

STRATÉGIES COMPARÉES D'UTILISATION DES RESSOURCES
TROPHIQUES DANS UNE LANDE BRETONNE
PAR UN LAGOMORPHE (*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*, L.)
ET UN RONGEUR (*APODEMUS SYLVATICUS*, L.)

A. BUTET*, J.L. CHAPUIS** et J.C. LEFEUVRE**

Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés
U.A. 0696 du C.N.R.S.

Depuis plusieurs années, la lande bretonne est l'objet de recherches approfondies. Pour mieux comprendre le fonctionnement de cet écosystème, les relations animal-végétation ont été abordées par l'étude du régime alimentaire de plusieurs phytophages sauvages (insectes, mammifères) ou domestiques (ovins) (Lefeuvre, 1980).

Fréquemment soumises aux incendies, ces landes, lors de leur phase de restauration, constituent des systèmes simplifiés et, par là même, particulièrement intéressants à étudier. Dès les premiers stades de recolonisation végétale, deux mammifères phytophages fréquentent la lande, puis d'y installent : un Lagomorphe, le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*, L.) et un Rongeur, le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*, L.) (Forgeard et Chapuis, 1984 ; Butet, 1984).

Si de nombreux travaux portent sur les régimes alimentaires des mammifères phytophages et notamment sur les différences dans l'utilisation de la biomasse végétale par diverses espèces, ces comparaisons ont le plus souvent été effectuées au sein d'un même genre, ou d'un même ordre, par exemple des ongulés sauvages ou domestiques (Gwynne et Bell, 1968 ; Dudzinski et Arnold, 1973 ; Schwartz et Ellis, 1981 ; Leclerc, 1985 ; Putman, 1986...), ou des rongeurs sympatriques (Zimmerman, 1965 ; Baker, 1971 ; Hansson, 1971 ; Obrtel et Holisova, 1976 ; Holisova et Obrtel, 1977, 1980...).

L'analyse du régime alimentaire du Lapin de garenne et du Mulot sylvestre, effectuée au cours d'une même année, sur une même station, et suivant une méthodologie identique (Chapuis et Forgeard, 1982 ; Butet, 1986a), nous permet de décrire les stratégies alimentaires développées par chacune de ces deux espèces en fonction de leurs aptitudes morphologiques et physiologiques respectives. Les phénomènes de compétition interspécifique seront appréhendés par l'examen du partage des ressources végétales disponibles suivant les saisons.

* Université de Rennes I, Avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes Cedex.

** Muséum National d'Histoire Naturelle, 36, rue Geoffroy St Hilaire, F-75005 Paris.

DESCRIPTION DU MILIEU

La station d'étude (plateau de Trécesson) située en Bretagne à 40 km à l'ouest de Rennes est une ancienne pinède incendiée en 1976, en cours de recolonisation végétale.

La végétation de cette lande, établie sur des affleurements rocheux, a déjà fait l'objet de descriptions détaillées (Chapuis et Forgeard, 1982). En 1981, année de prélèvement des échantillons, la physionomie végétale se présente comme une mosaïque de formations xéro-mésophiles. La strate muscino-graminoïde bien développée est représentée principalement par *Polytrichum* spp. et *Agrostis setacea* ; diverses chaméphytes (*Erica* spp., *Ulex* spp.) forment des taches en expansion, et les bouleaux (*Betula* spp.), en phase de croissance, constituent la strate arbustive. Une liste complète des espèces présentes sur la station d'étude est fournie au tableau I ; nous avons figuré pour chacune d'elles leur indice d'abondance/dominance (Chapuis et Forgeard, 1982).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les régimes alimentaires du Lapin de garenne et du Mulot sylvestre au cours des saisons ont été étudiés par l'analyse microscopique des fèces récoltées mensuellement de janvier à décembre 1981. Le principe de la méthode, énoncé par Baumgartner et Martin (1939), consiste à identifier les fragments épidermiques présents dans l'estomac ou dans les crottes par comparaison à un catalogue photographique d'épidermes de référence. Les fragments d'origine animale présents dans les crottes du Mulot sont identifiés selon le même principe.

De la récolte des crottes à l'expression des résultats, les techniques de traitement du matériel fécal et les divers échantillonnages nécessaires ont fait l'objet de tests préalables (Chapuis, 1980 ; Butet, 1984, 1985).

Pour le Lapin de garenne, 10 à 15 crottes fraîches appartenant à des individus différents sont récoltées chaque mois sur une surface de 40 ares. A partir de cet échantillon, l'identification de 400 fragments d'épidermes permet de caractériser le régime du groupe d'individus fréquentant la station (Chapuis, 1980).

Pour le Mulot sylvestre, la capture des individus permet de récolter les crottes dans le piège. La capture minimale de 10 individus par mois et l'identification de 200 fragments sur l'ensemble des crottes de chaque individu permet de décrire le régime de la population à la période considérée (Butet, 1985). Au cours du cycle d'étude, 163 individus ont été pris en compte.

Les résultats, pour chacune des deux espèces, prennent la forme de pourcentages des différentes catégories alimentaires identifiées au cours des analyses.

Les différences de digestibilité et de fragmentation intra- et interspécifiques des épidermes et la non-linéarité du rapport surface d'épiderme/poids sec du végétal principalement, font que ces pourcentages ne traduisent pas directement les quantités relatives des diverses espèces végétales ingérées à une période donnée, comme l'a souligné encore récemment Barker (1986). Cependant, dans nos conditions d'étude, cette méthode permet une détermination qualitative précise des régimes des deux espèces et une analyse fiable des variations saisonnières d'abondance relative des items consommés (Chapuis, 1980 ; Butet, 1985).

Un indice de recouvrement des choix alimentaires du Lapin et du Mulot a été calculé selon deux formules :

$$C = \frac{2 \sum_{i=1}^n x_i y_i}{\sum_{i=1}^n x_i^2 + \sum_{i=1}^n y_i^2} \quad 0 < C < 1 \quad (\text{Zaret et Rand})$$

n : nbre total d'items alimentaires

x_i : abondance relative de l'item i chez l'espèce x

y_i : abondance relative de l'item i chez l'espèce y

$$R = \sum_{i=1}^n \min(x_i, y_i) \quad 0 < R < 100 \quad (\text{Squires, 1982})$$

C et R peuvent être exprimés en pourcentages, 0 % correspondant à des régimes totalement différents et 100 % à des régimes totalement identiques. $C > 60$ % indique un recouvrement significatif (Brown et Lieberman, 1973).

R et C ont été calculés sur l'ensemble des items identifiés (organes végétaux) pour chacun des deux régimes.

Il existe différentes mesures de la diversité des régimes alimentaires ou de l'étendue des niches trophiques, les divers modes de calcul fournissent des valeurs généralement hautement corrélées.

Afin d'apprécier les variations saisonnières de la diversité trophique des deux régimes, nous avons adopté l'indice de Shannon et Weaver (1949, *in* Daget, 1976). Les items pris en compte pour le calcul concernent les divers organes végétaux identifiés dans le régime des deux espèces. Nous avons également utilisé l'indice d'équitabilité (Sheldon, 1969) qui rend compte du « degré de réalisation » de la diversité maximale théorique du régime.

I sera d'autant plus fort que ses 2 composantes, richesse (S) et équitabilité (E), seront élevées.

RÉSULTATS

Rongeur polyphage, le Mulot sylvestre se différencie du Lapin de garenne (strictement phytophage) par la présence, en quantité variable selon les milieux, de proies animales dans son régime (14,6 % en moyenne dans le cas présent). Une description détaillée de cette nourriture animale en lande a déjà été publiée (Butet, 1986a). Nous évoquerons donc ici cet aspect du régime dans sa globalité (tous taxons animaux confondus) et nous nous limiterons à comparer de façon détaillée les choix effectués sur les végétaux par ces deux espèces.

Lors des déterminations, le degré de spécificité variable des fragments épidermiques nous oblige à regrouper certains d'entre eux dans des catégories plus ou moins larges : classe, famille, genre, organe. Les fragments très peu différenciés

TABLEAU I

Indice d'abondance des diverses espèces végétales disponibles dans le milieu, consommées ou délaissées par le Lapin de garenne et le Mulot sylvestre.

(+++ : très consommée, ++ : assez consommée, + : peu consommée, - : traces. PV : parties végétatives, PR : parties reproductrices.

LISTE DES ESPECES VEGETALES					
		PV	PR	PV	PR
Lichens	Lichens pl. sp. +				
	<i>Cladonia impexa</i> +				
Bryophytes	<i>Polytrichum juniperinum</i> .. +				
	<i>Polytrichum formosum</i> 4	++	+	+++	+++
	<i>Polytrichum piliferum</i> 3				
	<i>Campylopus polytrichoides</i> .. +				
Ptéridophytes	<i>Pteridium aquilinum</i> +			-	
Gymnospermes	<i>Pinus sylvestris</i> +			-	
MONOCOTYLEDONES					
Graminées	<i>Aira praecox</i> +	+			
	<i>Festuca trachyphylla</i> 1	++			
	<i>Agrostis tenuis</i> +	++		-	
	<i>Agrostis setacea</i> 3	+++	++	+	+
	<i>Agrostis canina</i> +	+		-	
	<i>Molinia caerulea</i> 1	-		-	+
	<i>Sieglingia decumbens</i> +	+			
Joncacées	<i>Juncus effusus</i> +				
Liliacées	<i>Endymion non-scriptus</i> +	+		-	-
	<i>Scilla autumnalis</i> +	+			
Cypéracées	<i>Carex caryophylla</i> +				
DICOTYLEDONES					
Salicacées	<i>Salix atrocinerea</i> 1				
Betulacées	<i>Betula pubescens</i> 2				
	<i>Betula pendula</i> +				
	<i>Alnus glutinosa</i> +				
Fagacées	<i>Quercus pedunculatus</i> +				
Polygonacées	<i>Rumex acetosella</i> +				
Cistacées	<i>Tuberaria guttata</i> +			-	+
Polygalacées	<i>Polygala serpyllifolia</i> ... +				
Hypericacées	<i>Hypericum linarifolium</i> ... 1				++

LISTE DES ESPECES VEGETALES (suite)				
	PV	PR	PV	PR
Crassulacées ... <i>Sedum anglicum</i> 1			+	
<i>Umbilicaria pustulata</i> +				-
Rosacées <i>Potentilla erecta</i> +				
<i>Rubus gr. fruticosus</i> +	+			
Papilionacées .. <i>Ulex europaeus</i> 3	+++	+	-	+++
<i>Ulex minor</i> 3				
<i>Cytisus scoparius</i> +	-			
Ombellifères ... <i>Carum verticillatum</i> +				
Ericacées <i>Erica cinerea</i> 3	++	++	-	+++
<i>Erica ciliaris</i> 2			-	++
<i>Calluna vulgaris</i> 1	+	-	-	-
Srofulariacées . <i>Digitalis purpurea</i> +				+
<i>Pedicularis sylvatica</i> +				+
Campanulacées .. <i>Jasione montana</i> +				
Composées <i>Hypochaeris radicata</i> +				

ne pouvant être placés dans l'une des rubriques précédentes sont classés en « Indéterminés ». Chez le Lapin, cette rubrique englobe uniquement des épidermes végétaux atypiques. Chez le Mulot sylvestre, elle renferme des fragments dont l'origine animale ou végétale n'a pu être précisée.

Nous nous intéresserons plus particulièrement aux constituants majeurs des deux régimes ; néanmoins, nous avons fait mention au tableau I des diverses plantes consommées par ces deux phytophages.

I. — COMPOSITION GLOBALE COMPARÉE DES DEUX RÉGIMES (abondance relative moyenne annuelle)

1) Nature des régimes et importance relative des espèces végétales (Fig. 1a)

La nourriture animale, absente chez le Lapin, représente 14,6 % chez le Mulot et le taux d'indéterminés, inférieur à 10 %, est deux fois plus élevé chez le Mulot (8,6 %) que chez le Lapin (4,1 %). Les polytrics sont consommés dans les mêmes proportions (17,6 % pour le Mulot et 11,8 % pour le Lapin). La différence majeure entre les deux régimes concerne l'importance inverse des dicotylédones et des graminées. Ainsi, le Lapin est fondamentalement graminivore (58,2 % pour les graminées et 25,9 % pour les dicotylédones) alors que le Mulot consomme préférentiellement les dicotylédones (52,5 %) et très secondairement les graminées (6,7 %).

Au niveau spécifique, il est difficile pour les graminées de faire une comparaison espèce par espèce vu la difficulté d'identification de certains fragments. Ainsi, chez le Lapin, *Agrostis setacea* qui représente une part importante du régime (14,1 %) est sous-estimé dans la mesure où la rubrique « autres graminées », qui occupe 41,9 % du régime, contient, en plus des fragments non spécifiques des diverses graminées consommées (*Agrostis tenuis*, *Agrostis canina*, *Sieglingia decumbens*, ...), ceux de la gaine et de la hampe florale de cette espèce. Il semble cependant que cette graminée largement répandue dans ce milieu soit très importante dans le régime alimentaire du Lapin alors qu'elle est peu recherchée par le Mulot (3,1 %). Les épidermes de deux autres graminées, *Festuca trachyphylla* et *Molinia caerulea* ont été identifiés respectivement dans le régime du Lapin et du Mulot. Comme précédemment, la remarque concernant la spécificité des fragments peut être évoquée, mais ces deux espèces semblent toutefois moins consommées que celles du genre *Agrostis*.

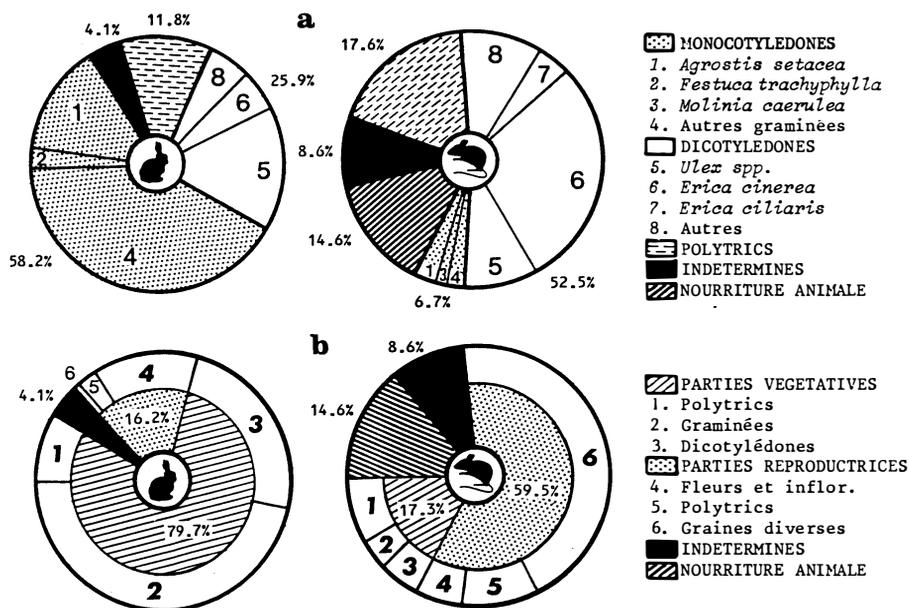


Figure 1. — Abondance relative moyenne annuelle des espèces végétales (a) et des organes végétaux (b) de la lande dans le régime alimentaire du Lapin de garenne et du Mulot sylvestre.

Les dicotylédones dominantes de la lande sont représentées par des chaméphytes : les ajoncs (*Ulex europaeus* et *U. minor*) et les éricacées (*Erica cinerea*, *E. ciliaris*). La spécificité plus grande des fragments de ces diverses espèces (hormis les deux ajoncs) fait que la comparaison de leur consommation est plus facile que pour les graminées. Les ajoncs prennent une part peu différente dans les régimes du Lapin (15,5 %) et du Mulot (9,3 %). En revanche, *Erica cinerea*, dominante dans le régime du Mulot (28,4 %) est peu recherchée par le Lapin (5,2 %). Une autre éricacée moins répandue, *Erica ciliaris*, est faiblement consommée par le Mulot (4,4 %) et totalement délaissée par le Lapin.

2) Importance relative des organes végétaux épigés dans les deux régimes (Fig. 1b)

Les organes végétatifs (P.V.) et reproducteurs (P.R.) des végétaux prennent globalement une importance inverse chez les deux espèces. La priorité revient aux organes végétatifs chez le Lapin (P.V. : 79,7 %) et aux organes reproducteurs chez le Mulot (P.R. : 59,5 %).

Pour les parties végétatives, nous avons distingué trois catégories : les polytrics, les graminées et les dicotylédones. Les parties végétatives des polytrics occupent une part semblable chez les deux espèces (L : 9,1 %, M : 8,5 %). En revanche celles des graminées qui couvrent 47 % du régime du Lapin n'apparaissent que pour 3,7 % chez le Mulot. Enfin celles des dicotylédones représentent 23,6 % chez le Lapin et 5,1 % chez le Mulot.

Trois types d'organes reproducteurs ont été distingués : fleurs (*sensu lato*), organes reproducteurs des polytrics et graines diverses. Il apparaît très nettement que la différence dans la consommation de ces organes végétaux par les deux espèces est due principalement à la part prise par les graines (M : 59,5 % ; L : 0,5 %). Les organes reproducteurs des polytrics sont également plus recherchés chez le Mulot (M : 9,2 %, L : 2,7 %). Enfin les fleurs et les inflorescences sont environ deux fois plus recherchées par le Lapin (13,0 % contre 5,6 %) en raison principalement de la part importante des inflorescences de graminées dans le régime estival de cette espèce.

II. — ÉTUDE COMPARÉE DES VARIATIONS SAISONNIÈRES (Fig. 2)

L'analyse des variations saisonnières de la consommation des polytrics montre que le Mulot utilise ces mousses principalement de février à mai alors que le Lapin les consomme préférentiellement en automne. Les fructifications et notamment les capsules sporophytiques font l'objet d'un choix par ces deux espèces et apparaissent simultanément dans leur régime (avril et mai principalement) conformément à la phénologie de ces bryophytes.

Pour les graminées, seules sont présentées les variations saisonnières de la consommation de l'espèce dominante dans le régime (*Agrostis setacea*) en ne figurant que la consommation des feuilles ; les inflorescences et les caryopses dont les épidermes ou les téguments ne sont pas suffisamment spécifiques pour être attribués à une espèce ont été inclus dans la catégorie « graminées totales ».

Les feuilles de cette graminée sont nettement plus recherchées par le Lapin que par le Mulot. Ce dernier les consomme en avril-mai quand elles sont en cours de croissance. Une autre graminée, *Festuca trachyphylla* a pu être identifiée dans le régime du Lapin. Cependant, la consommation des feuilles de cette espèce, d'avril à décembre, dépasse rarement 5 %. De même, *Molinia caerulea* apparaît en juillet dans le régime du Mulot. Ce sont presque exclusivement les caryopses de cette espèce qui sont alors consommés.

L'utilisation saisonnière des diverses graminées réunies nous permet de constater que le Lapin délaisse les parties végétatives en été pour consommer préférentiellement les inflorescences durant toute la durée de l'épiaison des diverses espèces. Beaucoup moins importante, la consommation des graminées par le Mulot est également plus marquée en été, avec encore à cette période une préférence pour les inflorescences. Il s'agit en majorité des inflorescences d'*Agrostis setacea*, celles de *Molinia caerulea* n'apparaissant qu'à l'état de traces. Quant

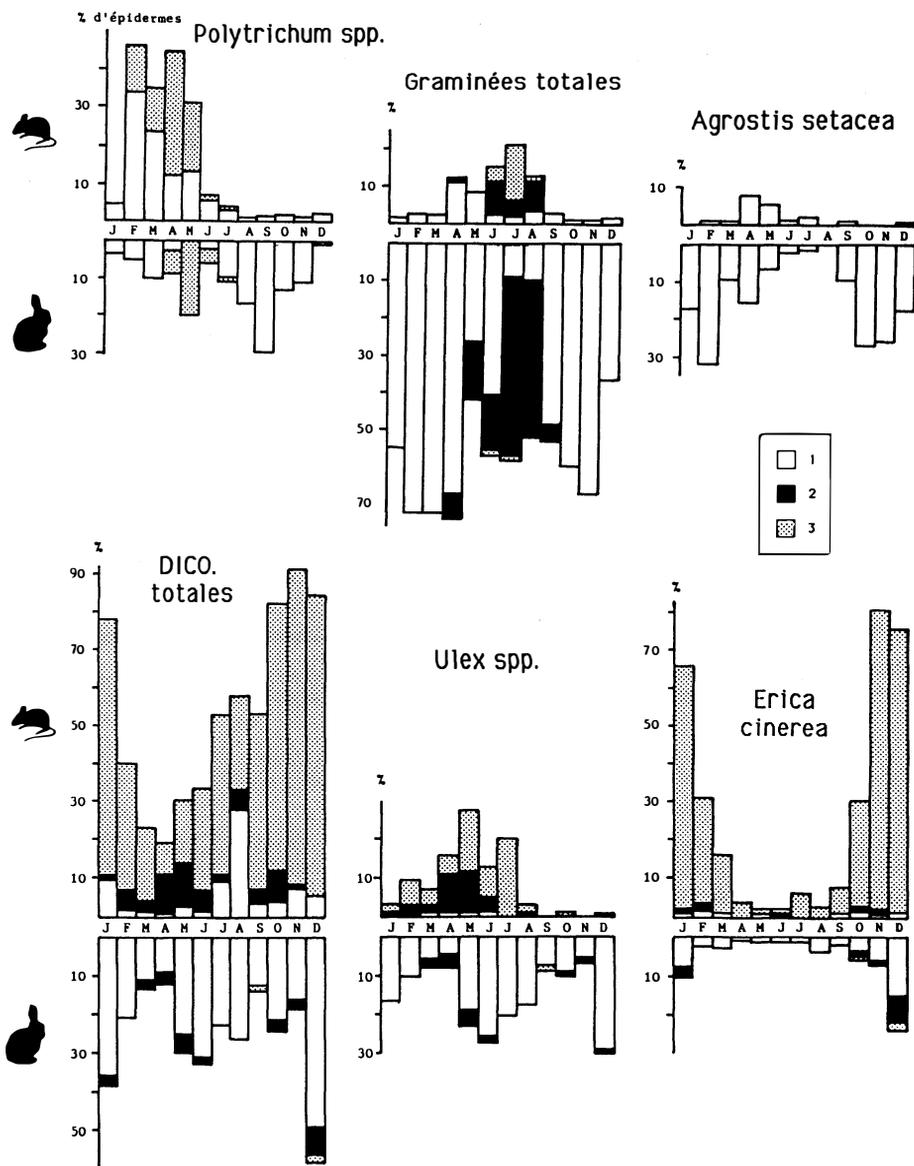


Figure 2. — Variations saisonnières comparées de la consommation des principales espèces végétales de la lande par le Lapin de garenne et le Mulot sylvestre (1 : feuilles ; 2 : fleurs ; 3 : graines).

aux caryopses consommés à la même période, en même temps que les inflorescences, ils sont essentiellement observés dans les fèces du Mulot lequel semble choisir préférentiellement les épis matures. Nous avons ainsi identifié ceux d'*Agrostis setacea*, mais surtout de *Molinia caerulea*, en juillet.

Concernant les dicotylédones, nous avons figuré les deux principales espèces consommées par le Lapin et le Mulot : les ajoncs (*Ulex* spp.) et *Erica cinerea*. Bien que les ajoncs représentent globalement des proportions semblables dans le régime du Lapin et du Mulot, leur utilisation est différente. Seules les feuilles sont consommées par le Lapin en été (production des jeunes pousses) avec une reprise en hiver, alors que les fleurs et les graines sont pratiquement absentes de son régime. A l'opposé les épidermes des feuilles sont très rarement observés dans les fèces du Mulot. Ce sont les fleurs d'*Ulex europaeus* qui sont prélevées au moment de la floraison d'avril à juin, puis les individus se focalisent sur les graines de cette espèce dont la production s'étale de mai à août. Les graines observées dans le régime hivernal appartiennent à *Ulex minor* fructifiant à cette saison.

Le même phénomène s'observe quant à l'utilisation sélective des organes épigés d'*Erica cinerea*. Les feuilles puis les fleurs en automne sont prélevées par le Lapin, dans de faibles proportions, alors que le Mulot s'intéresse presque exclusivement aux graines qui peuvent représenter jusqu'à 80 % des fragments contenus dans les fèces de ce Rongeur en novembre.

L'examen de l'évolution de la consommation des dicotylédones (toutes espèces confondues) confirme la nature des choix observés précédemment. Le Lapin consomme presque exclusivement les feuilles de façon assez irrégulière au cours des saisons. Chez le Mulot en revanche, elles représentent une abondance relative généralement inférieure à 10 % sauf en août où un type d'épiderme de dicotylédone n'a pu être identifié spécifiquement. Pour le Lapin, en dehors d'*Ulex* spp. et d'*Erica cinerea*, les épidermes des feuilles de *Calluna vulgaris* ont été trouvés épisodiquement et en faible quantité dans les fèces. Les diverses autres dicotylédones peu consommées (*Rubus* gr. *fruticosus*, *Sedum anglicum*, ...) ou non identifiées spécifiquement présentent des abondances mensuelles variant globalement entre 2 et 10 %. Quant au Mulot, nous avons noté l'apparition des feuilles de *Sedum anglicum* dans le régime en novembre uniquement (5 %) et des feuilles de quelques autres espèces (*Erica ciliaris*, *Calluna vulgaris*, *Tuberaria guttata*), à l'état de traces.

Les fleurs et les graines de dicotylédones, d'importance mineure dans le régime du Lapin, sont à l'inverse prépondérantes chez le Mulot. C'est surtout le cas des graines dont la diminution dans le régime au printemps traduit leur raréfaction dans le milieu. En liaison avec la phénologie des espèces végétales, les diverses graines apparaissent épisodiquement dans le régime, soulignant l'opportunisme de ce Rongeur face à leur production parfois faible ou fugace. Nous avons ainsi, en plus des graines d'*Ulex* spp. et d'*Erica cinerea*, largement dominantes, remarqué la consommation de celles d'*Erica ciliaris*, d'*Hypericum linarifolium*, de *Tuberaria guttata*, de *Digitalis purpurea* et de *Pedicularis sylvatica*. Ces graines peu répandues dans le milieu sont le plus souvent consommées sur une courte période (1 à 2 mois), durant laquelle leur abondance varie de 5 à 20 %. Les graines d'*Umbilicaria pustulata* et de *Calluna vulgaris* ne sont apparues qu'à l'état de traces dans le régime. Enfin quelques graines indéterminées étaient présentes de façon notable (26,3 %) dans le régime en octobre.

Une vision plus synthétique des variations saisonnières du régime alimentaire de ces deux phytophages nous est fournie par la figure 3 sous forme de spectres évolutifs. Nous avons opéré les mêmes regroupements qu'à la figure 1b. Il ressort alors très nettement que chez le Lapin le régime repose sur la recherche permanente des parties végétatives des graminées puis des dicotylédones. L'arrêt de la consommation des feuilles de graminées en été est remplacé par l'ingestion

sélective des inflorescences. On peut alors considérer, à la vue de ce spectre, que les polytrics, bien que non négligeables dans le régime, ne constituent qu'un apport secondaire face aux deux premières ressources. Il semble que les capsules sporophytiques fassent l'objet d'un choix sélectif puisqu'elles remplacent momentanément l'ingestion des feuilles. A l'inverse les graines très peu représentées tout au long de l'année sont probablement ingérées involontairement, sauf celles d'*Erica cinerea* prélevées avec les fleurs à l'automne.

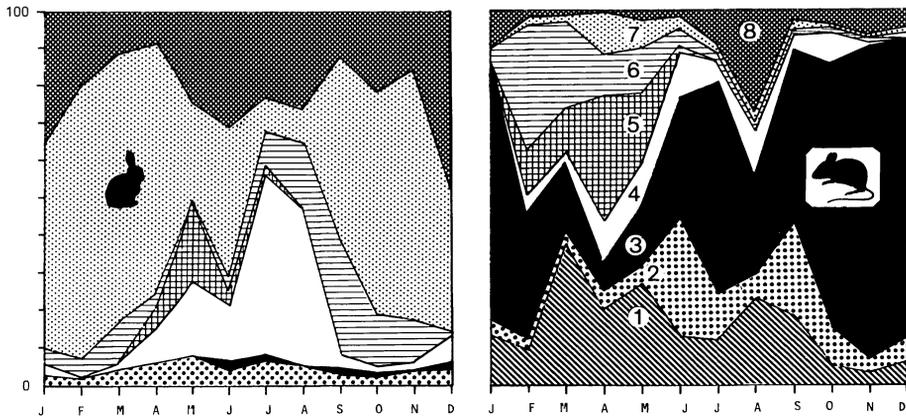


Figure 3. — Evolutions saisonnières comparées de la consommation des organes végétaux de la lande par le Lapin de garenne et le Mulot sylvestre. 1 : Nourriture animale, 2 : Epidermes végétaux indéterminés, 3 : Graines diverses, 4 : Fleurs et inflorescences, 5 : Organes reproducteurs des polytrics, 6 : Feuilles des polytrics, 7 : Parties végétatives des graminées, 8 : Parties végétatives des dicotylédones.

Le spectre d'évolution du régime alimentaire du Mulot est très différent de celui du Lapin. Globalement nous remarquons que cette espèce privilégie la consommation des graines tant qu'elles sont disponibles. Leur raréfaction au printemps se trouve compensée par une augmentation de la nourriture animale et l'ingestion massive des polytrics à cette période de rupture du stock de graines. Les autres composantes du régime (parties végétatives des plantes, fleurs et inflorescences), bien que non négligeables à certaines périodes de l'année, peuvent être considérées comme des constituants secondaires.

III. — DIVERSITÉ ET RECOUVREMENT DES RÉGIMES ALIMENTAIRES DES DEUX ESPÈCES

La méconnaissance spécifique de tous les items alimentaires et de l'impact réel sur la végétation de ces deux populations de phytophages, font que les indices synthétiques utilisés (I.E.R.C.) ne peuvent fournir une quantification absolue de la diversité et de la compétition réelle existant face au partage des ressources. Seules les variations relatives de ces indices au cours du cycle annuel (Fig. 4) témoignent des modifications saisonnières des caractéristiques du régime et du recouvrement des niches de ces deux phytophages.

Le régime du Mulot sylvestre apparaît nettement plus diversifié que celui du Lapin au printemps et en été, alors qu'il devient moins diversifié au cours des mois de novembre, décembre et janvier. Si la diversité plus grande du régime du Mulot s'explique facilement par le nombre important d'items constituant son régime, sa chute marquée en hiver est due essentiellement à la faible équitabilité du régime à cette période, alors que cet indice montre des valeurs élevées et assez stables de mars à octobre. En effet, le régime du Mulot sylvestre au cours de ces mois d'hiver tend à la monophagie (graines d'*Erica cinerea*), alors que le Lapin présente tout au long de l'année des variations moins brutales des deux indices (diversité et équitabilité) en raison de l'absence d'une composante largement dominante. Seule l'abondance des graminées (parties végétatives en mars, inflorescences en juillet et août) impriment une légère diminution de l'équitabilité, plus faible que celle observée pour le Mulot au cours de ces mois alors qu'elle est plus élevée le reste de l'année.

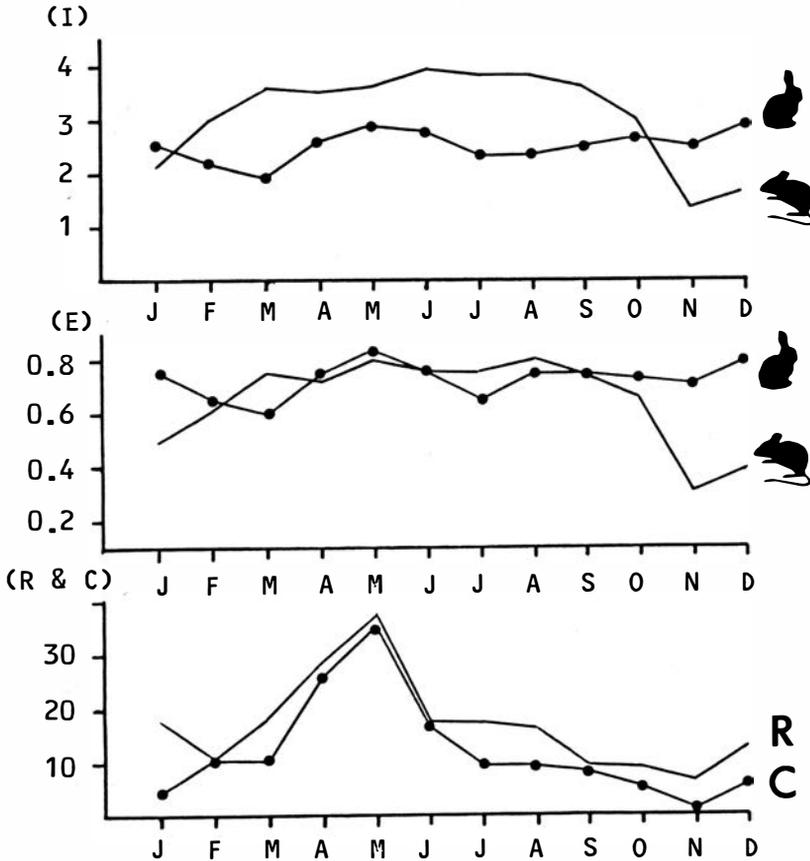


Figure 4. — Variations annuelles des indices de diversité (I), d'équitabilité (E) et de recouvrement (R et C) des régimes alimentaires du Lapin de garenne et du Mulot sylvestre en lande.

Les deux modes de calcul de recouvrement (R et C) donnent des courbes d'allure semblable avec un pic en avril et en mai. Celui-ci est dû principalement à la consommation par les deux espèces des polytrics et secondairement des parties végétatives des graminées. Inférieure à 40 %, cette valeur maximale n'est d'ailleurs pas représentative d'un recouvrement significatif entre les deux espèces. En dehors des mois d'avril et mai, les deux indices toujours inférieurs à 20 % confirment la disjonction importante des deux régimes.

DISCUSSION

L'analyse comparée des régimes alimentaires du Lapin et du Mulot au sein de l'écosystème lande nous a permis de décrire et de montrer les différences essentielles concernant la nature et les variations saisonnières des choix trophiques de ces deux espèces.

La phénologie végétale, déterminant à tout moment la disponibilité et la qualité alimentaire d'une ressource végétale, de même que l'abondance et l'accessibilité de cette ressource, sont autant de contraintes intrinsèques au biotope au travers desquelles une espèce phytophage tend à optimiser ses choix. Le déterminisme de ces choix va alors dépendre d'une part des capacités d'exploration de cet espace trophique et d'autre part des besoins nutritionnels spécifiques, indispensables aux diverses fonctions biologiques des espèces concernées.

C'est au travers de ces deux points essentiels (capacité d'exploration, exigences physiologiques) que nous discuterons des stratégies alimentaires observées chez ces deux espèces. Le Mulot et le Lapin sont deux espèces à forte valence écologique capables de coloniser des milieux variés grâce en partie à la plasticité de leur régime alimentaire qui les font appartenir aux espèces euryphages dites « généralistes ». Néanmoins leur taille et leur mobilité différentes font que l'amplitude de leurs choix est plus ou moins restreinte : ainsi, le Mulot est le plus apte à sélectionner des éléments très précis sur le végétal grâce à son pouvoir d'exploration des diverses strates de végétation. Nous avons montré son opportunisme et sa grande capacité de détection des graines de diverses dicotylédones de la lande dont certaines sont de très petite taille ou appartiennent à des plantes considérées comme toxiques au niveau de leurs productions végétatives (cas de *Digitalis purpurea* par ex.). Nous avons également dans le cadre d'une présentation plus détaillée du régime de cette espèce (Butet, 1985, 1986) précisé que certains individus étaient capables de choisir les étamines des fleurs d'*Ulex* spp. Ceci est encore vrai pour les polytrics dont les capsules sporophytiques peuvent être évidées de leurs spores.

Chez le Lapin, cette sélectivité est nettement moins développée, la rareté des fleurs et des graines de dicotylédones dans le régime étant liée principalement à sa faible capacité d'exploration verticale de la végétation. Seules les productions végétales bien différenciées et directement accessibles dans son environnement peuvent être choisies, comme nous l'avons remarqué pour les inflorescences des graminées ou encore les organes reproducteurs des polytrics. En dehors de ces quelques cas, le Lapin apparaît plus spécialisé dans l'utilisation des productions végétatives des graminées et de quelques dicotylédones.

Ce premier aspect nous montre que toute analyse qualitative du régime de ces deux espèces se fait à des niveaux différents. Dans le cas du Lapin et plus encore

pour de plus grandes espèces, nous nous intéressons essentiellement à la valeur nutritive globale du végétal et donc au choix des espèces végétales ; dans le cas des petites espèces comme le Mulot, c'est la qualité nutritive des productions spécifiques qui prévaut. Nous passons donc d'une notion de sélectivité spécifique à celle de sélectivité organique.

Ces différences morphologiques (taille, mobilité) ont souvent été évoquées pour expliquer les stratégies développées par divers phytophages et notamment dans le cas des ongulés (Bell, 1971 ; Dudzinski et Arnold, 1973 ; Jarman, 1974 ; Schwartz et Ellis, 1981 ; Leclerc, 1985...). Il est ainsi montré que les caprins pourvu d'une lèvre supérieure mobile, plus aptes à explorer les terrains accidentés et pouvant se maintenir en position verticale, explorent des strates de végétation élevées inaccessibles aux ovins dépourvus de ces aptitudes.

En général, selon les concepts théoriques, la sélectivité est définie comme une fonction combinée de la taille du consommateur, de la disponibilité et de la qualité alimentaire. Ainsi les grandes espèces seraient moins sélectives, tendraient à optimiser la quantité ingérée aux dépens de la qualité, car leurs besoins sont plus élevés et leur tolérance face à la pauvreté nutritive plus grande. Elles abandonneraient ainsi la sélectivité à des périodes où elle est encore profitable aux petites espèces. Par ailleurs la sélectivité serait plus forte quand la biomasse végétale totale est faible, mais la qualité nutritive élevée et réciproquement (Schwartz et Ellis, 1981). En fait la sélectivité trophique d'un phytophage serait comme le rappellent Bell (1971) et Janis (1976), le produit de stratégies coévolutives mettant en œuvre des potentialités multiples, plus ou moins interdépendantes, telles que la taille, la morphologie, la physiologie digestive et les tactiques de choix adoptées face à la dualité qualité/quantité des ressources disponibles, ces deux dernières entités étant le plus souvent inversement corrélées (Wilson, 1976).

Nos résultats obtenus sur le Lapin et le Mulot s'accordent assez bien avec ces divers concepts et confirment certaines des conclusions émises précédemment sur des phytophages polygastriques. Le Lapin et le Mulot, espèces monogastriques cette fois-ci, et plus éloignés phylogénétiquement, présentent néanmoins des similitudes sur le plan de la physiologie nutritionnelle (caecum développé, caecotrophie). Nous avons pu constater que la plus petite des deux (le Mulot) est nettement plus sélective dans ses choix. En permanence ce Rongeur utilise des productions végétales dont la biomasse est faible (graines, capsules des mousses, fleurs...) mais dont la qualité nutritive ou énergétique est importante. Nous avons d'ailleurs montré dans un travail antérieur (Butet, 1986b) que cette espèce développait une stratégie basée sur la maintenance énergétique du régime. Celle-ci est assurée par une compensation réciproque des graines et des proies animales, puis par l'ingestion d'éléments végétaux jouant le rôle d'équivalents énergétiques quand les deux premières ressources se font rares. Il s'agit en l'occurrence des capsules sporophytiques des polytrics dont nous avons pu mesurer la richesse en lipides (Butet, 1986b). A l'inverse, la nourriture présente un très faible taux de cellulose (rejet des parties végétatives des végétaux).

La stratégie du Lapin est totalement différente. Sa morphologie et sa taille l'empêchent d'effectuer des choix aussi fins que ceux du Mulot. La stratégie développée est alors basée sur une utilisation sélective des productions végétatives des plantes. Cette espèce utilise donc la biomasse végétale la plus disponible qui en revanche présente une moindre qualité nutritive par sa richesse en cellulose. Mais le Lapin est sur ce point plus apte que le Mulot à profiter de ces fibres (caecum plus développé, microflore adaptée, caecotrophie). Le Lapin est toutefois

beaucoup moins dépendant de ce type d'alimentation que les grands ruminants qui y sont totalement adaptés. Parallèlement à la phénologie des diverses espèces, il semble capable de minimiser l'ingestion de ces fibres grâce à un certain pouvoir de sélectivité le conduisant par exemple à prélever les parties végétatives des graminées plus particulièrement dans leur phase de croissance importante (printemps), période où leurs teneurs en azote et en éléments biogènes fondamentaux sont les meilleurs (Clément et Touffet, 1971). Le vieillissement estival des feuilles provoque leur abandon, le Lapin préférant alors les inflorescences de qualité protéinique bien supérieure. Cette espèce est encore capable, comme pour les graminées, de sélectionner préférentiellement les jeunes pousses des dicotylédones de plus grande qualité nutritive (cas des ajoncs). Enfin les polytrics, riches en eau et pauvres en cellulose sont recherchés aux périodes où graminées et dicotylédones deviennent moins appétentes (vieillissement automnal).

En définitive, les deux stratégies peuvent se résumer comme suit :

Type Mulot : Espèce de petite taille, non limitée dans l'exploitation des diverses strates végétales, hautement sélective mais quasiment dépourvue de pouvoir cellulolytique, optant pour le choix d'organes végétaux de biomasse réduite, mais dont la valeur nutritive et surtout énergétique convient aux exigences physiologiques imposées par la taille.

Type Lapin : Espèce de taille moyenne, inapte à l'exploration des strates de végétation élevées, moins sélective, contrainte à exploiter les productions végétatives les plus accessibles (biomasse importante), tendant à privilégier la quantité sur la qualité ingérée, mais dotée toutefois d'un pouvoir cellulolytique plus grand lui permettant d'optimiser ses choix au travers de la double contrainte qualité nutritive/digestibilité.

En ce qui concerne enfin les interactions compétitives, les considérations théoriques émises ces dernières années par divers auteurs s'avèrent souvent contradictoires. Selon Pianka (1974) les espèces tendraient à minimiser la compétition quand les ressources diminuent en réduisant le recouvrement de leur niche dans l'espace et (ou) le temps. Le déplacement des niches serait alors assuré de diverses manières (micro-allopatric, disjonction des rythmes d'activité...). Dans cette optique, un faible recouvrement serait significatif d'une plus grande compétition et réciproquement. Mais cette théorie n'a de sens que si la demande excède la disponibilité de la ou des ressources communes et si les espèces animales en cause n'ont pas des potentialités d'exploitation de l'espace trophique trop disjointes. A l'opposé, Porter et Dueser (1982) supposent une corrélation positive entre recouvrement et compétition, ce qui va à l'encontre de l'hypothèse conventionnelle (corrélation négative de Pianka).

Dans notre cas, il semble que le faible recouvrement des régimes du Lapin et du Mulot ne soit pas révélateur d'une plus grande compétition dans la mesure où ces deux espèces présentent des niches très disjointes sur le plan de leur capacité exploratoire. Ainsi, comme nous venons de le voir, le Mulot accède à des ressources (graines diverses par ex.) non exploitables par le Lapin. En revanche le prélèvement commun des polytrics, et notamment des capsules sporophytiques, dont la disponibilité est relativement restreinte dans l'espace et le temps nous permet de supposer que l'impact du Lapin peut alors induire une réduction notable de cette ressource indispensable au Mulot à cette période. Mais cette conclusion supposerait d'apprécier avec précision l'abondance et le taux de prélèvement de cette ressource qui semble toutefois peu affectée par la présence de ces phytophages.

Il apparaît en conclusion que ces deux espèces coexistent sur ce même espace en dehors de toute compétition notable quelle que soit la saison ; la séparation de leurs niches étant le reflet de potentialités morpho-physiologiques différentes leur conférant des niveaux d'exploitation disjoints sur le plan trophique.

RÉSUMÉ

Les régimes alimentaires d'un Lagomorphe (*Oryctolagus cuniculus* L.) et d'un Rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L.) ont été étudiés au cours d'une même année, par l'analyse microscopique des fèces, dans une lande bretonne en cours de restauration végétale, cinq années après incendie.

La nature globale des régimes des deux espèces est décrite de façon détaillée ; leur comparaison est abordée au travers de l'importance des diverses espèces végétales d'une part et des organes végétaux d'autre part. L'étude comparée des variations saisonnières d'utilisation des divers organes végétaux épigés concerne les espèces dominantes dans le régime. Elle nous a permis de définir les niches trophiques de ces deux espèces dans ce milieu et de mettre en évidence le faible recouvrement des deux régimes.

Les stratégies alimentaires développées par ces deux espèces sont discutées au travers des différences morpho-physiologiques spécifiques et se résument de la façon suivante :

Type Mulot : Espèce de petite taille, non limitée dans l'exploitation des diverses strates végétales, hautement sélective mais quasiment dépourvue de pouvoir cellulolytique, optant pour le choix d'organes végétaux de biomasse réduite, mais dont la valeur nutritive et surtout énergétique convient aux exigences physiologiques imposées par la taille.

Type Lapin : Espèce de taille moyenne, inapte à l'exploration des strates de végétation élevées, moins sélective, contrainte à exploiter les productions végétatives les plus accessibles (biomasse importante), tendant à privilégier la quantité sur la qualité ingérée, mais dotée toutefois d'un pouvoir cellulolytique plus grand lui permettant d'optimiser ses choix au travers de la double contrainte qualité nutritive/digestibilité.

SUMMARY

The diet of a Lagomorph, the European Wild Rabbit *Oryctolagus cuniculus*, and that of an omnivorous Rodent, the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*, are compared using microscopic analysis of the feces. The two studies were carried out simultaneously in a heathland of Brittany, five years after a fire.

The species of plants and the plant parts consumed are listed. The seasonal variations in the consumption of aerial plant parts are considered only for those plant species which are dominant in the diet. The trophic niches of rabbits and wood mice in this specific environment are described ; there is very little overlap between the diets of the two species.

The feeding strategies of these two herbivores can be summarized as follows :

— The Wood Mouse strategy. This small species is able to forage within the different vegetation layers of the heathland, is highly selective in its dietary

choices, cannot digest cellulose, and content itself with small amounts of very nutritive plant parts. This is enough to cover its energy expenses.

— The Wild Rabbit strategy. This larger species is unable to exploit the upper vegetation layers, is far less selective, and is compelled to consume the more easily accessible vegetative parts of the plants. However, rabbits are able to partly digest plant cell wall constituents, thus offsetting the lower nutritive value of the plant parts consumed.

The two species do not appear to compete with each other in this heathland habitat.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'U.A. 0696 du C.N.R.S. et l'Office National de la Chasse (O.N.C.) pour leur soutien financier, ainsi que M.B. Hubert et Mme J. Le Duchat d'Aubigny pour leurs critiques et conseils constructifs.

RÉFÉRENCES

- BAKER, R.H. (1971). — Nutritional strategies of myomorph rodents in north american grasslands. *J. Mammal.*, 52 : 800-805.
- BAKER, R.D. (1986). — An investigation into the accuracy of herbivore diet analysis. *Aust. Wildl. Res.*, 13 : 559-568.
- BAUMGARTNER, L.L. & MARTIN, A.C. (1939). — Plant histology as an aid in squirrel food-habit studies. *J. Wildl. Manage.*, 3 : 266-268.
- BELL, R.H.V. (1971). — A grazing ecosystem in the Serengeti. *Sci. Amer.*, 224(1) : 86-93.
- BROWN, J.H. & LIEBERMAN, G.A. (1973). — Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 : 788-797.
- BUTET, A. (1984). — *Approche de la relation animal-végétation à travers un modèle rongeur : Le régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres, (Apodemus sylvaticus L., 1758) dans une lande incendiée en cours de recolonisation.* Thèse de doctorat 3^e cycle, Rennes, 216 pp.
- BUTET, A. (1985). — Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique de fèces. *Mammalia*, 49 : 455-483.
- BUTET, A. (1986a). — Régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L., 1758), dans une lande xéro-mésophile en cours de recolonisation. *Bull. Ecol.*, 17 : 21-37.
- BUTET, A. (1986b). — Stratégie d'utilisation des ressources et déterminisme des choix alimentaires d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus*, L.) : l'approche énergétique. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 7 : 243-262.
- CHAPUIS, J.L. (1980). — Méthodes d'étude du régime alimentaire du Lapin de garenne. *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse micrographique des fèces. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 159-197.
- CHAPUIS, J.L. & FORGEARD, F. (1982). — Liaisons entre les choix alimentaires du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) et la phénologie de la végétation sur des pelouses et des landes incendiées. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 3 : 495-510.
- CLÉMENT, B. & TOUFFET, J. (1976). — *Impact de l'élevage sur la végétation des landes des Monts d'Arrée.* Document G.E.L.A., Rennes, 39 pp.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie.* Collection d'écologie, 8, Masson, Paris, 172 pp.
- DUDZINSKI, M.L. & ARNOLD, G.W. (1973). — Comparisons of diets of sheep and cattle grazing together on sown pastures on the southern tablelands of New South Wales by principal components analysis. *Aust. J. Agric. Res.*, 24 : 899-912.

- FORGEARD, F. & CHAPUIS, J.L. (1984). — Impact du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) sur la végétation des pelouses incendiées de Paimpont (Ille-et-Villaine). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 5 : 215-228.
- GWYNNE, M.D. & BELL, R.H.V. (1968). — Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park. *Nature*, 220 : 390-393.
- HANSSON, L. (1971). — Small rodents' food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia. *Oikos*, 22 : 183-198.
- HOLISOVA, V. & OBRTTEL, R. (1977). — Food resource allocation in four myomorph rodents coexisting in a reed swamp. *Acta Sc. Nat. Brno*, 11 : 1-35.
- HOLISOVA, V. & OBRTTEL, R. (1980). — Food resource partitioning among four myomorph rodent populations coexisting in a spruce forest. *Folia Zool.*, 29 : 193-207.
- JANIS, C. (1976). — The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution*, 30 : 757-774.
- JARMAN, P.J. (1974). — The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48 : 215-267.
- LECLERC, B. (1985). — Utilisation du maquis corse par des caprins et des ovins. II. — Comparaison du régime des ovins et des caprins. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.*, 6 : 303-314.
- LEFEUVRE, J.C. (1980). — Genèse et présentation du colloque « Ecologie des landes ». *Bull. Ecol.*, 11 : 135-146.
- OBRTTEL, R. & HOLISOVA, V. (1976). — Trophic diversity and dietary overlap of two sympatric rodents. *Zool. Listy*, 25 : 217-227.
- PIANKA, E.R. (1974). — Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 71 : 2141-2145.
- PORTER, J.H. & DUESER, R.D. (1982). — Niche overlap and competition in an insular small mammal fauna : a test of the niche overlap hypothesis. *Oikos*, 39 : 228-236.
- PUTMAN, R.J. (1986). — Competition and coexistence in a multispecies grazing system. *Acta Theriol.*, 31 : 271-291.
- SCHWARTZ, C.C. & ELLIS, J.E. (1981). — Feeding ecology and niche separation in some native and domestic ungulates on the shortgrass prairie. *J. Appl. Ecol.*, 18 : 343-353.
- SHELDON, A.L. (1969). — Equitability indices : dependence on the species count. *Ecology*, 50 : 466-467.
- SQUIRES, V.R. (1982). — Dietary overlap between sheep, cattle and goats when grazing in common. *J. Range Manage.*, 35 : 116-119.
- WILSON, A.D. (1976). — Comparison of sheep and cattle grazing on a semiarid grassland. *Aust. J. Agr. Res.* 27 : 155-162.
- ZARET, R.T. & RAND, A.S. (1971). — Competition in tropical stream fishes : support for competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 : 336-342.
- ZIMMERMAN, E.G. (1965). — A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*. *J. Mammal.*, 46 : 605-612.