**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles

**Band:** 78 (1986-1987)

**Heft:** 372

**Artikel:** Quelques aspects de la biologie d'Arvicola terrestris scherman (Shaw), (Mammali, Rodentia), révélés par les piégeages et les signes d'activité sous la neige

**Autor:** Saucy, Francis / Meylan, André

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-278919

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 05.07.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

**Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles**

N° 372 1987 Vol. 78, Fasc. 4

# Quelques aspects de la biologie d'*Arvicola terrestris scherman* (Shaw), *(Mammalia, Rodentia)*, révélés par les piégeages et les signes d'activité sous la neige

PAR

FRANCIS SAUCY[1] et ANDRÉ MEYLAN[2]

*Résumé.* – Différents aspects de la biologie hivernale de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw), ont été abordés dans ce travail.

D'une part, par capture-marquage-recapture (CMR), nous avons étudié l'évolution démographique de deux populations entre l'automne 1980 et le printemps 1981. La première, située en montagne, a été décimée et près de ¾ des animaux ont disparu durant l'hiver. Au printemps, les campagnols survivants avaient annexé les réseaux de galeries de leurs congénères disparus et avaient significativement augmenté la surface de leurs domaines vitaux. La seconde population, localisée en plaine, s'est au contraire caractérisée par une stabilité de ses effectifs. Dans ces deux localités, les animaux ont poursuivi leur croissance et leur poids a augmenté en moyenne de 26% pour les adultes et de 75% pour les subadultes.

D'autre part, nous avons recensé, décrit et analysé les signes de l'activité hivernale laissés sur le sol à la fonte des neiges par les micromammifères fouisseurs. Il s'agit essentiellement de terre évacuée, de galeries creusées dans la neige ou au niveau du sol et partiellement comblées et de trous; des nids de surface, des réserves de nourriture et des latrines ont également été observés.

Ces traces d'activité témoignent d'une modification du comportement d'*A. t. scherman* qui se déplace entre terre et neige durant l'hiver. Nous avons tenté d'attirer et de capturer ces campagnols au niveau de postes d'appâtage et de piégeage. Une technique de capture sous neige a été mise au point et appliquée durant l'hiver 1980-81, puis améliorée et testée au cours des hivers 1983-84 et 1984-85. Bien qu'à chaque tentative quelques Campagnols terrestres aient été capturés, le piégeage de ce rongeur sous la neige reste difficile et la méthode peu efficace; de même, les différents moyens d'attraction essayés se sont révélés inopérants.

*Summary. – Some aspects of the biology of Arvicola terrestris scherman (Shaw),* (Mammalia, Rodentia), *shown by capture and activity signs beneath the snow*

[1] Institut de zoologie, Université de Neuchâtel, CH-2000 Neuchâtel.

[2] Service de zoologie des vertébrés, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, CH-1260 Nyon.

Various aspects of the winter ecology of the fossorial form of the Water vole, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw), were investigated in a field situation.

The demographic changes of two populations were studied by a capture-marking-recapture system between autumn 1980 and spring 1981. In the first one, at a mountain site, about ¾ of the individuals disappeared during the winter. The survivors annexed the galleries of voles which had died and, in doing so, they significantly increased the area of their own home ranges. In the second population, situated in the lowland, the vole numbers remained stable throughout the winter. At both sites the animals continued to grow and their weight increased by an average of 26% for the adults and 75% for the subadults.

In addition, we analysed winter activity traces on the soil surface for the four species of fossorial small mammals detected in the field. These signs are mainly holes, excavated earth and galleries, sometimes filled with soil, dug in the snow or at the ground surface. Nests, food stores and latrines were also found.

These signs indicate that *A. t. scherman* modifies its behaviour in winter and frequently wanders at ground level beneath the snow. Therefore we attempted to attract and to capture voles at baited sites. A winter trapping technique was devised and applied during the winter of 1980-81. This method was then improved and tested in 1983-84 and 1984-85. Although a few voles were captured in each case, trapping of this rodent beneath the snow remains difficult; the efficiency of the method is low and various means of attracting the animals do not work.

## Introduction

Quelques travaux de pionniers mis à part (Formozov 1946, Pruitt 1957), les recherches concernant l'écologie hivernale des micromammifères ont été longtemps négligées, avant de prendre un essor considérable, en particulier suite à la mise en évidence de la poursuite de la reproduction durant l'hiver chez diverses espèces de rongeurs (Ognew 1950, Stein 1963, Frank 1954, 1962, 1964). L'intensification des investigations a démontré que ce phénomène était très répandu (Hansson 1984, Jannet 1984), que les petits mammifères adoptaient des stratégies d'hivernage particulières, en relation avec leur physiologie et leur comportement social (Hyvärinen 1984, Madison 1984, West et Dublin 1984, Wolff 1984, Wunder 1984) et qu'une bonne connaissance de leur biologie hivernale était indispensable à la compréhension de l'évolution démographique de leurs populations.

Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), dont l'aire de répartition couvre une large part du continent eurasiatique, présente des formes diverses. Dans les massifs montagneux d'Europe centrale se rencontre une forme qui, par son mode de vie souterrain, se différencie des autres sous-espèces aux mœurs aquatiques. Ce gros campagnol qu'il convient de rattacher à *A. t. scherman* (Shaw) (Meylan *et al.* 1971) colonise les milieux ouverts, essentiellement les prairies et les pâturages, mais pénètre également dans certaines cultures. Lors de ses pullulations cycliques, il occasionne de graves dégâts dans divers secteurs de l'agriculture (Meylan 1976, 1977, 1981, Habert 1975, 1981, Delley et Joseph 1985).

La forme fouisseuse du Campagnol terrestre signale sa présence par des «taupinières», rejets de terre apparaissant à la surface du sol et provenant de l'excavation de son terrier souterrain. En règle générale, les réseaux de galeries sont isolés les uns des autres, chacun d'eux étant occupé par un groupe familial (AIROLDI 1976a, 1978). Intimement liés à leur terrier, les représentants de cette sous-espèce évitent autant que possible de se déplacer à la surface du sol en l'absence d'un couvert protecteur. Cependant, les signes d'activité observés sur le sol après la fonte des neiges laissent supposer que ce rongeur modifie son comportement durant l'hiver et que, durant la mauvaise saison, il déplace une partie de son activité souterraine entre terre et neige.

Signalons que la reproduction hivernale occasionnelle d'*A. t. scherman,* suspectée lors d'une pullulation en 1969 (MEYLAN et MOREL 1970) a été confirmée au cours d'hivers ultérieurs (MEYLAN et AIROLDI 1975) et que ce phénomène joue vraisemblablement un rôle important dans la dynamique de population de l'espèce.

Afin de mieux cerner certains aspects du mode de vie du Campagnol terrestre durant l'hiver, nous avons tenté de mettre au point une technique de piégeage et d'attraction des animaux sous la neige et avons suivi l'évolution de plusieurs populations exposées à des conditions climatiques différentes. Dans le cadre d'une première étude (SAUCY 1981), nous avons étudié, durant l'hiver 1980-81, trois populations situées à des altitudes différentes. Par capture-marquage-recapture (CMR), nous avons déterminé l'occupation spatiale du terrain en automne et au printemps et avons tenté de la relier aux signes de l'activité hivernale apparaissant sur le sol lors de la fonte de la neige. Nous avons aussi essayé de piéger des rongeurs sous la neige dans ces deux localités ainsi que dans une troisième station où la densité de campagnols était plus élevée.

Par la suite, dans le cadre d'un autre travail (SAUCY, en prép.), nous avons poursuivi les piégeages sous la neige au cours des hivers 1983-84 et 1984-85 afin de perfectionner la technique de capture hivernale. Enfin, à différentes occasions, des tentatives d'attraction à l'aide d'appâts ont été expérimentées dans le but d'augmenter l'efficacité du piégeage sous neige ou dans la perspective d'une éventuelle lutte hivernale contre ce ravageur.

## STATIONS ET PÉRIODES D'ÉTUDE

### *1. Le Brassus*

La parcelle étudiée, d'une surface de 4900 m$^2$, se situe au lieu-dit «Le Carré», en amont du Brassus, commune du Chenit (VD), Vallée de Joux, à une altitude de 1050 m. En pente douce, ce terrain se trouve dans une vaste

prairie qui s'étend d'est en ouest. Elle est limitée au nord par les contreforts de la forêt du Risoux et au sud par le cours sinueux de l'Orbe. En automne 1980, la distribution des Campagnols terrestres sur ce terrain était de type lacunaire, c'est-à-dire qu'il était impossible de distinguer les terriers les uns des autres, mais que subsistaient encore des zones non occupées par les rongeurs. Le piquetage du terrain, la cartographie des taupinières ainsi que le piégeage automnal se sont déroulés du 28.10. au 14.11.1980. La neige est apparue à fin novembre, pour ne disparaître complètement que le 8.4.1981. Durant l'hiver, les repères nous ont permis de retrouver chaque point du site étudié, malgré une couche de neige gelée atteignant 150 cm. La mise en place du dispositif hivernal de capture et le piégeage lui-même se sont révélés particulièrement ardus en raison de la bise et de très basses températures. Durant un mois, soit du 10.2. au 7.3.1981, les postes de piégeage ont été régulièrement contrôlés durant la journée. Les récipients formant les puits d'accès n'ont été retirés qu'après la fonte des neiges. Du 8.4. au 11.4.1981, toutes les traces laissées sur le sol durant la période d'enneigement ont été cartographiées, alors que débutait simultanément la campagne de piégeage du printemps laquelle s'est terminée le 1.5.1981.

*2. Essertines-sur-Rolle*

La seconde parcelle, sise à 680 m d'altitude, est située à la Gingine, commune d'Essertines-sur-Rolle (VD). C'est une prairie maigre adossée à un talus exposé au nord-est, limité par deux bosquets. L'emprise d'*A. t. scherman* sur le sol était aussi de type lacunaire en automne 1980. Les investigations y ont été plus limitées. En effet, le 18.11.1980, après un premier jour de piégeage, la neige, par son apparition, a empêché la poursuite du travail et elle n'a disparu que le 10.3.1981. Le piégeage hivernal s'est déroulé du 21.1. au 9.2.1981 alors que l'épaisseur de la couche de neige variait de 40 à 60 cm. Une fois la neige fondue, nous avons procédé, du 11 au 13.3.1981, à la cartographie des traces d'activité hivernale ainsi qu'au relevé des taupinières de l'automne, qui restaient aisément discernables. Il a ensuite été procédé au piégeage de printemps du 19 au 26 mars 1981.

*3. Mont-sur-Rolle*

Localisée à quelques centaines de mètres du site précédent, la prairie de Mont-sur-Rolle (VD) bordée d'arbres fruitiers se trouve à une altitude de 710 m. La densité de campagnols était élevée sur cette parcelle en automne 1980 et le sol était occupé de manière quasi continue. Ce terrain a été utilisé pour mettre au point la technique de piégeage sous la neige, soit du 22.1. au 9.2.1981, sans que la population de Campagnols terrestres n'ait été recensée au préalable. En revanche un piégeage de printemps, effectué du 26.3. au 3.4.1981, s'est avéré nécessaire afin de permettre la comparaison des résultats du piégeage hivernal à ceux obtenus dans les deux stations précédentes.

*4. Les Cluds*

Situé à une altitude de 1200 m sur la commune de Bullet (VD), le terrain des Cluds est un plateau qui s'étend d'ouest en est sur plus d'un kilomètre et dont la largeur décroît progressivement de 350 à 100 m environ. Cette prairie de fauche, limitée de part et d'autre par des zones boisées, fait l'objet d'un projet de recherche du Service de zoologie des vertébrés de la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins à Nyon dont le but est de suivre et de contrôler les populations d'*A. t. scherman*. Dans le cadre plus particulier d'une étude des déplacements et de la dynamique de population de ce ravageur qui a débuté en 1982 (SAUCY, en prép.), les piégeages sous la neige ont été repris, la technique améliorée et appliquée durant les hivers 1983-84 et 1984-85. Dix postes de piégeage hivernal permanents ont été mis en place avant les premières chutes de neige, soit à la mi-novembre, et régulièrement contrôlés jusqu'à la disparition de la neige qui intervient vers la fin du mois d'avril ou durant la première quinzaine de mai. Les populations de campagnols ont été recensées tout au long de la belle saison par CMR, l'étude de la dynamique de population constituant l'objectif principal de ce travail. Dans la présente publication, seuls les résultats des piégeages sous neige sont présentés, confrontés aux densités relevées en automne et au printemps.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

*Piégeage par capture-marquage-recapture*

*a. Arvicola terrestris scherman*

De manière à pouvoir déterminer l'organisation spatiale des populations étudiées et mettre en évidence les modifications intervenues dans la structure sociale durant la période hivernale, nous avons utilisé la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) mise au point par AIROLDI (1976b). Cette technique permet de dresser la carte des domaines vitaux sans perturber les terriers des campagnols. Des pièges «Sherman» répartis régulièrement au niveau des galeries repérées par sondage, sont posés dans de petites fosses creusées perpendiculairement aux galeries. Une communication est ensuite établie entre le piège et la galerie.

Les captures ont été réalisées durant trois jours consécutifs en 1980 et 1981, les pièges étant immédiatement mis en activité le jour même de leur installation. Par la suite, lors des piégeages effectués aux Cluds dès 1982, les communications entre le réseau de galeries et les trappes n'ont été établies que le lendemain de l'installation du dispositif et les captures n'ont été opérées que durant deux jours. Les trappes, ouvertes le matin, ont été refermées et retournées le soir afin d'éviter toute mortalité dans les pièges; elles ont été contrôlées toutes les une à deux heures.

Chaque animal capturé pour la première fois a été doublement marqué à l'aide d'une plaque auriculaire numérotée et par amputation des phalanges. A l'occasion de cette manipulation, effectuée sous narcose à l'éther, chaque campagnol a été pesé au gramme près, son sexe et son âge ont été déterminés. Nous avons adopté les trois classes d'âge approximatif suivantes: les juvéniles, sujets pesant moins de 45 g, les subadultes entre 45 et 64 g et les adultes à partir de 65 g. Lors des recaptures survenues au cours d'une même campagne, seul le numéro des sujets a été relevé par lecture de la marque auriculaire.

*b. Autres espèces*

Comme au Brassus et à Essertines-sur-Rolle nous avions détecté la présence d'espèces de micromammifères sympatriques d'*A. t. scherman,* nous avons cherché à estimer leurs populations au printemps 1981. Il s'agissait essentiellement de Taupes (*Talpa europaea)* qui ont été piégées avec des trappes-pinces et de Campagnols des champs (*Microtus arvalis)* que nous avons capturés à l'aide de trappes «Longworth» disposées en surface à proximité des orifices des terriers et des coulées les plus marquées.

*Cartographie*

Un relevé précis de toutes les taupinières présentes lors du piégeage d'automne 1980 a été effectué dans les deux stations du Brassus et d'Essertines-sur-Rolle. Après la fonte de la neige, les traces d'activité laissées par les micromammifères sur le sol ont été soigneusement repérées et notées dans les deux stations. Nous avons établi une classification des signes d'activité les plus fréquents qui seront décrits à la fin de ce travail. Cette cartographie n'a pas été effectuée à Mont-sur-Rolle ni sur le pâturage des Cluds. Lors des piégeages par CMR, la position des trappes a été reportée sur un plan où ont aussi été indiquées les données recueillies au cours de la campagne de capture. Chaque individu visitant généralement plusieurs pièges, il est ensuite possible d'établir la carte des domaines vitaux et de déterminer les différents groupes familiaux (AIROLDI 1976b, 1978). Les limites séparant deux domaines voisins sont définies par la demi-distance entre deux trappes occupées par des animaux de groupes familiaux différents. Parfois, en particulier lorsqu'un individu n'a pas été recapturé ou qu'il ne visitait systématiquement qu'un seul piège, la limite reste incertaine. Il convient en outre de relever qu'*A. t. scherman* présente un comportement particulier qui consiste à «bourrer» de terre tout orifice mettant son terrier en communication avec la surface du sol. Si une trappe placée entre deux domaines distincts a été constamment bourrée sans capturer le moindre animal, nous avons alors fait passer la limite par l'emplacement de ce piège.

*Analyse spatiale et estimation des densités*

Bien que nos connaissances relatives au comportement souterrain de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre soient extrêmement réduites, il n'est pas abusif de considérer le domaine vital d'un groupe d'animaux visitant en commun différents pièges comme un *territoire* défendu par certains ou par l'ensemble de ses membres. En effet, lorsque les captures sont nombreuses, les limites entre domaines sont nettes; il ne subsiste alors pas d'ambiguïté quant à l'assignation d'un sujet à un terrier donné.

C'est pourquoi il nous a paru intéressant d'évaluer les modifications de dimensions des domaines vitaux survenues durant l'hiver au Brassus où nous avons échantillonné sur une surface suffisamment vaste. A cet effet, nous n'avons retenu que les domaines entièrement inclus dans la zone de piégeage et dont les limites nous étaient connues sur l'ensemble de leur périmètre. L'aire de chaque domaine a été estimée par addition de tous les carrés de 50 cm de côté (¼ de $m^2$) inscrits à l'intérieur des limites définies par CMR. Nous avons en outre calculé un indice de densité locale en divisant la surface de chaque domaine par le nombre de ses occupants.

D'autre part, en vue d'évaluer les mouvements effectués par les campagnols, nous avons calculé la distance maximale parcourue par un animal au cours du même piégeage (DMR, SPITZ 1963). Seuls les animaux capturés dans deux pièges différents au minimum ont été intégrés à l'analyse. Nous avons aussi estimé les distances séparant les centres d'activité automnale et printanière de chaque animal capturé au cours des deux campagnes de piégeage, le centre d'activité étant défini comme la moyenne arithmétique des coordonnées des différents points de capture (HAYNE 1949). Toutes les moyennes calculées sont exprimées avec leurs limites de confiance à 95%.

Nous avons estimé les densités de campagnols sur la base du nombre total d'animaux capturés, rapporté aux surfaces réellement piégées. Nous n'avons pas tenu compte de l'effet de bordure qui varie en fonction des densités, mais qui ne devrait pas excéder 25% (MEYLAN et MOREL 1970, AIROLDI 1976b). De même, nous avons renoncé à utiliser l'un ou l'autre des estimateurs de population testés par AIROLDI (1976b, 1978), car tous présentent l'inconvénient majeur de supposer une équiprobabilité de capture, condition qui n'est pas réalisée comme en atteste le fait que certains animaux bourrent systématiquement les pièges qu'ils rencontrent. De tels individus ne sont détectés que lorsque la densité est faible; aussi avons-nous ajouté un sujet à chaque fois que subsistaient encore des trappes bourrées dans un terrier et que tous les animaux recencés jusqu'alors venaient d'être capturés au cours d'un seul contrôle.

Nous avons finalement calculé l'effort de piégeage défini par AIROLDI (1978) comme le produit du nombre de trappes par leur temps d'exposition (trappes × heures).

*Piégeages sous la neige*

Les signes d'activité observés à la fonte de la neige témoignant de l'établissement de réseaux de galeries à la surface du sol durant l'hiver, nous avons cherché à capturer ces rongeurs au cours de leurs déplacements spontanés entre terre et neige. Nous inspirant des techniques décrites (PRUITT 1959, FAY 1960, DASSONVILLE 1978, LARSSON et HANSSON 1977) et profitant du matériel mis à notre disposition par nos collègues français, nous avons, durant l'hiver 1980-81, creusé des trous dans la neige jusqu'à dégager complètement le terrain. Chaque puits a été muni d'une poubelle en matière plastique de forme cônique d'une hauteur de 46 cm et d'un diamètre inférieur de 37 cm dont le fonds avait été découpé. Nous avons surélevé chaque récipient sur trois petits cubes de bois, de manière à permettre le libre passage des petits mammifères à la surface du sol (fig. 1a). Comme de grandes variations de température se sont manifestées au niveau de ces postes de piégeage, conduisant au gel du terrain, nous les avons remplis de foin. L'isolation s'est alors révélée efficace et la température du sol s'est stabilisée au voisinage de 0°C en dépit d'importantes variations de la température de l'air ambiant.

En janvier 1981, nous avons réparti les 35 récipients à notre disposition entre les deux stations de plaine et avons déplacé le dispositif au Brassus après deux semaines d'observations. Supposant que les Campagnols terrestres explorent leur espace de manière aléatoire lorsqu'ils se déplacent à la surface du sol, nous avons régulièrement espacés de 2 à 3 m les postes et les avons placés à la verticale des domaines vitaux déterminés durant la campagne de piégeage d'automne. A Mont-sur-Rolle, où aucun échantillonnage n'avait été effectué, nous avons creusé nos puits au hasard, selon une grille approximative formée de 3 lignes, distantes de quelques 10 m, et comprenant chacune 6 postes espacés de 2 à 3 m.

Une fois le dispositif installé, nous avons sondé le sol afin d'y détecter d'éventuelles galeries et avons effectué un préappâtage en disposant un quartier de pomme et un morceau de carotte dans chaque poste. Un examen régulier des appâts nous a permis de déterminer si les rongeurs visitaient nos postes de piégeage. Il faut relever à ce propos que le foin utilisé comme isolant thermique a peut-être aussi joué un rôle attractif.

Après quelques jours, des trappes «Sherman» on été placées à même le sol au fond des puits et ont été contrôlées toutes les heures durant plusieurs jours et retirées pour la nuit. Dans certains cas, la venue de l'animal a été suscitée en établissant une communication artificielle entre la surface du sol et les galeries détectées en profondeur, en particulier lorsque les appâts n'avaient pas été touchés.

En dépit d'un succès tout relatif, cette technique s'est révélée peu pratique. En effet, en raison de leur légèreté, les récipients ont souvent été emportés par le vent durant l'hiver. D'autre part, les puits creusés dans la neige, ne sont pas toujours parfaitement ajustés et il en résulte une dimi-

nution de l'isolation thermique. De plus, l'installation d'un isolant à l'intérieur du poste de piégeage s'est avérée nécessaire.

C'est pourquoi, dans le cadre des études poursuivies aux Cluds, nous avons construit 10 caissons en bois contreplaqué de 80 cm de haut pour une section carrée de 50 × 50 cm (fig. 1b) montés sur quatre pieds. Il est aisé de les arrimer solidement au sol avant l'hiver tout en ménageant un interstice de 5 cm environ destiné au libre passage des micromammifères. L'isolation est constituée d'un couvercle sous lequel est collée une plaque de polystyrène expansé (sagex) de 5 cm d'épaisseur, ainsi que d'une cloison intermédiaire, formée de 15 cm de sagex insérés entre deux planches de contreplaqué, reposant à 30 cm au-dessus du sol environ. Nous avons en outre signalé l'emplacement de chaque poste à l'aide d'une perche de 2,5 m de hauteur afin de le retrouver en toutes circonstances.

Afin d'éviter l'accumulation de la neige à l'intérieur, nous avons muni en automne 1984 nos caissons de volets amovibles en bois masquant parfaitement l'espace entre sol et caisson, ce dispositif étant retiré après qu'une couche de neige d'une épaisseur suffisante se soit définitivement installée.

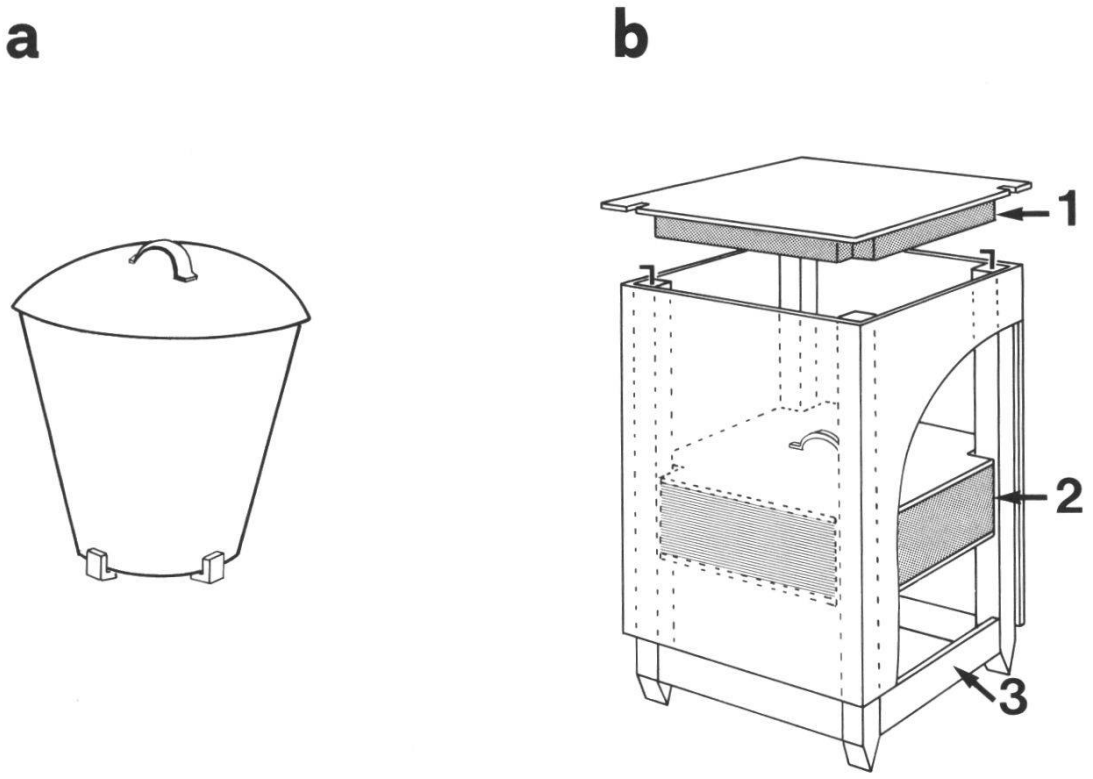


Figure 1. – Postes de piégeage de Campagnols terrestres testés durant l'hiver
a. Poubelle en plastique sans fond utilisé en 1980-81
b. Caisson en bois utilisé en 1983-84 et 1984-85
1. couvercle isolant
2. panneau d'isolation intermédiaire
3. volets amovibles.

Finalement dans l'espoir d'augmenter l'efficacité de nos postes de piégeage, nous avons tenté en 1983 de drainer les campagnols en direction de nos caissons à l'aide de demi-tuyaux en PVC de 12 cm de diamètre posés à même le sol et simulant la voûte supérieure d'une galerie. Ainsi chacun des postes a été pourvu sur ses quatre côtés d'un bras de 1 à 3 m épousant au mieux les formes et dimensions du terrier au centre duquel le caisson avait été placé.

*Appâtage sous la neige*

Durant l'hiver 1962-63, l'un de nous (A. M.) avait déjà tenté d'attirer des Campagnols terrestres en creusant des fosses régulièrement réparties dans un verger, chaque cavité, fermée par un couvercle amovible, étant pourvue de pommes et de carottes fraîches. Ces fosses n'avaient jamais été jointes par des réseaux de galeries souterraines d'*A. t. scherman*; seules certaines avaient été visitées et occupées depuis la surface par des Mulots sylvestres, *Apodemus sylvaticus.*

Compte tenu de nos premières observations sur l'activité de surface sous la neige, nous avons réalisé au cours des hivers 1982-83 et 1983-84, deux essais d'attraction des campagnols en des postes fixes. Le premier a été effectué dans deux parcelles, manifestement occupées par *A. t. scherman* aux environs de Bassins (VD), chacune étant pourvue d'un réseau de 25 abris constitués respectivement de quarts de pneus aux jantes agraffées et de tuyaux en PVC de 25 cm de long. Pour le second, en utilisant en alternance les mêmes abris, une grille de 5 × 10 postes distants de 5 m a été mise en place à Vuissens, commune de Provence (VD), dans un pâturage où la densité de population de Campagnols terrestres avait été estimée à quelque 250 ind/ha (PASCAL et MEYLAN 1986). Les postes ont été posés avant les premières chutes de neige et chacun contenait un appât commercial à base de pâte de carottes, bien consommé en captivité par ce rongeur, mais quasi inefficace, vu le toxique utilisé.

## RÉSULTATS

Les résultats que nous présentons dans le cadre de ce travail ont été recueillis de 1980 à 1985 en des lieux différents le long de l'axe de la chaîne du Jura. Il nous a paru utile de décrire l'évolution des populations de Campagnols terrestres durant la même période, afin de situer à quel stade du cycle les expériences se sont déroulées. A titre d'illustration, nous avons retenu la commune du Chenit (VD) sur le territoire de laquelle nous avons effectué une partie de nos investigations et dont l'évolution des populations de micromammifères fouisseurs nous est connue depuis 1959 (MEYLAN 1981). Ces données complétées sont présentées sur la figure 2. Les fluctuations de populations se sont déroulées selon un rythme similaire sur

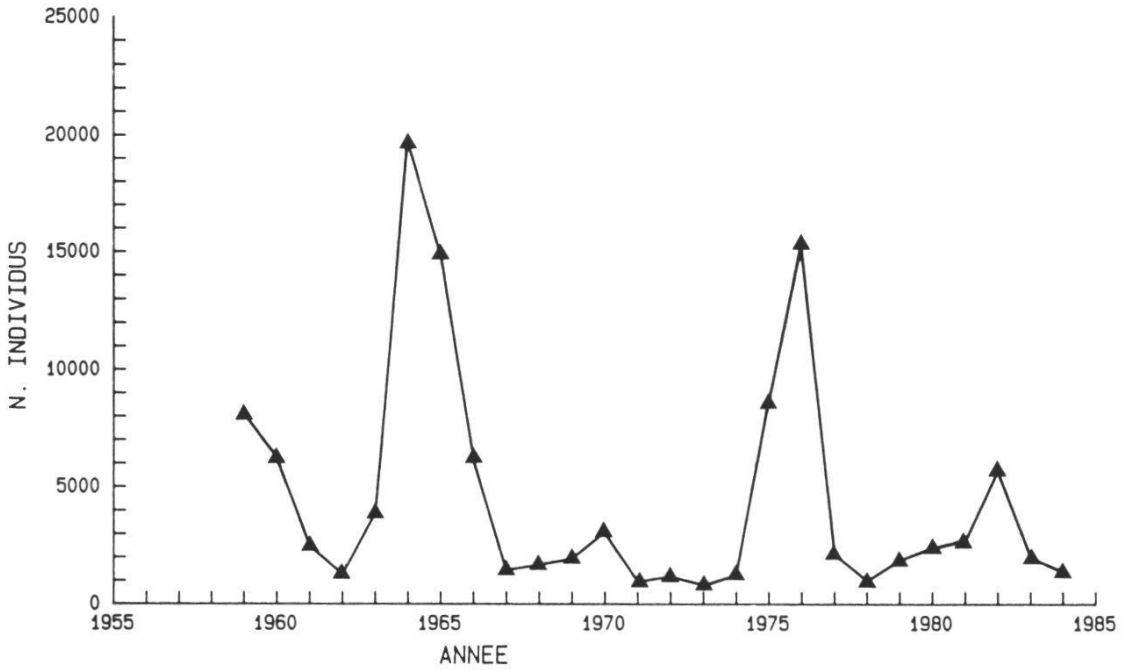


Figure 2. – Fluctuations des populations du Campagnol terrestre, données de la Commune du Chenit, de 1959 à 1984.
N. individus: nombre d'animaux pour lesquels une prime de capture a été versée par la commune.

l'ensemble des prairies et pâturages jurassiens au cours du dernier cycle (SAUCY, en prép.). Nous considérons donc que les populations étudiées se trouvaient en phase de croissance en 1980 et 1981, alors qu'aux Cluds, elles étaient déjà en déclin lorsque nous avons effectué nos piégeages hivernaux.

Seuls les résultats du Brassus, d'Essertines-sur-Rolle et de Mont-sur-Rolle seront exposés en détail. Le tableau 1 résume l'ensemble des résultats des campagnes de piégeage menées par CMR dans ces trois localités.

| *STATION* | *DATE DU PIEGEAGE* | | *N* | *R* | *T* | *A* | *E* | *D* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *LE BRASSUS* | Automne | 1980 | 101 | 2.3 | 141 | 4900 | 3671 | 206 |
| *LE BRASSUS* | Printemps | 1981 | 25 | 4.0 | 193 | 4900 | 3513 | 51 |
| *ESSERTINES S/ ROLLE* | Automne | 1980 | 18 | 0.6 | 25 | 900 | 183 | 200 |
| *ESSERTINES S/ ROLLE* | Printemps | 1981 | 18 | 2.8 | 42 | 1100 | 1016 | 164 |
| *MONT S/ ROLLE* | Printemps | 1981 | 36 | 2.2 | 47 | 750 | 119 | 480 |

Tableau 1. – Données des piégeages de Campagnols terrestres par capture-marquage-recapture (CMR) réalisés en 1980 et 1981.
N: nombre d'individus capturés.
R: taux de recapture (moyenne du nombre de recaptures par individu).
T: nombre de trappes disposées sur le terrain.
A: surface échantillonnée ($m^2$).
E: effort de piégeage (trappes × heures).
D: densité (ind./ha).

*Le Brassus*

Au cours de la campagne d'octobre 1980, 141 postes de piégeage ont été installés et ce ne sont pas moins de 101 Campagnols terrestres, soit 57 adultes, 26 subadultes et 18 juvéniles qui ont été marqués sur les 4900 $m^2$ de la parcelle du Brassus. L'effort de piégeage s'est élevé à 3671 pièges-× heures et, grâce à 238 recaptures, nous avons pu répartir les animaux en 28 domaines vitaux distincts. Cependant 25 sujets n'ont été pris qu'une seule fois et 9 d'entre eux ont posé des problèmes lorsque nous avons défini les limites de leurs domaines vitaux respectifs. Ces campagnols ont systématiquement bourré trappes et galeries, parfois sur plusieurs dizaines de centimètres après qu'une Hermine *(Mustela erminea)* fût venue chasser à l'intérieur de leur terrier.

La présence de juvéniles de moins de 20 g indique que la saison de reproduction s'est poursuivie jusqu'au début octobre mais qu'elle devait toucher à sa fin, car aucune femelle gravide n'a alors été observée. De plus, 13 des 22 domaines n'étaient occupés que par un couple ou un groupe d'adultes sans progéniture. Nous avons retrouvé le type de structure sociale décrit par AIROLDI (1976a, 1976b, 1978), soit des animaux adultes répartis en couples ou éventuellement en groupes d'un mâle et deux à trois femelles, accompagnés de leur descendance d'une, voire de deux générations.

La carte des zones de taupinières (fig. 3) et celle des domaines vitaux (fig. 4) présentent l'ensemble des résultats des relevés et piégeages d'automne. Ces deux cartes montrent une bonne concordance entre les endroits envahis de taupinières et les zones réellement occupées par les campagnols.

Relevons encore que nous avons rencontré 6 individus caractérisés par un albinisme partiel affectant soit la queue, la nuque ou la face inférieure du museau, particularités dont la fréquence d'apparition a été décrite par STODDART (1970).

La période d'enneigement s'est étalée sur quatre mois et demi environ à la Vallée de Joux. En février 1981, 25 postes de piégeage hivernal ont été installés dans les zones de forte densité automnale (fig. 4 et 5), alors que la couche de neige s'élevait à 150 cm. Les Campagnols terrestres n'ont pas manifesté la moindre activité de surface au niveau de nos puits contrôlés régulièrement jusqu'à la disparition de la neige. Dans 3 cas cependant, nous avons détecté la présence de *Microtus arvalis*, espèce qui se différencie d'*A. t. scherman* par son comportement face aux appâts. En effet, si le premier se contente de grignoter sur place, le second emporte à l'intérieur de son terrier des appâts de la taille d'une carotte ou d'un quartier de pomme. Finalement, après un mois d'efforts répétés, une femelle adulte marquée en automne dans la même zone a été capturée le 6.03.1981. Un autre individu n'a été que détecté par les bouchons de terre qu'il opposait systématiquement aux trappes destinées à le capturer. Devant les difficultés rencontrées, le piégeage sous la neige a été abandonné.

Avant de procéder au recensement printanier, nous avons cartographié et identifié les traces laissées sur le sol par les micromammifères durant la période d'enneigement. Sur la figure 5, où ces informations ont été schématisées, nous avons aussi indiqué l'emplacement des postes de piégeage hivernal. Il apparaît que ces derniers, bien que situés à la verticale des domaines vitaux les plus densément occupés en automne, ont malheureusement été disposés à l'écart de zones où les campagnols se sont signalés par leur activité hivernale, ce qui explique en grande partie l'échec du piégeage sous neige dans cette localité. Dès la disparition de la neige, nous avons constaté que d'importantes modifications s'étaient produites au sein de cette population, stigmatisées en particulier par une faible activité d'*A. t. scherman* en surface, par l'apparition de taupes, *Talpa europaea*, détectées à leurs taupinières et par l'installation de campagnols des champs dans le foin de la plupart des postes de capture hivernaux qui avaient été laissés sur le terrain.

A l'occasion du recensement printanier de la population, 193 points de capture ont été installés pour un effort de piégeage de 3513 pièges × heures. Cette campagne confirma rapidement notre première impression: la population de Campagnols terrestres avait perdu près des $^3/_4$ de ses effectifs au cours de l'hiver et sa densité avait chuté de 206 à 51 ind./ha (tableau 1). Des 24 sujets capturés, 20 étaient déjà marqués, les autres étant probablement des immigrants. Prenant en compte un animal non-capturé et assumant que le nombre des immigrés compense celui des émigrés, nous estimons le taux de disparition à 5,96 ind./ha × semaine durant l'intervalle de 26 semaines séparant les deux campagnes de piégeage par CMR. Les 24 campagnols que nous avons pris ont fait l'objet de 96 recaptures. La figure 6 indique leur répartition à l'intérieur de leurs domaines vitaux respectifs dont le nombre s'est réduit de 28 à 13. Une comparaison attentive des figures 5 et 6 montre qu'il n'y a que peu de similitude entre la distribution des signes de l'activité hivernale et celle des domaines vitaux printaniers. Ceci est confirmé par les difficultés que nous avons rencontrées pour détecter les galeries lors de l'installation des pièges. En effet, les traces laissées sur le sol durant l'hiver ne coïncident pas avec d'éventuelles galeries localisées dans la profondeur du sol au même endroit.

En revanche, la comparaison des cartes des domaines vitaux entre l'automne et le printemps (fig. 4 et 6) indique que les campagnols survivants occupent des zones approximativement identiques à celles de l'automne précédent. Cependant la taille des domaines s'est considérablement accrue, car les animaux ont annexé les galeries de leurs congénères disparus. Nous avons évalué cette augmentation et avons mesuré la surface de tous les domaines totalement inclus dans le périmètre étudié. En automne 1980, les 15 domaines satisfaisant à cette condition totalisaient 1613 m$^2$, leur surface moyenne étant de 107,5 ±59,1 m$^2$ et ils abritaient

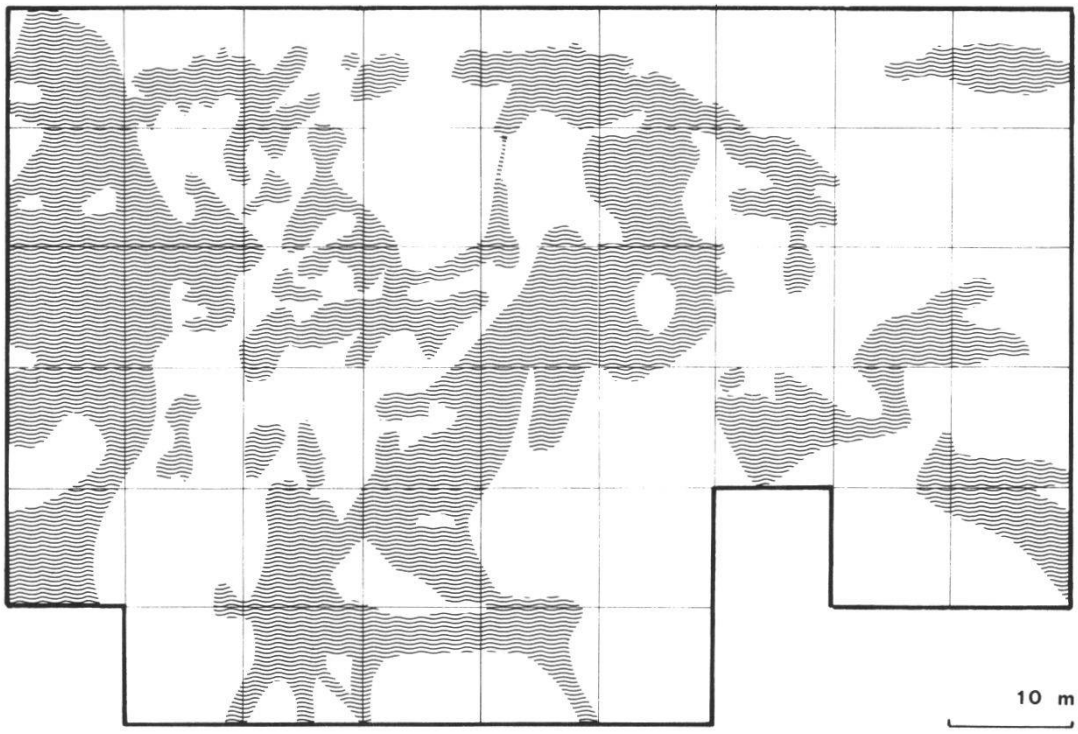


Figure 3. – Signes d'activité d'*A. t. scherman* relevés en automne 1980. Le Brassus. Lignes ondulées: zones de taupinières récentes.

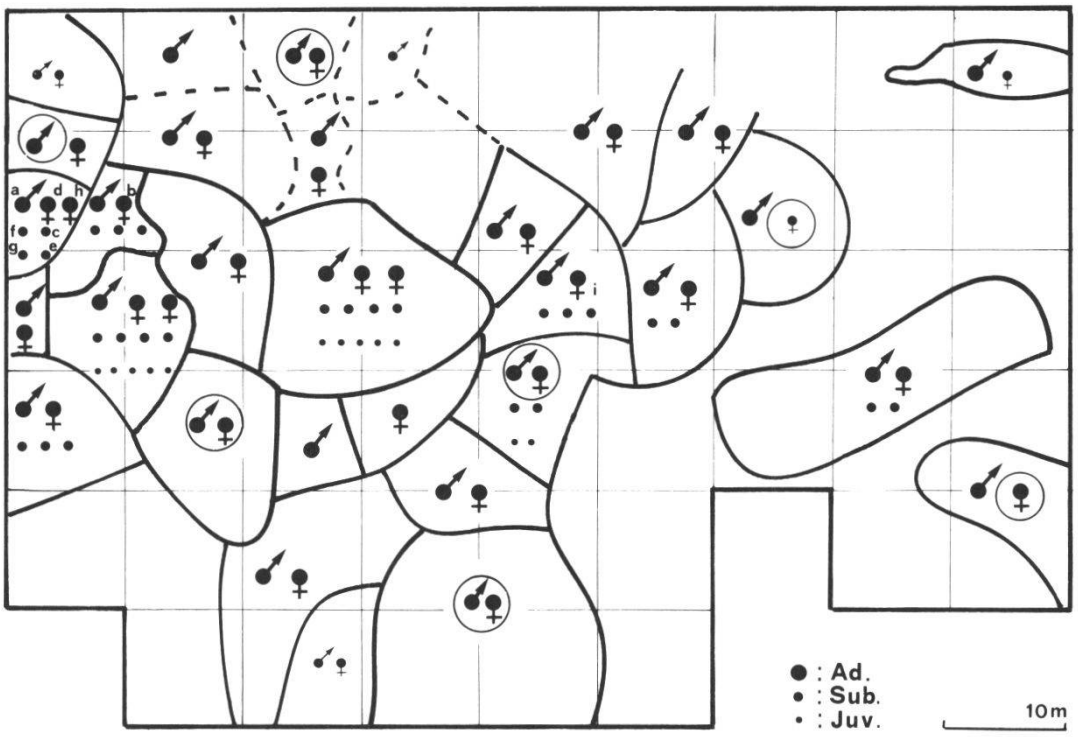


Figure 4. – Distribution d'*A. t. scherman* en automne 1980. Le Brassus. Sont encerclés les individus dont la position est restée inchangée entre l'automne et le printemps 1981; les autres survivants sont désignés par une lettre minuscule.
Ad.: adultes, Sub.: subadultes, Juv.: juvéniles.

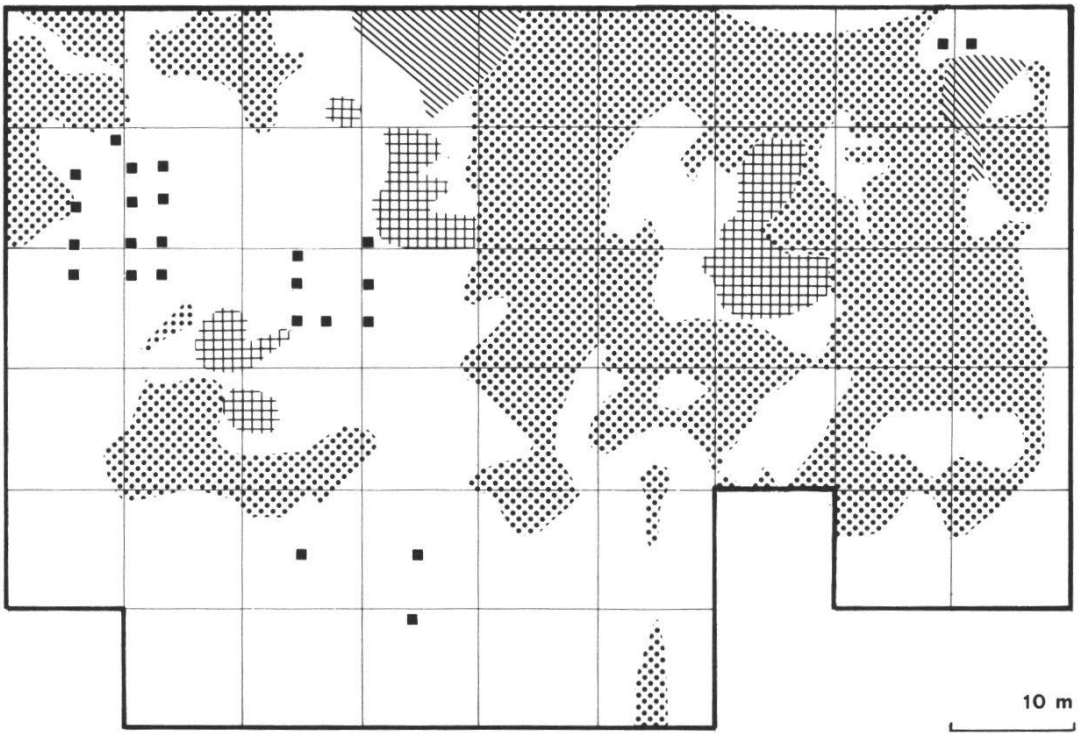


Figure 5. – Signes de l'activité hivernale des micromammifères relevés au printemps 1981. Le Brassus.
Attribués à: *A. t. scherman:* zones pointillées;
*T. europaea:* zones hachurées;
*M. arvalis:* zones quadrillées.
Carrés pleins: position des postes de piégeage hivernal.

Figure 6. – Distribution des micromammifères au printemps 1981. Le Brassus.
Cercles pleins: Campagnols terrestres marqués en automne et recapturés au printemps.
Cercles évidés: nouveaux individus.
Les lettres et les encerclements qualifiant les survivants correspondent aux signes de la fig. 4. Les zones hachurées se rapportent aux terriers occupés par *T. europaea* (?: présence certaine mais animaux non capturés), celles quadrillées, aux surfaces exploitées par *M. arvalis.*

63 individus. Au printemps suivant, les 7 surfaces retenues couvraient 1814 $m^2$ et leur surface moyenne, significativement différente de celle de l'automne ($p < 0{,}001$, t de Student), mesurait alors 259,1 ± 113,2 $m^2$. Les dimensions des domaines vitaux que nous avons observées sont nettement supérieures aux superficies données par AIROLDI (1976b) et estimées par la même méthode à respectivement 43, 56 et 70 $m^2$ en moyenne à l'occasion de trois piégeages différents. Lors d'une étude précédente, le même auteur relève cependant que la longueur des terriers varie sensiblement suivant la saison et qu'elle atteint ses valeurs maximales en automne et durant l'hiver (AIROLDI 1976a). En l'occurence, les valeurs extrêmes qu'AIROLDI a obtenues par la méthode de l'ellipse appliquée au réseau de galeries se situent dans l'ordre de grandeur des terriers printaniers du Brassus.

La surface moyenne dont chaque campagnol disposait, estimée en divisant la surface de chaque terrier par le nombre de ses occupants, est passée de 34,7 ± 5,1 $m^2$ à 118,9 ± 18,7 $m^2$ entre l'automne 1980 et le printemps suivant ($p < 0{,}001$ t de Student).

Corrélativement à l'accroissement de la surface des domaines vitaux, nous avons aussi observé une augmentation de l'amplitude des mouvements des campagnols à l'intérieur de leurs terriers. En automne 1980, la DMR des 69 campagnols pris dans plus d'un piège s'élevait en moyenne à 8,5 ± 1,1 m avec des extrêmes de 2,9 et 17,1 m, alors qu'au printemps 1981 la moyenne était de 14,7 ± 4,6 m pour des extrêmes de 3,0 et 33,5 m. La différence est statistiquement significative ($p < 0{,}001$, t de Student) et reflète l'accroissement de surface des terriers dont on sait que l'ensemble des galeries est régulièrement parcouru par les animaux (AIROLDI 1979).

Cette observation présente l'intérêt de nous fournir des informations supplémentaires relatives à l'effet de bordure. Si nous avions voulu en tenir compte pour le calcul des densités, il aurait en effet été nécessaire de considérer une bande environ deux fois plus large au printemps qu'en automne pour intégrer de manière satisfaisante l'effet de bordure dans nos estimations de densité.

Nous avons ensuite analysé l'ampleur des déplacements et les modifications affectant l'organisation sociale et l'association entre les différents survivants. Les déplacements des 20 individus, estimés par la distance séparant les centres d'activité de l'automne et du printemps, sont de faible importance, soit en moyenne 10,1 ± 2,0 m, pour des extrêmes de 3,4 et 17,2 m. Ces chiffres sont à mettre en relation avec l'étendue des domaines vitaux et les distances parcourues par les campagnols au cours de chaque piégeage. En effet, pour des déplacements de longueur similaire, il convient de distinguer les cas dans lesquels un individu a quitté un groupe social pour en rejoindre un autre, de ceux montrant une dérive du centre d'activité consécutive à une annexion de galeries ou une redéfinition des frontières de terriers contigus. Six des 20 campagnols survivants se classent dans la pre-

mière catégorie. La longueur moyenne de leurs déplacements fut de 13,6 ±2,1 m, alors que la dérive des 14 sujets restants s'est élevée à 9,2 ±2,2 m. En raison d'une répartition bimodale des distances parcourues par ces derniers animaux, il n'est pas possible de dissocier les mouvements de dérive du centre d'activité, des déplacements découlant du passage de certains individus d'un domaine vital à un autre.

Les campagnols occupant au printemps le même terrier qu'en automne sont signalés par un cercle sur les cartes des domaines vitaux (fig. 4 et 6), alors que les sujets qui se sont déplacés ont été désignés par des lettres minuscules qui les caractérisent encore sur la figure 7 où les déplacements des 20 campagnols ont été dessinés.

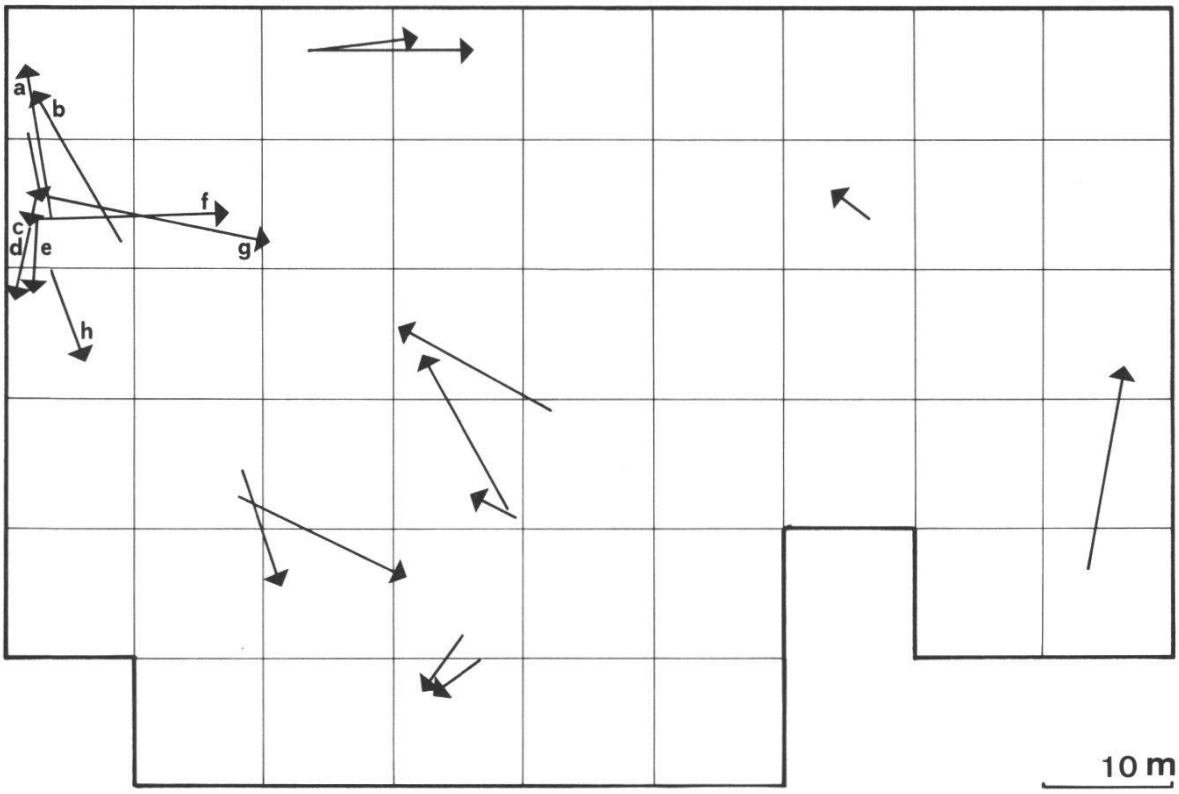


Figure 7. – Carte des déplacements effectués au cours de l'hiver par les 20 Campagnols terrestres survivants. Le Brassus, printemps 1981. Les lettres minuscules désignent les mêmes individus que sur les fig. 4 et 6.

Nous nous sommes ensuite intéressés au devenir des campagnols de chacune des trois classes d'âge déterminées en automne (fig. 8) et avons constaté qu'aucun des 18 juvéniles n'a survécu à l'hiver et que parmi les 20 campagnols recapturés au printemps, 5 étaient subadultes l'automne précédent. Les fréquences observées des nombres d'animaux recapturés ne diffèrent pas significativement de la distribution attendue pour une probabilité de survie équivalente dans chaque classe d'âge ($Chi^2 = 4{,}30$, d.l. = 2, $p > 0{,}05$). En revanche, on constate à l'examen de la figure 4 une répartition spatiale irrégulière de ces survivants en automne 1980. En effet, une probabilité de survie égale pour tous les individus aurait impliqué qu'un

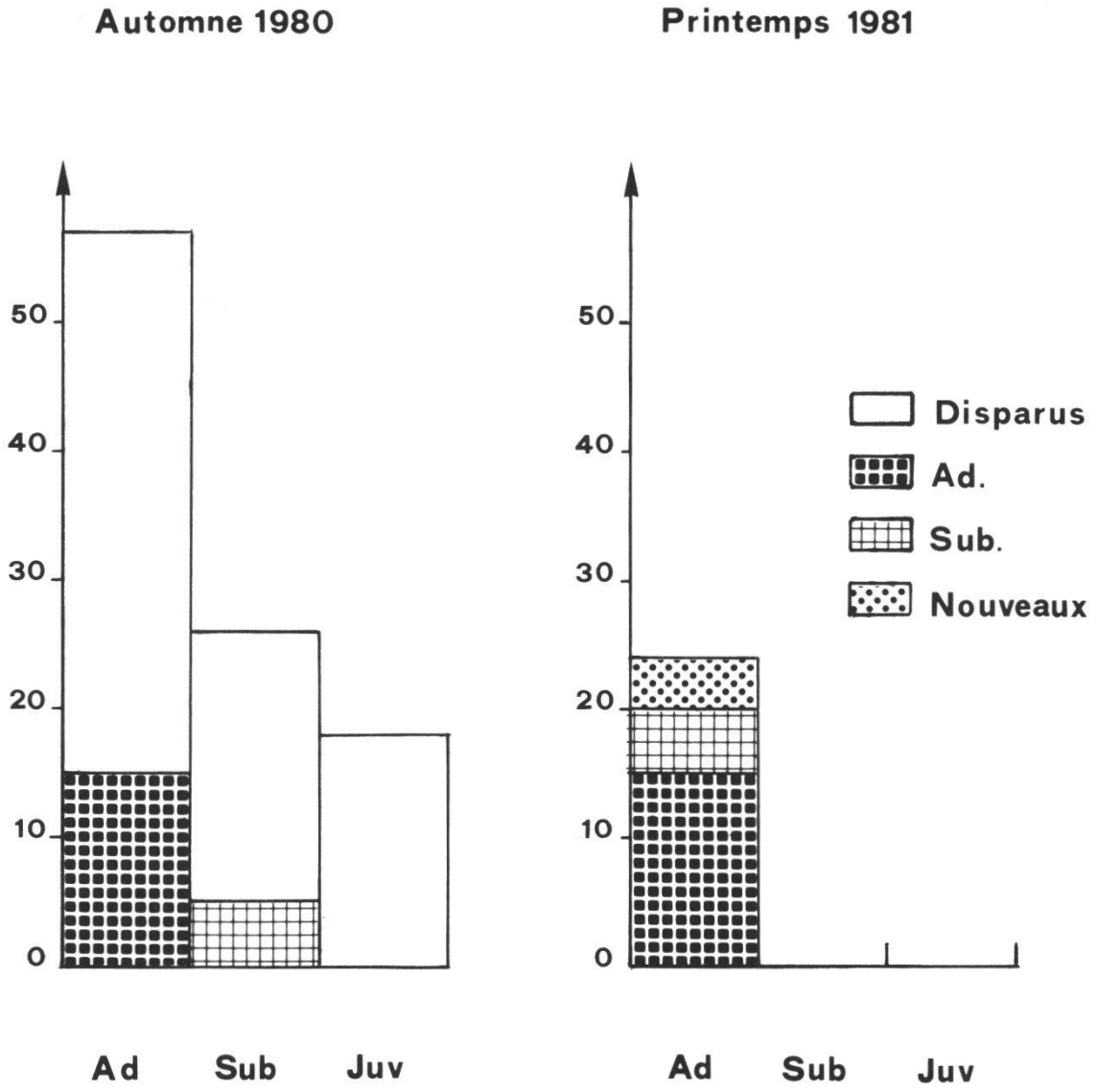


Figure 8. – Structure de la population d'*A. t. scherman* du Brassus en automne 1980 et au printemps 1981. Les quadrillages plein et évidé désignent respectivement les fractions d'adultes (ad.) et de subadultes (sub.) qui ont survécu durant l'hiver.

animal sur 5 environ surmonte les rigueurs de l'hiver et que l'on trouve par conséquent 2 survivants en moyenne dans les domaines occupés par plus de 9 campagnols et un seul au maximum dans les terriers habités par moins de 6 individus. En réalité, 5 animaux isolés seulement obéissent à ce principe, alors que 8 autres survivent en couples formés en automne déjà, que les 7 occupants d'un seul et même domaine vital sont tous présents au printemps et que 4 terriers habités par respectivement 4, 5, 12 et 12 campagnols en automne ne présentent aucun survivant. Nous avons cherché à savoir si les différents occupants de chaque terrier avaient effectivement une probabilité de survie égale suivant l'association familiale à laquelle ils appartenaient en automne 1980. Nous avons réparti les animaux en deux classes, soit les campagnols appartenant en automne à des terriers dont le nombre d'occupants variait de 1 à 3 et de 4 à 12. Nous avons ensuite calculé le nombre théorique de survivants à l'intérieur de chaque classe et avons

comparé cette distribution à celle que nous avons réellement trouvée au printemps 1981. Nous rejetons ainsi au seuil de 5% l'hypothèse nulle qui propose une répartition régulière des campagnols survivants à l'intérieur de leurs différents domaines vitaux ($Chi^2 = 5,47$, d.l. = 1, $p < 0,05$).

Les 7 sujets provenant du même terrier se sont disséminés et ont occupé les réseaux de galeries laissés vacants au voisinage de leur domaine automnal, comme le montre la carte des déplacements (fig. 7). Relevons ici l'importance des retombées d'un tel phénomène sur la composition génétique de la population qui se reconstituera par la suite dans cette zone, car de tels animaux sont fortement apparentés.

Les causes qui ont provoqué la sévère chute de population que nous avons enregistrée nous sont malheureusement mal connues. En plus de la mortalité naturelle et de l'émigration – que nous n'avons pu estimer – nous attribuons une part des disparitions aux prédateurs, essentiellement à l'Hermine, que nous avons vue chasser sur notre terrain et aux alentours à plusieurs reprises et dont nous avons observé les traces dans la neige tout au long de l'hiver. Lors du relevé du printemps 1981, nous avons aussi observé de nombreux indices de prédation, tels que touffes de poils, estomacs et crânes d'*A. t. scherman* abandonnés sur le terrain. Malheureusement, il ne nous a pas été possible de quantifier l'impact des prédateurs sur la population de Campagnols terrestres.

L'interruption de la période de reproduction s'est prolongée pour le moins jusqu'à la fin avril 1981 car nous n'avons pas observé de femelle gestante ou allaitante lors du piégeage de printemps.

A cette occasion, les populations de Taupes et de Campagnols des champs ont aussi été recensées par piégeage avec respectivement 1 et 9 captures. La colonisation de la parcelle par ces deux espèces a sans doute été facilitée par l'effondrement de la population d'*A. t. scherman.*

*Essertines-sur-Rolle*

Le bref piégeage du 18.12.1980 a permis de marquer 18 campagnols sur une surface de 900 $m^2$, indiquant une densité de 200 ind./ha, voisine de celle du Brassus (tableau 1). Si la carte des domaines vitaux n'a pu être établie à l'occasion de ce piégeage interrompu par l'apparition de la neige, nous avons cependant pu localiser les différents campagnols, qui tous étaient adultes et répartis en couples.

Lors de l'installation du dispositif de piégeage hivernal, le 21.01.1981, dans une couche de neige de 40 à 60 cm, nous avons relevé des traces d'activité au niveau de 8 des 15 postes. Le 28 janvier, nous avons trouvé des appâts rongés et une galerie de 2 à 3 cm de diamètre débouchant dans l'un des postes, où un Campagnol des champs a été capturé et marqué. Les appâts avaient disparu dans deux autres postes et dans un cas, subsistait une communication entre la surface et le réseau souterrain. Deux Campa-

gnols terrestres, mâle et femelle, marqués à cet endroit en décembre s'y sont laissé piéger et le mâle fut repris quelques jours plus tard.

Les relevés des taupinières automnales et des traces hivernales sont présentées sur la figure 9. Sur ce plan, on remarque que les signes d'activité entre terre et neige se situent souvent en périphérie ou même en dehors des zones de taupinières ce qui confirme l'observation faite au Brassus.

Le piégeage du printemps par CMR, effectué sur 1100 m$^2$, a permis de retrouver 13 des 18 Campagnols terrestres marqués avant la neige, alors que 5 individus non marqués sont apparus. En raison du faible effort de piégeage automnal et de l'extension de la surface d'échantillonnage au printemps, il est probable que ces animaux aient échappé au premier recensement. En dépit des conditions diverses dans lesquelles les estimations de densité ont été effectuées, on constate une évolution très différente entre les populations du Brassus et d'Essertines-sur-Rolle. A l'importante chute de densité observée dans la station montagnarde, correspond une faible diminution du nombre de campagnols à Essertines-sur-Rolle où la densité passe de 200 à 164 ind./ha, soit une perte d'effectifs de 18% (tableau 1). D'autre part, l'interruption de la saison de reproduction a certainement été plus brève qu'au Brassus, plusieurs femelles étant déjà gravides à fin mars 1981 lors du piégeage de printemps.

Les modifications survenues dans la structure sociale sont infimes. La stabilité et la fidélité des individus à leurs domaines vitaux de l'automne caractérisent cette population. La dérive des centres d'activité entre l'automne et le printemps fut en moyenne de 4,3 $\pm$ 1,9 m. Il est cependant possible que des remaniements spatiaux et démographiques, tels qu'isolation en couples et mortalité importante, se soient produits en automne entre la fin de la saison de reproduction et le début de nos investigations à mi-décembre. La figure 10 présente la carte des domaines vitaux printaniers d'*A. t. scherman,* sur laquelle les points de capture de 3 Campagnols des champs ont aussi été indiqués.

*Mont-sur-Rolle*

Cette prairie couverte de taupinières en automne 1980 n'a pas été recensée à cette époque, mais la forte densité présumée nous a incité à l'utiliser pour y mettre au point la technique de piégeage sous la neige dans des conditions de haute densité.

Les postes de piégeage hivernal ont été installés le 22.01.1981. Le 28 nous avons constaté la disparition des appâts et la présence de trous d'un diamètre similaire à celui des galeries d'*A. t. scherman* dans 3 postes; nous y avons capturé un mâle et une femelle dans des pièges disposés en surface. Les 3 recaptures de ces deux individus ont montré qu'ils partageaient le même domaine vital et étaient responsables tant des trous que de la disparition des appâts dans les trois postes. Le 4 février, un autre couple a éga-

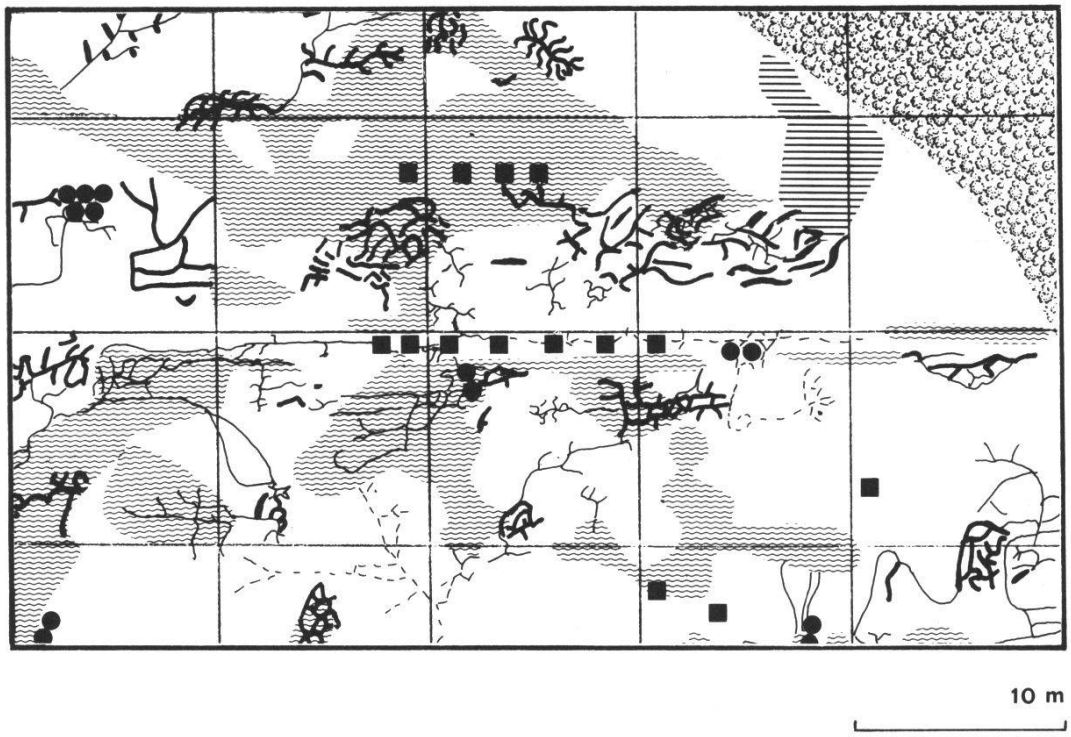


Figure 9. – Relevé des signes d'activité des micromammifères effectué au printemps 1981. Essertines-sur-Rolle.
Lignes ondulées: zones de taupinières d'*A. t. scherman* datant de l'automne 1980.
Hachures horizontales: taupinières d'automne de *T. europaea.*
Traits larges: boudins d'*A. t. scherman.*
Traits fins: coulées d'*A. t. scherman.*
Traits discontinus: coulées de *M. arvalis.*
Cerles pleins: taupinières d'*A. t. scherman.*
Carrés pleins: positions des postes de piégeage hivernal.

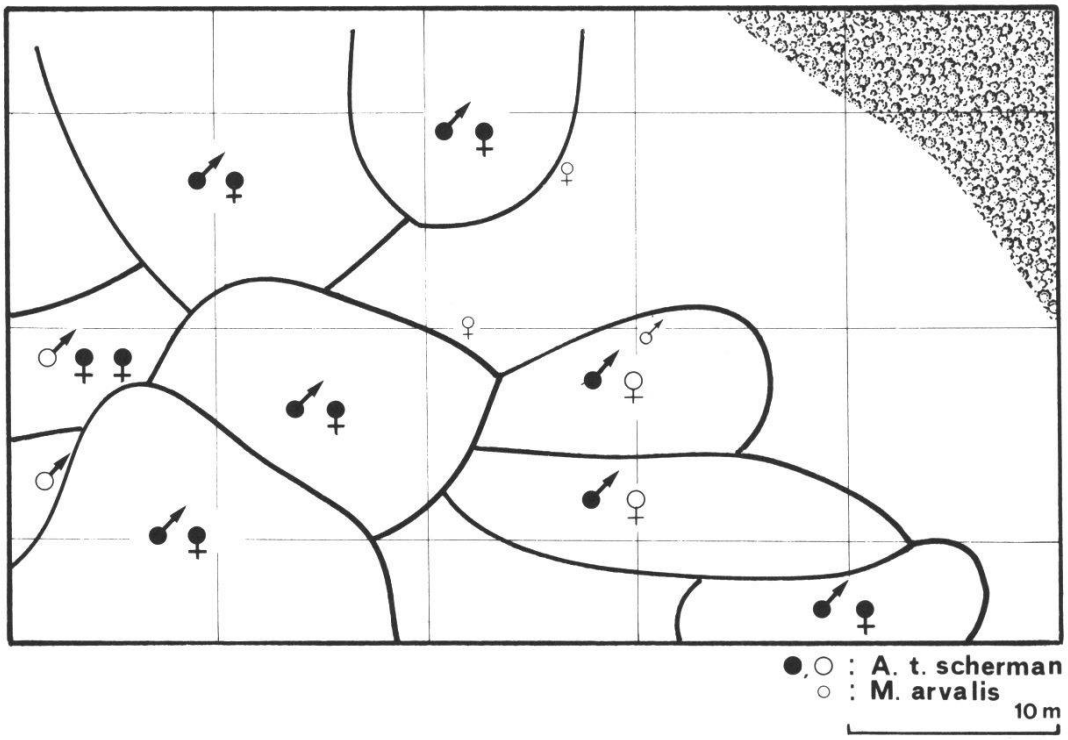


Figure 10. – Distribution des micromammifères au printemps 1981. Essertines-sur-Rolle.
Cercles pleins: animaux marqués en automne et recapturés au printemps.
Cercles évidés: nouveaux individus.

lement été marqué dans un poste dont les appâts avaient été prélevés et auquel ils accédaient par une galerie creusée dans la neige. La femelle s'y est laissée recapturer le même jour. Quatre autres Campagnols terrestres ont encore été marqués et repris en deux autres postes, après que les galeries souterraines eussent été mises artificiellement en communication avec la surface du sol.

Lors des piégeages sous neige à Mont-sur-Rolle, 8 individus, 4 mâles et 4 femelles, ont été piégés, marqués et relâchés; ils ont de plus fait l'objet de 5 recaptures. Nous avons alors décidé de procéder à un recensement printanier, afin d'être en mesure de relier les données du piégeage hivernal à la structure de la population et de pouvoir comparer les résultats des trois localités.

Le piégeage par CMR, effectué sur une surface de 750 m$^2$, englobait l'ensemble de la zone piégée durant l'hiver. 36 campagnols ont été capturés sur cette parcelle, sur laquelle la densité peut être estimée à 480 ind./ha (tableau 1). Ces animaux, répartis en 13 domaines distincts, avaient déjà commencé à se reproduire dès la fin février, car 4 juvéniles pesant 14 g et âgés d'une semaine environ ont été capturés le 2.04.1981. D'autre part, les femelles témoignaient d'une intense activité reproductrice, car 4 d'entre elles ont mis bas durant le piégeage et les autres étaient soit allaitantes, soit gestantes.

Les résultats des piégeages de l'hiver et du printemps sont présentés conjointement sur la figure 11 où les campagnols piégés sous la neige ont été désignés d'une signature particulière. On constate, compte tenu de la forte densité de population, que la structure sociale avait alors tendance à s'éloigner de la norme que constitue le couple, et qu'un terrier était occupé par 5 individus, 3 mâles et 2 femelles, alors que 3 autres domaines étaient partagés par un mâle accompagné de 2 femelles.

*Croissance hivernale*

Tous les Campagnols terrestres que nous avons capturés au printemps 1981 étaient en bonne condition physique et les individus marqués en automne 1980 ont poursuivi leur croissance durant l'hiver. Le tableau 2 présente les variations de poids observées dans les trois localités. Les campagnols capturés avant l'hiver au Brassus et à Essertines-sur-Rolle présentent une augmentation pondérale, variant de 20 à 36% pour les adultes et de 64 à 96% pour les subadultes. En revanche, les animaux capturés pour la première fois sous la neige en janvier 1981 à Mont-sur-Rolle se caractérisent au printemps par une légère diminution de 3 à 6%. Nous avons procédé à des comparaisons de moyennes intra- et inter-populations, afin de dégager les tendances générales de ces variations de poids. Nous avons exclu de nos calculs les femelles manifestement gravides, et avons analysé séparément mâles et femelles afin d'éviter d'éventuelles erreurs d'interprétation causées

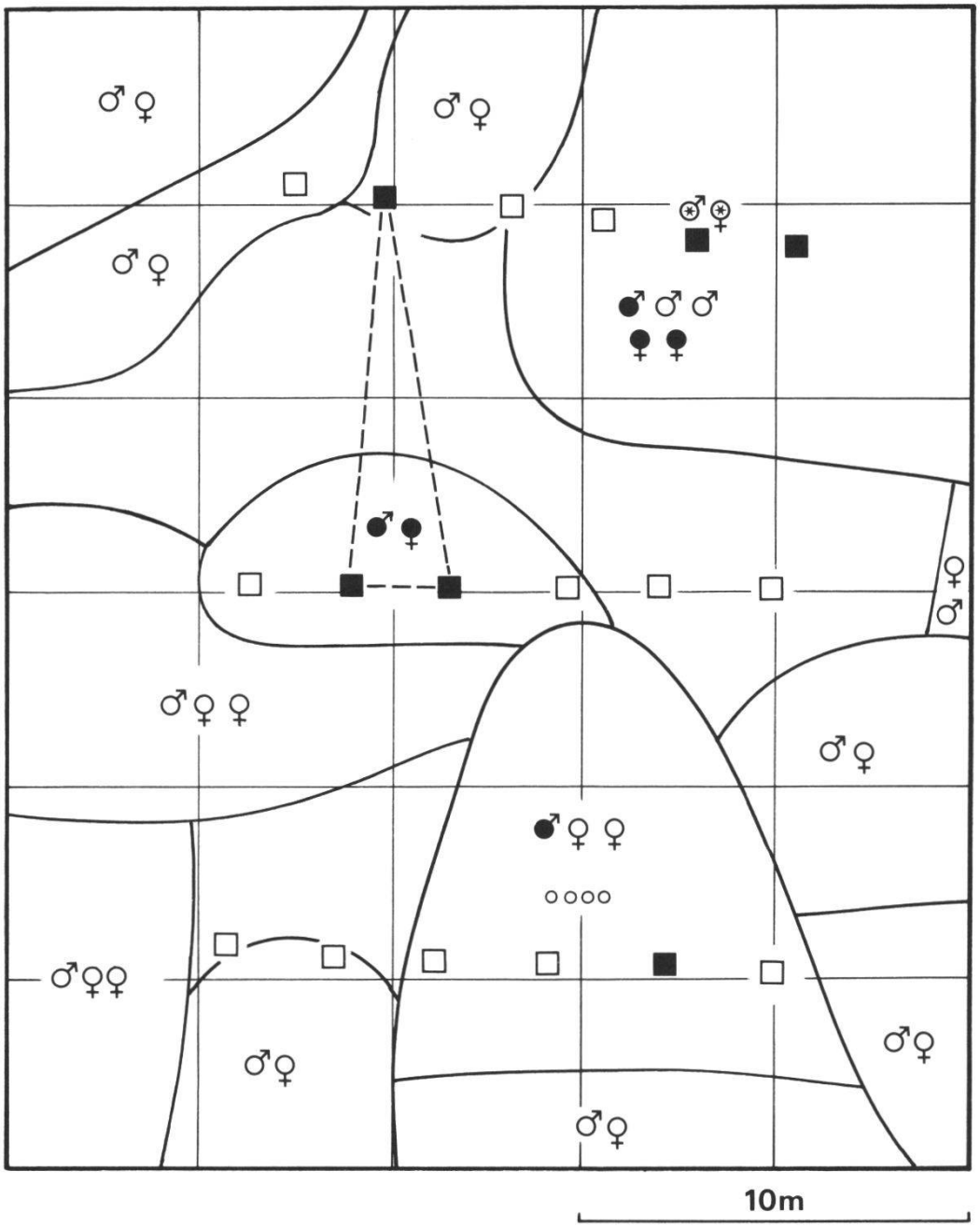


Figure 11. – Plan du dispositif de piégeage sous la neige et distribution d'*A. t. scherman* au printemps 1981. Mont-sur-Rolle.
Cercles pleins: campagnols capturés sous la neige et repris au printemps.
Cercles évidés: individus présents au printemps mais non capturés sous la neige.
Cercles avec étoile: sujets capturés sous la neige mais absents au printemps.
Carrés pleins: postes de piégeage hivernal dans lesquels des Campagnols terrestres ont été capturés.
Carrés évidés: postes de piégeage hivernal sans capture.
Les traits continus indiquent les limites des domaines vitaux d'*A. t. scherman* au printemps 1981.
Les traits discontinus relient les postes de piégeage visités par deux individus.

par des femelles dont la gestation n'aurait pas été détectée. Cependant en raison de leur faible effectif, les subadultes du Brassus ont été groupés en un seul échantillon. Le tableau 2 montre que le poids moyen des mâles est en général légèrement supérieur à celui des femelles, bien que cette diffé-

| *STATION* | *AGE* | *SEXE* | *N* | *POIDS (g) ± E.S.* | *POIDS (g) ± E.S.* | *D* | *S* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Automne 1980 | Printemps 1981 | | |
| *BRASSUS* | | | | | | | |
| | Adultes | ♂♂ | 6 | 83.5 ± 9.8 | 105.5 ± 15.4 | 22.0 | ** |
| | Adultes | ♀♀ | 8 | 81.3 ± 11.9 | 97.9 ± 12.8 | 16.6 | * |
| | Adultes | ♂♂ & ♀♀ | 14 | 82.2 ± 7.1 | 101.1 ± 8.9 | 18.9 | *** |
| | Subadultes | ♂♂ | 2 | 52.5 ± 10.8 | 102.5 ± 10.8 | 50.0 | |
| | Subadultes | ♀♀ | 3 | 53.3 ± 10.6 | 87.3 ± 28.8 | 34.0 | * |
| | Subadultes | ♂♂ & ♀♀ | 5 | 53.0 ± 5.1 | 93.4 ± 16.1 | 40.4 | *** |
| *ESSERTINES S/ ROLLE* | | | | | | | |
| | Adultes | ♂♂ | 4 | 80.5 ± 12.1 | 109.3 ± 18.7 | 28.8 | ** |
| | Adultes | ♀♀ | 6 | 78.5 ± 6.3 | 99.2 ± 11.6 | 20.7 | ** |
| | Adultes | ♂♂ & ♀♀ | 10 | 79.3 ± 4.9 | 103.2 ± 9.0 | 23.9 | *** |
| *MONT S/ ROLLE* | | | | | | | |
| | | | | Janvier 1981 | Printemps 1981 | | |
| | Adultes | ♂♂ | 3 | 108.0 ± 19.4 | 105.0 ± 42.1 | -3.0 | NS |
| | Adultes | ♀♀ | 2 | 109.0 ± 6.1 | 102.5 ± 15.2 | -6.5 | NS |
| | Adultes | ♂♂ & ♀♀ | 5 | 108.4 ± 8.7 | 104.0 ± 18.8 | -4.4 | NS |

Tableau 2. – Variation du poids en g chez *A. t. scherman* au cours de l'hiver 1980-81.
N: nombre d'individus de l'échantillon.
E.S.: erreur standard de la moyenne.
D: différence entre les deux moyennes de chaque échantillon.
S: seuil de signification:
* $p < 0.05$
** $p < 0.01$
*** $p < 0.001$
NS $p > 0.05$
Les moyennes ont été comparées par un test de t de Student pour des observations parées.

rence ne soit jamais significative au seuil de 5% (t de Student, $p > 0{,}05$). L'augmentation de poids considérable enregistrée dans les deux populations étudiées dès l'automne 1980 est statistiquement assurée ($p < 0{,}05$, t de Student pour des observations parées) dans toutes les sous-populations. La différence devient hautement significative dans les deux populations lorsque l'on regroupe les sexes ($p < 0{,}001$, t de Student pour des observations parées).

Nous avons aussi introduit dans le tableau 2 les données recueillies à Mont-sur-Rolle entre la fin janvier et la fin mars. Dans ce cas, il n'y a pas de variation de poids statistiquement détectable ($p > 0{,}05$, t de Student pour des observations parées) pour les sous-groupes, ni pour l'ensemble de la population. Le poids moyen des individus de cette population n'étant pas différent de celui relevé au printemps dans les deux autres stations ($p > 0{,}05$, t de Student), ces résultats nous incitent à penser que les trois populations ont évolué de manière similaire et que les augmentations de poids que nous avons enregistrées sur les parcelles du Brassus et d'Essertines-sur-Rolle (proche de Mont-sur-Rolle) se sont produites au début de la période hivernale.

La poursuite de croissance des cinq subadultes que nous avons observée au Brassus constitue un phénomène remarquable que MOREL (1981) avait déjà observé en captivité. En effet, chez plusieurs espèces d'Arvicolidés, il est fréquent que les subadultes diffèrent la poursuite de leur croissance de l'automne au printemps suivant (ZEJDA 1971).

*Les Cluds*

L'étude menée aux Cluds depuis l'automne 1982, point culminant de la dernière pullulation enregistrée sur la chaîne jurassienne (voir fig. 1), vise à décrire le mode de dispersion et la dynamique de population du Campagnol terrestre en prairie naturelle. Bien que seuls les résultats des deux campagnes de piégeage conduites durant les hivers 1983-84 et 1984-85 soient intégrées au présent travail, nous tenons à situer brièvement l'évolution des populations avant et après chacune des deux opérations de capture sous la neige.

Au cours de la saison de reproduction 1983, la densité s'est maintenue relativement élevée et la population a conservé des effectifs d'automne similaires à ceux de 1982, soit 150 ind./ha environ sur l'ensemble de la zone d'étude. Durant cette période, nous avons limité nos investigations au piégeage mensuel par CMR d'un quadrat de 40 m de côté, complété par trois campagnes annuelles de piégeage sur un transect de 20 m de large et 230 m de long, perpendiculaire à l'axe de la prairie. Le déclin ne s'est manifesté de manière sensible qu'au printemps 1984 pour se poursuivre jusqu'en automne 1985. Nous avons alors enregistré les effectifs les plus faibles depuis le début de la période d'investigations; il était devenu extrêmement difficile de détecter la présence des quelques rares Campagnols terrestres subsistant sur le terrain. Nous avons alors étendu nos piégeages à l'ensemble de la prairie.

*– Hiver 1983-84*

Les dix caissons de piégeage hivernal, ainsi que les demi-tuyaux destinés à attirer les animaux ont été installés le 10.11.1983 sur le quadrat de 40 m de côté. Avant les premières chutes de neige, ils ont été disposés sur les emplacements de terriers dont les habitants avaient été marqués par CMR.

Le dispositif fut régulièrement contrôlé toutes les une ou deux semaines jusqu'à la fonte de la neige, soit au début mai 1984. Il a cependant fallu patienter jusqu'au 2 février pour obtenir une couche de neige suffisante permettant une isolation thermique convenable de nos postes de piégeage. En dépit d'un gel partiel du sol, nous avons noté, le 30.11.1983, quelques rejets de terre à l'intérieur de trois de nos caissons, ainsi que la disparition des appâts dans l'un d'entre eux. Des traces fraîches d'Hermines autour des postes, montraient que tous les sites avaient été visités par ces prédateurs.

A la suite d'importantes précipitations, l'épaisseur de la couche de neige a progressivement augmenté au cours du mois de février 1984, passant de 50 à 180 cm. Nous avons alors tenté de capturer des campagnols en mettant artificiellement en communication avec la surface du sol les galeries détectées en profondeur. Toutes ont été bourrées par les animaux, sans que la moindre capture soit possible.

Deux thermomètres, enregistrant les extrema de température ont été placés au fond de deux postes et nous ont permis d'apprécier l'efficacité du système d'isolation. La température s'est maintenue constante à 0°C du 3.02.84 au 12.04.84, alors que la température ambiante mesurée sur le site oscillait entre −19°C et +11°C pour des moyennes journalières régulièrement inférieures à 0°C.

La figure 12 présente le plan du dispositif de piégeage hivernal superposé à la carte des domaines vitaux dressée à fin octobre 1983. Nous avons constaté après la fonte de la neige de nombreuses traces d'activité à l'intérieur des demi-tuyaux dont l'emplacement apparaît sur la même figure. Le Campagnol des champs occupait alors 9 des 10 postes de piégeage et cette espèce avait aménagé des galeries de terre et des coulées dans la plupart des tuyaux, ainsi qu'un nid dans l'un des postes. D'autre part, 12 m de tuyaux avaient été totalement comblés de terre, activité que nous attribuons à *A. t. scherman.* Comme cette technique d'attraction s'est révélée inopérante, nous y avons renoncé par la suite.

Les campagnols qui ont survécu à l'hiver sont représentés par un signe plein sur la figure 12. On constate que seuls 6 des 23 campagnols présents en automne ont été repris au printemps et qu'une mortalité similaire à celle observée précédemment au Brassus a affecté cette population, touchant près des ¾ de l'effectif. Cette chute de population, comme le peu d'activité de surface relevé au printemps (cf. fig. 12), expliquent probablement l'échec des piégeages hivernaux.

*– Hiver 1984-85*

L'extinction de la population de Campagnols terrestres dans le quadrat et ses alentours nous a conduit à installer nos caissons de manière extensive pour la seconde campagne de piégeage hivernal. Durant la première semaine de novembre 1984, les dix postes, munis de leurs volets amovibles, ont été disposés au niveau des galeries fréquentées de 7 terriers disséminés, dont les occupants, soit au total 11 individus, avaient été préalablement marqués.

Le dispositif a été contrôlé pour la première fois le 22.11.84, alors que la couche de neige atteignait 15 cm. Des rejets de terre ont été notés dans 8 des 10 caissons dont deux étaient remplis de terre jusqu'au panneau d'isolation intermédiaire. En l'absence de couverture neigeuse durant le

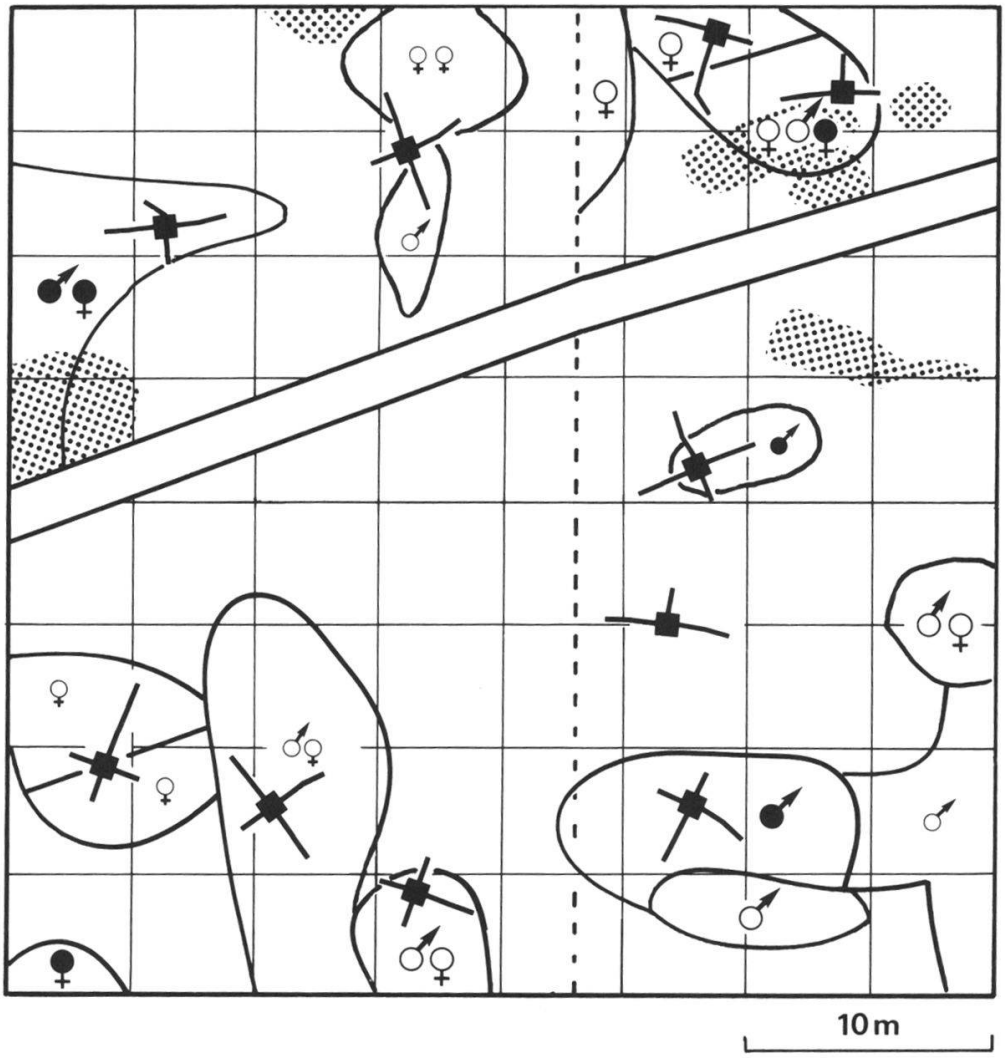


Figure 12. – Distribution d'*A. t. scherman* en automne 1983 et plan du dispositif de piégeage hivernal. Les Cluds.
Cercles pleins: sujets présents en automne 1983 et au printemps 1984.
Cercles évidés: individus ayant disparu au cours de l'hiver.
Grands et petits cercles désignent respectivement les adultes et les subadultes.
Carrés et traits épais indiquent la position des postes de piégeage et des tuyaux destinés à capturer et attirer les campagnols sous la neige.
Les surfaces pointillées correspondent aux zones où des signes d'activité hivernale ont été relevés au printemps 1984.

mois de décembre 1984, le sol de la prairie a gelé, excepté à l'intérieur de nos postes, où les campagnols ont évacué la terre qu'ils ne pouvaient rejeter ailleurs. Dans deux cas, ils ont maintenu une communication entre la surface et leur réseau souterrain. Quatre sujets ont été capturés les 13 et 14.12.1984 dans quatre postes différents. Un contrôle effectué le 23.12.84 a montré que l'activité s'était poursuivie et que les communications avaient été maintenues dans deux postes.

Cependant, la terre a gelé aussi dans les caissons durant le mois de janvier 1985, marqué par l'absence de neige et des températures constamment inférieures à −20°C durant deux semaines. Nous avons alors renoncé aux piégeages jusqu'en mars. La couche de neige atteignait alors 50 cm et le sol s'est progressivement dégelé. Nous avons cherché les galeries présentes également aux alentours des postes et avons tenté de piéger des campagnols après avoir creusé de petites fosses dans la neige pour y installer les trappes. Nous avons alors constaté que l'Hermine visitait régulièrement et systématiquement tous nos postes. Nous n'avons plus détecté la présence d'un seul campagnol vivant lors des piégeages entrepris du 7 au 23.03.1985, ni au cours du piégeage par CMR effectué à la fin du mois d'avril. A l'examen des traces laissées après la fonte de la neige, nous avons acquis la conviction que tous les campagnols avaient été prélevés par l'Hermine, car nous avons observé aux alentours de 8 des 10 caissons un ou plusieurs trous, régulièrement accompagnés de crottes de ce petit mustélidé, ne laissant subsister aucun doute quant au sort réservé aux rongeurs.

*Appâtage sous la neige*

Lors du premier essai réalisé sur deux parcelles à Bassins, les postes d'appâtage n'ont été mis en place qu'à fin janvier 1983, pour être enlevés respectivement les 30.3 et 20.4.83. Durant cet hiver, les chutes de neige ont été faibles et il n'y en a jamais eu une couche suffisante pour que l'activité des Campagnols terrestres se déplace en surface de manière à y laisser des traces. Dans l'une des parcelles, tous les appâts avaient disparus, manifestement emportés par une autre espèce qu'il n'a jamais été possible d'identifier. Dans la seconde, 7 des 25 postes avaient été visités par les rongeurs, mais de la terre n'avait été apportée que dans un seul. En l'absence de tout signe d'activité sur le sol, il ne peut être précisé si les postes ont été visités sous la neige ou en l'absence de celle-ci, les tuyaux ou segments de pneu faisant alors office de couvert.

A Vuissens, la grille de 50 postes a été disposée le 10.11.83, puis contrôlée 12 jours plus tard, un seul appât ayant été rongé. A la suite de l'hiver, marqué par une couche de neige de plus d'un mètre, une première visite a été effectuée le 5.5.84, le relevé systématique ayant été réalisé le 20 du même mois. Les signes de l'activité hivernale étaient abondants sur toute la surface et ne faisaient défaut qu'au niveau d'un seul poste. De plus, la présence de taupinières fraîches témoignait de la survie d'une partie de la population de Campagnols terrestres. Cependant, seuls 16 postes étaient touchés par l'activité des rongeurs; l'appât n'avait été consommé que dans 7 d'entre eux, alors que 14 étaient plus ou moins bourrés de terre. La lecture des traces en surface laissait nettement apparaître que les postes visités ne devaient l'avoir été que par hasard et que ceux remplis de terre sans consommation de l'appât avaient peut-être été bourrés sans réelle visite.

*Description des signes de l'activité hivernale*

Les terriers de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre sont constamment remodelés pour permettre aux rongeurs de gagner de nouvelles sources de nourriture mais ils subissent aussi des modifications en relation avec les changements intervenant dans la densité des populations. Durant la belle saison, l'activité de creusement ne se manifeste que par le rejet en surface de la terre excavée sous forme de «taupinières». Suivant la nature du terrain, des galeries abandonnées ou des interstices du sol permettent le tassement de la terre évacuée et aucun signe extérieur n'indique la présence des animaux ou les modifications des réseaux de galeries. Lorsqu'une couche protectrice de neige recouvre le sol, les rongeurs se déplacent plus volontiers en surface comme en témoignent les traces de l'activité hivernale que l'on observe au printemps. Cependant, nos résultats de piégeage hivernal nous conduisent à considérer que cette espèce reste prioritairement inféodée à son réseau de galeries souterraines, quelles que soient les conditions. Ainsi, il n'y a pas de discontinuité entre l'activité de fouissement dans la profondeur du sol durant la belle saison et le forage de galeries entre terre et neige au cours de l'hiver.

La lecture et l'interprétation des signes de l'activité hivernale ne sont pas évidentes. D'une part, ces traces reflètent une longue période d'activité et elles ont souvent été déformées par la fonte des neiges, le ruissellement, la pluie, la chaleur ou le gel. D'autre part, dans les prairies des zones étudiées, la Taupe, le Campagnol des champs et beaucoup plus rarement le Campagnol souterrain, *Pitymys subterraneus,* vivent également entre terre et neige et ces espèces laissent des traces qui peuvent être confondues avec celles du Campagnol terrestre.

Aussi, est-ce en tenant compte de ces constants remaniements des terriers d'*A. t. scherman* comme de la présence d'autres micromammifères que nous pouvons tenter de décrire et d'interpréter les signes observés à la fonte des neiges. Nous sommes cependant conscients que la liste n'est pas exhaustive et surtout que les critères permettant de faire la distinction entre espèces ne sont pas absolus. Compte tenu des dimensions similaires des animaux et de l'occupation occasionnellement simultanée mais le plus souvent successive de mêmes réseaux de galeries, les traces laissées par la Taupe et le Campagnol terrestre ne sont pas toujours évidentes à reconnaître.

Les *taupinières* reflètent le fouissement dans la profondeur du sol tant d'*A. t. scherman* que de *T. europaea,* activité qui se poursuit en présence de neige. Cependant, elle semble moins fréquente lorsque la couche est épaisse car ce type de rejet est relativement rare. La terre évacuée peut prendre alors des formes inattendues sous l'effet conjoint de la force de poussée exercée par l'animal et de la pression due au poids de la neige. Ces masses de terre comprimée renferment parfois des réserves de nourriture ou des

nids et elles recouvrent des galeries conduisant dans la profondeur du sol. Dans ces cas, les captures effectuées au voisinage immédiat, comme la présence de fragments de végétaux, confirment que le Campagnol terrestre en est responsable.

Les réseaux de galeries sont établis principalement à la surface du sol mais des tunnels sont aussi creusés dans la couche de neige. Ces *galeries dans la neige* apparaissent au fur et à mesure de sa fonte; elles sont sinueuses, généralement sans bifurcation, et elles communiquent souvent avec le réseau souterrain. Celles larges de 5 à 8 cm peuvent avoir été creusées aussi bien par le Campagnol terrestre que par la Taupe, voire par l'Hermine, sans qu'une distinction soit possible. Les galeries des Campagnols des champs sont plus réduites, d'un diamètre de 2 à 3 cm.

Au printemps, le réseau de galeries superficielles se présente sous forme de *coulées* sinueuses et bifurquées qui prolongent en surface le terrier. Ce sont en fait des galeries dont la voûte a été creusée dans la neige et dont ne subsiste plus que la partie inférieure aménagée dans la terre. Elles communiquent en général avec le réseau souterrain, quoique les orifices de ce dernier soient rapidement obturés par des bouchons de terre à la disparition de la neige. Les coulées typiques d'*A. t. scherman* (fig. 13) se reconnaissent tant par leur disposition que par leurs dimensions et elles sont toujours exemptes de végétation. Celles de *M. arvalis* sont plus petites et résultent plus du passage répété des animaux que d'un creusage. En fin d'hiver, elles sont très souvent tapissées d'herbe sèche finement coupée. Ces coulées relient de nombreux trous et reflètent le réseau de cheminements caractéristique de l'activité de cette espèce tout au long de l'année. Il semble que *T. europaea* établisse entre terre et neige des réseaux moins continus et moins structurés.

Le réseau établi en surface par *A. t. scherman* est caractérisé par de nombreux diverticules latéraux. Cette structure est particulièrement bien illustrée par les *boudins* (fig. 13). Sinueux et ramifiés, ils résultent du dépôt de terre dans les segments de galeries abandonnés et ils sont l'analogue des galeries souterraines comblées durant la belle saison. Ce phénomène peut être plus fréquent entre terre et neige compte tenu de la difficulté à former de véritables taupinières. Les boudins du Campagnol terrestre ne sont pas aisés à distinguer de ceux de la Taupe. Certains peuvent s'élever à plusieurs dizaines de centimètres au-dessus de la surface alors que d'autres témoignent de superpositions de galeries. Les boudins formés par la Taupe sont cependant plus grossiers; ils se chevauchent et s'entremêlent souvent de manière caractéristique, contrairement à ceux d'*A. t. scherman* qui s'étalent généralement sur un seul plan comme le montre la figure 13. Les boudins dus à l'activité du Campagnol des champs ou peut-être du Campagnol souterrain sont plus petits et nettement moins abondants.

Les *trous* apparaissent tout au long de l'année et permettent au Campagnol terrestre de se nourrir en surface; lorsque le sol n'est pas trop dur,

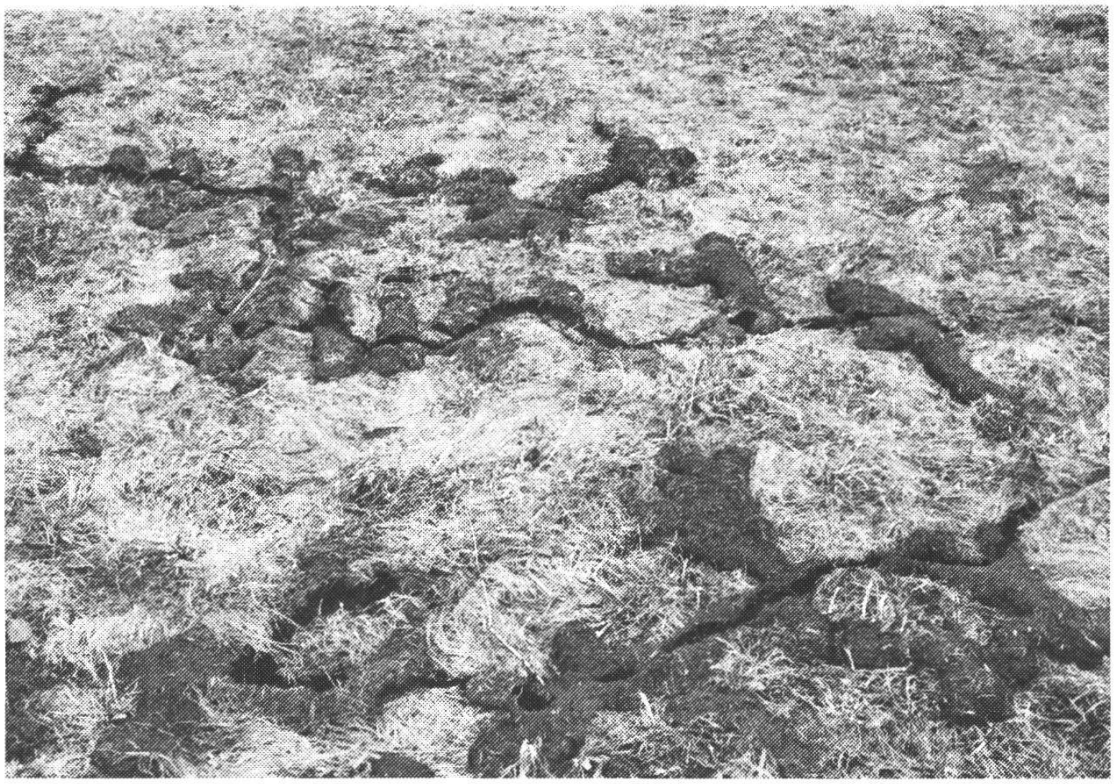

Figure 13. – Signes de l'activité hivernale d'*A. t. scherman* les plus fréquents au printemps. On distingue clairement coulées et boudins de terre.

ils sont refermés par un bouchon de terre ou une taupinière (SAUCY 1987). Ainsi, dans nos postes de piégeage hivernal, quelques individus ont aménagé de tels orifices et ont exploité les alentours immédiats. Sous la neige, ils servent de liaison entre le réseau profond et les galeries superficielles. Les trous creusés par les Campagnols terrestres et les Taupes sont indiscernables. Ceux qui subsistent à la fonte des neiges conduisent à des portions de terriers qui ne sont plus occupées; en présence d'animaux, ils sont obturés par un bouchon de terre ou une taupinière. Les orifices des terriers des petits campagnols sont identifiables à leur diamètre de 2 à 3 cm. Ceux du Campagnol des champs sont groupés de manière caractéristique au centre du réseau de coulées.

Des *nids* de forme sphérique et constitués de graminées desséchées apparaissent occasionnellement en surface. Ceux de *T. europaea* et de *A. t. scherman,* que l'on ne peut distinguer à leur structure mélangée de terre, sont installés à l'intérieur ou au-dessus d'une taupinière. Par contre, la nature des réserves alimentaires accumulées à proximité permet de séparer les deux espèces. Les nids de *M. arvalis,* de texture plus fine et exempts de terre, sont localisés en surface au centre d'un complexe de coulées.

Parmi les autres signes d'activité apparaissant en surface, signalons encore les réserves de nourriture et les latrines. Les *réserves alimentaires* épousent la forme des galeries aménagées dans la neige et leur taille, voire leur contenu, permet la distinction entre Campagnols des champs et terrestre. Comme pour les nids, les réserves d'*A. t. scherman* sont souvent mélan-

gées de terre. Quant aux *latrines,* plus fréquentes en surface chez *M. arvalis* que chez *A. t. scherman,* la taille des crottes permet de différencier les deux espèces.

Pour terminer, signalons qu'au moment de la fonte des neiges en 1984, nous avons observé aux Cluds les traces de galeries linéaires et parallèles s'étendant sur plusieurs dizaines de mètres, soit sur quelque 100 m pour les plus longues. Celles-ci, par les caractéristiques des coulées et boudins, de même que par les crottes relevées en certains points, témoignent d'une activité d'*A. t. scherman.* Ces galeries avaient été aménagées sous les traces de skis de fond et plus particulièrement sous les pistes aménagées par des moto-luges où elles se situaient alors juste sous le passage des skieurs, là où la neige avait subi le compactage maximum. Les raisons d'un tel choix pour l'aménagement de galeries entre terre et neige reste inexpliqué.

## Discussion et conclusions

Les signes d'activité laissés à la surface du sol par *A. t. scherman* durant l'hiver, nous ont incité à appliquer les techniques de piégeage hivernal utilisées avec succès pour capturer diverses espèces de rongeurs sous la neige, telles que *Clethrionomys rutilus* (Pruitt 1959), *C. glareolus, C. rufocanus, Microtus agrestis* (Larsson et Hansson 1977), *M. arvalis, Pitymys multiplex* (Dassonville 1978), *Microtus montanus* (Jannet 1984). Nos observations indiquent que la forme fouisseuse du Campagnol terrestre se montre difficile à capturer en hiver et que l'application de ces techniques ne permet pas d'estimer correctement l'effectif des populations lorsque la neige recouvre le terrain. De même, toutes les tentatives d'attraction des animaux en surface au cours de la mauvaise saison ont échoué et témoignent de la fidélité d'*A. t. scherman* à son réseau de galeries en hiver. Les meilleurs résultats de capture hivernale ont été obtenus en 1984-85 aux Cluds avec 4 individus capturés sur 11 recensés l'automne précédent, soit 36%, et à Mont-sur-Rolle en 1980-81 où nous avons pris 8 des 32 adultes du printemps soit 25%. Le succès obtenu dans la première de ces deux stations constitue un cas particulier, car, en raison du gel, les campagnols ont utilisé nos postes de piégeage dont le sol était isolé du froid pour y développer leur activité fouisseuse. En revanche, à Mont-sur-Rolle, certains individus se sont réellement déplacés à la surface du sol, creusant trous, coulées et galeries dans la neige. Il est possible que l'intensité de l'exploitation de l'espace entre terre et neige par les campagnols durant l'hiver, soit en rapport direct avec la densité de leurs populations. En effet, au Brassus en 1980-81, les campagnols survivants ont plus que doublé la superficie de leurs domaines vitaux et se sont peu manifestés en surface, comme l'ont fait les animaux de Mont-sur-Rolle.

Au cours de nos travaux nous avons observé deux types d'évolution démographique hivernale. D'une part, d'importantes chutes de population

entre l'automne et le printemps se sont produites aussi bien durant la phase de croissance (Brassus 1980-81), que lors du déclin (Les Cluds 1983-84 et 1984-85). D'autre part, nous avons enregistré des densités de printemps moyenne et élevée dans les deux stations de plaine en 1981. Nous savons que la mortalité au cours de l'hiver a été faible à Essertines et il en a vraisemblablement été de même à Mont-sur-Rolle. Nous avons en outre constaté un échelonnement des dates de reprise de la reproduction au printemps 1981, les populations les plus denses étant les plus précoces.

Bien qu'il soit difficile d'établir les causes de la mortalité hivernale, nous avons relevé une coïncidence entre chute de population et présence d'Hermines sur les parcelles étudiées. Ces prédateurs étaient fréquents (nombreuses traces sur la neige et observations d'individus chassant sur les parcelles d'étude) au Brassus (1980-81) et aux Cluds (1983-84 et 1984-85) où les populations de Campagnols terrestres ont été décimées au cours de l'hiver, alors que les Mustélidés étaient absents ou si rares qu'ils sont passés inaperçus à Essertines et Mont-sur-Rolle où des effectifs élevés se sont maintenus jusqu'au printemps 1981. Lors de recherches visant à quantifier l'impact des prédateurs sur les populations de rongeurs, MacLean, Fitzgerald et Pitelka (1974) et Fitzgerald (1977) ont relevé l'importance de la prédation hivernale sur la dynamique de population des proies et ont estimé respectivement que les Mustélidés ont vidé de leurs occupants jusqu'à 35% des nids de *Lemmus trimucronatus* et que suivant les années la prédation explique entre 13 et 100% des pertes d'effectifs subies durant l'hiver par les populations de *Microtus montanus.* De tels travaux montrent qu'il convient de ne pas sous-estimer le rôle joué par les prédateurs, particulièrement sur des populations en déclin. En effet, les fluctuations d'effectifs des populations d'Hermines, suivent régulièrement celles de leurs proies dans notre pays (Debrot 1980) et les Mustélidés, très nombreux lorsque chutent les populations de Campagnols terrestres, accentuent encore le phénomène. Ainsi aux Cluds en 1984-85, la pression de prédation a provoqué une extinction locale de la population d'*A. t. scherman.* De plus, il n'est pas exclu que la sélection irrégulière et inattendue des campagnols survivants observée au Brassus ne soit une conséquence de la stratégie de prédation de l'Hermine. Il est en effet possible que ce Mustélidé exploite systématiquement ses proies et qu'il ait tendance à retourner chasser dans les terriers où il a déjà effectué une capture ou qu'il extermine, au cours d'une visite unique, tous les rongeurs présents dans un terrier.

L'étude de la parcelle du Brassus a montré que les campagnols ont rapidement colonisé les galeries abandonnées par leurs congénères morts au cours de l'hiver et ont accrû considérablement la superficie de leurs domaines vitaux. Une telle réaction indique que les animaux sont bien renseignés sur la présence ou l'absence de campagnols dans les réseaux voisins et que les terriers sont relativement perméables au passage des rongeurs. De plus, les animaux semblent utiliser de manière optimale l'espace à leur disposi-

tion et se répartissent régulièrement sur l'ensemble des réseaux de galeries disponibles au printemps. Il est possible que, suite à l'augmentation des effectifs au cours de la saison de reproduction, les domaines vitaux se fractionnent progressivement, conduisant en automne à une mosaïque formée de petits domaines densément occupés. Cette diminution des surfaces occupées par les groupes familiaux en fonction de la densité avait déjà été pressentie par AIROLDI (1976a).

Au cours de l'hiver 1980-81, les campagnols survivants ont poursuivi leur croissance et les subadultes ont atteint la taille des adultes. De nombreux auteurs se sont intéressés à ce problème et la plupart d'entre eux s'accordent pour constater une diminution de poids en automne (revues bibliographiques *in* IVERSON et TURNER 1974 et HYVÄRINEN 1984), ainsi qu'un ralentissement ou une absence de croissance durant l'hiver, suivi d'importantes augmentations au printemps (KUBIK 1965, MARTINET et SPITZ 1971, ZEJDA 1971, BROWN 1973, PETERBORG 1978, PISTOLE et CRANFORD 1982). Ces auteurs pensent qu'une telle stratégie d'hivernage est avantageuse, car elle permet aux animaux de diminuer leurs besoins énergétiques durant la mauvaise saison et compense l'investissement considérable exigé lors de la reprise de la croissance au printemps. D'autre part, CHITTY et CHITTY (1962), KELLER et KREBS (1970), KREBS et MYERS (1974) observent une relation entre le poids des individus en automne et la densité, les rongeurs étant plus lourds à la fin des phases de croissance que lors des périodes de déclin et de faible densité. Cependant, SLADE, SAUER et GLASS (1984) rapportent que chez *Sigmodon hispidus,* les individus les plus lourds ont perdu du poids durant l'hiver et que les plus légers ont poursuivi leur croissance. Quant à TAST (1972), il a observé une corrélation positive entre le poids des hivernants et la quantité, ainsi que la qualité de la nourriture à disposition.

Confrontés à un foisonnement d'exemples souvent contradictoires, nous constatons, sans être en mesure de l'expliquer, que les animaux que nous avons étudiés ont poursuivi leur croissance, les subadultes en particulier, à l'encontre de la tendance généralement observée chez les micromammifères. A Mont-sur-Rolle, le poids moyen des campagnols capturés sous la neige n'a plus subi d'augmentation, indiquant que la croissance s'est produite au début de l'hiver. Ce phénomène, observé dans les trois stations étudiées durant l'hiver 1980-81, est peut-être à mettre en relation avec la phase du cycle, le poids des animaux étant en moyenne plus élevé en période de forte densité des populations (CHITTY et CHITTY 1962, KREBS et MYERS 1974).

Les signes d'activité observés au printemps à la fonte des neiges et que nous avons décrits montrent que la forme fouisseuse du Campagnol terrestre se déplace en surface au cours de l'hiver. Si nos tentatives d'attraction et de piégeage sous neige se sont avérées infructueuses pour obtenir plus d'informations sur ce mode de vie particulier, elles nous ont cependant

permis de compléter nos connaissances sur la biologie hivernale de ce rongeur. Ce n'est que par des techniques mieux adaptées qu'il sera possible de percevoir les détails du comportement de ce campagnol sous la neige.

## Remerciements

Nous tenons à remercier MM. G. Mayor et J.-L. Bertholet tant de l'aide qu'ils nous ont apportée sur le terrain au cours de ces travaux que pour leur collaboration technique.

La publication de ce travail a bénéficié d'un subside du Fonds Mercier de la SVSN.

## Bibliographie

Airoldi J.-P., 1976a. Le terrier de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw *(Mammalia, Rodentia). Z. Säugetierk. 41:* 23-42.

— 1976b. Expériences de capture et recapture chez le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw *(Mammalia, Rodentia). Terre Vie 30:* 31-51.

— 1978. Etude par capture et recapture d'une population de Campagnols terrestres, *Arvicola terrestris scherman* Shaw *(Mammalia, Rodentia). Terre Vie 32:* 3-45.

— 1979. Etude du rythme d'activité du Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw. *Mammalia 43:* 25-52.

Brown E. R., 1973. Changes in patterns of seasonal growth of *Microtus pennsylvanicus. Ecology 54:* 1103-1110.

Chitty H. et Chitty D., 1962. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis.* Proc. Int. Theriol. Symp. Brno 1960: 77-86.

Cranford J. A. et Thumser N. N., 1983. Effect of body weight in different thermal environments for *Microtus pinetorum.* Proc. of the 7th Pine & Meadow Vole Symp., (Byers R. E., ed.), Harpers Ferry: 124-129.

Dassonville B., 1978. Etude des micromammifères du Briançonnais. Thèse, Univ. Rennes.

Debrot S., 1980. Trophic relations between the stoat *(Mustela erminea)* and its prey, mainly the water vole *(Arvicola terrestris scherman).* In: Proc. Worldwide Furbear Conf. (Chapman J. A. & D. Pursley, eds.), Vol. 2, 1259-1289.

Delley B. et Joseph E., 1985. Prévention des pullulations de Campagnols terrestres en prairie de montagne – acquis récents et perspectives de développement d'appâts rodenticides. *Schweiz. Landw. Forsch. 24:* 121-178.

Fay F. H., 1960. Technique for trapping small tundra mammals in winter. *J. Mammal. 41:* 141-142.

Fitzgerald B. M., 1977. Weasel predation on a cyclic population of the montane vole *Microtus montanus* in California. *J. Anim. Ecol. 46:* 367-397.

Formozov A. N., 1946. Snow cover as an environmental factor and its importance in the life of mammals and birds. Moscow Soc. of Naturalists, Occas. Papers No. 1, Boreal Inst., Univ. Alberta, 152 p.

Frank F., 1954. Die Kausalität der Nagetier-Zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. *Z. Morph. u. Oekol. Tiere 43:* 321-356.

— 1962. Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.), ein Beitrag zum Lemming-Problem. *Z. Morph. u. Oekol. Tiere 51:* 87-164.

— 1964. Die Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas), im Nordwestdeutschen Rekordwinter 1962/63. *Z. Säugetierk. 29:* 146-152.

Habert M., 1975. Quinze années de lutte contre le Campagnol terrestre dans le Jura et le Haut-Doubs. *Phytoma 273:* 11-14.

— 1981. La lutte contre le Campagnol terrestre en Franche-Comté. *Défense des Végétaux 208:* 101-103.

HANSSON L., 1984. Winter reproduction of small mammals in relation to food conditions and population dynamics. *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburgh: 225-234.

HAYNE D. W., 1949. Calculation of size home range. *J. Mammal. 30:* 1-18.

HYVÄRINEN H., 1984. Wintering strategies of voles and shrews in Finland. *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburgh: 139-148.

IVERSON S. L. et TURNER B. N., 1974. Winter weight dynamics in *Microtus pennsylvanicus. Ecology 55:* 1030-1041.

JANNET F. J. Jr, 1984. Reproduction of the montane vole, *Microtus montanus,* in subnivean populations. *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburgh: 215-224.

KELLER B. L. et KREBS C. J., 1970. Microtus population biology. III. Reproductive Changes in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana 1965-1967. *Ecol. Monogr. 40:* 263-294.

KREBS C. J. et MYERS J. H., 1974. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res. 8:* 267-399.

KUBIK J., 1965. Biomorphological variability of populations of *Clethrionomys glareolus. Acta Theriol. 10:* 117-179.

LARSSON T. B. et HANSSON L., 1977. Sampling and dynamics of small rodents under snow cover in northern Sweden. *Z. Säugetierk. 42:* 290-294.

LARSSON T. B., HANSSON L. et NYHOLM E., 1973. Winter reproduction in small rodents in Sweden. *Oikos 24:* 475-476.

MACLEAN S. F. Jr, FITZGERALD B. M. et PITELKA A., 1974. Population cycles in arctic lemmings: winter reproduction and predation by weasels. *Arctic & Alpine Research 6:* 1-12.

MARTINET L. et SPITZ F., 1971. Variations saisonnières de la croissance et de la mortalité du Campagnol des champs, *Microtus arvalis.* Rôle du photopériodisme et de la végétation sur ces variations. *Mammalia 35:* 38-84.

MADISON D. M., 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburgh: 267-274.

MEYLAN A., 1976. Le Campagnol terrestre. *Arvicola terrestris* (L.): biologie de la forme fouisseuse et méthodes de lutte. *In:* Protection des cultures et des denrées contre les vertébrés, FNGPC, Paris: 81-96.

— 1977. Fossorial forms of the water vole. *Arvicola terrestris* (L.), in Europe. *EPPO Bull. 7:* 209-221.

— 1981. Bilan de quelques années de recherches fondamentales et appliquées sur le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* (Shaw). *Défense des Végétaux 208:* 143-154.

MEYLAN A. et AIROLDI J.-P., 1975. Reproduction hivernale chez *Arvicola terrestris scherman* (Shaw) (*Mammalia, Rodentia*). *Revue Suisse Zool. 82:* 689-694.

MEYLAN A. et MOREL J., 1970. Capture et élevage d'*Arvicola terrestris* (L.): premiers résultats. *Public. OEPP, Sér. A, 58:* 115-127.

MEYLAN A., MOREL J. et PRAZ J.-C., 1971. Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Valais (*Mammalia, Rodentia*). *Bull. Murith. 88:* 69-82.

MOREL J., 1981. Le Campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.): biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). Thèse, Univ. Lausanne.

OGNEW S. I., 1950. Die Säugetiere der UdSSR und der angrenzenden Länder. Bd. VII. Nagetiere. Moskau.

PASCAL M. et MEYLAN A., 1986. L'échantillonnage linéaire de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw)). Description des techniques. *Défense des Végétaux 237:* 3-12, 1986.

PETERBORG L. J., 1978. Effects of photoperiod on body weight in the vole *Microtus montanus. Can. J. Zool. 56:* 431-435.

PISTOLE D. H. et CRANFORD J. A., 1982. Photoperiodic effects on growth in *Microtus pennsylvanicus. J. Mammal. 63:* 547-553.

PRUITT W. O., 1957. Observations on the bioclimate of some taiga mammals. *Arctic 10:* 131-138.

— 1959. A method of live trapping small taiga mammals in winter. *J. Mammal. 40:* 139-143.

SAUCY F., 1981. Etude de la dispersion post-juvénile et des déplacements hivernaux chez le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw)). Travail de diplôme, Univ. Genève.

SAUCY F., 1987. Observations de Campagnols terrestres de la forme fouisseuse (*Arvicola terrestris scherman* (Shaw)) prélevant leur nourriture à la surface du sol. *Mammalia* (sous presse).

SLADE N. A., SAUER J. R. et GLASS G. E., 1984. Seasonal variation in field-determined growth rates of the cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *J. Mammal. 65:* 263-270.

SPITZ F., 1963. Etude des densités de population de *Microtus arvalis* Pall. à Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). Mammalia 27: 497-531.

STEIN G. H. W., 1963. Über Umweltabhängigkeiten bei der Vermehrung der Feldmaus (*Microtus arvalis*). *Zool. Jahrb. (Syst.) 8:* 527-547.

STODDART D. M., 1970. Tail tip and other albinisms in voles of the genus *Arvicola* Lacépède 1799. *Symp. Zool. Soc. Lond. 26:* 271-282.

TAST J., 1972. Annual variations in the weights of wintering root voles, *Microtus oeconomus,* in relation to their food conditions. *Ann. Zool. Fenn. 9:* 116-119.

WEST S. D. et DUBLIN H. T., 1984. Behavioral strategies of small mammals under winter conditions: solitary or social? *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburgh: 293-299.

WOLFF J. O., 1984. Overwintering behavioral strategies in taiga voles (*Microtus xantognathus*). *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburg: 315-318.

WUNDER B. A., 1984. Strategies for, and environmental cueing mechanisms of seasonal changes in thermoregularoty parameters of small mammals. *In:* Winter Ecology of Small Mammals (Merritt J., ed.), Carnegie Mus. of Nat. Hist., Spec. Publ. No. 10, Pittsburg: 165-172.

ZEJDA J., 1971. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780. *Zool. Listy 20:* 229-245.

*Manuscrit reçu le 27 avril 1987.*