

3.5. Conclusion

Tout au long de ce chapitre, nous avons vu que la structuration du paysage exerce une influence capitale et déterminante sur la richesse de la faune micromammalogique et sur l'abondance relative des espèces qui la composent. L'hypothèse que nous désirions tester s'avère donc tout à fait vérifiée, que ce soit en Belgique, région écologiquement peu contrastée, ou dans des pays soumis à des gradients écoclimatiques très forts. Même les peuplements insulaires n'échappent pas à l'emprise structurante de l'habitat.

En Belgique, contrée particulièrement bien échantillonnée, nous avons réussi à dégager de nos résultats les principaux facteurs déterminant la présence ou modulant l'abondance de certaines espèces. Nous avons d'abord examiné cas par cas les exigences de chacune des espèces de petits mammifères et ensuite tenté de reconstituer la faune caractéristique de quelques grands types de milieux (fig. 3.16). D'une part, cela nous a permis de mettre en évidence le rôle essentiel de milieux de transition tels que lisières, haies, prés humides, marais ... pour l'existence de quelques espèces, mais encore dans le maintien d'une certaine diversité de la faune. D'autre part, nous avons vu qu'il existait dans notre pays deux zones nettement distinctes quant aux qualités de leur faune micromammalogique respective : la partie du pays comprise au nord du sillon Sambre-Meuse-Vesdre est marquée par les espèces anthropophiles, notamment la musaraigne musette et, là où les sols sont de bonne qualité, par une espèce agrophile : le campagnol des champs; dans la partie méridionale, les espèces plutôt forestières ou aimant les pâtures dominent le peuplement : musaraignes "carrelet" et pygmée, mulot.

Les vertus de l'hétérogénéité spatiale du paysage apparaissent donc très clairement ici. De surcroît, si nous estimons que l'abondance des oiseaux dans un régime d'effraie peut être considérée comme un indice assez probant de la relative rareté des petits mammifères (voir discussion § 3.3.2.3), on peut à juste titre s'interroger sur la situation générale de ces derniers dans certaines localités du nord du pays où les oiseaux constituent jusqu'à 25 % du régime du rapace ! A ce sujet, SAINT GIRONS (1980) constate également que les polders asséchés de Charente Maritime, voués à l'agriculture intensive, sont des milieux très déséquilibrés du point de vue micromammalogique.

Pourtant, d'aucuns proposent de manipuler le paysage agricole de façon à prévenir les dégâts dus aux campagnols. Les pullulations de ces rongeurs et notamment celles de *M. arvalis* ont très longtemps préoccupé les paysans et les agronomes et continuent à leur poser de très sérieux problèmes économiques. Selon SPITZ (1977), la plupart des spécialistes de la question reconnaissent aux zones sujettes à des pullulations catastrophiques quelques traits communs :

- disposition en mosaïque de parcelles de faible superficie (1 à quelques ha);
- existence de parcelles herbeuses permanentes ou d'autres zones-refuges (bandes herbeuses, lisières, forestières, fossés...);
- imbrication des cultures et des zones-refuges.

Pour VANDEN BRUEL (1969), la suppression des bandes herbeuses intercalaires s'est avérée une mesure efficace dans la lutte contre le campagnol des champs en Belgique (zone limoneuse notamment). MYLLYMAKI (1979) encourage l'élargissement des parcelles, l'élimination des bandes herbeuses et la destruction des habitats improductifs afin d'éviter ces pullulations catastrophiques. Il dénie tout rôle régulateur aux prédateurs.

FRANK (1957), en revanche, stigmatise la simplification des paysages agricoles. Pour lui, elle est un facteur favorable aux explosions démographiques des campagnols mais il a travaillé à une époque où l'intensification de l'agriculture n'était pas aussi poussée qu'aujourd'hui. Pour HANSSON (1977) également, le maintien d'une certaine hétérogénéité du paysage constitue le meilleur moyen préventif contre le fléau des campagnols. STENSETH (1977) partage aussi cette opinion. "The best management of a given region for avoiding rodent outbreaks is to make it as heterogeneous as possible" écrit-il. Il préconise par exemple d'augmenter le plus possible la distance séparant les habitats de reproduction des zones qu'il qualifie de réceptrices (habitats suboptimaux colonisés lorsque la reproduction est bonne et la densité dans le milieu optimal trop importante), c'est-à-dire d'augmenter l'aspect en mosaïque du paysage, tout en veillant à ce que les mailles soient assez grandes.

Si les conclusions de SPITZ (1977) concernant la structure des paysages favorables aux campagnols trouvent d'une certaine manière une confirmation dans nos résultats, ces derniers montrent aussi à quel point la simplification des paysages agricoles est facteur de banalisation et de raréfaction de la faune des petits mammifères. Il est d'ailleurs bien connu que la diversification de l'habitat est source de diversification faunistique, cela est particulièrement évident chez les oiseaux p. ex. (voir ROTH, 1976; BLONDEL, 1979... ou LEVIN, 1976 et STENSETH, 1980 pour des considérations plus théoriques).

En ce qui concerne les Pyrénées Orientales et la Corse, où les échantillons étaient nettement moins nombreux, nos analyses n'ont pas eu autant de finesse qu'en Belgique mais nous avons cependant montré de part et d'autre de la Méditerranée, une liaison très étroite entre les étages de végétation et les petits mammifères. Nous avons aussi pu constater que certaines espèces présentes en Belgique et dans les Pyrénées Orientales répondaient aux mêmes grands paramètres : fraîcheur et humidité pour les Sorex, couverture boisée pour Apodemus, milieux ouverts et humides pour M. agrestis. Dans d'autres cas, nous avons pu mettre en évidence des facteurs limitants : la sécheresse qui interdit la région méditerranéenne aux Sorex, à M. arvalis, A. terrestris et C. glareolus ou encore le climat trop frais qui, dans la zone atlantique, restreint à des conditions d'anthrophilie, des espèces telles que C. russula et Mus musculus qui, dans la région méditerranéenne, colonisent bien d'autres milieux.

En Corse, nous avons vu que, dans les grandes lignes, les petits mammifères réagissaient de la même manière que sur le continent à la gradation altitudino-climatique. Toutefois, la sélection qu'ils opèrent de leur habitat n'est pas identique (cfr. résultats des piégeages p. ex.). Leur peuplement n'est sans doute pas structuré de la même façon que sur le continent : les espèces y sont moins nombreuses et installées depuis très peu de temps, à l'intervention volontaire ou non de l'homme. Au chapitre suivant, nous tenterons de préciser le rôle de la compétition interspécifique et, à cette occasion, nous privilégierons l'examen de la situation insulaire, notamment dans le but de savoir si, comme le prévoit la théorie de l'équilibre dynamique de MAC ARTHUR et WILSON, il y a relâchement de cette compétition et élargissement de certains paramètres de la niche dans les conditions d'insularité qui sont celles de la Corse.

PROBLÈMES DE COMPÉTITION ET ÉLARGISSEMENT
DE NICHE EN MILIEU INSULAIRE

La compétition interspécifique peut se définir comme une interaction entre deux ou plusieurs espèces dont la conséquence est une diminution de la taille des populations des espèces en présence (PONTIN, 1982). Cette interaction ne se traduit pas nécessairement par des contacts directs entre espèces impliquant des comportements de type agonistiques (compétition par interférence) mais est tout aussi réelle si une des espèces en présence est plus efficace dans l'exploitation d'une ressource particulière : espace, nourriture... (compétition par exploitation).

L'existence de phénomènes de compétition a été montrée à de nombreuses reprises dans les conditions du laboratoire (voir travaux et références de DIENSKE, 1979, et DE JONGE, 1983) ou par des expériences réalisées sur le terrain (voir bibliographies dans GRANT, 1972; SCHOENER, 1983, ou encore HANSSON, 1983). L'importance réelle de la compétition interspécifique dans la détermination de la structure des biocénoses est à l'heure actuelle encore un problème fort débattu. D'aucuns estiment en effet qu'il s'agit d'une force importante voir de LA force conditionnant la structure des communautés (voir CROWELL et PIMM, 1976; MENGE et SUTHERLAND, 1976; HENTTONEN et al., 1977; MYLLYMAKI, 1977 b et surtout références de HAILA, 1982). D'autres pensent au contraire, que la plupart du temps, la dynamique de population des différentes espèces est gouvernée par d'autres facteurs (cfr. SIMBERLOFF, 1982).

Deux concepts ont souvent été assimilés l'un à l'autre : le chevauchement des niches et la compétition interspécifique. Cela n'a certainement pas contribué à clarifier le débat. Certains ont utilisé des mesures du chevauchement des niches comme estimation de la compétition (CULVER, 1970; PIANKA, 1973; SCHOENER, 1974...). Bien que, dans quelques cas, l'existence d'une corrélation positive entre ces deux paramètres ait été démontrée (PORTER et DUESER, 1982), il faut remarquer que l'utilisation en commun d'une ressource donnée n'implique pas automatiquement l'existence d'une compétition pour cette ressource. En effet, elle peut être tellement abondante qu'elle n'est limitante pour aucun de ses utilisateurs. Les techniques développées pour mesurer l'ampleur du chevauchement des niches (une bibliographie étendue existe sur le sujet, le lecteur pourra se reporter à HURLBERT, 1978, ou à PETRAITIS, 1979, qui traitent de cette problématique) sont donc toutes suspectes lorsqu'il s'agit d'obtenir une estimation de l'intensité de la compétition interspécifique.

La méthode de HALLETT et PIMM (1979) se base par contre directement sur la détermination des coefficients de compétition. En termes mathématiques, le facteur "compétition" peut s'intégrer très facilement au modèle simple de l'accroissement logistique d'une population (modèle de VERHULST ou de LOTKA-VOLTERRA, cfr. HUTCHINSON, 1978).

En l'absence d'un compétiteur, ce modèle s'écrit :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right)$$

r_1 = taux d'accroissement de l'espèce 1
 N_1 = effectifs de l'espèce 1
 K_1 = capacité de charge de l'espèce 1

Si nous introduisons dans le système le compétiteur 2, l'augmentation des effectifs de l'espèce 1 sera plus faible d'un facteur proportionnel à ceux de l'espèce 2 :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

A l'équilibre, l'accroissement $dN_1/dt = 0$ et on a dès lors :

$$r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) = 0 \quad \text{ou encore :}$$

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2$$

ou, en généralisant à n compétiteurs :

$$N_i = K_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j$$

En clair, cela signifie que la densité de l'espèce i est, à l'équilibre, égale à la capacité de charge du milieu K_i diminuée de l'influence de la compétition avec les autres espèces. HALLETT et PIMM (1979) proposent d'estimer α_{ij} en corrélant N_i avec N_j (observations réalisées dans la nature) tout en soustrayant l'influence de paramètres de l'habitat.

Dans leur système,

$$N_1 = z - \alpha_{12} N_2 - \alpha_{13} N_3 - \dots - \alpha_{1n} N_n + \beta_{11} H_1 + \dots + \beta_{1n} H_n$$

où H_i représente le i ème facteur d'habitat

et β_{ij} le coefficient de corrélation partiel de N_1 avec H_i

En pratique, il faut

1. sélectionner grâce à une procédure pas à pas les variables de l'habitat les plus fortement corrélées à la densité de chaque espèce. Cette étape correspond à ce que nous avons fait aux paragraphes 3.2.2.1.c, 3.2.2.2.e, 3.3.2.3 et 3.4.2.5;
2. intégrer ces variables à un modèle où on fera rentrer, par la même procédure pas à pas, la densité de différentes espèces, dans la mesure où leur coefficient de corrélation partiel avec la variable dépendante est statistiquement significatif. C'est ce que nous avons fait dans le présent chapitre.

4.1. Mise en évidence de la compétition

Les résultats obtenus sont détaillés dans le tableau 4.1 (annexe) et schématisés dans les figures 4.1 à 4.4. La première constatation qui s'impose à la lecture de ce tableau est que, à deux exceptions près (*Pitymys* en 4.1.a et *Rattus* en 4.1.d), la part prise par la compétition interspécifique dans l'explication de la variabilité totale des données est toujours nettement inférieure - et pour plusieurs espèces, nulle - à celle qui est expliquée par les variables du milieu (comparer les coefficients de détermination r_1^2 et r_2^2).

4.1.1. La Belgique

Si nous ne tenons pas compte des espèces qui ne sont jamais abondantes (*Micromys*, *N. fodiens*...) et dont la présence trop irrégulière (*N. anomalus*, *C. leucodon*, *E. quercinus*, *Rattus*, *Talpa*...) aboutit à augmenter artificiellement la valeur des coefficients de corrélation (notamment par la présence de doubles zéros), nous obtenons des figures simplifiées (4.1.B et 4.2.B) d'interprétation moins hasardeuse.

4.1.1.1. Le nord de la Belgique

A la fig. 4.1.b, nous pouvons voir qu'*Apodemus sylvaticus* entre en compétition avec *S. "araneus"*, *C. glareolus* avec *P. subterraneus*, *C. russula* avec *M. arvalis* et *S. minutus* avec *P. subterraneus*. Deux de ces résultats au moins sont assez surprenants : comment envisager en effet le déplacement du campagnol souterrain, espèce mangeuse d'herbes et de racines qui se terre dans ses galeries, par un insectivore de surface et de racines qui se terre dans ses galeries, par un insectivore de surface (cfr. CROIN NICHIELSEN, 1966) cinq à six fois plus petit que lui ? De la même manière, on voit a priori assez mal une compétition entre le mulot, granivore de surface, et la musaraigne "carrelet", grande dévoreuse d'oligochètes.

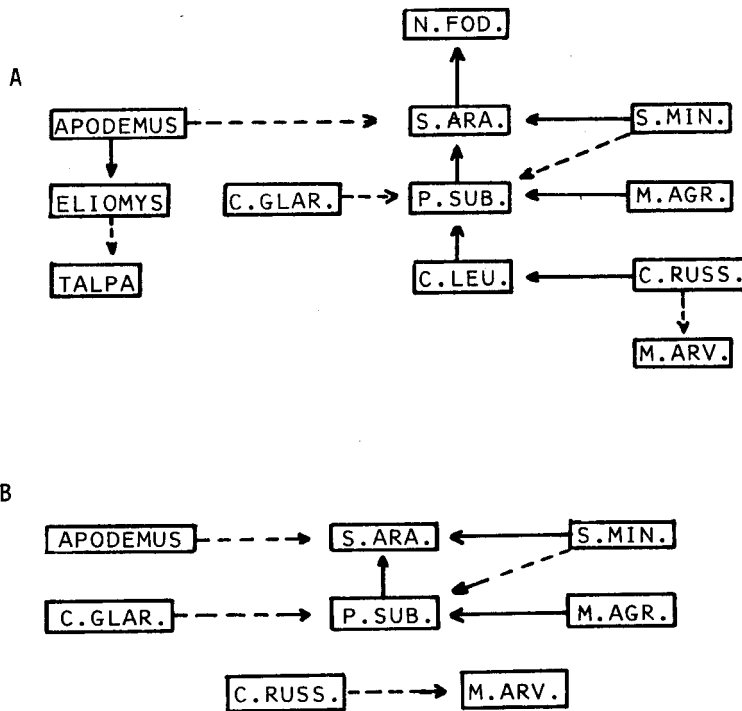


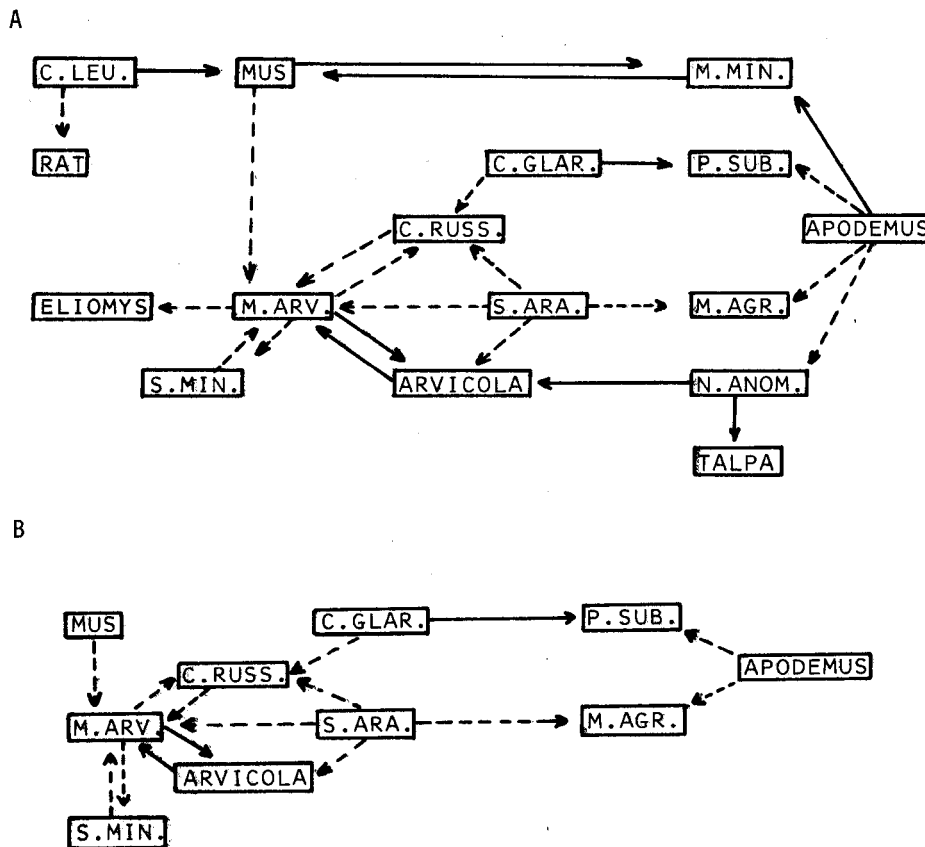
Fig. 4.1. : Schématisation de la compétition dans le nord de la Belgique. —→ : coefficient de compétition positif
 - - - → : coefficient de compétition négatif

La prudence s'impose donc dans l'interprétation de cette figure. Il y aurait également, suivant les calculs effectués, ce que l'on serait tenté d'appeler une association entre *S. "araneus"*, *S. minutus*, *Microtus agrestis* et *P. subterraneus*. Même si très souvent ces deux insectivores sont syntopes et si l'on a constaté une co-occurrence régulière entre *P. subterraneus*, *S. "araneus"* et *M. agrestis* (voir VAN LAAR, 1971; VON KNORRE, 1978) ou entre *S. "araneus"* et *S. minutus* (DE JONGE et DIENSKE, 1979), nous pensons qu'il serait hasardeux de conclure péremptoirement à ce sujet. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

4.1.1.2. Le sud de la Belgique

La fig. 4.2.b montre les relations interspécifiques telles qu'elles se dégagent des résultats de nos traitements (tab. 4.1.b). Dix espèces sont concernées parmi lesquelles seules *A. terrestris* et *M. arvalis* se renforcent mutuellement. Ici aussi, on serait tenté de parler d'association mais avant il faut constater que la fig. 4.2.b met en relief entre *C. glareolus* et *P. subterraneus* une interaction de type opposé à celui de la fig. 4.1.b.

Fig. 4.2. : Schématisation de la compétition interspécifique dans le sud de la Belgique.



Parmi les "relations compétitives", certaines apparaissent aussi bizarres que pour le nord de la Belgique : elles mettent en effet en jeu des espèces de taille, d'habitat et de niveau trophique fort différents :

- S. araneus - A. terrestris;
- C. glareolus - C. russula;
- antagonisme M. arvalis - S. minutus.

D'autres sont tout à fait contraires à ce que l'on attend (Apodemus - M. agrestis et Ap. - P. subterraneus). Généralement, l'espèce la plus spécialisée déplace l'espèce la moins spécialisée de son habitat. GRANT (1972) l'a montré avec Microtus californicus et Peromyscus maniculatus, deux espèces que l'on peut qualifier de vicariantes respectivement de nos Microtus et de notre mulot. Microtus, aux exigences écologiques plus strictes, déplace Peromyscus plus ubiquiste. ABRAMSKY et al. (1979) de même qu'ANTHONY et al. (1981) font état du même phénomène entre les premiers, M. ochrogaster, les seconds M. pennsylvanicus et P. maniculatus. DUESER et HALLETT (1980), dans un système à trois espèces, constatent que le classement du plus spécialisé (Ochrotomys) au moins spécialisé (Peromyscus) correspond à celui que l'on obtient en ordonnant les espèces suivant une hiérarchie de compétition : Ochrotomys déplace Tamias qui lui-même déplace Peromyscus. Ce parallélisme de classement apparaît aussi dans l'étude de MILLER (1964) sur les gaufres à poches (Geomyidae), dans celles de BROWN (1973) et BROWN et LIEBERMAN (1973) sur les Heteromyidae des déserts nord américains et dans celles de HALLETT et al. (1983) et de HANSSON (1983).

D'autres enfin semblent moins saugrenues :

- S. "araneus" - C. russula. L'existence d'une compétition entre ces deux Soricidae de même taille et de niveau trophique semblable n'est certainement pas à exclure bien qu'à notre connaissance elle n'ait jamais été mise en évidence. Une confirmation expérimentale serait bienvenue.
- Antagonisme M. arvalis - C. russula et compétition Mus - M. arvalis. On pourrait penser que le campagnol des champs est rejeté du voisinage des habitations, notamment des jardins, par interaction compétitive avec la faune anthropophile. Cette hypothèse, qui ne peut être rejetée a priori, mérite toutefois elle aussi d'être vérifiée.
- S. "araneus" - M. arvalis et S. "araneus" - M. agrestis. La compétition entre la musaraigne et ces campagnols est également à envisager sérieusement. CHANUDET et SAINT GIRONS (1966) relatent un cas de prédation du campagnol des champs par S. "araneus". Il est possible que la musaraigne s'attaque aussi aux nichées de ces espèces et que les campagnols l'évitent systématiquement. Ici encore, une vérification s'impose.

4.1.2. Les Pyrénées Orientales

La fig. 4.3 ci-dessous illustre les interactions compétitives mises en évidence dans les Pyrénées Orientales.

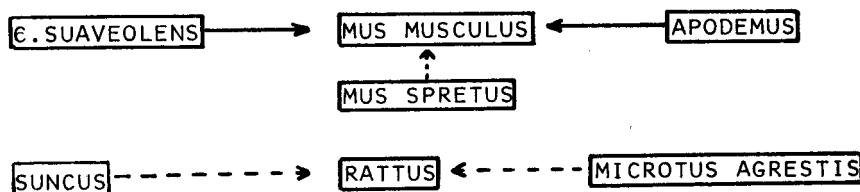


Fig. 4.3.: Schématisation de la compétition dans les Pyrénées Orientales

Le calcul ne s'est effectué que sur les neuf espèces les mieux représentées dans l'ensemble des échantillons. Nous avons préféré ne pas tenir compte d'espèces qui ne se trouvaient que dans quelques stations : taupe, Soricinae, Gliridae, campagnols roux, des champs, des neiges et souterrain des Pyrénées, rat des moissons. Nous ne nous attarderons pas sur le cas des rats qui sera abordé au point 3 de la discussion. Le fait le plus intéressant qui se dégage de cette figure est la supériorité compétitive de la Mus spretus sur Mus musculus. CASSAING (cité par ORSINI, 1982) a montré qu'en captivité, les mâles de M. spretus dominaient nettement ceux de M. musculus. Cela est sans doute le cas dans la nature également, du moins dans les milieux les moins humides, c'est-à-dire ceux où les conditions de vie de M. musculus sont les plus précaires. Dans les milieux humides en effet, on assiste à l'éviction de M. spretus (ORSINI, 1982).

4.1.3. La Corse

En Corse, nous n'avons mis en évidence qu'une interaction mutuelle entre C. suaveolens et M. musculus.

Fig.4.4. : Schématisation de la compétition en Corse.



L'existence d'une compétition réelle entre ces deux espèces reste toutefois à vérifier. L'influence négative de la musaraigne des jardins sur le rat noir qui paraît très forte sera discutée au point 3 du paragraphe 4.1.5.

4.1.4. Comparaison Corse-Pyrénées Orientales

Les tableaux 4.1.c et 4.1.d peuvent être considérés comme des matrices (carrées) de compétition, la première d'ordre 9 (9 espèces), la seconde d'ordre 5 (5 espèces : la sixième, le lérot, n'a pas été prise en considération en raison de sa rareté). Pour chacune d'elles, nous pouvons calculer le déterminant ainsi que la moyenne des coefficients de compétition et la variance de cette moyenne. Selon LEVINS (1968, cité par CULVER, 1970, et par YEATON, 1974), la moyenne $\bar{\alpha}_{ij}$ est d'autant plus faible et le déterminant de la matrice de compétition d'autant plus proche de 0 que les espèces sont plus étroitement agrégées (packed) au sein de la biocénose considérée. La variance de $\bar{\alpha}_{ij}$ constitue un indice de la maturité de cette même biocénose : plus elle est élevée, moins la biocénose est mûre.

Dans le cas qui nous occupe, si nous estimons que les coefficients de compétition non significatifs sont égaux à 0 et que la corrélation d'une espèce avec elle-même est parfaite (coeff. de corrél. = 1), nous obtenons pour les Pyrénées un déterminant égal à l'unité, une moyenne $\bar{\alpha}_{ij} = 0,10$ et une variance de 0,14. En Corse, les valeurs correspondantes sont 0,85, 0,14 et 0,23. En clair, cela signifierait qu'il y aurait en Corse par rapport au continent un relâchement de la compétition interspécifique ($\bar{\alpha}_{ij}$ plus élevé). Cette conclusion est tout à fait conforme aux prédictions de la théorie de la niche écologique (voir HUTCHINSON, 1978; BLONDEL, 1979). Le peuplement de petits mammifères y paraît

également plus jeune, moins fermé, c'est-à-dire moins résistant à l'envahissement que celui des Pyrénées Orientales. A ce sujet, il faut rappeler que les petits mammifères que l'on trouve actuellement en Corse y sont arrivés très récemment (VIGNE, 1982, 1983 a et b) et que leur taux d'endémisme y est faible, ne dépassant pas le niveau subsppécifique. Bien que ces remarques aient un caractère rassurant quant à la validité de nos déductions, nous ne devons pas perdre de vue que celles-ci découlent de calculs que nous n'avons pas toujours pu interpréter avec la certitude voulue.

4.1.5. Discussion

Nous venons de voir que l'utilisation de la méthode préconisée par HALLETT et PIMM pour l'estimation des coefficients de compétition aboutit à des résultats dont la signification biologique n'est pas toujours très évidente. Cet échec relatif s'explique pour différentes raisons :

1. Les équations de Lotka-Volterra sur lesquelles se fonde la méthode supposent que les interactions entre deux espèces sont indépendantes des autres espèces de la biocénose. Or, NEILL (1974) a très bien montré l'existence d'interactions complexes (non linéaires) entre espèces ou groupes d'espèces chez des microcrustacés. Il se pourrait que des interactions du type prédateur-proie entre musaraignes et campagnols induisent des perturbations dans le calcul des coefficients.
2. Le fait que deux espèces soient positivement corrélées peut être l'indice non d'une association réelle mais d'un défaut méthodologique à la base dans l'établissement du modèle linéaire. Il suffit en effet, pour que deux espèces soient positivement corrélées, qu'un paramètre d'habitat dont il n'a pas été tenu compte (oubli ou impossibilité) ait une certaine importance pour chacune d'elles. Cela pourrait être le cas de M. arvalis et d'A. terrestris dans le sud de la Belgique (qualité des sols) ou de M. musculus et C. suaveolens dans les Pyrénées Orientales (humidité).
3. Il semble évident que d'éventuelles préférences alimentaires de la chouette effraie (voir § 2.6.1) peuvent induire des coefficients de corrélation partiels assez élevés entre l'espèce préférée et l'espèce moins appréciée : si la première est présente, elle sera capturée et l'autre délaissée quelle que soit son abondance réelle; si la première est rare ou absente, la seconde sera prélevée pourvu qu'elle soit suffisamment abondante. Ce phénomène de prédation préférentielle entre sans doute en jeu dans le cas de grosses proies, telles que Rattus et Arvicola qui sont moins appréciées que des espèces plus petites. A l'appui de cette hypothèse, soulignons (voir tableau 4.1) que les petites espèces influencent souvent les grosses et pas l'inverse. Leur abondance peut donc déterminer, dans une certaine mesure, celle des grosses proies dans le régime. Cela est assez manifeste en Corse et dans les Pyrénées avec les rats.

4.1.6. Conclusion

Au vu de la discussion qui précède, nous devons reconnaître que nous ne pouvons assurer que les coefficients calculés reflètent bien dans tous les cas la réalité biologique que nous nous proposons d'étudier dans ce chapitre. Il est assez manifeste que nos données ne se pré-

teint pas aisément à ce genre de traitement : l'habitat n'est pas saisi avec suffisamment de finesse et la chouette introduit certaines distorsions dont il est difficile, voire impossible, d'appréhender l'ampleur. Nous avons cependant pu formuler quelques hypothèses qu'il serait intéressant de vérifier. En guise de confirmation de celle que nous avons émise au § 4.1.4, nous essayerons dans les lignes qui suivent et par une autre méthode, de voir si nos résultats nous permettent de conclure à un élargissement de certaines dimensions de la niche en milieu insulaire.

4.2. Élargissement de la niche écologique en milieu insulaire

Parmi les nombreux corollaires de la théorie de l'équilibre dynamique de MAC ARTHUR et WILSON, celui de l'élargissement de la niche écologique en milieu insulaire nous paraît un des plus importants dans la détermination de la structure des communautés vivantes des îles. Il existe dans la littérature ornithologique (voir p. ex. BLONDEL, 1979, ou GORMAN, 1979) de nombreux exemples d'élargissement de différents paramètres de la niche : amplitude d'habitat et régime alimentaire notamment. Les exemples relatifs aux mammifères sont moins bien documentés et plus rares. On sait toutefois qu'aux Orcades, *M. arvalis*, seul campagnol présent, a envahi des milieux qui sont normalement occupés par le campagnol agreste : marais, bruyères (CORBET et WALLIS, 1964). Certaines des îles atlantiques françaises sont également colonisées par une seule espèce de campagnol (*C. glareolus* à Belle Ile, *M. arvalis* à Yeu et Aix, *M. agrestis* à Groix, *A. sapidus* à Oléron) qui vit dans les milieux où, sur le continent, se trouveraient les représentants des autres espèces (SAINT GIRONS et BEAUCOURNU, 1970; NICOLAU-GUILLAUMET, 1974; SAINT GIRONS, 1977). Sur une petite île au large des Etats-Unis, CROWELL et PIMM (1976) ont également constaté que *Microtus pennsylvanicus* occupait tous les milieux disponibles, y compris les milieux boisés, d'où il est, sur le continent proche, exclu par ses compétiteurs. Comme nous allons le montrer, la faune micromammalogique corse n'échappe pas à cette loi.

4.2.1. Quelques indices

La façon la plus directe de s'en rendre compte est de comparer les coefficients de détermination des modèles d'ajustement linéaire des tableaux 3.17 et 3.19 (annexe). A l'exception de celui de l'équation "Apodemus", ils sont tous inférieurs en Corse. Cela indique assez clairement une sélection moins fine de l'habitat dans l'île. Cette impression est confirmée lorsque l'on compare (voir fig. 4.5) l'indice de similitude inter-échantillons (H'_b) de la Corse (moyenne : $0,051 \pm 0,043$) et des Pyrénées Orientales (moyenne : $0,076 \pm 0,072$). Bien que la différence entre ces deux valeurs ne soit pas statistiquement significative, la valeur de l'indice, plus faible en Corse, indique elle aussi une sélection moins fine de l'habitat que sur le continent.

D'autre part, si nous regroupons les échantillons d'un même étage ou échelon phytosociologique et que nous calculons suivant la formule $AH = e^{-H}$ (BLONDEL, 1979) l'amplitude de l'habitat de chaque espèce sur 4 de ces étages" (échelon du myrte, du lentisque, transition méditerranéen inférieur - subméditerranéen, étages subméditerranéen et montagnard), nous constatons, pour chaque espèce, une augmentation de l'amplitude de l'habitat en Corse par rapport aux Pyrénées (tableau 4.2).

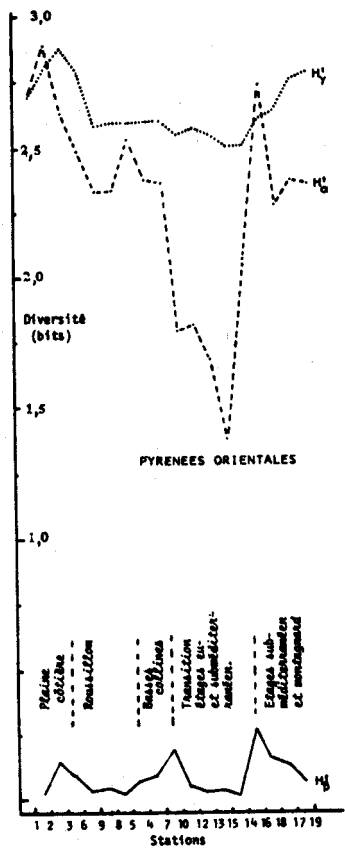


FIG. 4.5 : EVOLUTION DES TROIS TYPES DE DIVERSITE LE LONG DE DEUX GRADIENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES, L'UN EN CORSE, L'AUTRE DANS LES PYRENEES.

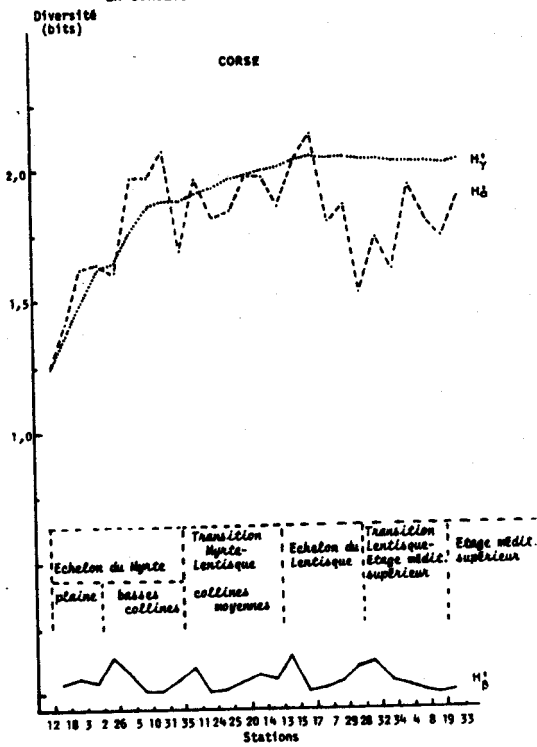


Tableau 4.2. Amplitude de l'habitat des micromammifères en Corse et dans les Pyrénées Orientales.
Calcul sur base des séries phytosociologiques.

	Pyrénées	Corse
C. suaveolens	3,75	3,79
S. etruscus	3,28	3,91
E. quercinus	2,00	3,85
A. sylvaticus	3,63	3,74
M. musculus	2,49	3,54
Rattus sp.	2,04	3,82*
* exclusivement <u>Rattus rattus</u>		

Cet élargissement ne se fait pas dans les mêmes proportions pour chaque espèce : le rat double pratiquement son amplitude d'habitat alors que celle de la musaraigne des jardins se modifie à peine.

La dernière méthode que nous avons envisagée, consiste à calculer cette même amplitude d'habitat en considérant chaque station individuellement comme un point d'un gradient écologique identique sur l'île et sur le continent. En Corse, AH variera ainsi de 1 à 26 et dans les Pyrénées, de 1 à 18 ou de 1 à 15 si l'on ne tient pas compte des stations montagnardes (étage non représenté dans nos échantillons corses). Afin de pouvoir comparer les valeurs de cet indice, nous les avons ramenées à l'unité en divisant par 26 celles de la Corse et par 18 ou 15 celles des Pyrénées Orientales.

Tableau 4.3. Amplitude de l'habitat des micromammifères en Corse et dans les Pyrénées Orientales.
Calcul sur base de chaque échantillon pris individuellement.

	Pyrénées		Corse
	18 st.	15 st.	
C. suaveolens	0,41	0,47	0,85
C. etruscus	0,55	0,63	0,74
E. quercinus	0,33	0,33	0,55
A. sylvaticus	0,88	0,86	0,87
M. musculus	0,48	0,56	0,87 *
Rattus sp.	0,23	0,27	0,81 *
* exclusivement <u>Rattus rattus</u>			

L'élargissement de l'amplitude de l'habitat ne fait ici non plus aucun doute, sauf pour le mulot.

4.2.2. Discussion

Les résultats de ces quelques tests sont remarquablement concordants : ils ne laissent aucun doute quant à l'élargissement de certains paramètres de la niche des petits mammifères en milieu insulaire. Nous avons toutefois laissé entendre au § 3.4.3 que les petits mammifères réagissaient à certains paramètres de l'habitat de façon fort semblable en Corse et dans les Pyrénées Orientales. Cette conclusion, tirée de l'interprétation des analyses des correspondances, peut trouver une confirmation dans la fig. 4.5 ou au tableau 4.4 (annexe). Si l'on y examine l'évolution de l'indice de similitude H'_β , on peut aisément constater qu'il passe par des points culminants correspondant tous, aussi bien en Corse que dans les Pyrénées, au passage d'un type de paysage végétal (échelon ou étage) à un autre. Les échantillons d'un même étage sont donc plus semblables entre eux qu'aux échantillons des (sous) étages contigus (Plus H'_β est élevé, plus grande est la différence entre échantillons voisins). D'autre part, la diversité stationnelle moyenne représente, tant en Corse que dans les Pyrénées, à peu près la même proportion de la diversité globale H'_γ , du moins si l'on fait abstraction des échantillons de la zone montagnarde des Pyrénées : 0,87 pour les P.O. (2,265/2,594) et 0,89 pour la Corse (1,817/2,040). Les mécanismes de structuration du peuplement, sans toutefois être identiques, doivent donc être assez semblables sur l'île et sur le continent. L'intensité avec laquelle ils s'expriment de part et d'autre n'est sans doute pas pareille : la compétition interspécifique intervient plus sur le continent que sur l'île. Cette déduction va quelque peu à l'encontre des conclusions de BLONDEL (1979, p. 141) qui suggèrent de profondes modifications des mécanismes de sélection de l'habitat dans le peuplement d'oiseaux de la Corse. Ou du moins les nuance-t-elle assez fort. Nous voyons à cette discordance trois motifs possibles :

1. Les observations de BLONDEL sont des observations directes effectuées dans deux gradients de végétation strictement identiques, l'un en Corse, l'autre en Provence. Ces conditions de travail rigoureuses sont idéales pour une comparaison valable. Notre méthode repose par contre sur la chouette, c'est-à-dire sur un échantillonneur dont nous ne pouvons contrôler la fiabilité. En outre, nous avons vu que certains de nos échantillons pyrénéens étaient trop petits pour être à coup sûr exhaustifs. Notre référence continentale n'est donc pas aussi bonne que celle de BLONDEL.
2. La colonisation de l'île par les petits mammifères actuels est beaucoup plus récente que celle des oiseaux et s'est faite par apports "artificiels" (cfr. § 3.4.3). Le peuplement de petits mammifères est peut-être moins mûr que celui des oiseaux et peut-être la Corse n'a-t-elle pas encore atteint sa richesse d'équilibre, après les graves perturbations post-pléistocènes dont l'homme s'est rendu en partie responsable (disparition des taxons endémiques, cfr. CALOI et al., 1983; VIGNE, 1983a). Cela est bien difficile à dire ...
3. Les petits mammifères n'obéissent pas nécessairement aux mêmes lois générales que les oiseaux.

Ces deux dernières éventualités nous paraissent toutefois peu probables et l'origine des discordances réside plus, à notre avis, dans un problème d'échantillonnage. En effet, *Rattus norvegicus*, bien connu pour sa supériorité compétitive sur *Rattus rattus*, parfois supposé responsable du déclin de ce dernier sur le continent (HAINARD, 1962; SAINT GIRONS, 1973a) n'a, semble-t-il, jamais pris pied en Corse bien qu'il y ait été signalé plusieurs fois (cfr. KAHMANN et HAEDRICH, 1957a; SALOTTI, 1983). Il est possible que cet échec à la colonisation de l'île soit la consé-

quence de la "fermeture" de la communauté des petits mammifères de Corse. Cette dernière n'est peut-être pas si peu mature que sa relative jeunesse le laisserait penser à première vue. Le rat brun est certes un meilleur compétiteur que le rat noir mais, selon CROWELL et PIMM (1976), pourvu que le plus mauvais compétiteur soit le premier colonisateur, son peu d'aptitude compétitrice face à un nouvel arrivant ne constitue pas pour ce dernier un facteur de réussite. Quant à l'éventualité proposée au point 3, elle nous paraît peu vraisemblable : il semble bien en effet que les mêmes lois générales régissent la structuration des peuplements insulaires, qu'ils soient d'oiseaux ou de mammifères. Nous avons déjà traité de la diminution de la compétition interspécifique, nous venons de voir que l'amplitude de l'habitat était plus large en Corse pour toutes les espèces à l'exception du mulot. Il est toutefois probable que la niche de cette espèce soit également plus large en Corse mais que cet élargissement porte sur d'autres dimensions. Nous avons montré que la taille du crâne de ce rongeur était nettement supérieure sur l'île (LIBOIS, BORDENAVE et FONS, 1983). La musaraigne des jardins est, en Corse, également caractérisée par une très nette augmentation de taille (voir mensurations dans SAINT GIRONS, 1973a p. ex.). ORSINI et CHEYLAN ont montré chez le rat noir, la souris et le lérot de Corse, une augmentation allométrique très nette de la taille de l'appareil manducateur et pensent qu'il s'agit d'une adaptation à un élargissement du spectre alimentaire de ces espèces.

4.3. Conclusion

A la lumière de ces informations, il semble bien que le peuplement de micromammifères de la Corse est, tout comme celui des oiseaux, frappé de ce que BLONDEL appelle le syndrome de l'insularité défini par cinq mécanismes complémentaires :

- surreprésentation de petits généralistes;
- augmentation de la densité de population;
- élargissement des niches et relâchement de la compétition interspécifique;
- accélération des processus de spéciation;
- évolution des paramètres démographiques vers une stratégie de type K.

Nous venons de mettre en évidence un relâchement probable de la compétition interspécifique et l'élargissement des niches. Pour le naturaliste de terrain qui opère en Corse, il ne fait aucun doute que le rat noir et la souris, au moins, s'y trouvent à des densités anormalement élevées par rapport au continent mais nous manquons encore de données comparatives convenables à ce sujet.

Enfin, les premiers résultats de l'élevage en captivité des *C. suaveolens* de Corse semblent indiquer un déplacement des paramètres démographiques vers une stratégie de type K : moins de jeunes à la naissance mais poids moyen relatif plus élevé (Fons, comm.pers., recherches en cours).

Il serait souhaitable d'entreprendre des recherches complémentaires visant à préciser la stratégie de survie de ces espèces en milieu insulaire mais les quelques pistes que nous venons d'explorer dans ce chapitre laissent d'ores et déjà présager de leurs conclusions.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Généralement, on observe que les facteurs responsables de la structuration des communautés d'êtres vivants se regroupent en trois grands ensembles : facteurs paléobiogéographiques, facteurs d'habitat et facteurs relatifs aux relations interspécifiques (rapports prédateurs-proies et interactions compétitives). Les peuplements de petits mammifères suivent-ils cette règle générale ? Comment sont-ils structurés ? Voilà la question centrale de notre travail.

Pour tenter d'y répondre, nous avons décidé de nous situer à une échelle relativement petite et d'envisager aussi bien le cas des insectivores que celui des rongeurs. Sur le plan technique, nous pouvions recourir à différentes méthodes de piégeage afin d'estimer la densité des espèces dans des milieux donnés. Toutefois, nous avons rapidement renoncé au piégeage en tant que fondement principal de notre travail de terrain. Nos données devaient être comparables d'un échantillon à l'autre. Or, les populations de petits mammifères connaissent d'importantes fluctuations saisonnières et annuelles. Le piégeage nous aurait donc contraint à opérer au cours de la même saison de la même année ou à trouver, autant que possible, des facteurs de correction annuel et saisonnier. Notre étude s'en serait trouvée très limitée dans l'espace : considérant que la période la plus favorable s'étend sur environ 100 jours (15 juillet-15 octobre), que la technique de piégeage la moins exigeante nécessite la pose dans un même milieu de 100 pièges pendant trois nuits consécutives et qu'un piégeur ne peut guère contrôler plus de 200 pièges par jour, nous n'aurions pu envisager l'étude que de 60 lignes de pièges, c'est-à-dire de 10 à 15 localités différentes seulement. En outre, il faut savoir que les fluctuations de population de micromammifères ne sont pas nécessairement synchrones d'une localité à l'autre et que la ligne de pièges, pour pratique qu'elle soit, ne permet pas la capture de toutes les espèces (muscardin, musaraigne étrusque p.ex.) et ne donne pas d'estimation fiable de la densité des espèces à moeurs relativement endogées (*Arvicola*, *Pitymys*, taupe...). L'intérêt des données de piégeage eut donc été restreint à une petite partie seulement des espèces composant le peuplement. En conséquence, nous avons résolument opté pour un autre moyen d'échantillonnage : nous avons utilisé un piège biologique, en l'occurrence la chouette effraie. Par rapport aux pièges mécaniques, il a des avantages notables :

- il est moins sélectif;
- il est utilisable sur de vastes contrées en raison de sa très large répartition géographique;
- il est permanent et ne demande aucun contrôle quotidien de la part du chercheur;

- moyennant un échantillonnage correct des pelotes de réjection, il permet d'atténuer l'influence des fluctuations saisonnières ou annuelles des populations de micromammifères ainsi que celle d'éventuelles préférences alimentaires individuelles;
- il intéresse pratiquement tous les milieux : la chouette chasse en effet dans une vaste gamme d'habitats, n'évitant que l'intérieur des massifs boisés.

En dépit de ces immenses avantages, l'étude du régime alimentaire n'est pas une technique parfaite. D'une part, en effet, nous ne savons au juste à quel domaine de chasse les captures de l'oiseau se rapportent et, d'autre part, nous ne pouvons, à notre échelle, tenir compte d'éventuelles préférences alimentaires individuelles des effraies. Le régime de ces oiseaux donne donc une image mais une image déformée du peuplement de petits mammifères d'une localité, ce qui bien entendu doit nous inciter à une certaine prudence dans l'interprétation des résultats.

D'abord utilisée pour accumuler des données sur le régime alimentaire des rapaces, l'analyse des pelotes de réjection a ensuite eu la faveur des mammalogistes désireux de réunir des indications sur la répartition des petits mammifères. D'aucuns ont également étudié les fluctuations du régime en fonction de l'évolution des effectifs de certaines proies ou, plus souvent, en rapport avec différents paramètres d'habitat. Le plus fréquemment, les échantillons de pelotes furent regroupés par région et les facteurs d'habitat traités de manière trop superficielle. Ce genre d'étude n'a donc qu'un intérêt fort limité pour la résolution de notre problème. Il nous fallait à tout prix préserver toute l'information stationnelle. A cette fin, nous avons appliqué à nos données brutes des techniques modernes de description statistique : analyse en composantes principales et analyse des correspondances ainsi que corrélations multiples.

Nous avons d'importantes données sur la Belgique, région écologiquement peu contrastée et représentative de l'Europe atlantique. Il nous importait cependant de voir dans quelle mesure nos observations pouvaient se généraliser à d'autres conditions. C'est pourquoi nous avons entrepris des recherches dans les Pyrénées Orientales où les conditions écoclimatiques sont très variées sur une très faible étendue puisqu'en l'espace de 50 km, à peine, on passe du climat méditerranéen du bord de la mer aux rigueurs des zones montagnarde et subalpine. Enfin, pour mieux saisir le rôle éventuel de la compétition interspécifique dans l'organisation des peuplements, nous avons cherché à nous placer dans des conditions où la compétition interspécifique devait, en théorie, exercer une influence moins forte sur le peuplement. Cette situation, nous pensons l'avoir trouvée sur une île, la Corse, bon équivalent écoclimatique des Pyrénées Orientales.

En ce qui concerne l'influence des facteurs paléobiogéographiques, nous n'avons évidemment aucune donnée originale mais nous devons constater leur importance dans la détermination de la composition des faunes : au sein des trois régions étudiées, certaines espèces telles que Crocidura leucodon, Muscardinus avellanarius et Pitymys subterraneus sont propres à la Belgique; d'autres ne se trouvent que dans les Pyrénées Orientales : Microtus nivalis, Pitymys gerbii, P. duodecimcostatus et Arvicola sapidus. Crocidura suaveolens et Suncus etruscus, espèces communes aux deux régions du midi, sont absentes de Belgique. Concernant la Corse, il s'avère que la colonisation de cette île par les mammifères actuels est très probablement le résultat de l'action de l'

homme. Il a en effet contribué à la disparition des taxons endémiques et à leur remplacement, sans doute involontaire pour ce qui est des petites espèces, par des représentants de la faune continentale dont le caractère le plus marquant est l'anthropophilie. C'est montrer à suffisance l'importance du rôle des données paléontologiques dans la compréhension de l'organisation des écosystèmes.

Dans les limites d'une région d'étendue restreinte, l'assemblage historique des espèces est pratiquement le même dans chaque localité et ce sont plutôt les facteurs d'habitat qui expliquent la structure des peuplements que l'on observe. C'est du moins ce que montre notre travail. En Belgique, où nos échantillons sont très nombreux, nous distinguons tout d'abord deux régions faunistiquement fort différentes : le nord du sillon Sambre-Meuse-Vesdre où le peuplement des micromammifères est caractérisé par une plus grande abondance d'espèces anthropophiles et le sud de cet axe où dominent les musaraignes du genre *Sorex*. Ces différences tiennent incontestablement à des facteurs d'habitat : au sud, les paysages forestiers dominent, sauf peut-être dans les zones les plus élevées où les prairies sont très étendues; au nord par contre, les cultures sont beaucoup plus développées et la densité des habitations humaines nettement plus importante. A l'intérieur de chacune de ces régions, nous avons ensuite analysé avec un maximum de finesse l'influence de différents paramètres du milieu : climat, sol, type de couvert végétal, présence d'éléments particuliers (haies, étangs, marais...)... Deux conclusions essentielles se dégagent de nos résultats :

- le rôle structurant des facteurs paysagers sur le peuplement de petits mammifères est très net (cfr. fig. 3.16) mais l'habitat n'explique pas à lui seul la variabilité de nos données;
- la faune des paysages hétérogènes est nettement plus riche et plus diversifiée que celle des paysages monotones et banalisés. A cet égard, les vastes étendues soumises à la culture intensive où le moindre buisson est un véritable événement apparaissent tout à fait défavorables au maintien d'une faune équilibrée.

Dans les Pyrénées et en Corse, où le nombre de nos échantillons est nettement moins important, nous n'avons pu établir avec autant de finesse les réactions de la faune aux facteurs de l'habitat. Néanmoins, il apparaît que l'abondance des différentes espèces est étroitement liée avec les étages de végétation. Sur le continent, la faune de l'étage méditerranéen se caractérise par la présence de *Mus spretus* et de *Pitymys duodecimcostatus* ainsi que par l'absence de *Microtus arvalis* et des *Sorex*. Les insectivores *Crocidurinae* y vivent en grand nombre. En revanche, l'étage montagnard se singularise par la présence de *Clethrionomys glareolus*, d'*Arvicola terrestris* et de *Microtus arvalis*, ainsi que par l'abondance des *Sorex*. La portion supérieure de l'étage subméditerranéen est incontestablement la plus riche en espèces puisqu'elle englobe les éléments des étages supérieurs descendant à l'ombrée et inférieurs remontant à la faveur des versants exposés au soleil. Nos données pyrénéennes permettent en outre :

1. de mettre en évidence quelques facteurs limitant la répartition de certaines espèces : p. ex. climat pour *Mus spretus*, *Sorex minutus* et *S. "araneus"*...
2. de constater la sensibilité de certaines espèces aux mêmes facteurs de l'habitat dans les Pyrénées et en Belgique : *Apodemus* et couverture boisée; *Sorex* et humidité; *Microtus agrestis* et milieux ouverts humides ...
3. de montrer que des espèces thermiquement exigeantes (*Mus musculus*, *Crocidurinae*) vivant en pleine nature en région méditerranéenne ne se maintiennent sous un climat tempéré que moyennant l'adoption d'un mode de vie typiquement anthropophile.

En Corse, les petits mammifères ont des réactions aux paramètres du milieu très comparables à celles qu'ils ont dans les Pyrénées Orientales. Leur abondance respective montre également une liaison assez stricte avec les étages de végétation. La différence faunistique entre étages n'est plus tant une question de présence ou d'absence de certains taxons mais réside plus dans des modifications de l'abondance relative de ces taxons : la souris domestique domine les peuplements de la plaine, le mulot sylvestre ceux des zones plus élevées et plus boisées. Les exigences fondamentales de ces espèces sont sensiblement pareilles sur l'île et sur le continent : même hygrophilie de Mus musculus et de Crocidura suaveolens, même préférence d'Apodemus pour le couvert ligneux, de Suncus pour les murets de pierres sèches... La sélection de l'habitat telle qu'ils l'exercent sur l'île paraît toutefois nettement moins fine que sur le continent.

L'élargissement de certaines dimensions de la niche et notamment de l'amplitude de l'habitat des petits mammifères en Corse est analysé dans la dernière partie de notre travail et mis en relation avec les phénomènes de compétition interspécifique. Il ressort de nos données que cette dernière est sans aucun doute moins forte en Corse et que le peuplement de l'île est affecté sinon par le syndrome de l'insularité décrit par BLONDEL, du moins par quelques-uns de ses symptômes. L'importance de la compétition interspécifique dans la structuration des peuplements de petits mammifères apparaît donc surtout a contrario : si la compétition se relâche sur l'île, c'est qu'elle est plus importante sur le continent, que son influence y est plus nette.

En bref, notre travail nous permet de conclure que la structuration des peuplements de micromammifères répond à trois ensembles de facteurs : elle dépend de facteurs paléontologiques, se montre extrêmement sensible aux paramètres de l'habitat - ceci est un argument de poids en faveur de l'utilisation des "couches à rongeurs" dans les reconstitutions paléoécologiques - et est également influencée par les interactions interspécifiques. Le rôle exact de ces dernières reste toutefois assez nébuleux : notre matériel de base n'est probablement pas approprié pour une étude très fine des phénomènes compétitifs. En outre, il est un aspect qu'en raison de sa nature même (régime alimentaire d'oiseau prédateur) il ne nous a pas permis d'aborder : l'impact de la prédation sur l'organisation des communautés. Comme l'étude de la compétition, celle de la prédation est pleine de promesses et mériterait d'être développée car nous avons vu que l'habitat seul n'explique pas toute la variabilité des données. Une approche plus précise étant nécessaire à ce stade, il serait souhaitable de changer d'échelle et d'envisager les problèmes au niveau du microhabitat quitte, pour des raisons techniques, à restreindre le champ d'investigations aux quelques espèces les plus abondantes. D'ores et déjà, les travaux qui s'annoncent les plus prometteurs sont ceux qui porteraient sur une comparaison entre des milieux homogènes pauvres en espèces et des milieux fortement hétérogènes où la richesse spécifique est plus grande ou entre habitats insulaires et continentaux.