

RELATIONS OBSERVÉES ENTRE LA PRODUCTION DE FAINES
ET LA DYNAMIQUE DE POPULATION DU MULOT,
APODEMUS SYLVATICUS L.
EN FORÊT DE FONTAINEBLEAU ⁽¹⁾

H. LE LOUARN et A. SCHMITT

*Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78 - Jouy-en-Josas
Laboratoire d'Ecologie végétale Université de Paris Sud
91 - Orsay*

RÉSUMÉ

Dans les hêtraies-chaînaies du centre de la forêt de Fontainebleau, des travaux simultanés ont été entrepris, dans le cadre de la R.C.P. 165 du Programme Biologique International, sur les productions de semences et les populations de Micromammifères, prédateurs potentiels de ces semences.

Durant les deux fainées exceptionnelles des automnes 68 et 70, les courbes de production de semences et d'augmentation de densité du Mulot *Apodemus sylvaticus* montrent une coïncidence certaine. Durant les deux hivers suivants, les densités de population du rongeur considéré ont atteint des valeurs de 160 et de 180 pour 10 hectares. Des comptages de graines effectués aux printemps suivants montrent une disparition de 61 % (en 68) et 74 % (en 70) du stock initial.

Par comparaison avec l'année intermédiaire, l'action directe de l'abondance des faines sur la dynamique de population a été de prolonger la saison de reproduction, amenant un maximum de densité en hiver.

Afin de préciser les interactions Rongeurs-semences, des enclos de protection ont été mis en place cet automne dans les parcelles étudiées.

INTRODUCTION

Bien que des études aient déjà été consacrées à la production de semences par les arbres forestiers, (entre autres : A. S. WATT, 1923 et 1925; P. BURSCHEL, J. HUSS, R. KALBHEHN,

⁽¹⁾ Étude réalisée dans le cadre de la R.C.P. 165 du C.N.R.S. : « Études sur la productivité d'écosystèmes forestiers en forêt de Fontainebleau ».

1964; F. WEISSEN et E. SACRE, 1968 pour le Hêtre; M. W. SHAW, 1968 *a* et *b*, pour le Chêne sessile) et aussi à l'évolution des populations forestières de rongeurs, peu de travaux ont mis clairement en évidence les relations existant entre ces deux aspects particuliers de la vie des écosystèmes forestiers.

Les recherches entreprises sur ces sujets depuis 1968, en forêt de Fontainebleau, répondent à un double objectif. D'une part, l'évaluation de l'importance des fainées et de leur devenir s'insère dans une étude plus générale de la régénération du Hêtre; d'autre part, les recensements de micromammifères sont nécessaires pour suivre la dynamique de leurs populations et pour permettre la définition de biotopes spécifiques, mais aussi pour préciser leur rôle en tant que consommateurs primaires et que prédateurs d'insectes défoliateurs.

Ces travaux sont menés sur un ensemble de parcelles contiguës, essentiellement des hêtraies, situées sur l'un des grands plateaux calcaires existant dans le massif, et plus particulièrement dans l'une des Réserves Biologiques, celle de la Tillaie, qui a déjà fait l'objet de descriptions (G. LEMÉE, 1966) et plus récemment d'une cartographie détaillée (J. BOUCHON et al., à paraître).

I. — MÉTHODES UTILISÉES

a — *La production de semences*

En raison de l'importante fréquentation humaine de la forêt de Fontainebleau, il s'est avéré impossible de laisser en permanence, dans les parcelles étudiées, des pièges à graines tels que ceux utilisés par les services de l'O.N.F. En conséquence, l'évaluation de l'importance des fainées a été réalisée à partir de récoltes au sol sur des surfaces-échantillons de 1 m², de l'ensemble des éléments tombés des arbres, puis par tri des faines au laboratoire et classement en trois catégories : faines pleines, avortées et parasitées.

A partir de la fin septembre 1968, 19 surfaces échantillons ont été délimitées à l'intérieur de la réserve de la Tillaie, et les récoltes ont eu lieu tous les quinze jours, se poursuivant jusqu'à la mi-décembre.

¶ Pour l'étude de la fainée de 1970, les mêmes surfaces ont été utilisées pendant la même période, mais avec cette fois des ramassages hebdomadaires. De plus, dans le milieu de novembre, le même type de récolte a été effectué, en une seule fois, sur 90 surfaces échantillons également sous futaie.

Le tableau 1 illustre ces résultats :

TABLEAU 1 — TABLE 1

Répartition des faines entre différentes catégories selon l'année
(Effectifs pour 19 m²)

Catégories de faines	Fainée 1968		Fainée 1970		Différence entre 1968 et 1970
	effectif	%	effectif	%	
Pleines	2 151	52,48	1 932	45,34	0,01 < p < 0,05 n. s.
Avortées	818	19,98	1 287	30,21	
Parasitées	1 128	27,54	1 042	24,45	
Total	4 097	100,00	4 261	100,00	n. s.

b — *Les populations animales*

Cette étude se fait de deux façons :

a) durant toute l'année, chaque mois, des lignes-standards de pièges de 150 mètres de long sont posées pendant trois jours, à raison d'un piège tous les trois mètres. Elles sont mises en place un matin et sont visitées trois matins de suite, avec dépose lors du troisième relevé.

b) les données fournies par les lignes de pièges ont été complétées par l'installation, pendant le mois d'avril 1969 d'un réseau de pièges munis de dortoirs permettant la capture d'animaux vivants. Cela rend possible, par marquage individuel, l'étude des déplacements des animaux. De plus, la comparaison avec les lignes-standards permet de convertir le nombre de prises en densités absolues (H. LE LOUARN et al., 1969).

Les animaux capturés sont autopsiés de façon à connaître le sex-ratio, ainsi que leur état dans le cycle reproducteur. La détermination de l'âge se fait par la méthode de pesée des cristallins (R. D. LORD, 1959).

II. — RÉSULTATS

a — *Étude des fainées*

Il apparaît tout d'abord, à l'examen de dates des fainées à Fontainebleau, que celles-ci y sont relativement fréquentes. Ainsi, au cours de la dernière décennie, elles se sont produites en 1962, 1965, 1968 et 1970. Il semble que cette fréquence soit plus grande qu'on ne l'admet en général; ainsi, en Allemagne, K. BORSCHERS (1954) signale dans la région de Gottingen une période moyenne de l'ordre de 7 à 8 ans. D'autre part, il est souvent admis qu'entre les années de fainées abondantes existent des années de fainée réduite; or, il semble qu'à Fontainebleau, tout au moins depuis une dizaine d'années, les fainées soient ou bien très abondantes ou bien entièrement nulles.

En ce qui concerne le déroulement des fainées à Fontainebleau, les deux années 1968 et 1970, se révèlent relativement semblables. Ainsi, les récoltes montrent, comme P. BURSCHER et al. (1964) l'avaient noté dans les hêtraies allemandes, que la saison de chute des faines s'étale sur trois mois (environ de la mi-septembre à la mi-décembre), que le maximum de chute a lieu dans la première quinzaine d'octobre, et aussi que c'est à ce moment qu'arrive au sol le maximum de faines en bon état (fig. 1, a et b).

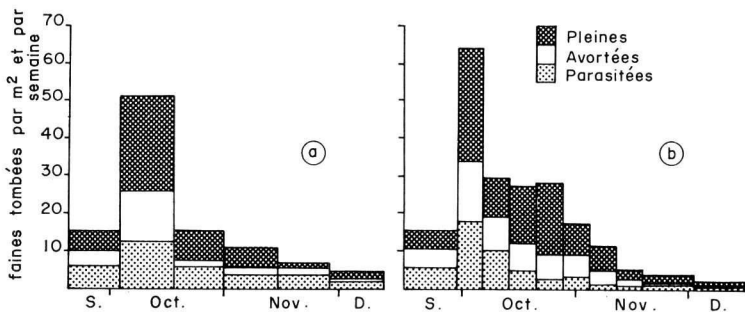


FIG. 1. — *Intensité hebdomadaire de la chute des faines en 1968 (a) et 1970 (b)*

FIG. 1. — *Weekly intensity of the beechnut fall in 1968 (a) and 1970 (b)*

En effet, au moment même de la chute, une partie non négligeable des semences produites est déjà sans avenir; ainsi, en 1968 sur les 214 faines tombées en moyenne par m², 48 % sont, avant d'arriver sur le sol, condamnées à ne pas germer. Le tableau I indique l'importance des différentes catégories de faines pour les deux années étudiées. La production de 1970 est légèrement supérieure à celle de 1968, si on considère l'ensemble des semences produites. Cependant, compte tenu de l'hétérogénéité (K. MATHER, 1965), il apparaît que la différence entre les deux années n'est pas significative. La même conclusion s'impose pour les catégories de faines pleines et parasitées; par contre, la quantité de faines avortées est une fois et demie plus importante en 1970 qu'en 1968 (avec un pourcentage d'erreur compris entre 1 et 5 %).

Malgré l'abondance des faines sans avenir, il reste tout de même en moyenne par m² une centaine de faines viables sur le sol, éventuellement susceptibles de germer. Or, une récolte au printemps, sur 19 nouvelles surfaces contiguës à celles utilisées à l'automne, fait apparaître que pendant l'hiver une quantité considérable de faines a disparu (fig. 2 a et b).

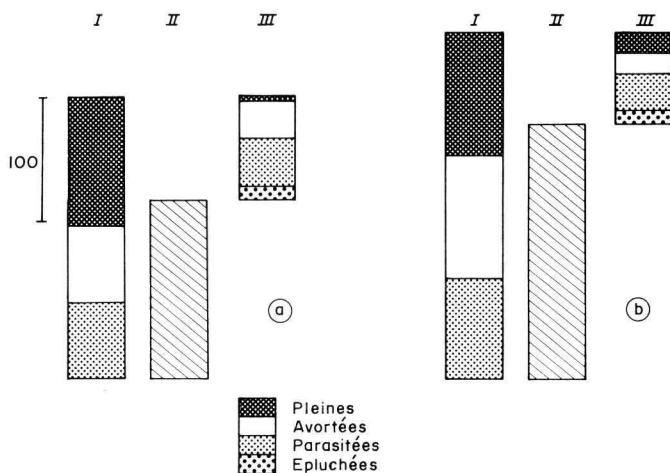


FIG. 2. — Destinée des fainées de 1968 (a) et 1970 (b)

- I — Faines tombées à l'automne.
 II — Faines disparues entre la chute et le printemps.
 III — Faines restant au printemps.
 Pl : Faines pleines.
 A : Faines avortées.
 Pa : Faines parasitées.
 Ep : Faines épluchées (au printemps seulement).

FIG. 2. — Destiny of beechnut in 1968 (a) and 1970 (b)

- I — Beechnut-fall in autumn.
 II — Beechnut disappearance between the fall and spring.
 III — Beechnut resting in spring.

Characteristics of beechnuts :

- Pl : Full.
 A : Abative.
 Pa : Parasitized.
 Ep : Pealed (only in spring).

Par rapport à la quantité totale tombée à l'automne, il ne reste que 38 et 26 % respectivement pour 1968 et 1970. De plus, parmi ce résidu la quantité de faines pouvant germer est extrêmement réduite. En 1968, il restait au printemps seulement 2 semences viables par m², ce qui n'a permis par la suite que l'apparition de très peu de plantules (0,17 par m²), compte tenu du taux de germination inférieur à 100 % et d'une importante mortalité post-germinatoire.

b — *Étude des populations de Mulots*

La dynamique de population du Mulot pour les années considérées est représentée par la fig. 3. Quelques commentaires généraux peuvent s'en dégager.

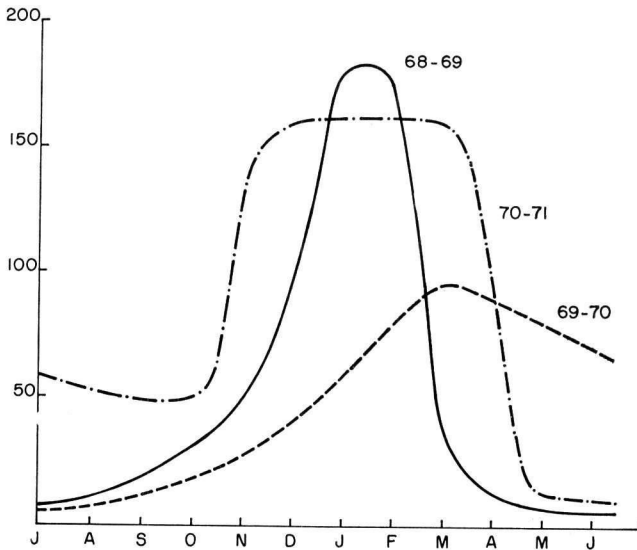


FIG. 3. — *Évolution de la densité du Mulot au cours de l'année*

FIG. 3. — *Evolution of the fieldmouse density during the year*

Tout d'abord, on voit que la densité est très variable, passant de 7 à près de 190 pour 10 hectares. D'autre part, on ne peut pas noter de véritable cycle annuel. En particulier, l'abondance en automne notée par d'autres auteurs (R. S. MILLER, 1958; C. H. S. WATTS, 1969) n'a jusqu'à présent jamais été rencontrée. Pour expliquer ces fluctuations, nous nous sommes penchés sur les situations existant lors des périodes précédant les maxima de densité et lorsque ceux-ci étaient atteints.

En novembre, la population est formée d'individus de l'année. Sa structure en âge est différente suivant la date du début de la reproduction. Ainsi, en 1970, l'activité sexuelle a débuté en janvier et toutes les classes d'âge jusqu'à 12 mois sont représentées. De plus, le pourcentage d'individus reproducteurs en novembre varie beaucoup d'une année à l'autre;

en 1968 et 1970, respectivement 50 et 66 % des individus capturés étaient sexuellement actifs, contre seulement 33 % en 1969.

Donc, en 1968 et 1970, la production de jeunes a pu se poursuivre et conduire aux fortes densités des mois de janvier et février des années suivantes.

Ceci est corroboré par la structure de population pendant les mois de janvier des différentes années : en 1970, tous les individus piégés ont plus de quatre mois, alors que les deux autres années, des jeunes de moins de deux mois ont été capturés.

Il est à noter également que selon les années, l'évolution de la densité au cours du temps est différente. Les deux années où la densité dépasse 150 par 10 ha, on trouve en janvier moins de 5 % d'individus sexuellement actifs, alors qu'en janvier 1970 on en trouve 67 %. A la suite de l'arrêt de production de jeunes, une diminution très importante va se produire, pour amener les niveaux de population à 30 par 10 ha en mars 1969 et à 7 par 10 ha en mai 1971. Au contraire, pendant l'année intermédiaire, la densité est encore de 100 par 10 ha en mai.

III. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Il apparaît donc (fig. 2) que lors des deux fainées abondantes de 1968 et 1970, une disparition importante, de l'ordre du tiers, des semences tombées intervient entre l'automne et le printemps suivant.

Nous avons constaté par ailleurs (fig. 3) que pour ces mêmes années, la saison de reproduction du Mulot s'est poursuivie jusqu'en décembre, pour amener de fortes densités hivernales. Par contre, en 1969, elle s'est terminée un mois plus tôt et a conduit à des populations hivernales beaucoup plus réduites, bien que pour les trois années considérées les densités initiales en octobre aient été pratiquement identiques (20 à 50 par 10 ha).

La comparaison de l'évolution au cours de l'année des populations de semences et de rongeurs (fig. 4) montre une allure générale identique.

Ainsi, il est probable que les fortes fainées étudiées ont eu une action directe sur la dynamique de population du Mulot. La cause immédiate de l'augmentation de densité étant la prolongation, déjà signalée, de la saison de reproduction. Ceci avait d'ailleurs déjà été noté par C. H. S. WATTS (1970) et R. A. FORDHAM (1971) à la suite d'apports supplémentaires de nourriture sur le terrain.

Il est possible aussi que la mortalité juvénile ait diminué, mais nous ne pouvons le prouver faute de données concernant la mortalité de l'année creuse (trop peu d'individus ayant été piégés en janvier 1970). Par contre, ni en 1968, ni en 1970, la fainée n'a prolongé la durée de vie des adultes.

Les deux hivers à forte densité de population ont été tous deux suivis d'une baisse très importante au printemps, que l'on peut attribuer à la fois à l'arrêt de la saison de reproduction comme nous l'avons vu ci-dessus, et sans doute aussi à une carence d'ordre nutritionnel.

En effet, les comptages relatifs à la fainée de 1970 ont permis de montrer (fig. 5) que la majorité des graines disparues l'étaient dès la mi-novembre. Cela signifie qu'une importante

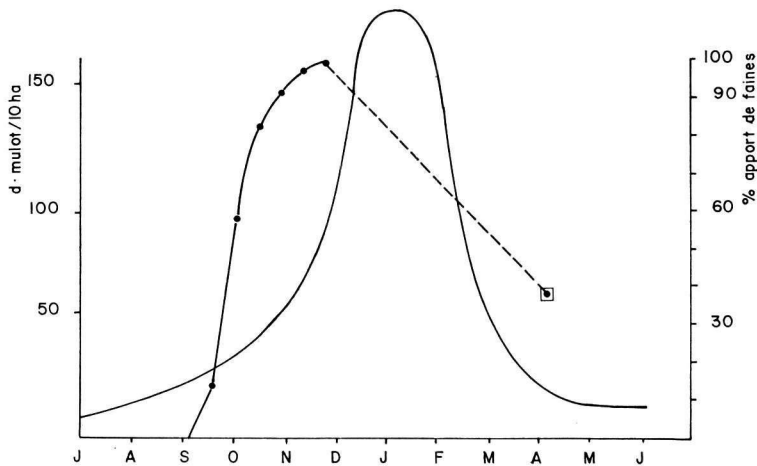


FIG. 4. — Évolutions comparées de la quantité de faines et de la densité du Mulot en 1968-1969

- • — • — Courbe cumulative de l'apport de faines.
- — — — Évolution de la densité du Mulot.
- □ — Faines restant au printemps.
- — — — Évolution supposée de la quantité de faines.

Valeurs utilisées pour tracer la courbe cumulative de l'apport de faines :

Date	3 oct.	17 oct.	31 oct.	13 nov.	27 nov.	11 déc.
% de l'apport total	15	58	81	91	97	100

Faines restant au printemps : 39 % le 20 avril □

FIG. 4. — Compared evolutions of the quantity of beechnut and the density of fieldmouse in 1968-1969

- Cumulative curve of the beechnut fall.
- Evolution of the density of fieldmouse.
- Beechnut resting until spring.
- Supposed evolution of the quantity of beechnuts.

Used values for tracing the cumulative curve of the beechnut fall.

Date	3 oct.	17 oct.	31 oct.	13 nov.	27 nov.	11 déc.
% of the total beechnut fall	15	58	81	91	97	100

Beechnut resting till spring : 39 % the 20th april.

prédation, due en particulier aux rongeurs, s'exerce au fur et à mesure de la chute des semences, alors que pendant l'hiver et jusqu'à la germination, la prédation est extrêmement réduite.

A la suite de ces premiers résultats, des expériences faisant intervenir des dispositifs de protection des semences ont été mises en route. Elles ont pour but de préciser divers aspects des interactions rongeurs-semences dans les conditions naturelles.

Reçu pour publication en février 1972.

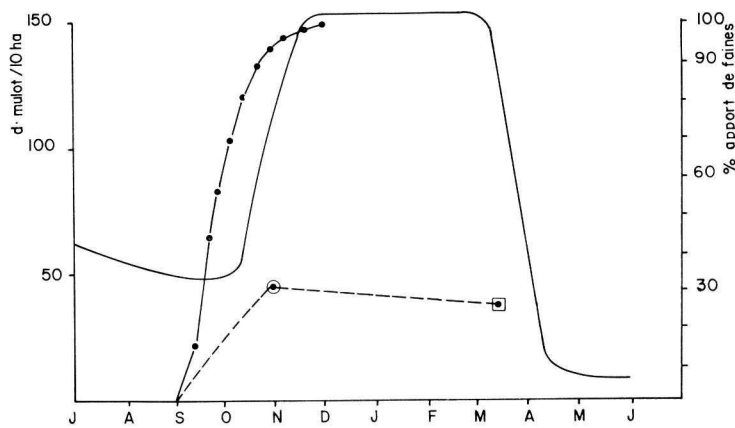


FIG. 5. — Évolutions comparées de la quantité de faines et de la densité du Mulot en 1970-1971

- • — • — Courbe cumulative de l'apport de faines.
- ⊙ — Faines restant au début de l'hiver.
- □ — Faines restant au printemps.
- • - - • - Évolution supposée du nombre de faines au sol.
- — — — Évolution de la densité du Mulot.

Valeurs utilisées pour tracer la courbe cumulative de l'apport de faines.

Date	28 sept.	4 oct.	11 oct.	18 oct.	26 oct.	2 nov.	11 nov.	16 nov.	30 nov.	14 déc.
% de l'apport total	13	42	55	68	80	88	93	95	98	100

Faines restant au début de l'hiver : 31 % le 15 novembre. ⊙
Faines restant au printemps : 26 % le 30 mars. □

FIG. 5. — Compared evolutions of the quantity of beechnut and the density of fieldmouse in 1970-1971

- Cumulative curve of the beechnut fall.
 - Beechnut resting till the beginning of winter.
 - Beechnut resting till spring.
 - Supposed evolution of the number of beechnuts on the ground.
 - Evolution of the density of fieldmouse.
- Used value for tracing cumulative curves of the beechnut fall.

Date	28 sept.	4 oct.	11 oct.	18 oct.	26 oct.	2 nov.	11 nov.	16 nov.	30 nov.	14 déc.
% of the total beechnut fall	13	42	55	68	80	88	93	95	98	100

Beechnut resting till beginning of winter : 31 % the 15th november.
Beechnut resting till spring : 26 % the 30th march.

SUMMARY

INTERRELATIONS BETWEEN BEECHNUT-PRODUCTION AND POPULATION-DYNAMICS OF FIELD-MOUSE, *Apodemus sylvaticus* IN THE FOREST OF FONTAINEBLEAU

Since 1968 work has been effectuated in the mixed woods (oak and beech) of Fontainebleau on beechnut production and on the dynamics of rodent populations.

Seed production is very high every second or third year. An exceptional quantity of beechnuts was produced in 1968, another in 1970. In each of those two years, the population of woodmice *Apodemus sylvaticus* reached a density of 160 to 180 per 10 ha (Fig. 3) as a result of the extension of the autumnal breeding season. We attribute this phenomenon to the superabundance of food in October-November as WATTS (1970) and FORDHAM (1971) have noted.

The percentage of beechnuts removed was very high: 41 % in 1968 and 74 % in 1970 disappeared by springtime (Fig. 4 and 5). It is likely that rodents take an important part in this removal as the disappearance of beechnuts was especially high during the autumnal population increase (Fig. 5).

To obtain more precise results, enclosures for the seed protection have been placed in the experimental areas.

ZUSAMMENFASSUNG

BEOBACHTUNGEN VON BEZIEHUNGEN DER BUCHECKERNPRODUKTION UND DER DYNAMIK DER WALDMAUS, *Apodemus sylvaticus* IM WALD VON FONTAINEBLEAU

Seit 1968 wurden im Buchen-Eichenbestand im Zentrum des Waldes von Fontainebleau Untersuchungen im Rahmen des Internationalen Biologischen Programmes angestellt, über die Zusammenhänge von Samenproduktion und Populationsdichte von Kleinsäugern, welche eventuelle Verbraucher dieser Samen sind.

Jedes zweite bis dritte Jahr ist eine ausserordentlich hohe Bucheckernernte festzustellen. Während zwei so ausserordentlich grossen Ernten im Herbst des Jahres 1968 und 1970 wiesen die Kurven der Samenproduktion und der Erhöhung der Dichte der Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* sicher eine Beziehung zueinander auf. Während der folgenden zwei Winter erreichte die Bevölkerung der betroffenen Nager eine Dichte von 160 bis 180 per 10 Hektar (Fig. 3). Dieses Phänomen schreiben wir einem Überangebot von Nahrungsmitteln im Oktober — November zu, wie WATTS (1970) und FORDHAM (1971) es aufgezeichnet haben.

Zählungen von Samenkörnern wurden im darauffolgenden Frühling durchgeführt und zeigten einen Schwund von 61 % (1968) und von 74 % (1970) des ursprünglichen Samenvorrates. (Fig. 4 und 5). Man nimmt an, dass Nager einen beträchtlichen Teil dieses Schwundes verursachen, da gerade zur Zeit der herbstlichen Fortpflanzung ein grosser Teil dieser Bucheckern verschwand. (Fig. 5).

Schliesslich, um präzisere Resultate über Zusammenhänge zwischen Nagern und Samenkörnern zu erhalten, wurden Schutzzäune auf den untersuchten Parzellen angebracht.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BORCHERS (K.), 1954 : Zur Technik der Buchennaturverjüngung in Niedersachsen. Forst-und Holzwirt, 416-421.
- BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A.-M.), SCHMITT (A.), 1971. Cartes des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la Réserve Biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. 3 cartes au 1/1000^e et une notice (à l'impression).
- BURSCHEL (P.), HUSS (J.), KALBHEHN (R.), 1964 : Die natürliche Verjüngung der Buche. Schriftenreihe d. forst. Fakultät d. Univ. Göttingen. Bd 34, 186 p.
- FORDHAM (R. A.), 1971 : Field populations of deer mice with supplementary food. Ecol., 52, 1, 138-146.

- LE LOUARN (H.), SPITZ (F.), DASSONVILLE (B.), 1969 — Expérimentation des piégeages en ligne sur des populations marquées de divers Rongeurs forestiers et montagnards. Sympos. Méth. Estim. Popul., Twärmine.
- LEMÉE (G.), 1966 : Sur l'intérêt écologique des Réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau. B.S.B.F., **113**, 5-6, 305-323.
- LORD (R. D.), 1959 : The lens as an indicator of age in cotton-tail rabbits. J. of Wildlife Management, **23**, 358-60.
- MATHER (K.), 1965 : Analyse statistique en biologie. Gauthier-Villars, Paris, 327 p.
- MILLER (R. S.), 1958 : A study of the mouse population in Wytham wood, Berkshire. J. of Mamm., **39**, 4, 477-493.
- SHAW (M. W.), 1968 *a* : Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in north Wales. I. A preliminary study on acorn production, viability and losses. J. Ecol., **56**, 565-583.
- SHAW (M. W.), 1968 *b* : Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in north Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. J. Ecol., **56**, 647-660.
- WATT (A. S.), 1923 : On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. I. The causes of failure of regeneration of beech. J. Ecol., **11**, 1, 1-48.
- WATT (A. S.), 1925 : On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. II. The development and structure of beech communities on the Sussex downs. J. Ecol., **13**, 1, 27-73.
- WATTS (C. H. S.), 1969 : The regulation of woodmouse number in Wytham wood, Berkshire. J. of anim. scol., **38**, 285-304.
- WATTS (C. H. S.), 1970 : Effect of supplementary food on breeding woodland rodents. J. of Mamm., **51**, 1, 169-171.
- WEISSEN (F.), SACRE (E.), 1968 : Observations sur le rendement des fainées de 1964 à 1965 dans deux hêtraies ardennaises. Bull. Soc. Roy. For. Belg.
-