la dynamique des populations dans le bocage n'est donc pas aussi facile qu'en milieu homogène. La technique la plus simple, récemment mise au point, est celle de la ligne de piégeage. Un piège est placé tous les trois mètres sur une ligne de longueur au moins égale à 100 mètres et laissé en place pendant trois jours. Des études préalables par grille de piégeage avec capture, marquage et recapture ont permis d'évaluer l'importance des déplacements chez les différentes espèces et de calculer des indices donnant la densité des individus par unité de surface d'après le nombre des captures sur la ligne de pièges (SPITZ et al., 1974). Cette méthode simple donne de bons résultats comparatifs en biotopes homogènes mais ne semble pas applicable dans le bocage. D'une part, il est difficile de tendre dans un champ une ligne de pièges d'une centaine de mètres en éliminant l'action du talus (repoussoir pour les espèces des champs, attraction pour celles des bois). D'autre part, si la ligne des pièges enjambe le talus, les données sont également faussées. Il faudrait alors envisager des lignes beaucoup plus longues pour minimiser l'impact de l'hétérogénéité du bocage. De plus, les dimensions du domaine vital des rongeurs des talus sont plus faibles que celles calculées dans les bois ; les indices proposés en biotopes homogènes ne sont donc pas applicables. En dernier ressort, tout dépend de la densité des talus. S'ils sont rapprochés, la biomasse des sylvoicoles est globalement plus élevée par unité de surface, celle des espèces de champs ouverts plus faible. Étant donné les différences dans la dynamique des populations de ces deux types de rongeurs, il semble difficile de les traiter ensemble. En résumé, pour établir des modèles mathématiques, il faudrait faire intervenir, outre les facteurs classiques liés à la reproduction, d'autres facteurs tels que la longueur des talus par rapport à l'unité de surface, la proportion respective des différents types de culture et l'importance du domaine vital moyen de chaque espèce.

IV — ÉVOLUTION VERS LES CHAMPS OUVERTS

Les caractéristiques des populations de petits mammifères une fois définies, il est intéressant d'envisager

leur évolution dans le cas d'un changement du biotope allant vers la transformation du bocage en openfield. Cette étude reste à faire. On n'a pas encore, semble-t-il, étudié suffisamment attentivement la même région avant et après un remembrement. Pourtant, quelques données sont fournies par une méthode indirecte : l'analyse du régime d'un prédateur, en l'occurrence un rapace nocturne, la Chouette effraie, *Tyto alba*. On connaît le régime de l'Effraie dans les différents biotopes qu'elle fréquente. En pays de bocage, il est caractérisé par le grand nombre des insectivores qui fournissent la moitié environ de la nourriture. Le reste se répartit entre les rongeurs des bois et ceux des champs, ces derniers généralement mieux représentés puisque l'Effraie chasse en biotopes découverts. Dans les plaines de monoculture céréalière du Bassin Parisien, la proportion des insectivores diminue au bénéfice des rongeurs des champs, les Campagnols représentant alors la moitié des proies. Cette évolution s'accroît encore dans les zones de prairies permanentes (polders du sud-ouest) où *Microtus arvalis* représente à lui seul les trois-quarts du régime de l'Effraie (Marie-Charlotte SAINT-GIRONS, 1974). Une évolution comparative de l'alimentation des Effraies sur la rive sud du Léman en 1926-1927, puis en 1959-1961, a montré une évolution du régime des oiseaux pendant cette période (ZELENKA et PRICAM, 1964). Les rongeurs des champs deviennent de plus en plus nombreux (genre *Microtus* et *Arvicola*) et le pourcentage des insectivores diminue. Or, dans le même temps, cette région jadis bocagère s'est transformée. Les zones boisées ont diminué au bénéfice des cultures et surtout la surface des parcelles a augmenté indiquant par là même la suppression de nombreux talus et haies vives. C'est, à notre avis, un exemple qui illustre parfaitement l'évolution de la faune du bocage vers une faune d'openfield.

On n'en est pas encore tout à fait là dans les régions récemment remembrées de l'Ouest. Les amoncellements de souches et de troncs laissés le plus souvent sur place après les arasements de talus abritent encore une faune riche de prédateurs qui sont surtout des mammifères carnivores. Le Renard par exemple y gîte volontiers. Ils jouent plus ou moins le rôle des talus pour les petits insectivores et les rongeurs sylvoicoles. Au contraire, les rideaux brise-vent dont la nécessité se fait maintenant sentir ne seront jamais pour la faune des petits mammifères l'équivalent des talus, faute d'assurer des refuges permanents comparables à ceux des levées de terre qui constituent les talus.

CONCLUSION

Du point de vue des populations de petits mammifères, le bocage, milieu essentiellement complexe et hétérogène, abrite donc une faune en équilibre. Mais celui-ci est précaire. La suppression des talus conduit à

la disparition des prédateurs mais aussi à la raréfaction des espèces des bois à densité globale moyenne et à effectifs stables. Les espèces des champs ouverts se trouvent au contraire favorisées ; or leur densité peut atteindre le décuple de celle des sylvoicoles et leurs populations manifestent une grande instabilité. L'évolution de l'écosystème bocager complexe vers un écosystème de champs ouverts plus simple a donc pour conséquence l'appauvrissement en espèces de la faune des petits mammifères et favorise les rongeurs susceptibles de pulluler

aux dépens des espèces à populations stables. Dans un livre déjà ancien, ELTON (1942), étudiant les pullulations de Campagnols qui ont laissé des traces dans l'histoire agricole de la France, a montré qu'elles ont toujours épargné les bocages. La suppression de la totalité des talus plantés ne paraît donc pas souhaitable du point de vue agricole. Pour le zoologiste, il est difficile de la considérer autrement que comme une catastrophe irréversible.

SUMMARY

SMALL MAMMALS IN THE BOCAGE ECOSYSTEMS

Diversity is the main characteristic of the bocage. The forest-type small mammals live in man-made shelterbelts (*Apodemus sylvaticus* and especially *Clethrionomys glareolus*). The openfield species (*Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*) range about as far as ten meters from

the hedges. Some stability is related to this diversity. There is no important fluctuation in small mammal populations. On the one hand, the shelterbelts species show a small biomass and individual large home ranges ; on the other hand, openfield species can supply a larger biomass but have smaller individual home ranges. If the shelterbelts disappear, the forest-type small mammals disappear also. Then, the biomass of openfield rodents grows and jeopardizes the previous balance in populations.